



IPICYT

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

POSGRADO EN CIENCIAS AMBIENTALES

**Factores ecológicos que inhiben la regeneración natural de los
encinos en áreas degradadas de San Luis Potosí**

Tesis que presenta

Maximino Bernardo Rivas Rivas

Para obtener el grado de

Doctor en Ciencias Ambientales

Director de la Tesis:

Dr. David Douterlungne

San Luis Potosí, San Luis Potosí; 20 de junio de 2023



Constancia de aprobación de la tesis

La tesis “**Factores ecológicos que inhiben la regeneración natural de los encinos en áreas degradadas de San Luis Potosí**” presentada para obtener el Grado de Doctor en Ciencias Ambientales fue elaborada por **Maximino Bernardo Rivas Rivas** y aprobada **el 20 de junio del 2023** por los suscritos, designados por el Colegio de Profesores de la División de Ciencias Ambientales del Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A.C.

Dr. David Douterlungne
Director de la tesis

Dr. Ernesto I. Badano
Sinodal

Dr. Jorge Alberto Flores Cano – Universidad Autónoma de San Luis Potosí
Sinodal

Dra. Lorena Gómez Aparicio – Instituto de Recursos Naturales y Agrobiología de Sevilla
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. David Douterlungne.

Durante la realización del trabajo el autor recibió una beca académica del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología 574853 y del Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A. C.

Acta de examen

Dedicatoria

Dedico esta tesis a mi familia, amigos, compañeros y profesores que estuvieron involucrados en este proceso.

Agradecimientos

Agradezco a todos los investigadores, técnicos, compañeros y amigos del Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, del Instituto de Investigación de Zonas Desérticas, del Centro de Investigación Científica de Yucatán, de Koura antes Mexichem Flúor y del Puerto de Badillo perteneciente al municipio de Villa de Zaragoza; San Luis Potosí. Todos ellos contribuyeron de manera significativa en la realización de este trabajo y dejaron huella en mi formación.

Hago mención especial del Dr. Francisco Arturo Guerra Coss por las contribuciones a este trabajo; y a los M. en C. Juan Pablo Rodas Ortíz, María del Carmen Ramírez Morales, Sandra Daniela Hernández Valdez, Rosaura Guadalupe Alfaro Garcia, Rubicel Trujillo Acatitla, Erandi Monterrubio Martínez; Dr. Elizandro Pineda Herrera e Ing. Marlene Rangel Vázquez por su soporte técnico.

Contenido

Constancia de aprobación de la tesis	ii
Créditos Institucionales	iii
Acta de examen	iv
Dedicatoria	v
Agradecimientos	vi
Contenido	vii
Lista de tablas	ix
Lista de figuras	ix
Anexos (material suplementario)	xi
Resumen	xiii
Abstract	xv
Capítulo 1 Introducción	1
Capítulo 2. Las intervenciones de restauración producen beneficios no aditivos y opuestos en el establecimiento de árboles en claros producidos por la degradación	9
Resumen	10
Introducción	12
Métodos	14

Resultados	17
Discusión	25
Conclusiones	31
Referencias bibliográficas	33

Lista de tablas

Cuadro 1. Propiedades fisicoquímicas del suelo degradado y forestal. P: Fósforo, NH₄: Amonio, NO₃: Nitratos de amonio, NA: Sodio, K: Potasio, Ca: Calcio, Mg: magnesio

18

Lista de figuras

Figura 1. Curvas de Kaplan-Meier de plantas de dos especies de Quercus de 55 meses de edad sembrados en un área erosionada con diferentes niveles de sombra y con transferencia de suelo de bosque. Cada panel representa un modelo diferente; las curvas con diferentes letras son significativamente diferentes según las pruebas por pares con corrección de Bonferroni. Los valores de P en los paneles corresponden a pruebas de relación de probabilidad de los modelos de riesgos proporcionales de Cox (ver Cuadro S1 para visualizar resultados completos del modelo).

19

Figura 2. Curvas de incrementos totales de diámetro y altura de dos especies de Quercus de 55 meses de edad, sembrados en un área erosionada con diferentes niveles de sombra y con transferencia de suelo de bosque. Cada panel representa un modelo diferente. Tratamientos con diferentes letras son significativamente diferentes según las pruebas por pares basadas en el modelo de ANDEVA de

efectos mixtos, su valor P se incluye en cada panel (consulte la Tabla S2 para obtener resultados completos del modelo). 21

Figura 3. Contenido porcentual de agua (CPA) en hojas; área foliar específica (AFE) y fluorescencia de clorofilo $((Fm' - F) / Fm')$ de plantas de dos especies de *Quercus* de 55 meses de edad sembrados en un área erosionada con diferentes niveles de sombra y con transferencia de suelo de bosque. Cada panel representa un modelo diferente. Tratamientos con diferentes letras son significativamente diferentes según las pruebas por pares basadas en el modelo de ANDEVA de efectos mixtos, su valor P se incluye en cada panel (ver Cuadro S3 para obtener resultados completos del modelo). 23

Anexos (material suplementario)

Cuadro S1. Relaciones de riesgo (\pm error estándar). Pruebas de relación de probabilidad de los modelos de riesgos proporcionales de Cox que evalúan el efecto de agregar sombra artificial, transferir suelo del bosque, así como su interacción en la emergencia de las plántulas y la supervivencia de dos especies de *Quercus* en un Paisaje Modificado por Actividades Humanas. Las relaciones de riesgo se calculan contra el tratamiento de control y las pruebas de relación de probabilidad evalúan el modelo completo contra un modelo nulo. 20

Cuadro S2. Lado izquierdo de la línea gris vertical: regresiones factoriales completas de efectos mixtos que evalúan el efecto de agregar sombra artificial y transferir la capa superior del suelo de bosque sobre los incrementos totales de diámetro y altura de dos especies de *Quercus* sembradas en un Paisaje Modificado por Actividades Humanas. Los coeficientes representan intersecciones para los niveles de control y las diferencias en las pendientes los otros efectos. Las pruebas-t evalúan si los coeficientes son significativamente diferentes a cero. 21

Lado derecho de la línea gris vertical: ANDEVA de efectos mixtos que evalúa las diferencias entre las cuatro intervenciones de restauración 21

Cuadro S3. Lado izquierdo de la línea gris vertical: regresiones factoriales completas de efectos mixtos que evalúan el efecto de agregar sombra artificial y transferir la capa superior del suelo de bosque sobre tres variables fisiológicas de dos especies de *Quercus* sembradas en un Paisaje Modificado por Actividades Humanas. Los coeficientes representan intersecciones para los niveles de control y las diferencias

en las pendientes los otros efectos. Las pruebas-t evalúan si los coeficientes son significativamente diferentes a cero. 24

Lado derecho de la línea gris vertical: ANDEVA de efectos mixtos que evalúa las diferencias entre las cuatro intervenciones de restauración. 24

CPA: contenido porcentual de agua; AFE: área foliar específica; $(FM'-F) / Fm'$: rendimiento cuántico del fotosistema II. 24

Figura S1. Diferencias significativas de los valores promedio del contenido volumétrico de agua del suelo a una profundidad de 7.6 cm (ANDEVA de medidas repetidas: $F_{3, 895} = 20.36$, $p \ll 0.0001$). Los puntos representan valores medios; las barras de error marcan el intervalo de confianza del 95% suponiendo una distribución normal; y los números en la gráfica son la media \pm de). 27

Figura S2. Humedad atmosférica promedio a 100 cm de altura (ANDEVA: $F_{3, 219105} = 3.069$, $p = 0.027$). Los puntos representan valores medios; las barras de error indican el intervalo de confianza del 95% suponiendo una distribución normal; y los números en la gráfica son la media \pm de). 27

Figura S3. Temperatura promedio a 100 cm de altura (ANDEVA: $F_{3, 227673} = 25.55$, $p \ll 0.001$). Los puntos representan valores medios; Las barras de error marcan el intervalo de confianza del 95% suponiendo una distribución normal; y los números en la gráfica son la media \pm de). 28

Resumen

Factores ecológicos que inhiben la regeneración natural de los encinos en áreas degradadas de San Luis Potosí

Los encinos son árboles o arbustos del género *Quercus* de la familia Fagaceae, que influye en la dinámica y productividad de los ecosistemas. En México, se encuentran ampliamente distribuidos en las regiones semiáridas, templadas, tropicales y subtropicales. Sin embargo, la regeneración natural de los bosques está disminuyendo en paisajes modificados por el hombre, y superar las barreras ecológicas para el establecimiento de plántulas es fundamental para su restauración. Este estudio se enfoca en dos barreras comunes para la regeneración forestal: exposición excesiva al sol y suelos de baja calidad.

Se utilizaron dos especies de encino (*Quercus eduardii* y *Q. viminea*) para establecer un diseño experimental en bloques al azar con 20 parcelas experimentales en un claro con degradación física del suelo (compactación por ganado) y con apariencia de erosión hídrica, en una matriz de bosque de encino en San Luis Potosí, México. Probamos el desarrollo de las plántulas con los siguientes tratamientos experimentales: (i) control (exposición solar al 100% y suelo nativo degradado); (ii) suelo transferido de un remanente cercano y bosque conservado, (iii) sombra artificial, y (iv) la combinación de ambas intervenciones de restauración. La exposición al sol se redujo colocando una malla de sombra alrededor y encima de un cilindro circular (unidad experimental de 0,64 m²). El suelo transferido (capa de 30 cm colocada en la unidad experimental) se obtuvo de un bosque remanente cercano.

Sembramos 400 bellotas de las dos especies de encino (*Quercus eduardii* y *Q. viminea*) y monitoreamos las variables de crecimiento y estrés de las plántulas emergentes durante 63 meses. Nuestros resultados confirman diferentes tasas de supervivencia y crecimiento entre especies, etapas ontogenéticas y micro condiciones ambientales. La supervivencia fue mayor bajo sombra artificial y el crecimiento más rápido se registró en la transferencia de suelo forestal. El efecto de la sombra artificial sobre el rendimiento de las plántulas fue positivo en suelos degradados pero negativo o neutral en suelos forestales transferidos. La combinación de intervenciones de restauración no reflejó beneficios adicionales en contraste con las intervenciones de restauración aplicadas por separado. Ambas especies registraron diferentes mecanismos para hacer frente al estrés hídrico, lo que resultó en diferentes tasas fotosintéticas bajo plena exposición solar.

Los profesionales de la restauración deben priorizar la supervivencia de las plántulas en condiciones adversas y el crecimiento en sitios con degradación inicial, o aplicar intervenciones secuencialmente para restaurar los bosques de encinos en paisajes modificados por actividades humanas. En paisajes donde la cobertura del suelo y el dosel están ausentes, sugerimos plantar bellotas bajo sombra artificial; en

tanto que, en sitios con suelos con degradación muy avanzada, se sugiere utilizar la transferencia de suelo.

Palabras clave: Conflicto entre etapas de vida; regeneración forestal, sombra artificial, transferencia de suelo, *Quercus*.

Implicaciones teóricas que nos permiten entender la dinámica de regeneración de los bosques:

- Identificar las interacciones entre las diferentes barreras para el establecimiento de plántulas.
- Identificar la historia evolutiva de las especies de encinos que se utilizarán en la restauración y relacionarla con nuestros resultados.
- Identificar los requerimientos ecológicos para el establecimiento de las especies de los encinos en sus diferentes etapas de establecimiento.

Implicaciones prácticas:

- Las intervenciones de restauración dirigidas a mejorar las tasas de establecimiento pueden tener efectos opuestos entre especies, etapas de vida de las plántulas y condiciones micro ambientales.
- La combinación de diferentes intervenciones de restauración no necesariamente produce beneficios adicionales para el establecimiento de plántulas con respecto a las intervenciones por separado.
- La emergencia y supervivencia de plántulas de encinos en claros fue mayor en el tratamiento con sombra artificial que en el de transferencia de suelo.
- La intervención de transferencia de suelo forestal mejoró el crecimiento, sin embargo, la tasa de mortalidad fue mayor en esta intervención.
- Identificar las interacciones entre las diferentes barreras para el establecimiento de plántulas es importante para comprender la dinámica de regeneración arbórea

Abstract

Ecological factors that inhibit the natural regeneration of oaks in degraded areas of San Luis Potosí

Oaks are trees of the *Quercus* genus from the Fagaceae family, that influences the ecosystem dynamics and productivity. In Mexico, they are widely distributed in tropical and subtropical regions. However the natural regeneration of forests is declining in human-modified landscapes, and overcoming ecological barriers to the seedling establishment is paramount to its restoration. This study focuses on two common forest regeneration barriers: excessive sun exposure and low-quality soils.

A randomized factorial experimental design with 20 experimental plots was set up in a degraded clearing with eroded and compacted soils within a disturbed oak forest in San Luis Potosí, Mexico. We tested seedling performance in the following experimental treatments: (i) full solar exposition and native degraded soil (control); (ii) transferred forest topsoil from a nearby remnant and conserved forest, (iii) artificial shade, and (iv) the combination of both restoration interventions. Sun exposure was reduced by placing shade mesh around and on top of a circular cylinder (experimental unit of 0.64 m²) made of 13 mm thick mess wire.

We sowed 400 acorns from two oak species (*Quercus eduardii* and *Q. viminea*) and monitored the growth and stress variables of the emerging seedlings for 63 months. Our results confirm different survival and growth rates between species, ontogenetic stages, and environmental micro-conditions. Survival was generally higher under artificial shade, and the fastest growth was recorded in forest soil transfer. The effect of artificial shade on seedling performance was positive in weathered soil but negative or neutral in transferred forest soil.

Restoration interventions did not have additive benefits; seedling performance was improved by both restoration interventions applied separately, though it was not further enhanced when both actions were combined. Both species had different mechanisms to cope with water stress, which resulted in different photosynthetic rates under full sun. Restoration intervention can be beneficial in one stage of life for a species but not necessarily in other stages, and we cannot generalize the behavior between species. Trade-offs resulted in different life stages that were enhanced by different restoration strategies; survival was improved by applying artificial shade, while growth was increased in transferred forest topsoil.

Restoration practitioners should prioritize seedling survival in harsh conditions and growth in less severe degraded sites or apply interventions sequentially to restore oak forests in human-modified landscapes. In landscapes where soil cover and canopy are absent, we suggest planting acorns below artificial shade conditions, whereas we recommend topsoil transference in sites with severe soil degradation.

Key words: Conflicting life stages; Forest regeneration; artificial Shade; Topsoil translocation, Quercus

Implications for practice

- Restoration interventions aimed to enhance seedling establishment rates can have opposing effects according to species, seedling life-stage and micro-environmental conditions.
- Combining different restoration interventions does not necessarily produce additional improvements for seedling establishment.
- The emergence and survival of oak seedlings in a degraded clearing was more increased by artificial shade than by forest topsoil transference.
- Seedlings grew faster in transferred forest topsoil at the cost of higher mortality rates.
- Identifying interactions between different barriers for seedling establishment is important for understanding tree regeneration dynamics.

2 Importancia de los encinos

3 Los ecosistemas forestales ofrecen diferentes servicios ecosistémicos, tales como,
4 retención de agua y suelo, captura de carbono, flujo de nutrientes, producción de
5 oxígeno, amortiguamiento del impacto de los fenómenos naturales extremos y
6 regulación climática (González-Espinosa et al. 2012; Stanturf et al. 2014; Alamgir et
7 al., 2016; Poorter et al., 2017). En el hemisferio norte, los ecosistemas forestales de
8 zonas montañosas de clima templado y subhúmedo, e incluso algunas regiones
9 subtropicales y tropicales, cuentan con la presencia de encinos o robles, árboles del
10 género *Quercus*, familia Fagaceae, que suelen ser de los elementos más
11 dominantes e importantes en dichos ecosistemas (Sabás-Rosales et al. 2015;
12 CONABIO 2015).

13 A nivel global se han reportado más de 500 especies de encinos, de las cuales 165
14 se encuentran en México (Valencia-A 2004), y se distribuyen principalmente en
15 gradientes altitudinales que van desde los 800 hasta los 2,800 msnm. También se
16 tienen registros de poblaciones presentes a nivel del mar e inclusive hasta los 3,100
17 msnm (Rzedowski 2006). De las 165 especies presentes en México, 45 están
18 registradas para el estado de San Luis Potosí, siendo uno de los estados con mayor
19 número de especies en el país (Valencia-A 2004). En esta entidad mexicana los
20 encinos se encuentren en bosques, chaparrales, pastizales, matorrales, selvas y
21 palmares (Nixon 1993; Valencia-A 2004; Nixon 2006; Sabás-Rosales et al. 2015).

22 Las comunidades de encinos se destacan por su asociación en diferentes
23 ecosistemas sobre un amplio rango de condiciones ambientales (Cavender-Bares,
24 2016; McShea, 2000), por su elevado grado de endemismo (Oldfield y Eastwood
25 2007; González-Espinosa et al. 2011) y su influencia en la dinámica y productividad
26 de los ecosistemas donde se encuentran (Pérez-Suárez et al. 2014). Además, son
27 el hábitat de muchas especies de flora y fauna asociados (González-Espinosa et al.
28 2012). Brindando alimento a numerosas especies de insectos, roedores, aves y
29 mamíferos (Villarreal-Espino-Barros et al. 2008), y tienen un gran valor cultural
30 (Luna-José et al. 2003).

31 En México, las poblaciones humanas que viven en ecosistemas forestales con
32 presencia de encinos aprovechan los recursos que estos ofrecen, como madera
33 para la construcción de herramientas, cercas o viviendas, o para combustible en
34 forma de leña o carbón; las hojas de los encinos pueden emplearse como fertilizante
35 y, además, sus frutos llegan a utilizarse como forraje (Pérez-Olvera et al. 2000). En
36 México, una buena parte de los 24 millones de personas que viven en comunidades
37 rurales dependen de manera directa o indirecta de los servicios ecosistémicos que
38 proveen los encinares (INEGI, 2012). A pesar de la importancia económica de estos
39 ecosistemas, no se tienen cifras puntuales de la derrama económica que generan
40 (Luna-José et al. 2003).

1 La ganadería y la agricultura son las actividades dominantes realizadas en los
2 ecosistemas con presencia de encinos, proveyendo a las poblaciones humanas una
3 buena parte de los recursos económicos. Sin embargo, también son las actividades
4 que causan los mayores porcentajes de deforestación (Rosete-Vergés et al. 2014),
5 lo que induce efectos negativos en el reclutamiento de los encinos y, por ende,
6 condiciona el aprovisionamiento de los recursos que estos ecosistemas suministran.

7

8 **Limitantes de la regeneración de encinos**

9 Para el año de 1973 se estima que México tenía una cobertura de bosques
10 templados de 350,000 km² y para el año 2000 esa cobertura se redujo en un 25%
11 (quedando un total de 262,500 km²) debido a la ganadería y agricultura (Mas et al.
12 2004). Durante el periodo del 2007-2012 se estima que la tasa de deforestación
13 anual de los bosques de encinos y sus diferentes asociaciones en México fue del
14 20%, dando como resultado que al final de este periodo, únicamente se contara con
15 una superficie total de 131,100 km² de estos hábitats (INEGI 2012).

16 Los diferentes disturbios en los ecosistemas forestales resultan en paisajes
17 mosaico, caracterizados por presentar fragmentos de vegetación con una alta
18 heterogeneidad en sus características ambientales (Taubert et al., 2018). En estos
19 paisajes suelen intercalarse parches o fragmentos con especies forestales y otros
20 totalmente desprovistos de vegetación forestal, en los cuales se encuentran
21 pastizales o algún cultivo anual. Esta fragmentación de los ecosistemas forestales
22 ocasiona que

23 Los encinos son especies que no se reproducen anualmente. Se reproducen cada
24 número variable de años, produciendo una gran cantidad de bellotas (fruto
25 uniseminado seco, tipo nuez), y este fenómeno se conoce como "*masting*" en inglés
26 (Nixón 2006; Espelta et al. 2017). La tala de los bosques de encinos, en sus
27 diferentes niveles de intensidad, disminuye la densidad de árboles adultos
28 progenitores (Rosete-Vergés et al. 2014), por lo que se reduce la disponibilidad de
29 polen, que a su vez se traduce en producir menos bellotas (Koenig et al. 2003), o
30 favorecer el entrecruzamiento de organismos más estrechamente emparentados
31 dando como resultado una mayor proporción de bellotas inviables por evento
32 reproductivo (Ortego et al. 2013). Por otro lado, también se ha registrado la
33 interrupción de la madurez de bellotas, causando el aborto de éstas e, incluso, años
34 donde no se produzca ninguna.

35 En estos hábitats fragmentados, otro fenómeno recurrente es la infestación de las
36 bellotas por parásitos como insectos y hongos (Guo et al. 2009; Díaz-Fleischer et
37 al. 2010; Ramos-Palacios et al. 2014) y también, se disminuye la dispersión de
38 bellotas por parte de los roedores y aves hacia los parches desprovistos de
39 vegetación forestal (Moran et al. 2015). Asimismo, se incrementa la depredación de
40 bellotas por parte de los granívoros (Rey-Benayas et al. 2015; Leverkus et al. 2016),
41 condicionando aún más el proceso de reclutamiento de estas especies. Bajo estos
42 escenarios, las bellotas que logren alcanzar parches desprovistos de vegetación
43 forestal y se mantengan en ellos, deben encontrar condiciones micro-climáticas,

1 edáficas e hídricas favorables para poder germinar y establecer una plántula (Bonfil
2 y Soberón 1999; Mancilla-Leytón et al. 2016).

3 Las bellotas tienen semillas recalcitrantes, es decir, semillas que no germinan
4 cuando se reduce su contenido hídrico (Baskin & Baskin 2014). Por ende, cuando
5 las bellotas alcanzan fragmentos que no cuentan con cubierta forestal, la alta
6 exposición solar genera condiciones micro-ambientes desfavorables y estas suelen
7 perder parte de su humedad y viabilidad. Resultando en bajos porcentajes de
8 germinación (Ramos-Palacios et al. 2014; Rey-Benayas et al. 2015). Por otro lado,
9 aquellas bellotas que logran germinar (en lo sucesivo plántulas) enfrentan un micro-
10 ambiente estresante debido a la alta exposición solar, la elevada herbivoría y las
11 pobres condiciones edáficas. El éxito en el establecimiento de nuevos individuos
12 depende en gran medida de las interacciones tempranas de estos con el medio
13 durante su crecimiento y también de las respuestas hacia dichas condiciones
14 (Martorell and Freckleton, 2014; Yan et al., 2015).

15 El desempeño de los encinos durante su establecimiento suele diferir entre especies
16 e, incluso, pueden ser contrastantes a través de las diferentes etapas del ciclo de
17 vida (Grubb, 1977), que es un fenómeno llamado “conflicting life stages” (conflicto
18 entre etapas de establecimiento). Este conflicto se debe a que los requerimientos
19 en las diferentes etapas del ciclo de vida de los organismos suelen ser cambiantes
20 al igual que las condiciones del hábitat (Leverkus et al. 2016). En el caso de los
21 encinos, sus plántulas y reclutas suelen verse afectados por las condiciones de alta
22 radiación solar y temperatura, por la baja disponibilidad de agua, mantillo y
23 nutrientes en los parches sin presencia de vegetación forestal. Estas condiciones
24 suelen afectar la emergencia de bellotas y supervivencia plántula; principalmente
25 en el caso de los encinos de bosques templados que son de especies tardías y
26 requieren de cierta cantidad de sombra (Bonfil y Soberón 1999; Castillo-Lara et al.
27 2008; Ramos-Palacios et al. 2014; Rey-Benayas et al. 2015; Rivas-Rivas et al.
28 2017).

29 Las condiciones extremas, características de estos paisajes, como la alta radiación
30 solar y temperatura o la compactación de suelos relativamente pobres en materia
31 orgánica, provocan que la conductividad hidráulica en el suelo y, por ende, el agua
32 disponible para las plantas se reduzca (Batey 2009). Esto ocasiona que las plántulas
33 reduzcan su metabolismo fotosintético y su capacidad de absorción de agua lo que
34 se traduce en estrés para el organismo, que en el peor de los casos puede provocar
35 su muerte (Huang et al. 1993; Gonzalez-Salvatierra et al. 2013). Por otro lado, las
36 condiciones microbianas y nutricionales en parches sin cobertura vegetal se
37 reducen considerablemente (Ramírez-Contreras y Rodríguez-Trejo 2009;
38 Duponnois et al. 2011), dando como consecuencia que los nutrientes no se
39 encuentren suficientemente disponibles para las plántulas, provocando que no
40 absorban suficientes nutrientes para sintetizar las macromoléculas necesarias para
41 llevar a cabo sus procesos metabólicos (Perez-Ruiz et al. 2018).

42 Todo lo anterior conlleva a que el proceso natural de regeneración de bosques de
43 encinos en fragmentos sin cobertura forestal sea altamente complejo, lo cual puede
44 verse maximizado cuando se presentan diferentes disturbios que generan una alta
45 heterogeneidad espacial y características ambientales diversas (Tauberte et al.

1 2018). De esta manera, las prácticas de restauración pueden no siempre surtir el
2 mismo efecto entre diferentes parches del paisaje. Además, la expresión de rasgos
3 funcionales y supervivencia de las plántulas en esos sitios será diferente entre
4 especies y dependerá de las condiciones micro-ambientales locales. Por ejemplo,
5 algunas especies, en condiciones de una elevada radiación solar, obtienen mayor
6 rendimiento fotosintético y crecimiento radicular, mientras que otras, bajo estas
7 mismas condiciones, reflejan un menor crecimiento en altura y mayor mortalidad
8 (Kabeya et al. 2003; Dillaway et al. 2007; Ramírez-Contreras y Rodríguez-Trejo
9 2009; Feltrin et al. 2016). Las causas de esta plasticidad en respuestas a factores
10 estresantes se deben a los procesos evolutivos diferentes, de los diferentes
11 organismos (Pearson et al. 2002; Gómez-Aparicio et al. 2004). Sin embargo, para
12 el caso de la mayoría de las especies de encinos nativos de México, se desconoce
13 el comportamiento ecológico que tienen en paisajes modificados por actividades
14 humanas.

15

16 **Restauración forestal**

17 La restauración consiste en asistir a la recuperación de ecosistemas que han sido
18 degradados, dañados o destruidos. Idealmente mitiga los efectos causados por la
19 deforestación y/o degradación e incrementa el valor ecosistémico de los sitios
20 afectados. Una estrategia de restauración activa, ecológicamente viable, es la
21 revegetación diversificada con especies nativas, incluyendo los encinos (Pedraza y
22 Williams-Linera 2003).

23 El objetivo inicial de la restauración es generar condiciones adecuadas para el arribo
24 y establecimiento de otras especies (Ramírez-Marcial et al. 2008; Roman-
25 Danobeytia et al. 2012), incrementar la biodiversidad (Rey-Benayas et al. 2009;
26 Lamb et al. 2012; Stanturf et al. 2014), contribuir a la reconstrucción de la estructura
27 de la flora leñosa (Ramírez-Marcial et al. 2008); y finalmente, recuperar las
28 funciones ecológicas y servicios que el ecosistema hubiese perdido durante el
29 disturbio (Gann et al., 2019).

30 Los procesos de restauración activa, a diferencia de la pasiva, busca acelerar el
31 establecimiento de las especies tardías. Los métodos más adoptados a nivel
32 mundial es la plantación de plántulas cultivadas en viveros (Palma and Laurance,
33 2015). Sin embargo, se ha reportado poca adaptabilidad de las plántulas a las
34 condiciones ambientales del nuevo sitio, con tasas de supervivencia inferiores al 50
35 % (Pérez et al., 2019). Por lo que abordar experimentos de restauración de siembra
36 directa con intervenciones que protejan a las semillas y plántulas en sus diferentes
37 etapas es una alternativa viable y eficiente que reduce costos respecto al trasplante
38 (Atondo-Bueno et al., 2018).

39 Sin embargo, carecemos de información básica en cuanto a la ecología y manejo
40 reproductivo de la mayoría de los encinos en México y desconocemos cuáles
41 especies de encino son capaces de superar las barreras ecológicas (Ceccon et al.
42 2016), en específico aquellas presentes en paisajes con antecedentes de un uso
43 intenso.

1 Las principales estrategias evaluadas sobre la regeneración de encinares consisten
2 en identificar la respuesta de una bellota o plántula a cierta barrera ecológica como
3 el microclima, condición edáfica o competencia (Bonfil y Soberón 1999; Flores-Cano
4 et al. 2012; Mancilla-Leytón et al. 2016). Existen trabajos que se han enfocado en
5 reducir la intensidad lumínica mediante la siembra de plántulas cerca de plantas
6 nodrizas o mediante el empleo de malla sombra en sitios desprovistos de vegetación
7 forestal, técnicas que buscan incrementar la eficiencia fotosintética (Badano et al.,
8 2016; Rivas-Rivas et al., 2017), y de esta manera contribuir a incrementar el
9 porcentaje de sobrevivencia de los organismos juveniles.

10 En el caso de la implementación de malla sombra, el primer registro que
11 identificamos es de un trabajo realizado por Ray et al. (1995) en un ecosistema
12 tropical y por Benayas et al. (2005) para el caso de ecosistemas con presencia de
13 encinos. En tanto la técnica de transferencia de suelo proveniente del sotobosque
14 hacia sitios desprovistos de vegetación forestal, su documentación en la literatura
15 científica es más reciente. El primer registro que se tiene con respecto a esta técnica
16 es en Francia, donde se buscaba mantener una alta diversidad vegetal en sitios
17 degradados transfiriendo suelo de sitios conservados, lo cual resultó en efectos más
18 positivos para esta técnica de restauración en comparación con las replantaciones
19 tradicionales (Vecrin & Muller 2003).

20 La técnica de transferencia de suelo ayuda a facilitar la disponibilidad de agua,
21 nutrientes y comunidades microbióticas, lo cual tiene un impacto positivo sobre la
22 sobrevivencia de las plántulas de encinos incrementando sus tasas de
23 sobrevivencia (Douterlungne et al., 2018), gracias a la una asociación positiva entre
24 los hongos micorrízicos y los encinos (Mendoza-Díaz et al., 2016).

25 Por otro lado, se ha considerado una combinación de las dos técnicas anteriores
26 para incrementar aún más las tasas de supervivencia de las plántulas de encinos
27 en sitios desprovistos de vegetación forestal. En este ensayo se trata de simular las
28 condiciones del sotobosque donde estos normalmente reclutarían y se identificó que
29 existen diferencias en las tasas de supervivencia por especie de encino y que
30 además estas varían de acuerdo con el tratamiento al cual fueron sometidas (Rivas-
31 Rivas et al. 2021).

32 Por todo lo anterior, consideramos importante identificar los requerimientos
33 necesarios para el establecimiento de plántulas bajo distintas condiciones
34 degradadas, características de paisajes mosaico perturbados debido a diferentes
35 actividades humanas, (Connell y Slatyer 1977; Platt y Connell 2003; Del Moral et al.
36 2007); además de evaluar si existen rasgos en las especies de interés que les
37 permitan identificar a las especies que tengan un mayor potencial para la
38 restauración ecológica en este tipo de sitios (Román-Dañobeytia et al. 2012; Paine
39 et al. 2015; Martorell y Freckleton 2014).

40

41 **Rasgos funcionales y la restauración ecológica**

1 Con la finalidad de explicar los distintos procesos o estrategias de las plantas ante
2 condiciones ambientales variables, se ha propuesto la evaluación de la emergencia,
3 sobrevivencia, crecimiento y de algunos rasgos funcionales (Cornelissen et al.
4 2003). Se define como rasgo funcional a todas aquellas propiedades a nivel de
5 órganos y tejidos, o del metabolismo a nivel celular, que la planta pueda modificar
6 debido a su interacción con diferentes condiciones ambientales (Cornelissen et al.
7 2003). Los rasgos funcionales más estudiados son la forma foliar (Cornelissen et al.
8 1996; Corcuera et al. 2002), el área foliar específica (Castro-Díez et al. 2000; Osone
9 et al. 2008; Poorter et al. 2009; Liu et al. 2010), la eficiencia fotosintética (Pearcey
10 et al. 2012) el tamaño y arquitectura de la raíz (Kabeya et al. 2003; Arosa et al. 2015)
11 y la proporción de translocación de biomasa entre los tejidos aéreos y subterráneos
12 (Villar et al. 2014). Sin embargo, existen pocos estudios sobre rasgos funcionales
13 en encinos y, además, son aún menos los que evalúan la efectividad de estos
14 rasgos en los procesos de restauración ecológica.

15 La modificación de los diferentes rasgos funcionales en la planta le permite ser más
16 eficaz en el aprovechamiento de los recursos en momentos en que estos se
17 escasean y/o cuando las condiciones ambientales son adversas. Por ejemplo,
18 plantas que se han establecido en lugares con mucha luz tienden a generar hojas
19 más gruesas y, por ende, con menor área foliar, lo que da como resultados un menor
20 daño en el fotosistema y una menor pérdida de humedad por parte de este órgano.
21 Por otro lado, aquellas que se establecen en lugares con menor disponibilidad de
22 agua presentan una mayor proporción de raíces, que mejoran la absorción de este
23 recurso y contribuyen a tener un buen balance hídrico en la planta, manteniendo en
24 buenas condiciones su metabolismo. Estas características le confieren a la planta
25 una mayor eficiencia en el uso de los recursos en sitios que pueden ser limitantes
26 en cuanto a su disponibilidad, o sitios estresantes por la sobreexposición a los
27 mismos (Castro-Díez et al. 2000; Osone et al. 2008; Poorter et al. 2009; Liu et al.
28 2010).

29 A la par del estudio de los rasgos funcionales se sugiere estudiar las interacciones
30 planta-ambiente, ya que un determinado rasgo funcional no siempre genera la
31 misma respuesta. Las respuestas morfológicas y fisiológicas pueden cambiar en
32 función de la especie, etapa de vida, sitio o clima al que está sujeto el organismo.
33 Por ejemplo, el área foliar específica puede aumentar (Kabeya et al. 2003; Osone
34 et al. 2008; Arosa et al. 2015) o reducir (Poorter y Remkes 1990) la probabilidad a
35 un establecimiento exitoso en condiciones y periodos adversos. Así, una propuesta
36 integral para abordar la restauración de paisajes que han sido modificados por
37 actividades humanas consiste en evaluar, en diferentes etapas del establecimiento
38 y en diversos parches del paisaje, la supervivencia y el crecimiento de las plántulas
39 en conjunto con sus respuestas funcionales. En este trabajo, se ha propuesto
40 identificar, en diferentes especies y condiciones micro-ambientales, si la
41 manipulación del tipo de suelo y modulación de la radiación solar modifican el
42 establecimiento de individuos jóvenes de encinos, todo esto dirigido a incrementar
43 las probabilidades de una restauración ecológica exitosa para bosques de encinos
44 mexicanos.

45

1 Hipótesis y objetivos

2 Hipótesis

3 Si las tasas de establecimiento y crecimiento inicial de los encinos en áreas
4 degradadas son afectadas diferencialmente por 1) condiciones ambientales, 2) la
5 etapa fenológica de la planta (“*confliting life stages*”) y 3) la identidad de la especie,
6 entonces esperamos lo siguiente:

7

- 8 a) El establecimiento de los encinos será mayor al mejorar las condiciones del
9 suelo y reducir la intensidad lumínica.
- 10 b) Las tasas de establecimiento serán superiores en los tratamientos con dos
11 intervenciones con respecto a aquellos que tienen una.
- 12 c) Los resultados de una intervención de restauración serán diferentes entre
13 especies y etapa de vida y temporalidad.

14

15 **Objetivo general**

16 Identificar si en paisajes modificados por actividades humanas, las intervenciones
17 de restauración a base de transferencia de suelo y aplicación de sombra pueden
18 mejorar el establecimiento de los encinos.

19

20 **Objetivos específicos**

21 Identificar las condiciones bióticas y abióticas que dificultan la germinación,
22 emergencia y crecimiento inicial de dos especies de encino en un bosque
23 secundario modificado por diferentes actividades humanas.

24

25 Evaluar las respuestas fisiológicas y aspectos morfológicos que impactan en el
26 establecimiento de dos encinos bajo diferentes intervenciones de restauración
27 que modifican las condiciones micro ambientales.

28

29 Identificar si la combinación de los tratamientos puede mejorar las tasas de
30 establecimiento de encinos con respecto a un solo tratamiento y al tratamiento
31 control.

32

33 Identificar si los efectos de las intervenciones de restauración son similares entre
34 especies de encino en las diferentes etapas de establecimiento.

35

36

1 **Presentación del trabajo de investigación publicado**

2 El presente artículo de investigación ha sido publicado en Restoration Ecology 2021-
3 08-28 DOI: 10.1111/rec.13539.

4 Rivas-Rivas M. B., Douterlungne D., Gómez Aparicio L., Badano E.I., Flores Cano
5 J. A., 2022. Restoration interventions produce opposite and non-additive benefits on
6 tree establishment in degraded forest clearings. Restoration Ecology, 30 (4).

7 <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/rec.13539>

8

1 **Capítulo 2. Las intervenciones de restauración producen beneficios no**
2 **aditivos y opuestos en el establecimiento de árboles en claros producidos**
3 **por la degradación**

4 Maximino B. Rivas Rivas¹, David Douterlungne ^{2,*}, Lorena Gómez Aparicio³, Ernesto
5 I. Badano¹, Jorge Alberto Flores Cano⁴,

6
7
8 **Título corto:** Interacción de barreras para el establecimiento de plántulas

9 ¹ Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica A.C. (IPICyT),
10 Departamento de Ciencias Ambientales, Camino a la Presa San José No. 2055. Col.
11 Lomas 4^{ta} Sección, C.P. 78216. San Luis Potosí, S.L.P. México

12 ² CONACYT Investigador Catedra – Instituto Potosino de Investigación Científica y
13 Tecnológica A.C. (IPICyT), Departamento de Ciencias Ambientales - Camino a la
14 Presa San José 2055. Col. Lomas 4^{ta} sección CP. 78216. San Luis Potosí S.L.P.
15 Tel: (444) 834 20 00 (ext. 3205)

16 ³ Instituto de Recursos Naturales y Agrobiología de Sevilla (IRNAS), CSIC, Av.
17 Reina Mercedes 10, E-41012 Sevilla, España

18 ⁴ Facultad de Agronomía y Veterinaria, Universidad Autónoma de San Luis Potosí,
19 Km. 14.5 Carretera San Luis-Matehuala, Apartado Postal 32, Soledad de Graciano
20 Sánchez, C.P. 78321, San Luis Potosí, S.L.P. México

21 2 Autor de correspondencia, D. Douterlungne, correo electrónico:

22 david.d@ipicyt.edu.mx

23
24 Contribuciones de los autores: MBRR y DD concibieron y diseñaron la investigación,
25 también, escribieron el primer borrador del manuscrito; DD administró todos los
26 fondos. Todos los autores contribuyeron en la guía y edición del manuscrito.

27 .
28
29
30 **Recuento de palabras:** 6,683 (con referencias y subtítulos de figuras, pero sin título
31 de página).

1 **Resumen**

2 La regeneración natural de los bosques está disminuyendo en paisajes modificados
3 por el hombre y superar las barreras ecológicas para el establecimiento de las
4 plántulas es primordial para su restauración. Este estudio se centra en dos barreras
5 comunes en la regeneración forestal: la exposición excesiva al sol y los suelos con
6 baja calidad. Se eligió un claro degradado con suelos erosionados y compactados
7 dentro de un bosque de encino con disturbios en México, y se establecieron 20
8 unidades experimentales en un diseño de bloques al azar para evaluar el
9 desempeño de las plántulas sembradas en unidades con sombra artificial, con
10 transferencia de suelo de un bosque remanente cercano, y la combinación de
11 ambos. Se sembraron 400 bellotas de dos especies de encino (*Quercus eduardii* y
12 *Q. viminea*) y se monitorearon las plántulas emergentes durante 63 meses.
13 Nuestros resultados nos confirmaron diferentes tasas de supervivencia y
14 crecimiento entre especies, etapas ontogenéticas y micro condiciones ambientales.
15 El efecto de la sombra artificial en el desempeño de las plántulas fue positivo en el
16 suelo degradado, pero negativo o neutral en el suelo del bosque transferido. Las
17 intervenciones de restauración no tuvieron beneficios aditivos. El rendimiento de las
18 plántulas mejoró con ambas intervenciones de restauración aplicadas por separado,
19 sin embargo, no mejoró más cuando se combinaron ambas acciones. Ambas
20 especies registraron diferentes mecanismos para hacer frente al estrés hídrico, lo
21 que resultó en diferentes tasas fotosintéticas en exposición total al sol. Las
22 estrategias de restauración se reflejaron de manera diferente en las distintas etapas
23 de vida de los organismos; la supervivencia y el crecimiento se vieron beneficiadas
24 cuando se aplicó sombra artificial y transferencia del suelo respectivamente. Los
25 profesionales en restauración ecológica pueden priorizar la supervivencia de las
26 plántulas en condiciones adversas y su crecimiento en sitios con degradación
27 menos severa o aplicar intervenciones de manera secuencial a través del tiempo.

28

29 **Palabras clave**

30 Conflicto entre etapas de vida, Regeneración forestal; Sombra; Transferencia de
31 suelo, *Quercus*

32 **Implicaciones para la Practica**

33 • La intervención de restauración que tiene como objetivo mejorar las tasas de
34 establecimiento de plántulas puede tener efectos opuestos dependiendo de las
35 especies, la etapa de vida de las plántulas y las condiciones microambientales.

36 • Combinar diferentes intervenciones de restauración no necesariamente produce
37 mejoras adicionales para el establecimiento de plántulas.

38 • La emergencia y supervivencia de las plántulas de encino en el área degradada
39 se incrementó más por la sombra artificial que por la transferencia del suelo.

40 • Las plántulas crecieron más rápido en las unidades con transferencia de suelo del
41 bosque, pero en ellas se registraron las tasas de mortalidad más altas.

- 1 • Identificar las interacciones entre las diferentes barreras al establecimiento de la
- 2 plántula es importante para comprender la dinámica de la regeneración de los
- 3 encinos.
- 4

1 **Introducción**

2 A nivel mundial, la cobertura forestal disminuyó en 185 millones de ha entre el 2000
3 y 2010 (FAO 2015), y muchos de los bosques restantes están fragmentados y
4 degradados (Hansen et al. 2013). Un millón y medio de personas, 74% de las que
5 viven en condiciones de pobreza, dependen de suelos degradados para su
6 subsistencia y se ven obligadas a usar prácticas de agricultura y de gestión de
7 recursos subóptimas que degradan aún más el paisaje (IPBES 2018). Estos
8 bosques presentan una modificación severa en su estructura, funcionamiento y
9 diversidad de plantas (Chazdon et al. 2009) y a menudo se reducen a fragmentos
10 dispersos inmersos en una matriz mosaico con parches de diferentes usos de suelo
11 (Taubert et al. 2018). La restauración de parches impactados en paisajes
12 modificados por actividades humanas (PMAH) es clave para mantener la
13 biodiversidad forestal y el funcionamiento del ecosistema (Arroyo-Rodríguez et al.
14 2020; Chazdon et al. 2016), que a su vez es esencial para el bienestar de las
15 poblaciones rurales (Aronson & Alexander y Alexander 2013; Brancalion et al.
16 2013).

17 El manejo y la restauración de los ecosistemas forestales en paisajes como estos
18 es un desafío, ya que la sucesión puede ser interrumpida y las condiciones
19 ambientales actuales pueden diferir de los requisitos de nicho de la vegetación local
20 climax (Arroyo-Rodríguez et al. 2017). En lo particular, la germinación y el
21 establecimiento de plántulas de árboles pueden estar severamente limitados por
22 factores ubicados en el suelo y subsuelo (Gómez-Aparicio et al. 2005; Badano et al.
23 2017). Sobre el suelo, los altos niveles de luz en los claros causan fotoinhibición en
24 plántulas tolerantes a la sombra debido a la incapacidad de su aparato fotosintético
25 para disipar el exceso de energía de la luz. Las plántulas expuestas a altos niveles
26 de radiación solar a menudo sufren una mayor mortalidad y/o problemas en el
27 crecimiento (Lambers et al. 2008). Además, la baja humedad del suelo y atmosférica
28 en micrositios expuestos directamente al sol, a menudo son factores limitantes
29 críticos para el crecimiento de las plantas, a los que las plántulas responden con
30 adaptaciones funcionales como engrosar sus hojas para reducir la transpiración
31 foliar (Lambers et al. 2008). La sombra natural o artificial proporcionada por las
32 plantas nodriza o por prototipos de sombra artificial mejoran la germinación y el
33 desempeño general de las plántulas de las especies de árboles que son intolerantes
34 a la sequía y a la exposición solar (Badano et al. 2011, 2009). Así, una técnica de
35 restauración común en tales sitios es la plantación de plántulas en sombra artificial
36 o natural (Badano et al. 2011; González-Salvatierra et al. 2013; Rey-Benayas et al.
37 2005).

38 Además, los factores del subsuelo en los claros de bosques producidos por
39 actividades humanas también desafían el crecimiento de las plantas. La absorción
40 vegetal de nutrientes en suelos previamente utilizados para la agricultura o
41 ganadería a menudo se ve obstaculizada debido al agotamiento de sus nutrientes y
42 compactación de los suelos, la baja capacidad de retención de agua y el
43 empobrecimiento de comunidades microbianas (Foley et al. 2005). Una intervención
44 de restauración que se aplica frecuentemente en sitios que se ven completamente

1 privados de su suelo (como en las minas abandonadas), consiste en la transferencia
2 de la capa superior del suelo de ecosistemas sanos a los sitios objetivo. Este tipo
3 de transferencia implica la introducción de nutrientes del suelo, materia orgánica,
4 comunidades microbianas y propágulos vegetales del sitio donante (Rivera et al.
5 2014; Douterlungne et al. 2018).

6 Bajo las condiciones del campo, los factores que denigran las condiciones sobre el
7 suelo y subsuelo interactúan de manera compleja con otras condiciones
8 microambientales y forman una interacción compleja de múltiples barreras cuyo
9 impacto en la regeneración forestal aún es poco conocida (Kabeya et al. 2003;
10 Osone et al. 2008; Arosa et al. 2015). Por lo tanto, las intervenciones de restauración
11 que tienen como objetivo abordar una barrera individual pueden no tener siempre
12 éxito en mejorar el establecimiento de árboles. Además, las especies de árboles
13 pasan por diferentes etapas de vida desde la germinación hasta el árbol adulto
14 (Schupp 1995). Estudios anteriores sugieren que los requisitos del hábitat varían en
15 las diferentes etapas (Leverkus et al. 2016; Rousset y Lante 2000). Este proceso,
16 conocido como "*conflicto entre etapas de vida- conflicting life stages*", representa un
17 reto para el diseño de estrategias de restauración como la germinación,
18 supervivencia y crecimiento que pueden requerir diferentes intervenciones de
19 restauración. En particular, la transición de la semilla a la plántula representa un
20 cuello de botella para la regeneración espontánea (Pérez-Ramos et al. 2012).

21 Los bosques de encino son un sistema de clímax dominante común en el hemisferio
22 norte y las regiones montañosas tropicales. Estos bosques se destacan por su
23 funcionalidad y diversidad (Nixon 2006). Proporcionan un hábitat para un gran
24 número de plantas epifitas y de sotobosque, mientras que las bellotas sirven como
25 una fuente importante de alimentos para la mayoría de los granívoros que viven en
26 los bosques y que regulan las poblaciones de depredadores superiores (McShea
27 2000). Sin embargo, muchos bosques de encino en PMAH sufren un déficit de
28 regeneración que disminuye su persistencia a largo plazo (Urbieta et al. 2011;
29 Ibáñez et al. 2017; Perea et al. 2017; Pérez-Ramos et al. 2012).

30 Se han probado varias estrategias con diversos grados de éxito para mejorar el
31 establecimiento de las plántulas de encino en paisajes impactados, incluidas el
32 trasplante de plántulas bajo plantas nodriza (Badano et al. 2016; Rivas-Rivas et al.
33 2017), estructuras de sombras artificiales (González-Salvatierra et al 2013), o
34 transferir la capa superior del suelo de los bosques saludables cercanos
35 (Douterlungne et al. 2018). Aunque el establecimiento de plántulas en condiciones
36 de campo se ve obstaculizado principalmente a largo plazo por la interacción de
37 varias barreras, los estudios de restauración generalmente se centran en períodos
38 cortos y un solo factor estresante. Por lo tanto, hay poca información disponible
39 sobre cómo el impacto de ciertas barreras en la regeneración de los árboles varía
40 en diferentes etapas de la vida o cómo interactúan estas barreras con otras
41 condiciones ambientales.

42 En este estudio, evaluamos cómo la transferencia de la capa superior del suelo, la
43 sombra artificial, y una combinación de estas como intervenciones de restauración,
44 pueden mejorar el establecimiento de plántulas de encino en una PMAH tropical.
45 Monitoreamos durante un periodo de 63 semanas para abordar las siguientes

1 preguntas: 1) ¿El establecimiento de las plántulas de encino en un PMAH puede
2 ser incrementado mejorando las malas condiciones del suelo o reduciendo la
3 exposición al sol? 2) ¿La combinación de dos intervenciones de restauración mejora
4 el establecimiento de plántulas de encino más que cuando cada intervención se
5 aplica por separado? 3) ¿El resultado de una intervención de restauración particular
6 cambia de acuerdo con las especies y la etapa de vida de las plántulas?

7 **Métodos**

8 **Área de estudio**

9 Este estudio se desarrolló en un bosque de encino perturbado ubicado en el estado
10 de San Luis Potosí, que corresponde al centro de México (21° 54' 46.4" N y 100°
11 21' 37.9" W, 1773 MSNM). El disturbio consistió en el pastoreo libre del ganado, la
12 extracción de productos no maderables y la remoción de la vegetación de los sitios
13 para uso agrícola. El paisaje resultante es una matriz mosaico de parches
14 degradados con un terreno sin cobertura vegetal sumergido en restos de bosques
15 primarios. La temperatura media anual es de 16.3° C y la precipitación anual
16 promedia 732.9 mm con una temporada de lluvias entre junio y noviembre, seguido
17 de una estación seca con menos de 20 mm por mes (Fernández-Eguarte et al.
18 2012). Los suelos forestales son litosoles poco profundos cubiertos por una capa
19 superior del suelo rica en humus de aproximadamente 10-15 cm de profundidad
20 (Vargas-Márquez 1984) y una capa de arena de hasta 1 m de profundidad. Las
21 especies de encinos dominantes locales en los parches forestales incluyen *Quercus*
22 *eduardii* Trel., *Q. viminea* Trel. y *Q. resinosa* Liebm. Nuestro sitio experimental está
23 ubicado en un claro con una pendiente de 10-15 ° hacia el norte y contiene suelo
24 erosionado compactado sin materia orgánica y alta escorrentía de agua de lluvia.
25 Este suelo, localmente conocido como "tepetate", es un resultado común del uso
26 agrícola prolongado en las laderas y con frecuencia permanece durante décadas
27 con poca vegetación recolonizante.

28 **Diseño experimental**

29 Se realizó un diseño de bloques aleatorizado colocando veinte unidades
30 experimentales circulares de 0.64 m² cada una y 90 cm de altura, que fueron
31 cercadas con una malla de alambre (apertura de 13 mm) para excluir pequeños
32 herbívoros y granívoros. Cada unidad experimental se dividió en diez secciones
33 iguales, en cada sección se colocó al azar una bellota de cada una de las dos
34 especies de encino seleccionadas, terminando con 20 bellotas por unidad
35 experimental o 400 semillas en todo el experimento. Una de las siguientes
36 intervenciones de restauración se aplicó dentro de cada unidad experimental: (i)
37 sombra artificial, (ii) transferencia de suelo de bosque, (iii) transferencia de suelo de
38 bosque + sombra artificial y, (iv) control (en adelante abreviado como "sombra",
39 "suelo", "sombra + suelo" y "control" respectivamente). Cada tratamiento incluyó
40 cinco réplicas (bloques), y las unidades experimentales con sombra estaban
41 cubiertas con malla sombra al 50%. El suelo forestal tenía mayor disponibilidad de
42 nutrientes que el suelo degradado (Tabla 1). El tratamiento de transferencia de la
43 capa superior del suelo del bosque consistió en remover los 10 cm superiores en

1 cinco sitios diferentes (aproximadamente de cinco m² cada uno) del bosque
2 adyacente y mezclar completamente para homogeneizar el sustrato. La capa
3 superficial del bosque incluía tres capas diferentes: (1) hojarasca del bosque o hojas
4 enteras secas, (2) mantillo en descomposición y (3) partículas de suelo mineral con
5 materia orgánica descompuesta. Se mantuvieron estas tres capas con la remoción
6 y mezcla de cada una de ellas por separado, agregándoles material en proporciones
7 similares desde el sitio donante. Las unidades experimentales que recibieron la
8 capa superior del suelo se excavaron previamente a una profundidad de 10 cm;
9 Esta profundidad se eligió en función de la cantidad mínima de la capa superior del
10 suelo a transferir necesaria para enriquecer al sitio del donatario con suficiente
11 actividad microbiana y nutrientes (Rivera et al. 2014). Los 10 cm superiores de suelo
12 en todas las unidades experimentales fueron perturbados mecánicamente con un
13 pico para estandarizar la compactación y la aireación.

14 **Selección y manejo de especies**

15 Seleccionamos *Quercus eduardii* Trel. y *Quercus viminea* Trel. basados en la
16 abundancia local y la presencia de bellotas durante el montaje del experimento.
17 Ambas especies son endémicas de México y pertenecen a la sección Lobatae
18 (Sabás-Rosales et al. 2015). Ambas son especies subcaducifolias asociadas con
19 suelos ígneos y sedimentarios y se consideran típicos de las etapas de sucesión
20 intermedias. Entre julio y agosto de 2015, recolectamos bellotas debajo de un
21 mínimo de cinco árboles parentales para cada especie. Las bellotas se
22 desinfectaron usando una solución de cloro al 10% y se almacenaron a 4 °C para
23 retrasar su germinación. Dos días antes de la siembra, aplicamos la prueba de
24 flotabilidad para descartar a las bellotas inviábiles (Gribko y Jones 1995; Morina et
25 al. 2017). Las bellotas viables se hidrataron durante 24 a 48 horas en agua a
26 temperatura ambiente para estandarizar el contenido de agua relativa y reducir el
27 sesgo experimental. Las bellotas fueron sembradas a 2 cm de profundidad en todas
28 las unidades experimentales el 4 de septiembre de 2015.

29 **Análisis de suelo**

30 Para cada tratamiento experimental, recolectamos cinco núcleos de suelo de 100 g
31 a 20 cm de profundidad, de los cuales realizamos una muestra compuesta de 400
32 g. Estas muestras se llevaron al laboratorio, donde se determinó la textura del suelo
33 con el método del hidrómetro de Bouyucus y el pH además de los respectivos
34 métodos electrométricos. Cuantificamos el contenido de materia orgánica del suelo
35 con el protocolo Walkley y Black (Salehi et al. 2011), mientras que el método de
36 acetato de amonio/plata se utilizó para evaluar los cationes intercambiables.
37 Finalmente, determinamos el contenido de nitrógeno en el suelo (NH³⁻ y NO⁴⁺ por
38 separado) y el fósforo total utilizando la técnica de la colorimetría (Pansu y
39 Gautheyrou 2006).

40 **Evaluación del desempeño de las plántulas y las condiciones ambientales**

41 La emergencia, supervivencia y crecimiento fueron monitoreadas quincenalmente
42 durante los primeros dos meses después del comienzo del experimento, después,
43 mensual, bimensual y cuatrimestralmente durante el primer, segundo y tercer año
44 de crecimiento respectivamente. Las plántulas fueron registradas como muertas

1 cuando sus órganos aéreos estaban completamente marchitos y se rompían al
2 tocarlas, mientras que las plántulas que rebrotaron fueron registradas como vivas
3 por el resto del experimento. La altura de las plántulas fue registrada como la
4 distancia vertical máxima entre el suelo y el ápice del tallo más alto. El diámetro
5 basal del tallo fue registrado a un centímetro del nivel del suelo. Como el nivel del
6 suelo presentaba pequeñas oscilaciones después de los eventos de precipitación,
7 se marcaron los puntos basales de medición con tinta líquida de corrector. Las
8 reducciones en el tamaño o diámetro fueron comunes debido a la parcial marchitez
9 de las plántulas durante los meses cálidos y secos.

10 Se registraron diversas variables para cuantificar el estrés de las plantas. En febrero
11 del 2019, fueron seleccionadas aleatoriamente tres plántulas supervivientes con al
12 menos tres hojas completas y maduras por unidad experimental. Se registró la
13 fluorescencia de la clorofila para estimar el rendimiento cuántico efectivo del
14 fotosistema II (F_v/F_m), con un fluorómetro de la clorofila (Opti-sciences) en los días
15 soleados entre las 11:00 y 13:00 hrs. En mayo del mismo año, se cosecharon las
16 hojas y se guardaron herméticamente en bolsas de plástico selladas y colocadas en
17 hielo para prevenir la pérdida de agua. El área foliar específica (AFE) también fue
18 registrado con un máximo de tres horas postcosecha con un Medidor Portable de
19 Área LI-Cor, LI-3000C. El AFE, cambia con las variables ambientales (Dwyer et al.
20 2014) y se correlaciona cercanamente con la tasa de crecimiento relativo (Osone et
21 al. 2008). Sin embargo, el AFE es considerado un rasgo importante que indica el
22 fitness de las especies en sus ambientes, especialmente para brinzales que crecen
23 bajo condiciones de alta radiación solar como en el caso de nuestro sitio
24 experimental (Sterck et al. 2006; Poorter et al. 2009). Contenido Porcentual Φ_{PSII}
25 de Agua (CPA) fue usado como una subrogación del estado hídrico de las plántulas
26 en el campo como un determinante de la actividad metabólica y supervivencia de
27 las hojas (Ogburn y Edwards 2012; Sinclair y Ludlow 1985), y se correlaciona
28 negativamente con el estrés hídrico y el potencial hídrico del xilema antes del
29 amanecer (Ψ_{pd}) (Chirino et al. 2011). Esta variable fue calculada basados en la
30 pérdida de biomasa: $CPA = (B_f/B_s)/B_f$ donde B_f es la biomasa fresca y B_s es la
31 biomasa seca. Las hojas fueron secadas en prensas botánicas y puestas dentro de
32 una estufa con ventilador a una temperatura de 60°C hasta alcanzar un peso
33 constante de la biomasa (Aproximadamente 72 hrs).

34 Para las condiciones ambientales, se registró el contenido relativo de humedad en
35 el suelo de cada unidad experimental con una sonda reflectómetro del dominio del
36 tiempo (©Field Scout TDR 300, Spectrum Technologies) a una profundidad del
37 suelo de 7.6 cm. Los valores de humedad del suelo se promediaron por unidad
38 experimental con base a tres mediciones puntuales aleatorias tomadas alrededor
39 del mediodía durante 18 eventos de monitoreo. La temperatura y humedad
40 atmosférica promedio se registró cada 60 minutos con mínimo dos sensores por
41 tratamiento (HOBO U23, ONSET Computer Corporation, USA) a una altura de 100
42 centímetros.

43 **Análisis estadísticos**

44 Las tasas de emergencia y supervivencia se evaluaron usando el análisis de curvas
45 no paramétricas de Kaplan-Meier y comparamos los tratamientos con un análisis de

1 riesgos proporcionales de Cox. La importancia general del modelo se evaluó con
2 pruebas de razón de verosimilitud o pruebas de rango logarítmico no paramétricas
3 basadas en estadísticas de chi-cuadrado (Therneau & Grambsch 2010). Se aplicó
4 una prueba pareada post hoc de las curvas de supervivencia con la corrección de
5 Bonferroni para evaluar las diferencias significativas entre cada posible par de
6 tratamientos.

7 La altura y el diámetro se compararon entre tratamientos de restauración y especies
8 mediante regresiones de efectos mixtos de medidas repetidas. Los modelos mixtos
9 fueron totalmente factoriales con la sombra y suelo, así como en su interacción y
10 como factores fijos. En cuanto a los factores aleatorios, comenzamos anidando
11 bloques en el tiempo y luego definimos los modelos mínimos adecuados usando
12 pruebas de razón de verosimilitud como se describe en (Zuur et al. 2009). Se usaron
13 las mismas aproximaciones de modelos mixtos para modelar las variables de estrés
14 (PSII, CRA, y AFE) entre tratamientos y especies, aunque sin la variable tiempo ya
15 que estas variables se registraron sin mediciones repetidas. Se usaron los
16 coeficientes relativos de los parámetros para deducir la dirección y tamaño de cada
17 efecto modelado (Grace & Bollen 2005). Adicionalmente, también clasificamos los
18 cuatro tratamientos experimentales según su contribución al rendimiento de las
19 plántulas. Por lo tanto, también modelamos los mismos datos con ANDEVAS de
20 efectos mixtos y aplicamos pruebas pareadas post hoc. Los valores de P resultantes
21 de las ANDEVAS y las pruebas pareadas post hoc también fueron incluidas en los
22 paneles de las figuras cuando fue posible. Todos los supuestos del modelo se
23 verificaron visualmente con gráficas de cuantiles y residuales (Crawley 2013). Todos
24 los análisis estadísticos se llevaron a cabo utilizando R versión 3.6.2 (R Core Team
25 2020). Ejecutamos modelos de supervivencia y mixtos con scripts personalizados
26 basados en el paquete de supervivencia (Therneau 2020) y nlme (Pinheiro J et al.
27 2020) respectivamente.

28 **Resultados**

29 **Emergencia y supervivencia**

30 Todas las estrategias de restauración mejoraron significativamente las tasas de
31 emergencia, pero este efecto varió entre las especies (Fig. 1, Cuadro S1). Si bien
32 *Q. viminea* no se desempeñó de manera diferente entre los tratamientos de
33 restauración, *Q. eduardii* emergió más bajo el tratamiento de sombra. Para ambas
34 especies, la combinación de transferencia de suelo forestal y sombra artificial fue
35 menos efectiva para incrementar las tasas de emergencia que en cada tratamiento
36 por separado. Sin diferenciar entre tratamientos, *Q. viminea* registró una mayor tasa
37 de emergencia que *Q. eduardii* (Razón de Riesgo Proporcional: 1.439 ± 0.19 , $P =$
38 0.05).

39 La probabilidad de supervivencia para todos los tratamientos disminuyó
40 gradualmente durante los primeros meses de la evaluación, cayendo severamente
41 un año después del establecimiento y estabilizándose después de dos años.
42 Durante el primer año de evaluación no se registraron diferencias en la probabilidad
43 de supervivencia entre tratamientos de restauración para ninguna especie. La

1 mortalidad alcanzó su punto máximo cuando la temperatura y la humedad relativa
 2 alcanzaron sus respectivos máximos anuales (38° C) y mínimos (2%). Después de
 3 dos años de evaluación, se registraron tasas de supervivencia más altas para *Q.*
 4 *eduardii* (Razón de riesgo: 1,748 ± 0,12, P < 0,001) y las probabilidades de
 5 supervivencia divergieron significativamente entre los tratamientos (Fig. 1, Cuadro
 6 S1). Las plántulas en el tratamiento de sombra tuvieron la mayor probabilidad de
 7 supervivencia; 60,65% para *Q. eduardii* y 40,92% para *Q. viminea*. La respuesta de
 8 las plántulas de ambas especies a la adición de sombra artificial dependió del tipo
 9 de suelo, duplicando su tasa de supervivencia en el suelo nativo erosionado, pero
 10 manteniéndose constante en el suelo forestal transferido (Fig. 1).

11

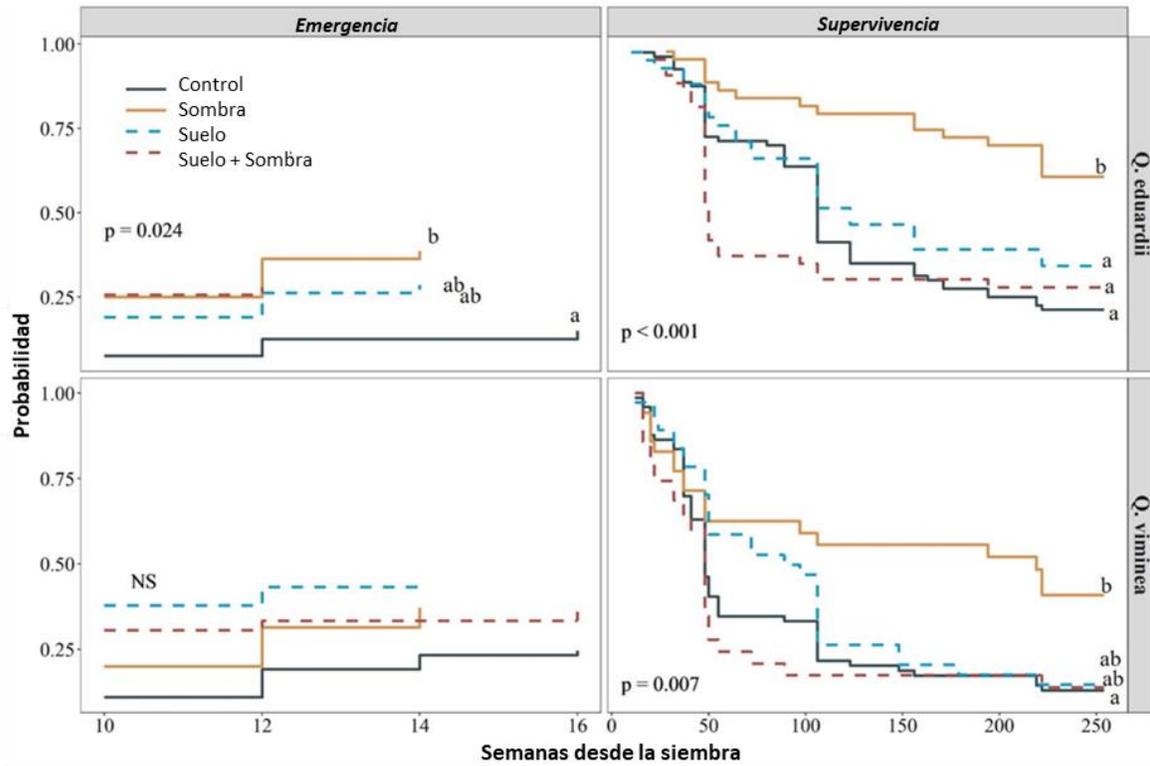
12 Cuadro 1. Propiedades fisicoquímicas del suelo degradado y forestal. P: Fósforo, NH₄: Amonio, NO₃:
 13 Nitratos de amonio, Na: Sodio, K: Potasio, Ca: Calcio, Mg: magnesio

14

Tipo de suelo	Humedad del suelo (%)	Materia Orgánica (%)	pH (mg/kg)	P	NH ₄ (mg/kg)	NO ₃	Bases intercambiables				Capacidad de Intercambio Catiónico	
							Na (mg/kg)	K (mg/kg)	Ca (mg/kg)	Mg (mg/kg)	NH ₄ (mg/kg)	cmol (NH ₄ /kg)
Suelo forestal	10.4	8	7.11	18.3	3.6	4.8	39.7	107.8	700.4	121	1753.2	9.7
Suelo desnudo	3.5	2.2	5.05	2.3	1.7	0.4	12.4	77	96	40.5	534.3	3

15

1



2

3

4

5

6

7

8

9

Figura 1. Curvas de Kaplan-Meier de plantas de dos especies de *Quercus* de 55 meses de edad sembrados en un área erosionada con diferentes niveles de sombra y con transferencia de suelo de bosque. Cada panel representa un modelo diferente; las curvas con diferentes letras son significativamente diferentes según las pruebas por pares con corrección de Bonferroni. Los valores de P en los paneles corresponden a pruebas de relación de probabilidad de los modelos de riesgos proporcionales de Cox (ver Cuadro S1 para visualizar resultados completos del modelo).

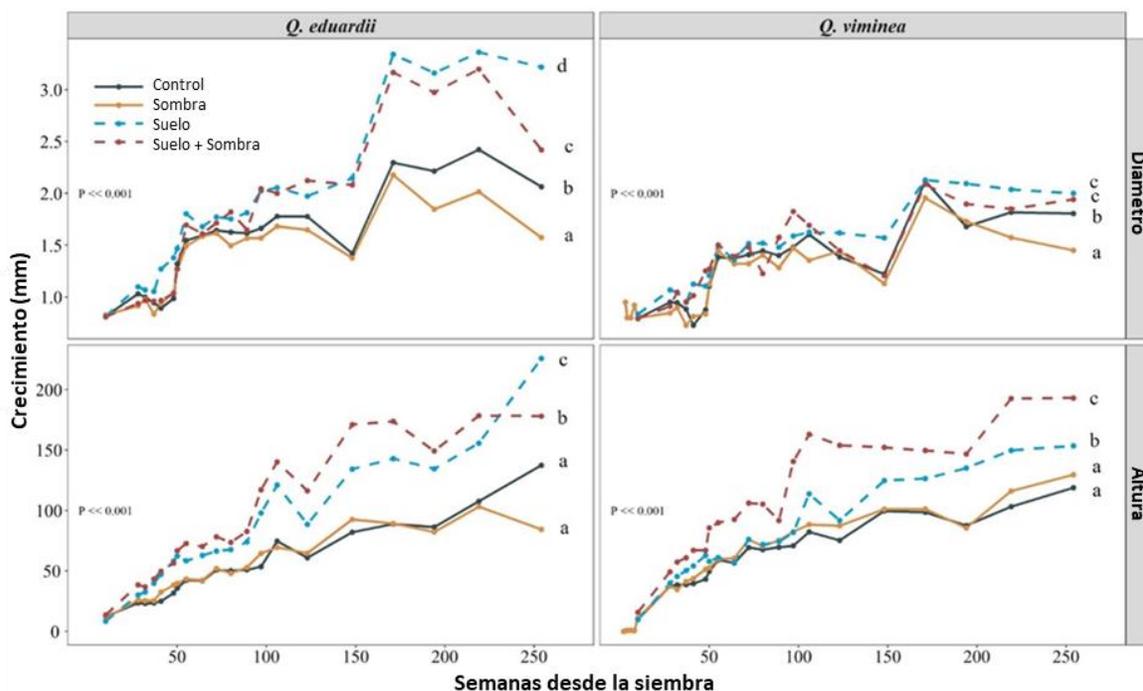
1 Cuadro S1. Relaciones de riesgo (\pm error estándar). Pruebas de relación de probabilidad de los
 2 modelos de riesgos proporcionales de Cox que evalúan el efecto de agregar sombra artificial,
 3 transferir suelo del bosque, así como su interacción en la emergencia de las plántulas y la
 4 supervivencia de dos especies de *Quercus* en un Paisaje Modificado por Actividades Humanas. Las
 5 relaciones de riesgo se calculan contra el tratamiento de control y las pruebas de relación de
 6 probabilidad evalúan el modelo completo contra un modelo nulo.

	Especies	Intervención	Cociente de riesgo	z	P	Prueba de verosimilitud
Emergencia	<i>Q. eduardii</i>	Sombra	1.1 \pm 1.1	2.917	0.0035	LRT = 9.44
		Suelo	0.74 \pm 0.74	1.810	0.0704	df = 3
		Sombra x Suelo	-1.85 \pm -1.85	-1.952	0.0510	P = 0.02396
	<i>Q. viminea</i>	Sombra	1.68 \pm 1.68	1.474	0.1405	LRT = 6.08
		Suelo	2.21 \pm 2.21	2.384	0.0171	df = 3
		Sombra x Suelo	0.43 \pm 0.43	-1.642	0.1006	P = 0.108
Supervivencia	<i>Q. eduardii</i>	Sombra	0.34 \pm 0.34	-3.960	0.0001	LRT = 23.56
		Suelo	0.75 \pm 0.75	-1.278	0.2014	df = 3
		Sombra x Suelo	4.58 \pm 4.58	3.989	0.0001	P < 0.001
	<i>Q. viminea</i>	Sombra	0.48 \pm 0.48	-2.800	0.0051	LRT = 12.19
		Suelo	0.78 \pm 0.78	-1.087	0.2769	df = 3
		Sombra x Suelo	3.2 \pm 3.2	3.111	0.0019	P = 0.007

7
8

1 Crecimiento y respuestas funcionales

2 El crecimiento de las plántulas difirió significativamente entre tratamientos y
3 especies (Fig. 2). Sesenta y tres meses después del establecimiento, *Q. eduardii*
4 registró tallos significativamente más gruesos y altos que *Q. viminea* en todos los
5 tratamientos (ANDEVA de medidas repetidas del diámetro y la altura
6 respectivamente: $F_{1, 4129} = 201,1, P < 0,001$; $F_{1, 4176} = 201,1, P < 0,001$), excepto
7 en los sitios de sombra + suelo donde ambas especies crecieron a la misma altura.
8 La transferencia de suelo forestal aumentó el crecimiento del diámetro de las
9 plántulas en un 49 %, mientras que la aplicación de sombra artificial lo redujo en un
10 22 % (Cuadro S3). Las tasas de crecimiento del primer año no se vieron afectadas
11 por las estrategias de restauración.



12

13 Figura 2. Curvas de incrementos totales de diámetro y altura de dos especies de Quercus de 55
14 meses de edad, sembrados en un área erosionada con diferentes niveles de sombra y con
15 transferencia de suelo de bosque. Cada panel representa un modelo diferente. Tratamientos con
16 diferentes letras son significativamente diferentes según las pruebas por pares basadas en el modelo
17 de ANDEVA de efectos mixtos, su valor P se incluye en cada panel (consulte la Tabla S2 para
18 obtener resultados completos del modelo).

19 Cuadro S2. Lado izquierdo de la línea gris vertical: regresiones factoriales completas de efectos
20 mixtos que evalúan el efecto de agregar sombra artificial y transferir la capa superior del suelo de
21 bosque sobre los incrementos totales de diámetro y altura de dos especies de Quercus sembradas
22 en un Paisaje Modificado por Actividades Humanas. Los coeficientes representan intersecciones
23 para los niveles de control y las diferencias en las pendientes los otros efectos. Las pruebas-t evalúan
24 si los coeficientes son significativamente diferentes a cero.

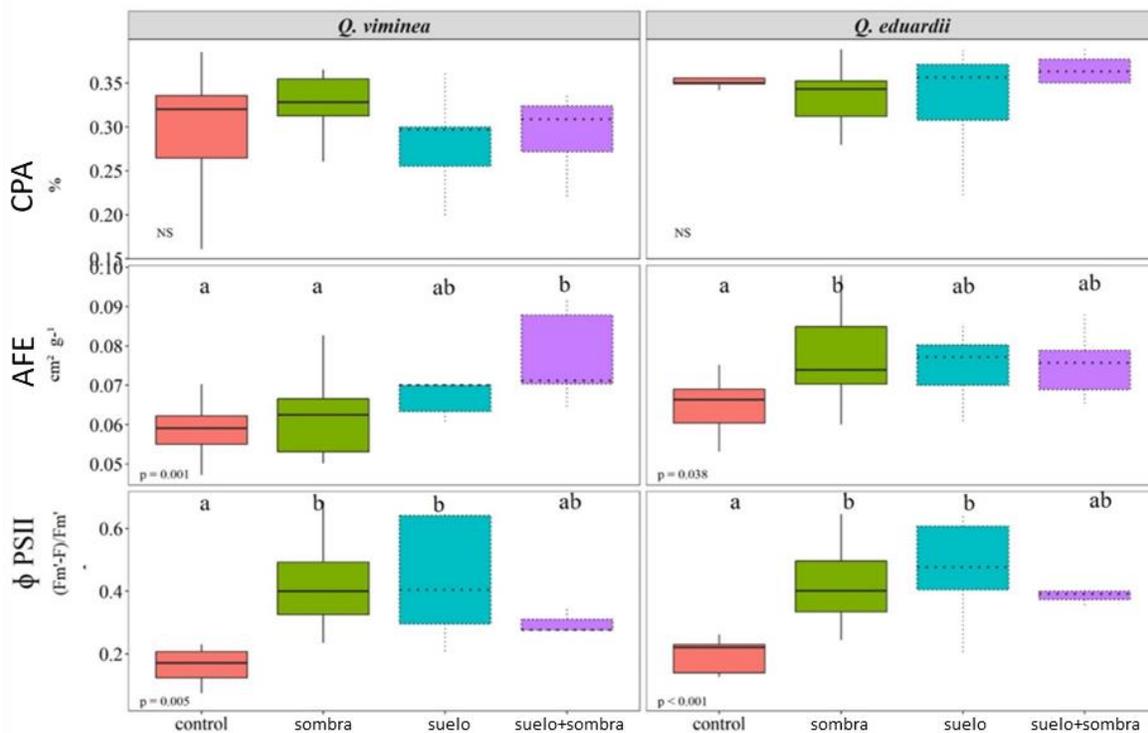
25 Lado derecho de la línea gris vertical: ANDEVA de efectos mixtos que evalúa las diferencias entre
26 las cuatro intervenciones de restauración

27

Variable	Especies	Regresión						ANDEVA		
		Efecto	Coefficiente	E. E.	df	t-value	P	F	df	P
Diámetro	<i>Q. eduardii</i>	Control	1.558	0.125	2643	12.459	<0.001	75.725	3, 2661	<< 0.001
		Sombra	-0.129	0.024	2643	-5.256	<0.001			
		Suelo	0.307	0.026	2643	11.591	<0.001			
		Sombra x Suelo	-0.007	0.039	2643	-0.168	0.867			
	<i>Q. viminea</i>	Control	1.274	0.076	1443	16.840	<0.001	17.580	3, 1465	<< 0.001
		Sombra	-0.063	0.023	1443	-2.796	0.005			
		Suelo	0.136	0.023	1443	5.841	<0.001			
		Sombra x Suelo	0.026	0.037	1443	0.699	0.485			
Altura	<i>Q. eduardii</i>	Control	56.257	8.534	2682	6.592	<0.001	155.880	3, 2700	<< 0.001
		Sombra	-1.548	1.748	2682	-0.885	0.376			
		Suelo	26.543	1.890	2682	14.042	<0.001			
		Sombra x Suelo	10.420	2.828	2682	3.684	<0.001			
	<i>Q. viminea</i>	Control	57.981	7.799	1450	7.434	<0.001	54.591	3, 1473	<< 0.001
		Sombra	2.360	1.809	1450	1.305	0.192			
		Suelo	11.302	1.872	1450	6.038	<0.001			
		Sombra x Suelo	18.176	2.998	1450	6.062	<0.001			

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12

El porcentaje de contenido de agua de la hoja no se vio afectado significativamente por la sombra, el tratamiento del suelo o una combinación de estos para ninguna de las especies (Fig. 3, Cuadro S3). El AFE más bajo para ambas especies y la eficiencia fotosintética para *Q. eduardii* se registraron en las plántulas que crecieron en el tratamiento control. En cuanto a las comparaciones interespecíficas (Cuadro S4), *Q. viminea* tuvo un AFE más bajo en el tratamiento de sombra y transferencia de suelo, mientras que *Q. eduardii* registró un mayor contenido de agua en todas las intervenciones de restauración, pero no en el tratamiento combinado (sombra + transferencia de suelo). La misma especie también presentó un mayor rendimiento en la eficiencia fotosintética en el tratamiento suelo + sombra.



1
2
3
4
5
6
7
8
9

Figura 3. Contenido porcentual de agua (CPA) en hojas; área foliar específica (AFE) y fluorescencia de clorofilo (($F_m' - F$) / F_m') de plantas de dos especies de *Quercus* de 55 meses de edad sembrados en un área erosionada con diferentes niveles de sombra y con transferencia de suelo de bosque. Cada panel representa un modelo diferente. Tratamientos con diferentes letras son significativamente diferentes según las pruebas por pares basadas en el modelo de ANDEVA de efectos mixtos, su valor P se incluye en cada panel (ver Cuadro S3 para obtener resultados completos del modelo).

1 Cuadro S3. Lado izquierdo de la línea gris vertical: regresiones factoriales completas de efectos
 2 mixtos que evalúan el efecto de agregar sombra artificial y transferir la capa superior del suelo de
 3 bosque sobre tres variables fisiológicas de dos especies de Quercus sembradas en un Paisaje
 4 Modificado por Actividades Humanas. Los coeficientes representan intersecciones para los niveles
 5 de control y las diferencias en las pendientes los otros efectos. Las pruebas-t evalúan si los
 6 coeficientes son significativamente diferentes a cero.
 7 Lado derecho de la línea gris vertical: ANDEVA de efectos mixtos que evalúa las diferencias entre
 8 las cuatro intervenciones de restauración.
 9 CPA: contenido porcentual de agua; AFE: área foliar específica; (FM'-F) / Fm'): rendimiento cuántico
 10 del fotosistema II.
 11

Variable	Especies	Efecto	Regresión				ANDEVA	
			Coefficiente	E.E.	t-value	P	F	P
CPA (%)	<i>Q. vaminea</i>	Control	0.290	0.021	13.542	0.000	1.9	0.151
		Suelo	-0.002	0.021	-0.095	0.925		
		Sombra	0.040	0.021	1.868	0.072		
		Sombra x Suelo	-0.017	0.030	-0.583	0.564		
	<i>Q. eduardii</i>	Control	0.349	0.016	22.467	0.000	0.982	0.414
		Suelo	-0.021	0.018	-1.172	0.250		
		Sombra	-0.016	0.022	-0.713	0.482		
		Sombra x Suelo	0.048	0.027	1.756	0.089		
CPA (cm ² g ⁻¹)	<i>Q. vaminea</i>	Control	0.060	0.004	17.040	0.000	5.828	0.003
		Suelo	0.008	0.004	2.140	0.041		
		Sombra	0.003	0.004	0.689	0.496		
		Sombra x Suelo	0.007	0.006	1.222	0.231		
	<i>Q. eduardii</i>	Control	0.065	0.003	20.779	0.000	1.507	0.023
		Suelo	0.010	0.004	2.491	0.019		
		Sombra	0.012	0.004	2.761	0.010		
		Suelo x Sombra	-0.011	0.006	-1.928	0.063		
φPSII (Fm'-f)/Fm'	<i>Q. vaminea</i>	Control	0.201	0.065	3.087	0.006	5.313	0.0085
		Suelo	0.191	0.062	3.106	0.006		
		Sombra	0.201	0.049	4.099	0.001		
		Suelo x Sombra	-0.255	0.094	-2.697	0.015		
	<i>Q. eduardii</i>	Control	0.203	0.038	5.317	0.000	20.68	< 0.001
		Suelo	0.261	0.037	7.154	0.000		
		Sombra	0.228	0.032	7.191	0.000		
		Suelo x Sombra	-0.293	0.054	-5.471	0.000		

12
 13

1 **Discusión**

2 Todos los tratamientos de restauración implementados mejoraron el rendimiento de
3 las plántulas; sin embargo, sus efectos variaron según la etapa ontogénica, el
4 microambiente y la especie.

5 **Los resultados de la restauración variaron entre las etapas de la vida**

6 La efectividad de nuestras manipulaciones ambientales para mejorar el rendimiento
7 de las plántulas varió con el tiempo y produjo efectos antagónicos entre las
8 diferentes etapas de la vida. Además, la transferencia de suelo forestal mejoró la
9 emergencia de *Q. viminea* durante su primer año y redujo su supervivencia durante
10 su segundo año. Si bien las tasas de crecimiento del primer año no fueron sensibles
11 a las intervenciones de restauración, el crecimiento posterior se vio afectado
12 particularmente por la transferencia del suelo superficial.

13 Un árbol pasa por varias etapas ontogenéticas, desde la germinación hasta la
14 muerte por senescencia, y en cada etapa enfrenta diferentes barreras y exige
15 diferentes recursos de su microambiente. Estos conflictos en los requisitos de
16 hábitat a lo largo de las etapas de la vida son comunes entre muchas especies de
17 plantas (Schupp 1995), pero son especialmente pronunciados en las especies del
18 género *Quercus*. Esta sensibilidad dinámica a lo largo del tiempo, a ciertos factores
19 estresantes, se debe a cambios en la ecología y los requisitos del hábitat durante el
20 crecimiento (Espelta et al. 1995; Alvarez-Aquino & Williams-Linera 2012). Las
21 bellotas de los encinos consisten en cotiledones engordados rellenos de
22 carbohidratos que sirven como fuente de energía durante el primer año de
23 crecimiento de las plántulas. En esta etapa temprana, se espera una menor
24 dependencia del medio ambiente y, por lo tanto, una menor sensibilidad a la calidad
25 del suelo (Gómez-Aparicio et al. 2008; Montes-hernández & López-barrera 2013).
26 Sin embargo, a partir del segundo año de vida, las plántulas dependen más de
27 recursos externos y por lo tanto modifican sus respuestas a las intervenciones de
28 restauración. Esto puede explicar por qué nuestras intervenciones de restauración
29 crearon diferencias en las respuestas de las plántulas después de su primer año de
30 crecimiento, o por qué una sola práctica de restauración puede generar efectos
31 opuestos durante las primeras y últimas etapas de la vida de las plántulas.

32 Nuestros datos revelan un conflicto entre supervivencia y crecimiento. Existen
33 compensaciones ya que las plántulas favorecen su crecimiento en condiciones
34 óptimas o evitan la mortalidad en ambientes hostiles (Freschet et al. 2010; de la
35 Riva et al. 2014; Moles et al. 2014). En comparación con el tratamiento control en
36 nuestro experimento, agregar sombra mejoró la supervivencia mientras que el
37 crecimiento se benefició más con la transferencia del suelo.

38 En nuestro experimento, como esperábamos un crecimiento más rápido en el
39 tratamiento de transferencia de la capa superficial del suelo y una mayor
40 supervivencia bajo la sombra artificial, creíamos que se crearían las mejores
41 condiciones microambientales al combinar ambas acciones de restauración. Sin
42 embargo, las unidades con tratamientos combinados no resultaron en las mejores
43 tasas de establecimiento de plántulas. Las plántulas que crecían en los suelos más

1 ricos de hecho invirtieron más recursos en el crecimiento y produjeron una mayor
2 eficiencia fotosintética. Sin embargo, esto tuvo el costo de una mayor mortalidad en
3 comparación con las plántulas que crecían en suelo erosionado. Además, la
4 eficiencia fotosintética aumentó ya sea agregando sombra o transfiriendo la capa
5 superficial del suelo, pero no mejoró aún más cuando se combinaron ambas
6 acciones.

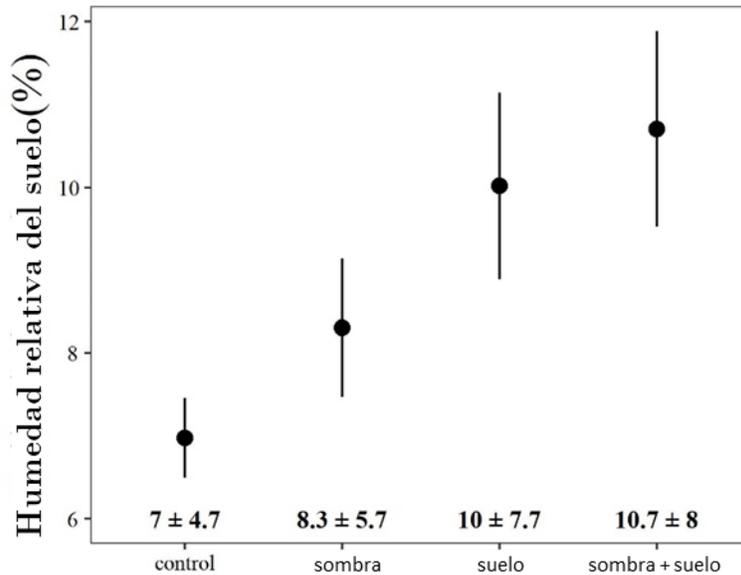
7 **Los resultados de la restauración variaron según las condiciones** 8 **microambientales**

9 Las plántulas respondieron de manera diferente a la misma intervención de
10 restauración según las condiciones microambientales donde crecieron. En nuestro
11 experimento, el efecto de la sombra sobre la emergencia y supervivencia de las
12 plántulas depende de la calidad del suelo; siendo este positivo en suelo degradado
13 pero negativo o neutro en suelo forestal. Se han registrado interacciones
14 antagónicas similares para otras intervenciones de restauración: Las tasas de
15 emergencia de las bellotas de *Q. eduardii* se correlacionan positivamente con la
16 presencia de hojarasca en los claros, pero negativamente en los bosques
17 (Douterlungne et al. 2018); la cobertura de hojarasca mejoró la germinación de
18 bellotas en pastizales con transiciones graduales hacia el bosque, pero no en
19 bordes afilados de pastizales (López-Barrera et al. 2006).

20 Generalmente, las plántulas buscan superar la barrera más estresante para el
21 crecimiento y/o la supervivencia. Estas barreras cambian con diferentes micro-sitios
22 y hábitats. Por ejemplo, (Gómez-Aparicio et al. 2008) observaron un cambio en la
23 barrera de regeneración más crítica para algunos encinos en el Mediterráneo:
24 exceso de luz en lugares secos y exceso temporal de humedad en lugares más
25 húmedos.

26 Además, las intervenciones de restauración, como agregar sombra o la
27 transferencia de suelo forestal, traen consigo una cascada de cambios
28 microambientales. En nuestro sitio de estudio, la introducción de la capa superior
29 del suelo redujo la humedad y la temperatura de una manera más efectiva que
30 agregar sombra artificial (Fig S1 - S3), lo que puede no suceder en el caso de
31 regiones más áridas. El impacto de un determinado estresante ambiental o
32 intervención de restauración cambia de acuerdo con la interacción de estas con
33 otras características abióticas que forman el nicho de regeneración (Rousset &
34 Lepart 2000). Es esta interacción es la que nos permite predecir el desempeño de
35 una plántula, en lugar del efecto aislado de una sola variable (Dong et al. 2012; Plath
36 et al. 2011). Por lo tanto, los resultados de estudios centrados en una sola barrera
37 en un solo sitio deben interpretarse con cautela.

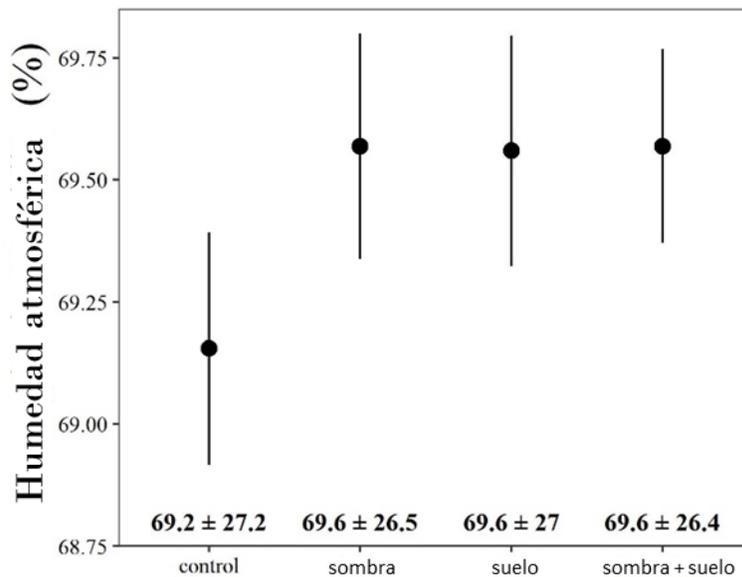
38



1

2 Figura S1. Diferencias significativas de los valores promedio del contenido
 3 volumétrico de agua del suelo a una profundidad de 7.6 cm (ANDEVA de medidas
 4 repetidas: $F_{3, 895} = 20.36$, $p < 0.0001$). Los puntos representan valores medios;
 5 las barras de error marcan el intervalo de confianza del 95% suponiendo una
 6 distribución normal; y los números en la gráfica son la media \pm de).

7

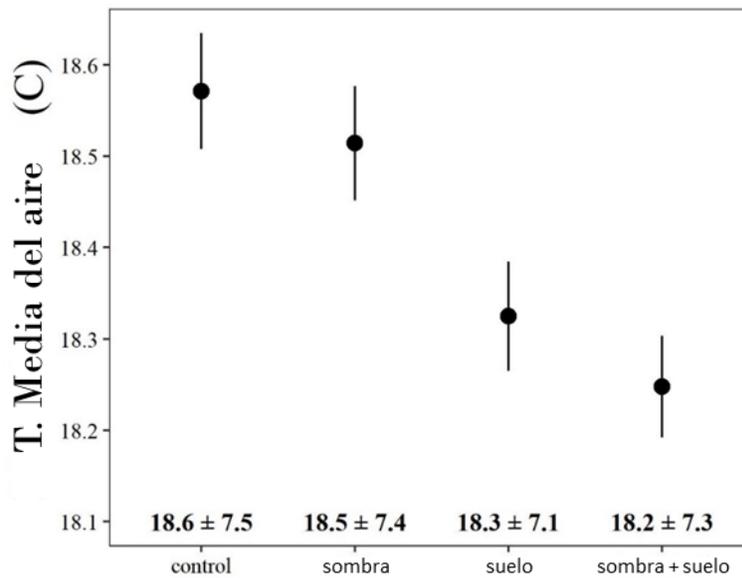


8

9 Figura S2. Humedad atmosférica promedio a 100 cm de altura (ANDEVA: $F_{3, 219105} = 3.069$, $p = 0.027$). Los puntos representan valores medios; las barras de
 10 error indican el intervalo de confianza del 95% suponiendo una distribución normal;
 11 y los números en la gráfica son la media \pm de).

12

1



2

3 Figura S3. Temperatura promedio a 100 cm de altura (ANDEVA: F3, 227673 =
4 25.55, $p \ll 0.001$). Los puntos representan valores medios; Las barras de error
5 marcan el intervalo de confianza del 95% suponiendo una distribución normal; y los
6 números en la gráfica son la media \pm de).

7

8 La capacidad de restauración varía entre las especies

9 En este estudio, ambas especies presentan diferentes estrategias para enfrentar el
10 estrés hídrico bajo el tratamiento control. Mientras *Quercus viminea* desarrolla hojas
11 más gruesas y pequeñas para reducir la proporción de área foliar hacia su biomasa
12 (menor AFE), *Q. eduardii* presenta hojas con pubescencia más densa y una cutícula
13 cerosa. Esta última estrategia es probablemente más eficiente para lidiar con el
14 estrés por sequía, lo que permite obtener tasas fotosintéticas más altas y, por lo
15 tanto, un crecimiento más rápido bajo una exposición total al sol. Esto concuerda
16 con las preferencias del hábitat natural de ambas especies; *Q. eduardii* crece
17 naturalmente en suelos más pobres y ambientes más áridos que *Q. viminea*
18 (Castillo-Lara et al. 2008; Sabás-Rosales et al. 2015).

19 En general, las diferencias en las respuestas de las plántulas de encinos a las
20 intervenciones de restauración no sorprenden dada la enorme plasticidad fenotípica
21 del género (Nixon 2006). Esto permite que diferentes especies de encinos superen
22 diferentes barreras para la sucesión forestal al desempeñarse de manera óptima
23 bajo distintos gradientes de recursos, como exposición al sol (Quero et al. 2008; Li
24 et al. 2018), hojarasca (Pérez-Ruiz et al. 2018; López-Barrera et al. 2006), humedad
25 (Poulos et al. 2007; Leiva et al. 2018), nutrientes (Bakker et al. 2000) o microbiota
26 (Sapp et al. 2019). Las intervenciones de restauración, como la aplicación de
27 sombra artificial o la transferencia de la capa superior del suelo del bosque, alteran
28 esas variables ambientales y muy probablemente crean diferentes nichos de

1 regeneración. Aunque se sabe poco sobre los nichos de regeneración natural de las
2 especies de *Quercus*, esta información es crucial para seleccionar especies del
3 grupo de las especies locales que mejor se desempeñen en las condiciones
4 degradadas del sitio objetivo que se va a restaurar.

5 **Lecciones para la restauración de bosques de encinos en PMAH**

6 Nuestros datos demuestran una triple fuente de heterogeneidad. En primer lugar,
7 una plántula de árbol individual cambia su respuesta a una determinada intervención
8 a medida que pasa de una etapa de vida a otra. En segundo lugar, diferentes
9 especies de encinos responden de manera diferente a una intervención de
10 restauración en particular. Este efecto puede verse amplificado cuando se utilizan
11 grupos de especies más grandes, ya que el género de los encinos en los trópicos
12 incluye muchas especies diferentes, muchas de las cuales tienen una gran
13 diversidad genética intraespecífica y plasticidad morfológica. Finalmente, diferentes
14 intervenciones de restauración crean diferentes micro-hábitats. Esto se suma a la
15 heterogeneidad ambiental natural en PMAH que a menudo son conglomerados de
16 mosaicos de parches con microambientes diversos debido a historias contrastantes
17 del uso del suelo (Vandermeer & Perfecto 2007). Esta triple heterogeneidad dificulta
18 predecir el resultado de las plantaciones de restauración o sacar conclusiones
19 sólidas de los ensayos de restauración. Por lo tanto, recomendamos períodos de
20 monitoreo de al menos tres años y que las intervenciones de restauración se
21 prueben entre especies en diferentes entornos ambientales.

22 Este estudio detectó compensaciones entre la supervivencia y el crecimiento,
23 siendo el primero más beneficiado al proporcionar sombra artificial y el segundo al
24 mejorar las condiciones del suelo. Las compensaciones son difíciles de manejar en
25 las plantaciones de restauración y obligan a los profesionales a mejorar la
26 supervivencia de las plántulas a costa del crecimiento o viceversa. Nuestros datos
27 sugieren priorizar la supervivencia proporcionando sombra artificial en sistemas
28 severamente dañados. Por otro lado, en sitios con daños más moderados, es muy
29 probable que mejorar las condiciones del suelo reduzca el tiempo y los costos
30 necesarios para que los árboles jóvenes brinden una cobertura arbórea significativa
31 y desencadenen una sucesión espontánea. Alternativamente, los profesionales
32 pueden aplicar manipulaciones ambientales secuencialmente a lo largo del tiempo;
33 dar sombra a las plántulas durante los primeros 2 años y enriquecer las condiciones
34 del suelo una vez que la plántula tuvo tiempo suficiente para desarrollar un sistema
35 de raíces robusto.

36 Por otro lado, la combinación simultánea de intervenciones no produjo beneficios
37 adicionales. Las plántulas que recibieron sombra artificial y transferencia de suelo
38 forestal tuvieron menos probabilidades de sobrevivir y no produjeron tasas
39 fotosintéticas y AFE más altas que las plántulas a las que se les aplicó una sola
40 intervención. Los costos de las plantaciones de restauración a gran escala pueden
41 reducirse identificando primero las barreras más críticas para la regeneración
42 forestal en el sitio objetivo y probando la eficiencia de varias intervenciones de
43 restauración en condiciones de campo con diferentes historias de uso del suelo.

1 Aunque la falta de consistencia en la respuesta de las plántulas en una intervención
2 particular desafía el diseño de estrategias sólidas de restauración en bosques de
3 encinos, también ofrece ventajas. Las estrategias de restauración en PMAH pueden
4 imitar este proceso mediante la introducción de grandes cantidades de bellotas de
5 diferentes especies en diferentes partes del paisaje, lo que aumenta la probabilidad
6 de que algunas semillas encuentren sus nichos de regeneración. Esto puede ser
7 especialmente adecuado para las especies de encinos tropicales cuya ecología
8 reproductiva básica sigue siendo relativamente desconocida.
9

10 **Agradecimientos**

11 Este trabajo fue financiado por la Secretaría de Educación Pública (SEP) y el
12 Consejo Nacional de Humanidades, Ciencia y Tecnologías (CONAHCYT, proyecto
13 CB-2015-01-257738 de DD y la beca no. 335180 de MBRR). Los autores agradecen
14 a Juan Pablo Rodas Ortiz, Jorge Gámez Rocha, Alejandro Malagamba Rumbio,
15 Marlen Rangel Vázquez and Rosaura Alfaro García por su asistencia en campo
16

Conclusiones

2 Las tasas de establecimiento y crecimiento inicial de los encinos en áreas con
3 degradación de suelo pueden verse afectadas negativamente por una combinación
4 de factores ambientales adversos, incluyendo la calidad del suelo, la alta exposición
5 solar y la poca disponibilidad de agua y nutrientes. Es importante tener en cuenta
6 estas condiciones ambientales al planificar y llevar a cabo programas de
7 restauración y reforestación en áreas degradadas.

8 En este trabajo identificamos que todas las intervenciones de restauración
9 propuestas mejoraron significativamente las tasas de emergencia; pero este efecto
10 fue diferente entre especies. Esto sugiere que la emergencia cambia en función de
11 la ecología de la especie. Las diferentes especies de plantas tienen diferentes
12 requerimientos ecológicos y responden de manera diferente a las intervenciones de
13 restauración. Por ejemplo, algunas especies pueden ser más tolerantes a las
14 condiciones degradadas del sitio y pueden establecerse más fácilmente
15 (comportamiento generalista, estrategia r), mientras que otras pueden requerir
16 condiciones más favorables para establecerse con éxito (comportamiento de
17 especie especialista, estrategia k).

18 De esta manera, la identidad de la especie de encino puede tener un impacto en las
19 tasas de establecimiento y crecimiento inicial de los encinos en áreas degradadas.
20 Por lo anterior, se sugiere tener en cuenta las características y necesidades
21 específicas de cada especie de encino al planificar y llevar a cabo programas de
22 restauración y reforestación en áreas degradadas.

23 Por otro lado, la combinación de intervenciones de restauración (sombra artificial +
24 transferencia de suelo) fue menos efectivo para incrementar la emergencia con
25 respecto a una sola intervención. Si bien la sombra y la transferencia de suelo
26 mejoran las condiciones de crecimiento de los encinos en áreas degradadas, la tasa
27 de establecimiento y crecimiento de los árboles también puede depender de otros
28 factores ambientales, como la disponibilidad de agua, la calidad del suelo. Por lo
29 tanto, no se puede garantizar que cualquier medida específica, como la sombra o la
30 transferencia de suelo, siempre aumentará las tasas de establecimiento de los
31 encinos.

32 En este sentido se sugiere considerar que la restauración ecológica de áreas
33 degradadas es un proceso complejo y multifactorial que requiere una planificación
34 cuidadosa y medidas adaptadas a las necesidades específicas de cada sitio y
35 especie forestal.

36 En lo que respecta al efecto de los tratamientos en las diferentes etapas fenológicas
37 y sus respectivas necesidades ambientales específicas de cada fase, en nuestro
38 trabajo, identificamos que en cada etapa fenológica los encinos tienen diferentes
39 necesidades ambientales, y las áreas degradadas propias de los paisajes con
40 disturbios causados por el hombre no siempre las pueden cubrir. Por ejemplo, si las
41 condiciones son demasiado secas o cálidas, las hojas pueden no desarrollarse
42 adecuadamente, lo que puede afectar la fotosíntesis y el crecimiento de la planta.

1 En otro escenario, si se están plantando plántulas de encino en un área degradada
2 y estas se encuentran en una etapa fenológica sensible, es posible que sea
3 necesario tomar medidas adicionales para protegerlas de las condiciones
4 ambientales adversas durante esta etapa de vida, como proporcionar sombra o
5 transferir suelo.

6 Lo anterior queda reflejado en los resultados de este trabajo en el que identificamos
7 que la probabilidad de supervivencia disminuyó gradualmente durante el primer año
8 de evaluación, estabilizándose después del segundo año. Durante este primer año,
9 no se registró diferencia en la probabilidad de supervivencia entre tratamientos en
10 ninguna de las dos especies. Los picos de mortalidad se presentaron durante los
11 periodos de máximo y mínimo de temperatura y de humedad, respectivamente.
12 Después del segundo año, *Quercus eduardii* registró mayores tasas de
13 supervivencia y las probabilidades de supervivencia entre tratamientos cambió
14 significativamente. Durante el primer año, las intervenciones de restauración no
15 afectaron las tasas de crecimiento. Sin embargo, a partir del segundo año, el
16 crecimiento de las plántulas fue significativamente diferente entre especies y
17 tratamientos. Las intervenciones de restauración mejoraron la eficiencia
18 fotosintética y ayudaron a incrementar el área foliar específica. Lo que refleja la
19 diferencia de requerimientos ambientales en las diferentes etapas de
20 establecimiento

21 En general, identificamos que las plántulas de las diferentes especies tienen
22 respuestas diferenciales a cada una de las intervenciones de restauración según la
23 etapa de vida. Las intervenciones probadas crearon diferentes microhábitats
24 conforme los diferentes legados de disturbios en el paisaje. Estos resultados
25 confirman la planteado al inicio del trabajo; una intervención de restauración surtirá
26 efectos diferentes entre especies, etapa de vida y temporalidad

27 La comprensión de las diferentes etapas fenológicas y las necesidades de los
28 encinos en cada una de ellas es importante para planificar y llevar a cabo programas
29 de restauración y reforestación en áreas degradadas. Además, se debe hacer una
30 planificación cuidadosa de los momentos de siembra (con semilla) o reforestación
31 (con plántula) y la selección de las especies de encino adecuadas con el objetivo
32 de maximizar la tasa de establecimiento y crecimiento inicial de los encinos en áreas
33 abiertas degradadas.

34

Referencias bibliográficas

- 2 Aguilar-Romero R. Pineda-Garcia, F. Paz, H. González-Rodríguez, A. & Oyama, K.
3 2017. Differentiation in the water-use strategies among oak species from central
4 Mexico. *Tree Physiology* 37:915–925
- 5 Alamgir, M. Turton, S.M. Macgregor, C.J. & Pert, P.L. 2016 Assessing regulating
6 and provisioning ecosystem services in a contrasting tropical forest landscape.
7 *Ecological Indicators* 64:319–334
- 8 Alba-López, M. P. González-Espinosa, M. Ramírez-Marcial, N. & Castillo-Santiago,
9 M. Á. 2003. Determinantes de la distribución de *Pinus* spp. en la Altiplanicie
10 Central de Chiapas, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 73: 7-15.
- 11 Alvarez-Aquino, C. & Williams-Linera, G. 2012. Seedling survival and growth of tree
12 species: site condition. *Botanical Sciences* 90:341–351
- 13 Arriaga, L. Espinoza, J.M. Aguilar, C. Martínez, E. Gómez, L & Loa E.
14 (coordinadores). 2000. Regiones terrestres prioritarias de México. Comisión
15 Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad, México.
- 16 Aronson, J. & Alexander, S. 2013. Ecosystem restoration is now a global priority:
17 time to roll up our sleeves. *Restoration Ecology* 21:293–296
- 18 Arroyo-Rodríguez, V. Fahrig, L. Tabarelli, M. Watling, J.I. Tischendorf, L. Benchimol,
19 M. Cazetta, E. Faria, D. Leal, I.R. Melo, F.P.L. Morante-Filho, J.C. Santos, B.A.
20 Arasa-Gisbert. R. Arce-Peña, N. Cervantes-López, M.J. Cudney-Valenzuela. S.
21 Galán-Acedo, C. San-José, M. Vieira, I.C.G. Slik, J.W.F. Nowakowski, A.J. &
22 Tschamtkke, T. 2020. Designing optimal human-modified landscapes for forest
23 biodiversity conservation. *Ecology Letter* 23:1404–1420
- 24 Arroyo-Rodríguez, V. Moreno, C.E. & Galán-Acedo, C. 2017. Landscape ecology in
25 Mexico: achievements, challenges and opportunities in biological sciences.
26 *Revista Mexicana de Biodiversidad* 88:42–51
- 27 Arosa, M. L. Ceia, R. S. Costa, S. R. & Freitas, H. 2015. Factors affecting cork oak
28 (*Quercus suber*) regeneration: acorn sowing success and seedling survival under
29 field conditions. *Plant Ecology & Diversity* 8: 519-528.
- 30 Atondo-Bueno, E.J. Bonilla-Moheno, M. & López-Barrera, F. 2018 Cost-efficiency
31 analysis of seedling introduction vs. direct seeding of *Oreomunnea mexicana* for
32 secondary forest enrichment. *Forest Ecology and Management* 409:399–406.
- 33 Badano, E.I. Pérez, D. & Vergara, C.H. 2009. Love of nurse plants is not enough for
34 restoring oak forests in a seasonally dry tropical environment. *Restoration*
35 *Ecology* 17:571–576
- 36 Badano, E.I. Samour-Nieva, O.R. & Flores, J. 2011. Emulating nurse plants to
37 restore oak forests. *Ecological Engineering* 37:1244–1248

- 1 Badano, E.I. Samour-Nieva, O.R. Flores, J. & Douterlungne, D. 2015. Microclimate
2 and seeding predation as drivers of tree recruitment in human-disturbed oak
3 forests. *Forest Ecology and Management* 356
- 4 Badano, E.I. Samour-Nieva, O.R. Flores, J. Flores-Flores, J.L. Flores-Cano, J.A. &
5 Rodas-Ortíz, J.P. 2016. Facilitation by nurse plants contributes to vegetation
6 recovery in human-disturbed desert ecosystems. *Journal of Plant Ecology* 9:485–
7 497
- 8 Bakker, M.R.R. Kerisit, R. Verbist, K. & Nys, C. 2000. Effects of liming on rhizosphere
9 chemistry and growth of fine roots and of shoots of sessile oak (*Quercus petraea*)
10 Stokes, A, editor. *The Supporting Roots of Trees and Woody Plants: Form,*
11 *Function and Physiology* 217:405–418
- 12 Baskin, C.C. & Baskin, J.M. 2014. *Seeds Ecology, Biogeography, and Evolution of*
13 *Dormancy and Germination*. 2nd edn. Academic Press, San Diego.
- 14 Batey, T. 2009. Soil compaction and soil management - a review. *Soil Use and*
15 *Management* 25: 335-345.
- 16 Benayas, J.M.R. Navarro, J, Espigares, T. Nicolau, J.M. & Zavala, M.A. 2005.
17 Effects of artificial shading and weed mowing in reforestation of Mediterranean
18 abandoned cropland with contrasting *Quercus* species. *Forest ecology and*
19 *management*, 212(1-3), 302-314.
- 20 Blundo C. Malizia L. R. & González-Espinosa M. 2015. Distribution of functional traits
21 in subtropical trees across environmental and forest use gradients. *Acta*
22 *Oecologica* 69: 96-104.
- 23 Bogdziewicz, M. Crone, E.E. & Zwolak, R. 2020 Do benefits of seed dispersal and
24 caching by scatterhoarders outweigh the costs of predation? An example with
25 oaks and yellow-necked mice Rees, M, editor. *Journal of Ecology* 108:1009–1018
- 26 Bonfil, C. & Soberón, J. 1999. *Quercus rugosa* seedling dynamics in relation to its
27 re-introduction in a disturbed Mexican landscape. *Applied Vegetation Science* 2:
28 189-200.
- 29 Brancalion P.H.S. Melo.F.P.L. Tabarelli, M. & Rodrigues R.R. 2013. Biodiversity
30 Persistence in Highly Human-Modified Tropical Landscapes Depends on
31 Ecological Restoration. *Tropical Conservation Science* 6:705–710
- 32 Bustamante, R. O. Badano, E. I. & Pickett, S. T. A. 2012. Impacts of land use change
33 on seed removal patterns of native and exotic species in a forest landscape.
34 *Community Ecology* 13: 171-177.
- 35 Castillo-Lara, P. Flores Cano, J.A. Aguirre Rivera, J.R. & Yeaton H.R.I. 2008
36 Succession dynamics of the sierra de Alvarez oak forests in San Luis Potosí,
37 México. *Madera Bosques* 14:21–35
- 38 Castro-Díez, P. Puyravaud, J. P. & Cornelissen, J. H. C. 2000. Leaf structure and
39 anatomy as related to leaf mass per area variation in seedlings of a wide range of
40 woody plant species and types. *Oecologia* 124: 476-486.

- 1 Cavender-Bares, J. 2016 Diversity, distribution and ecosystem services of the North
2 American oaks. *International Oaks* 27:37–48
- 3 Cayuela, L. Rey-Benayas, J. M. & Echeverría, C. 2006. Clearance and
4 fragmentation of tropical montane forests in the Highlands of Chiapas, Mexico
5 (1975 – 2000). *Forest Ecology and Management* 226: 208-218.
- 6 Ceccon, E. González, C. & Martorell, C. 2016. Is direct seeding a biologically viable
7 strategy for restoring forest ecosystems? evidence from a meta-analysis. *Land*
8 *Degradation and Development* 27: 511-520.
- 9 Chazdon, R.L. Broadbent, E.N. Rozendaal, D.M.A. Bongers, F. Zambrano, A.M.A.
10 Aide, T.M. Balvanera, P. Becknell, J.M. Boukili, V. Brancalion, P.H.S. Craven, D.
11 Almeida-Cortez, J.S. Cabral, G.A.L. De Jong, B. Denslow, J.S. Dent, D.H.
12 DeWalt, S.J. Dupuy, J.M. Durán, S.M. Poorter, L. 2016 Carbon sequestration
13 potential of second-growth forest regeneration in the Latin American tropics.
14 *Science Advances* 2:1–10
- 15 Chazdon, R.L. Harvey, C.A. Komar, O. Griffith, D.M. Ferguson, B.G. Martínez-
16 Ramos, M. Morales, H. Nigh, R. Soto-Pinto, L. Van Breugel, M. & Philpott S.M.
17 2009. Beyond Reserves: A Research Agenda for Conserving Biodiversity in
18 Human-modified Tropical Landscapes. *Biotropica* 41:142–153
- 19 Chirino, E. Vilagrosa, A. Vallejo, V.R. 2011. Using hydrogel and clay to improve the
20 water status of seedlings for dryland restoration. *Plant and Soil* 344:99–110
- 21 CONABIO. 2015. Encinos o Robles (Fagaceas). Recuperado 23 de febrero de 2015,
22 a partir de
23 [http://www.biodiversidad.gob.mx/especies/gran_familia/plantas/magnoliayMarg/
24 Encinos/encinos.html](http://www.biodiversidad.gob.mx/especies/gran_familia/plantas/magnoliayMarg/Encinos/encinos.html)
- 25 Connell, J. H., & Slatyer, R. O. 1977. Mechanisms of succession in natural
26 communities and their role in community stability and organization. *The American*
27 *Naturalist*, 111(982): 1119–1144.
- 28 Corcuera, L. Camarero, J. J. & Gil-Pelegrín, E. 2002. Functional groups in *Quercus*
29 species derived from the analysis of pressure-volume curves. *Trees*, 16: 465-472.
- 30 Cornelissen, J. H. C. Lavorel, S. Garnier, E. Díaz, S. Buchmann, N. Gurvich, D.E.
31 Reich P.B. ter Steege, H. Morgan, H.D. van der Heijden, M.G.A. Pausas J.G. &
32 Poorter H. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy
33 measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*.
34 51: 335–380.
- 35 Cornelissen, J. H. C. Castro Diez, P. & Hunt, R. 1996. Seedling growth, allocation
36 and leaf attributes in a wide range of woody plant species and types. *Journal of*
37 *Ecology* 84: 755-765.
- 38 Crawley, M. J. 2013. *The R Book* Second. John Wiley & Sons, West Sussex United
39 Kingdom.

- 1 De la Riva, E.G., Pérez-Ramos, I.M. Navarro-Fernández, C.M. Olmo, M. Marañón,
2 T, Villar, R. 2014 Rasgos funcionales en el género *Quercus*: estrategias
3 adquisitivas frente a conservativas en el uso de recursos. *Ecosistemas* 23:82–89
- 4 Del Moral, R. 2007. Limits to convergence of vegetation during primary succession.
5 *Journal of Vegetation Science* . 18: 479-488.
- 6 Díaz-Fleischer, F. Sánchez-Velásquez, L. R. Hernández-Arellano, V. Cano-Medina,
7 T. Cervantes-Alday, R. & López-Ortega, M. 2010. A preliminary investigation of
8 the effect of pre-dispersal seed predation on the germination of *Quercus*
9 *candicans* Neé acorns. *Agrociencia* 44: 83-92.
- 10 Diario Oficial de la Federación (DOF). 2015. Publicado el jueves 29 de octubre de
11 2015. Segunda sección.
- 12 Dickson, R. E. 1990. Assimilate distribution and storage. En A. S. Raghavendra J
13 (Ed.), *Physiology of Trees*. New York: Wiley and Sons. pp. 51-85.
- 14 Dillaway, D. N. Stringer, J. W. & Rieske, L. K. 2007. Light availability influences root
15 carbohydrates, and potentially vigor, in white oak advance regeneration. *Forest*
16 *Ecology and Management* 250: 227-233.
- 17 Dong, S.X. Davies, S.J. Ashton, P.S. Bunyavejchewin, S. Supardi, M.N.N: Kassim,
18 A.R. Tan, S. & Moorcroft P.R. 2012. Variability in solar radiation and temperature
19 explains observed patterns and trends in tree growth rates across four tropical
20 forests. *Proceedings of the Royal Society* 279:3923–3931
- 21 Douterlungne, D. Ferguson, B. G. Siddique, I. Soto-Pinto, L. Jiménez-Ferrer, G &
22 Gavito, M. E. 2015. Microsite determinants of variability in seedling and cutting
23 establishment in tropical forest restoration plantations. *Restoration Ecology*
24 23:861-871.
- 25 Douterlungne, D. Cortés Martínez G.M. Badano E.I. Flores Cano J.A & Flores Rivas
26 J.L. 2018 Restoring oak forests on bare ground using topsoil translocation.
27 *Ecological Engineering* 120:76–84
- 28 Duponnois, R. Ouahmane, L. Kane, A. Thioulouse, J. Hafidi, M. Boumezzough, A.
29 ... Dreyfus, B. 2011. Nurse shrubs increased the early growth of *Cupressus*
30 seedlings by enhancing belowground mutualism and soil microbial activity. *Soil*
31 *Biology and Biochemistry* 43: 2160-2168.
- 32 Dwyer, J.M. Hobbs, R.J. & Mayfield, M.M. 2014. Specific leaf area responses to
33 environmental gradients through space and time. *Ecology* 95:399–410
- 34 Espelta, J. M. Arias-LeClaire H, Fernández-Martínez M. Doblás-Miranda, E. Muñoz,
35 A. & Bonal, R. 2017. Beyond predator satiation: Masting but also the effects of
36 rainfall stochasticity on weevils drive acorn predation. *Ecosphere* 8(6):e01836.
37 10.1002/ecs2.1836.
- 38 Espelta JM, Riba M, Retana J (1995) Patterns of seedling recruitment in West-
39 Mediterranean *Quercus ilex* forests influenced by canopy development. *Journal*
40 *of Vegetation Science* 6:465–472
- 41 FAO 2015 State of the World's Forests. Rome

- 1 FAO. 2015. La deforestación se ralentiza a nivel mundial, con más bosques mejor
2 gestionados. Recuperado el 12 de mayo de 2016, a partir de
3 <http://www.fao.org/news/story/es/item/327382/icode/>.
- 4 Feltrin, R. P. Will, R. E. Meek, C. R. Masters, R. E. Waymire, J. & Wilson, D. S. 2016.
5 Relationship between photosynthetically active radiation and understory
6 productivity across a forest-savanna continuum. *Forest Ecology and Management*
7 374: 51-60.
- 8 Fernández-Eguiarte, A. Romero-Centeno, R. & Zavala-Hidalgo, J. 2012. Atlas
9 climático digital de México y sus áreas adyacentes Vol. 1. Universidad Nacional
10 Autónoma de México, Instituto de Biología, Ciudad de México
- 11 Flores-Cano, J. Badano, E. I. & Flores, J. 2012. Effects of burial depth on seed
12 germination and seedling emergence of mexican oaks: a glasshouse experiment.
13 *Archives of Biological Sciences* 64: 1543-1554.
- 14 Foley, J. A. DeFries, R. Asner, G. P. Barford, C., Bonan, G. Carpenter, S. R. ... &
15 Snyder, P. K. 2005. Global consequences of land use. *science*, 309(5734), 570-
16 574.
- 17 Freschet, G. T., Cornelissen, J. H., Van Logtestijn, R. S., & Aerts, R. 2010. Evidence
18 of the 'plant economics spectrum' in a subarctic flora. *Journal of Ecology*, 98(2),
19 362-373.
- 20 Galindo-Jaimes, L. González-Espinosa, M. Quintana-Ascencio, P. & García-Barrios,
21 L. 2002. Tree composition and structure in disturbed stands with varying
22 dominance by *Pinus* spp. in the highlands of Chiapas, México. *Plant Ecology* 162:
23 259-272.
- 24 Gann, G.D. McDonald, T. Walder, B. Aronson, J. Nelson, C.R. Jonson, J. Hallett,
25 J.G. Eisenberg, C. Guariguata, M.R. Liu. J. Hua, F. Echeverria, C. Gonzales, E.K.
26 Shaw, N. Decler, K. & Dixon, K.W. 2019.. International principles and standards
27 for the practice of ecological restoration. *Restoration Ecology*, 27(S1), S1-S46.
- 28 García E. 1998. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen
29 (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana). Universidad
30 Nacional Autónoma de México. México.
- 31 García-Hernández, M. de los Á. López-Barrera, F. & Vásquez-Reyes, V. M. 2016.
32 Microhabitat affects acorn removal in three sympatric and endangered
33 Neotropical oak species. *Ecological Research* 31: 343-351.
- 34 Gibert, A. Gray, E. F. Westoby, M. Wright, I. J. & Falster, D. S. 2016. On the link
35 between functional traits and growth rate: meta-analysis shows effects change
36 with plant size, as predicted. *Journal of Ecology* 104: 1488-1503.
- 37 Gómez-Aparicio, L., Pérez-Ramos, I. M., Mendoza, I., Matias, L., Quero, J. L.,
38 Castro, J., ... & Maranon, T. 2008. Oak seedling survival and growth along
39 resource gradients in Mediterranean forests: implications for regeneration in
40 current and future environmental scenarios. *Oikos*, 117(11), 1683-1699.

- 1 Gómez-Aparicio, L., Gómez, J. M., Zamora, R., & Boettinger, J. L. 2005. Canopy vs.
2 soil effects of shrubs facilitating tree seedlings in Mediterranean montane
3 ecosystems. *Journal of Vegetation Science*, 16(2), 191-198.
- 4 Gómez-Aparicio, L. Zamora, R. Gómez, J. M. Hódar, J. A. Castro, J. & Baraza, E.
5 2004. Applying plant facilitation to forest restoration: A meta-analysis of the use
6 of shrubs as nurse plants. *Ecological Applications* 14: 1128-1138.
- 7 González-Espinosa, M. Meave, J. A. A. Ramírez-Marcial, N. Toledo-Aceves, T.
8 Lorea-Hernández, F. G. & Ibarra-Manríquez, G. 2012. Los bosques de niebla de
9 México: conservación y restauración de su componente arbóreo. *Ecosistemas*
10 21: 36-52.
- 11 González-Espinosa, M. Meave, J. A. Lorea-Hernández, F. G. Ibarra-Manríquez, G.
12 & Newton, A. C. 2011. *The Red List of Mexican Cloud Forest Trees*. Fauna &
13 Flora International, Cambridge, UK.
- 14 Gonzalez-Salvatierra, C. Badano, E. I. Flores, J. & Rodas, J. P. 2013. Shade
15 shelters increase survival and photosynthetic performance of oak transplants at
16 abandoned fields of semiarid climates. *Journal of Forestry Research*, 24: 23-28.
- 17 González-Salvatierra, C. Badano, E. I. Flores, J. & Rodas, J. P. 2013. Germination,
18 infestation, and viability in acorns of *Quercus polimorpha* (Schtdl. & Cham.) after
19 1- year storage. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* 19:
20 351-362.
- 21 Grace, J. B., & Bollen, K. A. 2005. Interpreting the results from multiple regression
22 and structural equation models. *Bulletin of the Ecological Society of America*,
23 86(4), 283-295.
- 24 Gribko, L. S., & Jones, W. E. 1995. Test of the float method of assessing northern
25 red oak acorn condition. *Tree Planters Notes*, 46, 143-147.
- 26 Grubb, P. J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the
27 importance of the regeneration niche. *Biological Reviews* 52:107-45.
- 28 Guo, C.-R. Lu, J.-Q. Yang, D. Z. Zhao. & Ping, L. 2009. Impacts of burial and insect
29 infection on germination and seedling growth of acorns of *Quercus variabilis*.
30 *Forest Ecology and Management* 258: 1497-1502.
- 31 Hansen, M. C. Potapov, P. V. Moore, R. Hancher, M. Turubanova, S. A. Tyukavina,
32 A., ... & Townshend, J. 2013. High-resolution global maps of 21st-century forest
33 cover change. *science*, 342(6160), 850-853.
- 34 Huang, B. North, G. B. & Nobel, P. S. 1993. Soil sheaths, photosynthate distribution
35 to roots, and rhizosphere water relations for *Opuntia ficus-indica*. *International*
36 *Journal of plant sciences* 154: 425-431.
- 37 Hunt, R. Causton D. R. Shipley B. & Askew A. P. 2002. A modern tool for classical
38 plant growth analysis. *Annals of Botany* 90: 485-488.
- 39 Ibáñez, B. Gómez-Aparicio, L. Ávila, J. M. Pérez-Ramos, I. M. & Marañón, T. 2017.
40 Effects of *Quercus suber* decline on woody plant regeneration: potential

- 1 implications for successional dynamics in Mediterranean forests. *Ecosystems*, 20,
2 630-644.
- 3 Imholt, C. Reil, D. Plašil, P. Rödiger, K. Jacob, J. 2017 Long-term population patterns
4 of rodents and associated damage in German forestry. *Pest Management*
5 *Science* 73:332–340
- 6 INEGI 2012. Anuario de estadísticas por entidad federativa. Instituto Nacional de
7 Estadística y Geografía. México.
- 8 IPBES 2018. Land degradation and restoration. Secretariat of the Intergovernmental
9 Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services
- 10 Kabeya, D. Sakai, A. Matsui, K. & Sakai, S. 2003. Resprouting ability of *Quercus*
11 *crispula* seedlings depends on the vegetation cover of their microhabitats. *Journal*
12 *of Plant Research* 116: 207-216.
- 13 Kaplan, E. L. & Meier, P. 195). Nonparametric estimation from incomplete
14 observations. *Journal of the American statistical association*, 53(282), 457-481.
- 15 Koenig W.D., & Ashley M.V. 2003. Is pollen limited? The answer is blowin´ in the
16 wind. *Trends in Ecology & Evolution*, 18(4), 157-159.
- 17 Lamb, D. Stanturf, J. & Madsen, P. 2012. What is forest landscape restoration? En
18 J. Stanturf, D. Lamb, & M. Palle (Eds.), *Forest landscape restoration*. Athens,
19 GA, USA: Springer. pp. 3-24
- 20 Lambers, H. Chapin, F.S. & Pons, T.L. 2008. *Plant physiological ecology: Second*
21 *edition*. Second. Springer.
- 22 Leiva, M.J. Pérez-Romero, J.A. Mateos-Naranjo, E. 2018. The effect of simulated
23 damage by weevils on *Quercus ilex* subsp. *Ballota* acorns germination, seedling
24 growth and tolerance to experimentally induced drought. *Forest Ecology and*
25 *Management* 409:740–748
- 26 Leverkus, A. B. Rey-Benayas, J. M. & Castro, J. 2016. Shifting demographic conflicts
27 across recruitment cohorts in a dynamic post-disturbance landscape. *Ecological*
28 *Society of America*, 97: 2628-2639.
- 29 Li, M. Guo, W. Du, N. Xu, Z. & Guo, X. 2018. Nitrogen deposition does not affect the
30 impact of shade on *Quercus acutissima* seedlings. *Plos one*, 13(3), e0194261.
- 31 Lienert, J. 2004. Habitat fragmentation effects of fitness of plant populations - a
32 review. *Journal for Nature Conservation*, 12: 53-72.
- 33 Liu, F. Yang, W. Wang, Z. Xu, Z. Liu, H. Zhang, M. Sun, S. 2010. Plant size effects
34 on the relationships among specific leaf area, leaf nutrient content, and
35 photosynthetic capacity in tropical woody species. *Acta Oecologica* 36: 149-159.
- 36 López-Barrera, F. Manson, R. H. González-Espinosa, M. & Newton, A. C. 2006.
37 Effects of the type of montane forest edge on oak seedling establishment along
38 forest–edge–exterior gradients. *Forest Ecology and Management*, 225(1-3), 234-
39 244.

- 1 López-Barrera, F. Manson, R. H. González-Espinosa, M. & Newton, A. C. 2007.
2 Effects of varying forest edge permeability on seed dispersal in a neotropical
3 montane forest. *Landscape Ecology* 22: 189-203.
- 4 Luna-José, A. D. L. Montalvo-Espinosa, L. & Rendón-Aguilar, B. 2003. Los usos no
5 leñosos de los encinos en Mexico. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 72:
6 107-117.
- 7 Mancilla-Leytón, J. M. Leiva, M. J. & Martín Vicente, Á. 2016. Soil compaction and
8 water availability affect growth and survival of *Quercus ilex* subsp. *ballota*
9 seedlings under different light environments. *New Forests* 47: 621-643.
- 10 Martorell, C. & Freckleton, R.P. 2014. Testing the roles of competition, facilitation
11 and stochasticity on community structure in a species-rich assemblage. *Journal*
12 *of Ecology*. 102: 74–85
- 13 Mas J.F., Velázquez A., Díaz-Gallegos J.R., Mayorga-Saucedo R., Alcántara C.,
14 Bocco G., Castro R., Fernández T., & Pérez-Vega A. 2004. Assesing land
15 use/cover changes: a nationwide multidate spatial database for Mexico.
16 *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation*, 5, 249-
17 261.
- 18 McShea, W.J. 2000 The influence of acorn crops on annual variation in rodent and
19 bird populations. *Ecology* 81:228–238
- 20 Mendoza-Díaz, M. M., Zavala-Chávez, F., & Estrada-Martínez, E. (2006). Hongos
21 asociados con encinos en la porción Noroeste de la Sierra de Pachuca, Hidalgo.
22 *Revista Chapingo. Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 12(1), 13-18.
- 23 Moles, A. T. Perkins, S. E. Laffan, S. W. Flores-Moreno, H. Awasthy, M. Tindall, M.
24 L., ... & Bonser, S. P. 2014. Which is a better predictor of plant traits: temperature
25 or precipitation?. *Journal of Vegetation Science*, 25(5), 1167-1180
- 26 Montes-Hernández B & López-barrera F (2013) *Forest Ecology and Management*
27 Seedling establishment of *Quercus insignis*: A critically endangered oak tree
28 species in southern Mexico. *Forest Ecology and Management* 310:927–934.
- 29 Morina, D. L. Lashley, M. A. Chitwood, M. C. Moorman, C. E. & DePerno, C. S. 2017.
30 Should we use the float test to quantify acorn viability?. *Wildlife Society Bulletin*,
31 41(4), 776-779.
- 32 Montgomery, D. C. 2004. *Diseño y análisis de experimentos Segunda*. Limusa
33 Wiley, México, D.F.:Nixon, K. 1993. Infrageneric classification of *Quercus*
34 (Fagaceae) and typification of sectional names. *Annals of Forest Science* 50: 24-
35 34.
- 36 Morán-López T. Fernández M., Alonso C.L. Flores-Rentería D. Valladares F. & Díaz
37 M. 2015. Effects of forest fragmentation on the oak-rodent mutualism. *Oikos*,
38 124(11), 1428-1491.
- 39 Nixon, K. C. 1993 Infrageneric classification of *Quercus*(Fagaceae) and typification
40 of sectional names. *Annals of Forest Science* 50:24–34

- 1 Nixon, K. C. 2006. Global and neotropical distribution and diversity of Oak (genus
2 *Quercus*) and Oak forests. En M. Kappelle (Ed.), Ecology and Conservation of
3 Neotropical Montane Oak Forests Vol. 185, Berlin: Springer. pp. 3-13.
- 4 Noss, R. Csuti, B. & Groom, M. J. 2006. Habitat fragmentation. En M. J. Groom, G.
5 K. Meffe, & R. C. Carroll (Eds.), Principles of Conservation Biology Tercera,
6 Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates, Inc. pp. 213-252.
- 7 Ogburn, R.M. & Edwards, E.J. 2012 Quantifying succulence: A rapid, physiologically
8 meaningful metric of plant water storage. Plant, Cell and Environment 35:1533–
9 1542
- 10 Oldfield, S. & Eastwood, A. 2007. The Red List of Oaks. Fauna and Flora
11 International, Cambridge, U.K.
- 12 Orrock, J. L. Danielson, B. J. Burns, M. J. & J. Levey, D. 2003. Spatial ecology of
13 predator-prey interactions: corridors and patch shape influence seed predation.
14 Ecology, 84(10): 2589-2599.
- 15 Osonne, Y. Ishida, A. & Tateno, M. 2008. Correlation between relative growth rate
16 and specific leaf area requires associations of specific leaf area with nitrogen
17 absorption rate of roots. New Phytologist 179: 417-427.
- 18 Ortego J., Bonal R., Muñoz A., & Aparicio J.M. (2014). Extensive pollen immigration
19 and no evidence of disrupted mating patterns or reproduction in a highly
20 fragmented holm oak stand. Journal of Plant Ecology, 7(4), 384-395.
- 21 Paine, C. E. T. Amisshah, L. Auge, H. Baraloto, C. Baruffol, M. Bourland, N. ...&
22 Hector, A. 2015. Globally, functional traits are weak predictors of juvenile tree
23 growth, and we do not know why. Journal of Ecology 103: 978-989.
- 24 Palma AC, Laurance SGW 2015 A review of the use of direct seeding and seedling
25 plantings in restoration: what do we know and where should we go? Marrs, R,
26 editor. Applied Vegetation Science 18:561–568
- 27 Pansu, M. & Gautheyrou, J. 2006. Handbook of soil analysis: Mineralogical, organic
28 and inorganic methods. Springer Berlin Heidelberg
- 29 Pearcey, R. W. Ehleringer, J. R. Mooney, H. & Rundel, P. W. 2012. Plant
30 physiological ecology: field methods and instrumentation. Springer Science &
31 Business Media.
- 32 Pearson, T. R. H. Burslem, D. F. R. P. Mullins, C. & Dalling, J. W. 2002. Germination
33 ecology of neotropical pioneers: interacting effects of environmental conditions
34 and seed size. Ecology 83: 2798-2807.
- 35 Perea, R. López-Sánchez, A. & Dirzo, R. 2017. Differential tree recruitment in
36 California oak savannas: Are evergreen oaks replacing deciduous oaks? Forest
37 Ecology and Management 399:1–8
- 38 Pérez, D.R. González, F. Ceballos, C. Oneto, M.E. Aronson, J. 2019. Direct seeding
39 and outplantings in drylands of Argentinean Patagonia: estimated costs, and
40 prospects for large-scale restoration and rehabilitation. Restoration Ecology
41 27:1105–1116

- 1 Pérez-Olvera, C. de la Paz. Dávalos-Sotelo, R. Guerrer-Caucuil, E. 2000.
2 Aprovechamiento de la madera de encino en México. *Madera y Bosques* 6(1): 3-
3 13.
- 4 Pérez-Ramos, I. M. Urbieto, I. R. Zavala, M. A. & Marañón, T. 2012. Ontogenetic
5 conflicts and rank reversals in two Mediterranean oak species: implications for
6 coexistence. *Journal of Ecology*, 100(2), 467-477.
- 7 Pérez-Ruiz, C. L., Badano, E. I., Rodas-Ortiz, J. P., Delgado-Sánchez, P., Flores,
8 J., Douterlungne, D., & Flores-Cano, J. A. 2018. Climate change in forest
9 ecosystems: a field experiment addressing the effects of raising temperature and
10 reduced rainfall on early life cycle stages of oaks. *Acta oecologica*, 92, 35-43.
- 11 Pedraza-Montes J.F. 1994. Sinopsis histórica del municipio de Cerro de San Pedro
12 estado de San Luis Potosí. Centro de Desarrollo Municipal. San Luis Potosí,
13 México.
- 14 Pedraza, R. A. & Williams-Linera, G. 2003. Evaluation of native tree species for the
15 rehabilitation of deforested areas in a Mexican cloud forest. *New Forests* 261: 83-
16 99.
- 17 Pérez-Suárez, M. Arredondo-Moreno, J. T. Huber-Sannwald, E. & Serna-Pérez, A.
18 2014. Forest structure, species traits and rain characteristics influences on
19 horizontal and vertical rainfall partitioning in a semiarid pine-oak forest from
20 Central Mexico. *Ecohydrology* 7: 532-543.
- 21 Pinheiro, J. 2020. nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R package
22 version 3.1-150.
- 23 Plath, M. Mody, K. Potvin, C. & Dorn, S. 2011. Establishment of native tropical timber
24 trees in monoculture and mixed-species plantations: small-scale effects on tree
25 performance and insect herbivory. *Forest Ecology and Management*, 261(3), 741-
26 750.
- 27 Platt, W.J. & Connell, J.H. 2003. Natural Disturbances and directional replacement
28 of species. *Ecologica Monographs* 73 (4): 507-522.
- 29 Poorter, H. 1989. Plant growth analysis: towards a synthesis of the classical and the
30 functional approach. *Physiologia Plantarum* 75: 237:244.
- 31 Poorter, L. van der Sande, M.T. Arets, E.J.M.M. Ascarrunz, N. Enquist, B. Finegan,
32 B. Licona, J.C. Martínez-Ramos, M. Mazzei, L. Meave, J.A. Muñoz, R. Nych, C.J.
33 de Oliveira, A.A. Pérez-García, E.A. Prado-Junior, J. Rodríguez-Velázquez, J.
34 Ruschel, A. Salgado-Negret, B. Schiavini. I. Swenson, N.G. Tenorio, E.A.
35 Thompson, J. Toledo, M. Uriarte, M. Hout, P. van der Zimmerman, J.K. Peña-
36 Claros, M. 2017. Biodiversity and climate determine the functioning of Neotropical
37 forests. *Global Ecology and Biogeography* 26:1423–1434
- 38 Poorter, H. Niinemets, Ü. Poorter, L. Wright, I. J. & Villar, R. 2009. Causes and
39 consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *The New*
40 *Phytologist* 182: 565-588.

- 1 Poorter, H. & Remkes, C. 1990. Leaf area ratio and net assimilation rate of 24 wild
2 species differing in relative growth rate. *Oecologia* 83: 553-559.
- 3 Poulos, H.M.M. Goodale, U.M.M. & Berlyn, G.P.P. 2007 Drought response of two
4 Mexican oak species, *Quercus laceyi* and *Q. sideroxyla* (Fagaceae), in relation to
5 elevational position. *American Journal of Botany* 94:809–818.
- 6 Quero, J. L. Villar, R., Marañón, T. Zamora, R. Vega, D. & Sack, L. 2008. Relating
7 leaf photosynthetic rate to whole-plant growth: drought and shade effects on
8 seedlings of four *Quercus* species. *Functional Plant Biology*, 35(8), 725-737.
- 9 R Core Team 2020 R: A language and environment for statistical computing. R
10 Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org>
- 11 R Development Core Team. 2017. R: A language and environment for statistical
12 computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. Retrieved
13 from <http://www.R-project.org>
- 14 Ramírez-Contreras, A. & Rodríguez-Trejo, D. A. 2009. Nurse plants in the
15 reforestation with *Pinus hartwegii* Lindl. *Chapingo Serie Ciencias Forestales y del*
16 *Ambiente* 15: 43-48.
- 17 Ramírez-Marcial, N. Camacho-Cruz, A. & González-Espinosa, M. 2008.
18 Clasificación de grupos funcionales vegetales para la restauración del bosque
19 mesófilo de montaña. En L. R. Sánchez-Velásquez, J. Galindo-González, & F.
20 Díaz-Fleischer (Eds.), *Ecología, manejo y conservación de los ecosistemas de*
21 *montaña en México Primera*, Ciudad de México: Mundi Prensa México. pp. 51-
22 72.
- 23 Ramos-Palacios, C. R. Badano, E. I. Flores, J. Flores-Cano, J. A. & Flores-Flores,
24 J. L. 2014. Distribution patterns of acorns after primary dispersion in a fragmented
25 oak forest and their consequences on predators and dispersers. *European*
26 *Journal of Forest Research* 133: 391-404.
- 27 Ray G.J. & Brown B.J. 1995. Restoring Caribbean dry forests: evaluation of tree
28 propagation techniques. *Restoration ecology*, 3(2), 86-94.
- 29 Rey-Benayas, J. M. R., Navarro, J. Espigares, T. Nicolau, J. M. & Zavala, M. A.
30 2005. Effects of artificial shading and weed mowing in reforestation of
31 Mediterranean abandoned cropland with contrasting *Quercus* species. *Forest*
32 *ecology and management*, 212(1-3), 302-314.
- 33 Rey-Benayas, J. M. Martínez-Baroja, L. Pérez-Camacho, L. Villar-Salvador, P. &
34 Holl, K. 2015. Predation and aridity slow down the spread of 21-year-old planted
35 woodland islets in restored Mediterranean farmland. *New Forests*: 1-13.
- 36 Rey-Benayas, J. M. Newton, A. C. Diaz, A. & Bullock, J. M. 2009. Enhancement of
37 biodiversity and ecosystem services by ecological restoration: a meta-analysis.
38 *Science* 325: 1121-1124.
- 39 Rivas Rivas, M. B., Douterlungne, D., Gomez Aparicio, L., Badano, E. I., & Flores
40 Cano, J. A. 2022. Restoration interventions produce opposite and non-additive

- 1 benefits on tree establishment in degraded forest clearings. *Restoration Ecology*,
2 30(4), e13539.
- 3 Rivas-Rivas, M. B. Ramírez-Marcial N. Perales, H. Levy-Tacher, S.I. & Bonfil,
4 C.2017. Supervivencia y crecimiento de tres especies de *Quercus* bajo
5 condiciones contrastantes de cobertura en el sur de México. *Chapingo Serie*
6 *Ciencias Forestales* 23: 275-288.
- 7 Rivera, D. Mejías, V. Jáuregui B.M. Costa-Tenorio, M. López-Archilla A.I.& Peco B.
8 2014 Spreading topsoil encourages ecological restoration on embankments: Soil
9 fertility, microbial activity and vegetation cover. *PLoS ONE* 9:1–9
- 10 Roman-Danobeytia, F. J. Castellanos-Albores, J. Levy-Tacher, S. I. Aronson, J.
11 Ramírez-Marcial, N. & Rodrigues, R. R. 2012. Responses of transplanted native
12 tree species to invasive alien grass removals in an abandoned cattle pasture in
13 the Lacandon region, Mexico. *Tropical Conservation Science* 5: 192-207.
- 14 Rosete-Vergés, F. a. Pérez-Damián, J. L. Villalobos-Delgado, M. Navarro-Salas, E.
15 N. Salinas-Chávez, E. & Remond-Noa, R. 2014. The progress of the deforestation
16 in México 1967-2007. *Madera y Bosques* 20: 21-35.
- 17 Rousset, O. & Lepart, J. 2000. Positive and negative interactions at different life
18 stages of a colonizing species (*Quercus humilis*). *Journal of Ecology* 88:401–412
- 19 Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa, Ciudad de México.
- 20 Rzedowski, J. 2006. Bosque de *Quercus*. En *Vegetación de México Primera*, pp.
21 274-294. Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad
22 (CONABIO), México.
- 23 Sabás-Rosales, J. L. Sosa-Ramírez, J. & Luna-Ruiz, J. de J. 2015. Diversidad,
24 distribución y caracterización básica del hábitat de los encinos (*Quercus*:
25 Fagaceae) del Estado de San Luis Potosí, México. *Botanical Sciences* 93: 881-
26 897.
- 27 Salehi, M. H. Beni, O. H. Harchegani, H. B., Borujeni, I. E. & Motaghian, H. R. 2011.
28 Refining soil organic matter determination by loss-on-ignition. *Pedosphere*, 21(4),
29 473-482.
- 30 Sapp, M. Tyborski, N. Linstädter, A. Lopez Sanchez, A. Mansfeldt, T. Waldhoff, G.
31 ... & Rose, L. E. 2019. Site-specific distribution of oak rhizosphere-associated
32 oomycetes revealed by cytochrome c oxidase subunit II metabarcoding. *Ecology*
33 *and evolution*, 9(18), 10567-10581.
- 34 SEMARNAT (Secretaría de Medio Ambiente y Recurso Naturales). 2016. Programa
35 de Manejo Parque Nacional El Potosí. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos
36 Naturales, Ciudad de México.
- 37 Schupp EW 1995 Seed-Seedling Conflicts, habitat choice and patterns of plant
38 recruitment. *American Journal of Botany* 82:399–409.
- 39 Sinclair T. & Ludlow M. 1985. Who Taught Plants Thermodynamics? The Unfulfilled
40 Potential of Plant Water Potential. *Functional Plant Biology* 12:213–217.

- 1 Sterck FJ, Poorter L, & Schieving F. 2006. Leaf traits determine the growth-survival
2 trade-off across rain forest tree species. *American Naturalist* 167:758–765
- 3 Stanturf, J. A. Palik, B. J. Williams, M. I. Dumroese, R. K. & Madsen, P. 2014. Forest
4 restoration paradigms. *Journal of Sustainable Forestry* 33: 161-194.
- 5 Taubert, F. Fischer, R. Groeneveld, J. Lehmann, S. Müller, M. S. Rödig, E. ... & Huth,
6 A. 2018. Global patterns of tropical forest fragmentation. *Nature*, 554(7693), 519-
7 522.
- 8 Therneau, T. 2020. A Package for Survival Analysis in R_. R package version 3.2-
9 7.
- 10 Therneau, T.M. & Grambsch P.M. 2010. Modeling Survival Data. Extending the Cox
11 Model. Springer, New York
- 12 Toledo-Aceves,T. 2017. Germination rate of endangered cloud forest trees in
13 Mexico: potential for ex situ propagation. *Journal of Forestry Research* 22: 61-64.
- 14 Tripathi, R. S. & Khan, M. L. 1990. Effects of seed weight and microsite
15 characteristics on germination and seedling fitness in two species of *Quercus* in
16 a subtropical wet hill forest. *Oikos* 57: 289-296.
- 17 Urbieto, I. R. García, L. V. Zavala, M. A. & Maranon, T. 2011. Mediterranean pine
18 and oak distribution in southern Spain: Is there a mismatch between regeneration
19 and adult distribution?. *Journal of Vegetation Science*, 22(1), 18-31.
- 20 Valencia-A, S. 2004. Diversidad del género *Quercus* (Fagaceae) en México. *Boletín
21 de la Sociedad Botánica de México* 75: 33-53.
- 22 Vandermeer, J. & Perfecto I. 2007. The agricultural matrix and a future paradigm for
23 conservation. *Conservation Biology* 21:274–277.
- 24 Vargas-Márquez, F. 1984). Parques Nacionales de México y sus Reservas
25 Equivalentes. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología,
26 Ciudad de México.
- 27 Vécrin M.P. & Muller S. 2003. Top-soil translocation as a technique in the re-creation
28 of species-rich Meadows. *Applied Vegetation Science*, 6(2), 271-278.
- 29 Villar, R. López-Iglesias, B. Ruiz-Benito, P. de la Riva, E. G. & Zavala. 2014.
30 Crecimiento de plántulas y árboles de seis especies de *Quercus*. *Ecosistemas*
31 23: 64-72.
- 32 Villarreal-Espino-Barros, O. Campos-Armendia, L. Castillo-Martínez, T. A. Cortes-
33 Mena, I. Plata-Pérez, F. X. & Mendoza-Martínez, G. 2008. Botanical composition
34 of the red brocket (*Mazama temama*) diet, in the northeastern mountains of the
35 state of Puebla. *Trópico Humedo* 24: 183-188.
- 36 Yan, Y. Zhang,C. Wang, Y. Zhao, X. & von Gadow K. 2015. Drivers of seedling
37 survival in a temperate forest and their relative importance at three stages of
38 succession. *Ecology and Evolution*. 5(19): 4287- 4299.
- 39 Zuur,A. F. Ieno,E. N. Walker,N. J. Saveliey,A. A. & Smith,G. M. 2009. Mixed effects
40 models and extensions in ecology with R. Springer, New York.