



POSGRADO EN CIENCIAS AMBIENTALES

**GERMINACIÓN, SUPERVIVENCIA Y RESPUESTAS FUNCIONALES DE
QUERCUS EDUARDII (FAGACEAE) EN ESCENARIOS DE CAMBIO DE
USO DE SUELO Y DE CAMBIO CLIMÁTICO**

Tesis que presenta

Francisco Arturo Guerra Coss

Para obtener el grado de

Maestro en Ciencias Ambientales

Director de la Tesis

Dr. Ernesto Iván Badano

San Luis Potosí, México, Julio de 2017



Constancia de aprobación de la tesis

La tesis "**Germinación, supervivencia y respuestas funcionales de *quercus eduardii* (fagaceae) en escenarios de cambio de uso de suelo y de cambio climático**" presentada para obtener el Grado de Maestro en Ciencias Ambientales fue elaborada por **Francisco Arturo Guerra Coss** y aprobada el **doce de julio de dos mil diecisiete** 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. Ernesto Iván Badano
Director de la tesis

Dr. Pablo Delgado Sánchez
Miembro del Comité Tutorial

Dr. Joel David Flores Rivas
Miembro del Comité Tutorial

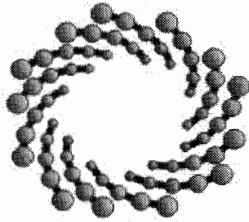


Créditos Institucionales

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

Durante la realización del trabajo, el autor recibió una beca académica del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (Número de Registro 712612).

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



IPICYT

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

Acta de Examen de Grado

El Secretario Académico del Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A.C., certifica que en el Acta 044 del Libro Primero de Actas de Exámenes de Grado del Programa de Maestría en Ciencias Ambientales está asentado lo siguiente:

En la ciudad de San Luis Potosí a los 12 días del mes de julio del año 2017, se reunió a las 16:10 horas en las instalaciones del Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A.C., el Jurado integrado por:

Dr. Joel David Flores Rivas
Dr. Pablo Delgado Sánchez
Dr. Ernesto Iván Badano

Presidente
Secretario
Sinodal

IPICYT
UASLP
IPICYT

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

MAESTRO EN CIENCIAS AMBIENTALES

sustentó el C.

Francisco Arturo Guerra Coss

sobre la Tesis intitulada:

Germinación, supervivencia y respuestas funcionales de Quercus eduardii (Fagaceae) en escenarios de cambio de uso de suelo y de cambio climático

que se desarrolló bajo la dirección de

Dr. Ernesto Iván Badano

El Jurado, después de deliberar, determinó

APROBARLO

Dándose por terminado el acto a las 17:40 horas, procediendo a la firma del Acta los integrantes del Jurado. Dando fe el Secretario Académico del Instituto.

A petición del interesado y para los fines que al mismo convengan, se extiende el presente documento en la ciudad de San Luis Potosí, S.L.P., México, a los 12 días del mes de julio de 2017.


Dr. Horacio Flores Zúñiga
Secretario Académico


Mtra. Ivonne Lizette Cuevas Vélez
Jefa del Departamento del Posgrado



Dedicatoria

A mi madre Rosa, por alentarme a seguir adelante con todo lo que me he propuesto y por ser una de las principales motivaciones en mi vida.

A mi padre Francisco, por ser mi mayor ejemplo de vida y el más grande maestro que pude tener.

A mis hermanas, por apoyarme en la medida de sus posibilidades y también por motivarme a llegar cada vez más lejos.

Agradecimientos

Gracias al Dr. Ernesto Iván Badano por la orientación brindada durante la elaboración de esta tesis, también, por los consejos y apoyo brindados no sólo en lo académico sino también en lo personal. Agradezco a Lilia Silva, Bárbara Loredo, Alejandra Ovalle, Adriana Nuñez, Guadalupe Cortes y Carlos Briones, por el arduo trabajo que realizaron en campo con el cuál la realización de este trabajo no se habría llevado a cabo.

Agradecimiento al grupo de trabajo del Dr. Badano, especialmente a Erik Sánchez, por los consejos y charlas durante el trabajo, y fuera de este que hicieron mucho más ameno el tiempo, además de la estrecha camaradería que se forjó durante el transcurso. Adicionalmente, quisiera agradecer de forma particular a Cynthia Pérez por todo el esfuerzo realizado para el desarrollo del presente trabajo, por su apoyo en lo personal y por el vínculo que se formó durante este tiempo.

Finalmente, agradezco a todos aquellos que me apoyaron durante este periodo de tiempo, a mis compañeros de maestría, y a mis Hermanos de vida Ernesto y Norma por lo mucho que hicieron por mí.

Agradezco el apoyo técnico brindado por el M.C. Juan Pablo Rodas Ortiz, tanto para el montado de unidades experimentales en campo como para la puesta a punto de técnicas de laboratorio.

Agradecemos al personal de la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP) y a los integrantes del Ejido Cañada Grande por todo el apoyo logístico provisto para la realización de este estudio.

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

CONTENIDOS

Constancia de aprobación de tesis.....	ii
Créditos institucionales.....	iii
Acta de examen.....	iv
Dedicatoria.....	v
Agradecimientos.....	vi
Resumen	1
Palabras clave.....	1
Abstract.....	2
Keywords.....	2
Introducción.....	3
Hipótesis.....	7
Objetivos.....	7
Materiales y Métodos.....	8
<i>Sitio de estudio</i>	8
<i>Especie objeto</i>	8
<i>Diseño experimental</i>	9
<i>Monitoreo climático</i>	11
<i>Germinación de bellotas y supervivencia de las plántulas</i>	12
<i>Respuestas funcionales de las plántulas</i>	17
<i>Procesado de datos y análisis estadísticos</i>	16
Resultados.....	20
<i>Simulación de condiciones de cambio climático en campo</i>	20
<i>Germinación de bellotas y supervivencia de las plántulas</i>	23
<i>Respuestas funcionales de las plántulas</i>	24
Discusión.....	30
<i>Cambio climático en condiciones de campo</i>	30
<i>Germinación y supervivencia</i>	32
<i>Respuestas funcionales</i>	34
Conclusiones.....	39
Referencias bibliográficas.....	40

RESUMEN

Los cambios climáticos esperados como consecuencia de las actividades humanas modificarán el funcionamiento de los ecosistemas forestales. Un proceso sensible es el reclutamiento de árboles y, en México, un caso particular son los encinos (*Quercus* spp., Fagaceae). Además de la sensibilidad de estas especies ante el cambio climático, sus bosques han sido fuertemente afectados por cambios de uso de suelo, donde factores ambientales extremos dificultan su reclutamiento en áreas deforestadas. Así, el cambio climático podría afectar negativamente el mantenimiento de los bosques y su regeneración en áreas deforestadas. Esta tesis tuvo como objetivo determinar los efectos del cambio climático y del uso del suelo sobre las dinámicas de reclutamiento de *Quercus eduardii*, evaluando si sus plántulas manifiestan respuestas funcionales ante esos factores. Para esto, se realizó un experimento de campo montando parcelas donde se simularon condiciones de más temperatura y menos precipitación, en contraste con parcelas control bajo las actuales condiciones climáticas. Esto se realizó al interior de un bosque de encinos bien conservado y un área deforestada. En las parcelas experimentales se sembraron bellotas de la especie objeto y se monitoreó la germinación y la supervivencia de las plántulas. En ambos hábitats, la inducción de condiciones de cambio climático redujo la germinación de bellotas y la supervivencia de las plántulas. Las plántulas que sobrevivieron hasta el final del experimento presentaron modificaciones de sus atributos funcionales, especialmente en sus hojas, las cuales fueron indicativas de estrés térmico e hídrico. Estos resultados sugieren que el cambio climático puede magnificar los efectos de los factores ambientales que regulan los procesos de reclutamiento de *Q. eduardii*, tanto al interior de los bosques como en áreas deforestadas.

Palabras Clave: Bellotas, Deforestación, Humedad, Plántulas, Temperatura.

ABSTRACT

Human-induced climate change can modify the functioning of forest ecosystems. Tree recruitment is sensitive to this change and, in Mexico, oak trees can be particularly threatened (*Quercus* spp., Fagaceae). Further, Mexican oak forests have been heavily affected by land use changes and extreme environmental factors impair their recruitment in deforested areas. Thus, climate change can negatively affect both forest maintenance and its regeneration in deforested areas. This study was aimed to determine the effects of climate change and land use change on the recruitment dynamics of *Quercus eduardii*, evaluating whether their seedlings display functional responses in face of these factors. For this, we performed a field experiment in which acorns of the target species were sowed in plots where higher temperature and lower precipitation conditions were induced, which contrasted with control plots under the current climatic conditions. This experimental design was replicated within a well-preserved oak forest and a deforested area. Both acorn germination and seedling survival were monitored during the experiment. In both habitats, the induction of climate change conditions reduced germination and seedling survival. Further, those seedlings that survived until the end of the experiment exhibited modifications of their functional attributes, especially in their leaves, which were indicative of thermal and water stress. These results suggest that climate change could magnify the effects of the environmental factors that regulate the recruitment of *Q. eduardii*, both within forests and in deforested areas.

Keywords: Acorns, Deforestation, Moisture, Seedlings, Temperature.

INTRODUCCIÓN

A lo largo de la historia del planeta han existido periodos de enfriamiento y calentamiento consecutivos (Zachos et al., 2001) y los datos paleo-climáticos disponibles sugieren que el planeta se encuentra actualmente en un período de calentamiento natural (Augustin et al., 2004). Sin embargo, este proceso de calentamiento se ha acelerado en el último siglo debido a las emisiones de gases de efecto invernadero vinculadas a las actividades humanas, como son el dióxido de carbono y el metano. Por ejemplo, la concentración de dióxido de carbono ha aumentado un 31% entre 1750 y 2000, y las emisiones de metano se han cuadruplicado (Intergovernmental Panel on Climate Change, 2001). Esto ha provocado incrementos en la temperatura, puesto que estos gases absorben y re-emiten la energía calórica desprendida por la superficie terrestre (Tudela, 2004). Con la finalidad de predecir la dirección y la magnitud de estos cambios ambientales se han desarrollado diversos modelos climáticos, cuyas proyecciones están basadas en diferentes supuestos sobre la forma en que crecerá la población humana durante este siglo y la manera en que los desarrollos tecnológicos contribuirán a mitigar las emisiones de gases de efecto invernadero (Intergovernmental Panel on Climate Change, 2013). Los modelos más optimistas asumen un crecimiento poblacional humano moderado, donde la tecnología permitirá que el crecimiento económico esté orientado a alcanzar el desarrollo sustentable. Los modelos menos optimistas asumen un crecimiento poblacional humano rápido, con una fuerte introducción de tecnologías sustentables o economías basadas en la prestación de servicios más que en la explotación de recursos naturales. Finalmente, los modelos climáticos menos conservadores asumen también un crecimiento poblacional humano rápido, pero con un progreso tecnológico lento (Intergovernmental Panel on Climate Change, 2013). En base a las actuales tendencias económicas y poblaciones del planeta, este último escenario es el más utilizados para la elaboración de las

proyecciones climáticas a futuro y, en el caso particular de México, estas proyecciones climáticas prevén que la temperatura media anual se incrementará entre 1.7 y 5.0° C entre 2050 y 2100, mientras que la precipitación anual se reducirá entre un 10% y un 20% (Gómez-Mendoza & Arriaga, 2007; Sáenz-Romero et al. 2012).

Bajo estas condiciones de temperatura y precipitación, un tipo de ecosistema que podría verse muy afectado son los bosques templados (Ohlemüller et al., 2006). Esto se debe a que estas alteraciones del clima contribuirían a incrementar el estrés físico para especies arbóreas que no están adaptadas a elevadas temperaturas o períodos prolongados de sequía. Por ejemplo, al incrementarse las temperaturas y reducirse la precipitación disminuiría la disponibilidad de agua en el suelo, ocasionando estrés hídrico para las plantas dado que la pérdida de agua por la transpiración de las hojas excedería la capacidad de las raíces para absorber agua del suelo (Dabros et al. 2010; Nogués et al., 2012). Si estas condiciones de estrés hídrico se mantienen por un período prolongado de tiempo, es de esperar que causen un fuerte incremento en la mortalidad de árboles (Allen et al., 2010; Auclair, 1993).

Además del cambio climático, la pérdida de hábitats naturales constituye una amenaza adicional y directa para los bosques, especialmente debido al aumento en la demanda de superficie para la producción de alimentos por parte de una población humana en constante crecimiento. En este sentido, alrededor del mundo, las actividades humanas han reducido a la mitad la cantidad de hábitat disponible para que las especies forestales desarrollen su ciclo de vida (Foley et al., 2005). En México, específicamente, aproximadamente el 25% de la cobertura original de bosques ha sido convertida en zonas ganaderas y agrícolas (Mas et al., 2004). Sin embargo, una gran parte de estas tierras deforestadas fueron abandonadas durante la última mitad del siglo XX debido a la baja productividad de los suelos y la aplicación de tecnologías y políticas agropecuarias no sustentables (Bravo-Peña et al., 2010). Aunque esto representa una oportunidad para la recuperación de los

ecosistemas forestales, se ha documentado que las especies arbóreas de climas templados tienen problemas para establecerse en campos abandonados. Esto es especialmente debido a las altas temperaturas, la elevada radiación solar y la rápida evaporación del agua que predomina en estos sitios (Badano et al., 2009; González-Salvatierra et al., 2013). Tomando en cuenta lo anterior, el panorama a futuro es aún más desalentador si consideramos las predicciones de los modelos de cambio climático para mediados de este siglo, ya que incrementos de la temperatura y reducciones en la precipitación podrían ocasionar un estrés fisiológico aún mayor que el que se presenta hoy en día (Valladares & Sánchez-Gómez, 2006). Indudablemente, esto tendría consecuencias negativas para la regeneración de los bosques en áreas deforestadas (Gómez-Aparicio et al., 2008).

Pese a estos impactos negativos que pueden tener el cambio climático y el cambio en el uso del suelo, muchas plantas cuentan con mecanismos para tolerar situaciones de altas temperaturas y estrés hídrico, los cuales pueden ir desde modificaciones en la estructura morfo-anatómica de sus órganos hasta cambios fisiológicos (Lambers et al., 2008). Estas alteraciones son comúnmente denominadas respuestas funcionales y permiten a las plantas adecuar su desempeño ante cambios en las condiciones ambientales (Lavorel et al., 1997; Díaz et al., 2001; Cornelissen et al., 2003; Westoby et al., 2006; Baraloto et al., 2010). Las repuestas funcionales más estudiadas en las plantas son las que presentan las hojas, ya que en estos órganos se llevan a cabo procesos importantes para el desarrollo y mantenimiento de los individuos, pero también pueden presentarse respuestas funcionales en la raíz y el tallo. Entre las respuestas funcionales más comunes se pueden encontrar: (1) los cambios en las tasas de crecimiento del tallo, donde en situaciones de estrés las especies arbóreas tienden a invertir menos en el crecimiento de sus estructuras y más en su mantenimiento (Villagra & Cavagnaro, 2006); (2) cambios en la fenología foliar, donde las hojas tienden a desarrollarse rápidamente en respuesta incrementos de la temperatura (Morin et al., 2010); (3) alteraciones en la longevidad foliar, la cual usualmente disminuye en situaciones de estrés hídrico

(Eckstein et al., 1999); (4) alteraciones en el contenido de agua en las hojas, lo cual puede permitir a las plantas sobrevivir cuando la disponibilidad de agua está en niveles sub-óptimos (Quero et al., 2006); (5) reducciones en el área foliar específica (relación superficie/biomasa de la hoja), lo que es común cuando las hojas se desarrollan en ambientes con mayor temperatura y/o radiación solar (Valladares et al., 2000); y (6) cambios en la eficiencia de la cosecha de luz para la fotosíntesis, lo cual puede relacionarse a diferentes factores de estrés físico (Flexas et al., 1999; Valladares et al., 2000). Estas respuestas funcionales han sido ampliamente reportadas en árboles adultos, pero durante el estado de plántula (se entiende por plántulas a los individuos jóvenes que retienen sus cotiledones) las especies vegetales suelen ser más vulnerables a los cambios ambientales (Davis et al., 1999; Barchuk et al., 2006). Por este motivo, es importante determinar si las plántulas de las especies arbóreas de climas templados tienen la capacidad de desarrollar respuestas funcionales que les permitan tolerar los escenarios de cambio climático esperados para mediados de este siglo. Esto permitiría definir la capacidad de auto-mantenimiento (reemplazo de individuos) de las especies arbóreas al interior de los bosques, como también su capacidad para colonizar campos agropecuarios abandonados.

Entre las especies arbóreas mexicanas altamente susceptibles a los próximos cambios climáticos se encuentran los integrantes del género *Quercus* (Fagaceae), comúnmente conocidos como robles o encinos. Estas plantas leñosas predominan en ecosistemas forestales templados localizados entre los 1200 y 2800 m de elevación (Martínez, 1981), habiendo en México 161 especies de encinos de las 450 descritas a nivel mundial (Valencia, 2004). Esto posiciona a México como el país con la mayor diversidad de encinos en el mundo, donde estos árboles sustentan una alta biodiversidad asociadas a ellos, a la vez que proveen múltiples servicios ambientales a las comunidades humanas (Zavala-Chávez, 2001, Valencia, 2004). Considerando que la superficie de los bosques de encinos se ha reducido en aproximadamente en un 50% en los últimos dos siglos

(Céspedes-Flores et al., 2010), y que estas especies pueden ser dramáticamente afectas por los cambios en el clima (Gómez-Mendoza & Arriaga, 2007; Zacarías-Eslava & Del Castillo, 2010), es importante evaluar si sus plántulas pueden desarrollar respuestas funcionales que les permitan continuar contribuyendo al mantenimiento y regeneración de sus bosques. Esto contribuiría a diseñar planes de manejo, conservación y reforestación adecuados a las condiciones futuras que afectarán estas especies.

HIPÓTESIS

Ante los escenarios de cambio climático esperados para mediados de este siglo, se espera que las plántulas de encinos presenten alteraciones rápidas en sus rasgos funcionales que se correspondan a estas condiciones ambientales. La expresión de estas respuestas funcionales será más acentuada en áreas deforestadas que al interior de los bosques porque, al carecer de cobertura de dosel, la presión del cambio climático sobre las plántulas será más fuerte en hábitats abiertos.

OBJETIVO

Establecer experimentalmente si las plántulas de encinos tienen la capacidad de expresar respuestas funcionales que les permitan tolerar las condiciones de cambio climático (incremento de la temperatura y de la sequía) que se esperan en el futuro, tanto en el sotobosque como en áreas deforestadas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Sitio de estudio

Este estudio se llevó a cabo en el Ejido Cañada Grande, localizado en Sierra de Álvarez, estado de San Luis Potosí. El clima predominante en la región es templado semiseco, con una temperatura media anual 18 °C y una precipitación media anual de 474 mm. Las precipitaciones muestran una marcada estacionalidad, concentrándose en el período comprendido entre junio y noviembre (verano-otoño). Los suelos de esta región son someros, alcanzando apenas 10 cm de profundidad. El tipo de vegetación predominante son bosques dominados por encinos (Vargas-Márquez, 1997). Estos bosques se componen fundamentalmente de tres especies de encino, incluyendo *Quercus eduardii*, *Quercus resinosa* y *Quercus viminea*. Para la realización de los experimentos descritos debajo, en esta zona se seleccionó un área de bosque bien conservado (21°56'50.34'' N, 100°20'53.10'' O, 1730 m) y un área deforestada altamente degradada por las actividades humanas (21°57'15.03'' N, 100°21'1.99'' O, 1685 m).

Especie objeto

Para establecer si los encinos de México pueden manifestar respuestas funcionales que les permitan tolerar el cambio climático nos enfocamos en *Q. eduardii*. Este encino pertenece a la sección *Lobatae* del género *Quercus*, siendo endémico del occidente, centro, sur y sureste de México (Romero-Rangel et al., 2014). El motivo por el cual nos enfocamos en esta especie se atribuye a que es uno de los elementos más conspicuos de la flora leñosa de Sierra de Álvarez, habiéndose observado que sus plántulas reclutan tanto al interior del bosque como en áreas deforestadas. En este sentido, una característica importante de *Q. eduardii* es que sus individuos adultos tienen forma de crecimiento arbórea cuando se desarrollan al interior de los bosques,

mientras que en zonas abiertas y perturbadas adquieren forma de crecimiento arbustiva. Estas características sugieren que es una especie adecuada para evaluar cambios en las respuestas funcionales de sus plántulas en escenarios de cambio climático y de cambio de uso del suelo.

Con esta especie se realizó un experimento en campo para establecer si sus plántulas exhiben respuestas funcionales diferenciales al ser sometidas a condiciones de cambio climático, en comparación con el escenario climático actual. Para ello se sembraron bellotas (fruto seco característico de los encinos que contiene una sola semilla) de esta especie bajo ambas condiciones climáticas siguiendo el diseño experimental descrito en la siguiente sección. La colecta de bellotas se realizó en el área de estudio en agosto de 2015, luego de que las mismas fueran liberadas de los árboles parentales. Para esta colecta se consideraron 10 individuos adultos que se hubieran reproducido en ese año. Tras la colecta, las bellotas provenientes de los diferentes árboles parentales fueron homogeneizadas en una sola muestra. Para determinar qué bellotas eran viables, las mismas fueron sometidas a la prueba de flotación. Esta es una prueba no invasiva donde las bellotas que perdieron su viabilidad flotan al ser colocadas en agua, mientras que las viables se mantienen hundidas (Gribko & Jones, 1995; Mahall et al. 2009). Las bellotas viables fueron almacenadas a 5° C en bolsas plásticas herméticas para evitar que perdieran humedad hasta el momento de ser utilizadas en campo.

Diseño experimental

Para simular en campo los cambios de temperatura que se esperan en el futuro se utilizaron cámaras de techo abierto (OTC por las siglas en inglés de Open Top Chambers). Estudios previos indican que estas estructuras elevan la temperatura del aire entre 1.0° y 3.0° C en comparación con el exterior (Dabros et al., 2010; Aragón-Gastélum et al., 2014), lo cual está dentro de los rangos esperados entre mediados y finales de este siglo. En nuestro caso se usó un diseño hexagonal para

las OTC, cuyas dimensiones son de 150 cm de ancho en la parte superior abierta, 208 cm de ancho en la base unida al suelo y 50 cm de altura. Este es uno de los diseños de OTC más comúnmente utilizados en este tipo de experimentos (Marion, 1996). Las OTC se construyeron con láminas trapezoidales de acrílico transparente de 3 mm de espesor con transmitancia de longitud de onda de 280 nm en adelante, por lo que permiten el paso de radiación ultravioleta (<400 nm) hasta infrarroja (<700 nm). Adicionalmente, para simular las reducciones esperadas en la precipitación, sobre las OTC se colocaron sistemas de canaletas de policarbonato transparente que cubrían el 10% de su superficie con la finalidad de interceptar agua de lluvia (Mascot-Gómez, 2015; Sánchez-Montes de Oca, 2015).

Para la instalación de las parcelas experimentales, se buscaron superficies con pendientes inferiores al 5%. Tanto en el bosque como en el área deforestada, se colocaron cinco parcelas sometidas a simulación de cambio climático y cinco parcelas control bajo las condiciones actuales de temperatura y precipitación. Los controles fueron cercados con malla de alambre hexagonal (apertura de 1.3 cm) para evitar el acceso de roedores y otros depredadores de semillas. El 15 de octubre de 2015, una vez que empezó a observarse la germinación de bellotas en los bosques, se sembraron 20 bellotas de la especie objeto en cada unidad experimental. En todos los casos, las bellotas fueron sembradas a 2 cm de profundidad para simular el comportamiento de sus principales dispersores (ardillas y ratones), que las entierran para generar reservas alimenticias (Smith & Stapanian 2002). Dentro de cada unidad experimental, los lugares de siembra de bellotas fueron marcados con banderillas para ubicar la posición de las mismas en los monitoreos posteriores. Este experimento fue monitoreado regularmente durante el resto de la temporada de lluvias y hasta finales de la estación fría y seca (febrero de 2016). El experimento no se extendió más allá de esta fecha porque nuestro interés se enfocaba en evaluar las respuestas funcionales de las plántulas durante la fase más crítica de su ciclo de vida, que es el establecimiento de los individuos tras la

germinación, lo ocurre cual ocurre en la estación de lluvias (Bonfil & Soberon, 1999; García-de la Cruz et al., 2016).

Monitoreo climático

Para establecer si las OTC de acrílico y los sistemas de intercepción de precipitación descritos en la sección anterior permitían simular adecuadamente las condiciones de cambio climático esperadas para este siglo, se monitorearon las condiciones de temperatura y humedad en las parcelas experimentales colocadas en el bosque y en el área deforestada. Para esto, se seleccionaron al azar tres parcelas de cada tratamiento climático y en ellas se colocaron sensores automatizados que medían la temperatura del suelo a 2 cm de profundidad (HOBO Pendant, Onset Computer Corporation, USA), lo cual corresponde al ambiente donde ocurre la germinación de las bellotas. Además, también se instalaron sensores automatizados para medir la temperatura y la humedad relativa del aire a 20 cm de altura del sustrato (HOBO Pro V2, Onset Computer Corporation, USA), lo cual corresponde al microambiente donde ocurre el desarrollo del brote aéreo de las plántulas. Estos sensores fueron programados para registrar esas variables climáticas cada hora durante todo el período experimental (16 de octubre de 2015 al 26 de febrero de 2016). Adicionalmente, en tres parcelas correspondientes a cada tratamiento climático se instalaron pluviómetros automatizados (HOBO Rainfall Sensor S-RGB-M002, Onset Computer Corporation, USA) que midieron la precipitación recibida en cada evento de lluvia.

En todas las unidades experimentales se realizaron mediciones del contenido volumétrico de agua en el suelo cada quince días utilizando un reflectómetro de dominio del tiempo (TDR Field Scout 300, Spectrum Technologies, USA). Estas mediciones se realizaron a 3.8 cm de profundidad para establecer la humedad superficial del suelo, que es donde ocurre la germinación de las bellotas, y a 7.6 cm de profundidad, que es el ambiente donde se desarrollan las raíces de las plántulas. No

se realizaron mediciones a mayores profundidades debido a que el espesor del suelo no lo permitía (la roca madre se encontraba a unos 10-12 cm de profundidad). En cada fecha de monitoreo, se tomaron seis mediciones del contenido volumétrico de agua en el suelo a ambas profundidades (3.8 y 7.6 cm) en puntos aleatorios dentro de cada parcela experimental; estos valores fueron promediados para cada parcela experimental en cada monitoreo realizado.

Germinación de bellotas y supervivencia de las plántulas

Durante todo el período experimental, se monitoreó la germinación de las bellotas y la supervivencia de las plántulas resultantes cada siete días. Debido a que las bellotas estaban enterradas a 2 cm de profundidad, se consideraron como germinadas solamente aquellas en que se observó la emergencia del brote aéreo, registrándose en todos los casos la fecha en que ocurrió este evento. Esto permitió, en una primera instancia, establecer si las tasas de germinación de bellotas y las tasas de supervivencia de las plántulas diferían entre tratamientos climáticos (parcelas control vs. parcelas sometidas a simulación de cambio climático) y entre tipo de hábitats (sotobosque vs. área deforestada). En los monitoreos de supervivencia de las plántulas se registraba la fecha de muerte de las mismas, considerando como muerta a aquellas plántulas cuyas hojas se encontraban completamente marchitas y cuyo meristemo apical estaba completamente seco, ya que los encinos suelen perder sus hojas en condiciones de altas temperaturas o estrés por sequía, pero el meristemo apical puede continuar vivo y rebrotar en la siguiente temporada de lluvias (Gonzales-Salvatierra et al., 2013).

Tras finalizar el experimento, todas las bellotas que no germinaron fueron recuperadas y sometidas a la prueba de flotabilidad descrita anteriormente. Dado que todas las bellotas flotaron, pudo asumirse que las mismas habían perdido su viabilidad durante el experimento. Sin embargo, para confirmar la pérdida de viabilidad, las bellotas fueron posteriormente sometidas a la prueba

de tetrazolio. Para ello, se realizó una incisión en el pericarpio de cada bellota y se incubaron en oscuridad durante 24 horas en solución 1 % de sal de cloruro de 2, 3, 5-trifeniltetrazolio. El principio bioquímico de esta prueba se fundamenta en la reacción de la sal de tetrazolio (que es incolora) con el hidrógeno liberado por enzimas deshidrogenasas activas, lo cual solo es posible si los embriones de las semillas están vivos, reduciéndose químicamente a un colorante rojo (formazán) que tiñe de este color a los embriones (Black et al., 2006). Así, tras su incubación en solución de tetrazolio, las bellotas fueron biseccionadas sobre su eje longitudinal para establecer si estaban viables (embriones teñidos de rojo). Dado que en ningún caso se observó la formación de formazán, se pudo confirmar que todas ellas habían perdido su viabilidad durante el experimento.

Respuestas funcionales de las plántulas

Además de la germinación de las bellotas y la supervivencia de plántulas, en cada monitoreo se tomaron mediciones de la altura de las plántulas sobrevivientes utilizando un calibrador digital (6MP, Truper, México). Esto se realizó con la finalidad de obtener sus tasas de crecimiento a través del tiempo (Bronson et al., 2009) y compararlas entre tratamientos climáticos y tipos de hábitat. A lo largo del experimento, también se registró la fecha de emergencia de la primera hoja en todas las plántulas para establecer si este proceso era afectado por la simulación de cambio climático, en comparación con las parcelas control. Estas hojas fueron marcadas aplicando una gota de pintura blanca (LiquidPaper®) en su pecíolo. Posteriormente, fueron monitoreadas hasta el final del experimento para establecer si los escenarios de cambio climático simulados en campo promovían o retardaban la senescencia foliar de las plántulas.

Al finalizar la temporada de lluvias, se consideró que las plántulas sobrevivientes hasta el final del experimento ya debieron haberse aclimatado a las condiciones simuladas de cambio climático y expresando sus respuestas funcionales. En este momento, se seleccionaron tres

individuos en cada parcela experimental. El principal criterio utilizado para la selección de estos individuos es que fueran de aproximadamente la misma edad, es decir, que hubieran germinado aproximadamente en las mismas fechas (con menos de una semana de diferencia). Además, se requirió que las últimas tres hojas desarrolladas por estos individuos estuvieran completamente desarrolladas y sanas (que no estuvieran en proceso de senescencia o dañadas por insectos defoliadores u otros factores). Sobre estas tres hojas de cada plántula se midió la fluorescencia de la clorofila *in situ* con un fluorómetro portátil (MINI-PAM II, Heinz Walz GmbH, Alemania). Además, con el mismo instrumento se midió la radiación fotosintéticamente activa que incidía sobre las hojas ($PPFD =$ densidad del flujo de fotones en $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) y de la temperatura foliar. Estas mediciones se realizaron el 27 de febrero de 2016 en el experimento localizado en el sotobosque y el 28 de febrero de 2016 en el experimento localizado en el área deforestada. En ambos casos, las mediciones con el fluorómetro portátil correspondieron a días completamente soleados y se llevaron a cabo entre las 10:00 y las 12:00 h. Esto nos permitió asegurar que los fotosistemas de las plántulas estuvieran activos. En base a esta información se calculó la eficiencia fotosintética cuántica del fotosistema II (Φ_{PSII}) para las tres hojas de cada plántula como $(F'_m - F_t)/F'_m$ donde, F_t es la fluorescencia de la clorofila en condiciones de luz continua (es decir, bajo las condiciones de luz en el campo) y F'_m es la fluorescencia máxima emitida por las moléculas de clorofila cuando un pulso de luz actínica saturante (en nuestro caso fueron $2500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) es sobrepuesto a los niveles de luz ambientales (Genty et al., 1989). Los valores de Φ_{PSII} son comúnmente utilizados como indicadores del estado fisiológico general de la planta, ya que reflejan su capacidad para transformar energía lumínica en la energía química requerida para asimilar carbono (Govindjee, 2004). En la mayoría de plantas, los valores de Φ_{PSII} oscilan entre 0.80 y 0.83 cuando el estrés ambiental es mínimo, pero estos valores tienden a disminuir conforme las

condiciones ambientales se alejan de los valores óptimos para las especies (Maxwell & Johnson, 2000).

Tras realizarse las mediciones con el fluorómetro portátil, las tres hojas de las plántulas seleccionadas fueron cosechadas y colocadas en bolsas plásticas herméticas debidamente rotuladas, para ser posteriormente almacenadas en frío (0° C) y transportadas al laboratorio. En ningún caso trascurrieron más de tres horas entre la cosecha de las hojas y su arribo al laboratorio. Inmediatamente después de llegar al laboratorio, se procedió a pesar cada una de las hojas en una balanza analítica con precisión de 0.01 mg (Cubis Model, Sartorius, Alemania) para obtener su peso fresco (P_f). Después de estas mediciones, las hojas fueron colocadas en una prensa botánica y secadas en una estufa de aire forzado a 60°C hasta que su peso seco (P_s) fuera constante. Con esta información se calculó el contenido relativo de agua de cada hoja (CRA) como $(P_f - P_s)/P_f$. En el caso de esta variable, es de esperar que los valores de CRA sean más bajos en plantas que estuvieron sometidas a mayores temperaturas y menores condiciones de humedad durante su crecimiento (Gratani et al., 2003).

Tras realizarse estos procedimientos, las hojas fueron digitalizadas (Escáner Perfection V39, Epson, Japón) y las imágenes obtenidas fueron procesadas con el software MideBMP (Ordiales-Plaza, 2000) para obtener la superficie (mm^2) de cada una. Con esta información se calculó el área foliar específica (AFE) de cada hoja como la razón entre su superficie y su peso seco (Quero et al., 2006). En términos generales, las plantas sometidas a niveles de estrés hídrico más alto tienden a concentrar su biomasa en una menor superficie foliar para minimizar la pérdida de agua y optimizar sus tasas de fotosíntesis, por lo que en plantas sometidas a altas temperaturas y una menor disponibilidad de agua debieran presentar mayores valores de AFE (Quero et al., 2006).

Procesado de datos y análisis estadísticos

Los datos recopilados por cada uno de los sensores automatizados de temperatura y humedad relativa del aire, como también de temperatura del suelo, fueron promediados cada quince días durante el experimento. Con objeto de establecer si estas variables diferían entre tratamientos climáticos y tipos de hábitat se realizó un ANDEVA de medidas repetidas. En estos análisis, los promedios quincenales de cada variable climática fueron incluidos como variable de respuesta, donde los sensores climáticos fueron las réplicas y los periodos de quince días que duró el experimento constituyeron las medidas repetidas. El tipo de hábitat (sotobosque vs. área deforestada) y el tratamiento climático (control vs. simulación de cambio climático) fueron incluidos en el análisis como variables predictoras categóricas, cada una con dos niveles.

Los datos de precipitación fueron procesados de la misma manera que la descrita anteriormente, pero en este caso la variable de respuesta fue la precipitación semanal acumulada por cada pluviómetro automatizado. En el caso específico de la precipitación, se eliminaron del análisis las semanas en las que no se registraron lluvias, ya que los ANDEVA de medidas repetidas no admiten grupos con varianza cero. Por último, el contenido volumétrico de agua en el suelo también se comparó entre tipos de hábitats y tratamientos climáticos usando ANDEVA de medidas repetidas, solo que en este caso se consideraron los datos de las mediciones puntuales realizadas cada semana del experimento. Para esta última variable, se realizó un análisis por separado para cada profundidad de medición (3.8 y 7.6 cm).

Para establecer si las tasas de germinación de las bellotas diferían entre tipos de hábitat y tratamientos climáticos se realizó un análisis de tiempo de falla. En estos análisis, la germinación de una bellota en una fecha de monitoreo determinada constituye una “falla”, por lo que se cada una de ellas constituye una réplica (Lee et al., 1975). Para cada combinación de tipo de hábitat (bosque y área deforestada) y tratamiento climático (control vs. simulación de cambio climático),

las tasas de germinación de las bellotas se estimaron con el método de Kaplan-Meier (Kaplan & Meier 1958), considerado el día de siembra como la fecha de inicio para estas estimaciones (cuando ninguna de las bellotas había germinado). Estos valores fueron comparados entre todas las combinaciones de tipos de hábitat y tratamientos climáticos empleado la prueba generalizada de Gehan-Wilcoxon (Kleinbaum & Klein, 2012). Una vez que se detectaron efectos significativos en este análisis, se usaron pruebas pareadas de Gehan-Wilcoxon (Kleinbaum & Klein, 2012) para establecer entre cuales combinaciones de hábitat y tratamientos climáticos había diferencias en las tasas de germinación. Los mismos procedimientos estadísticos se utilizaron para establecer si existían diferencias en las tasas de supervivencia de las plántulas entre tipos de hábitat y tratamientos climáticos. Sin embargo, a diferencia de los análisis de germinación, en estos análisis solo incluyeron a las bellotas que germinaron (i.e., emergencia efectiva del brote aéreo) y el “tiempo de falla” estuvo definido por la cantidad de días transcurridos desde la fecha de siembra de las bellotas y la fecha de muerte de las plántulas.

Las variaciones en la altura de las plántulas a través del tiempo fueron consideradas como valores subrogados de sus tasas de crecimiento. En este sentido, para establecer si la simulación de cambio climático afectó sus tasas de crecimiento se utilizó un análisis de regresión con variables categóricas. En este análisis, la altura de cada plántula en cada fecha de registro fue utilizada como variable de respuesta, mientras que los días transcurridos tras la primera medición de altura del brote aéreo fue la variable predictora continua. Por otra parte, las combinaciones entre tipos de hábitats (bosque y área deforestada) y tratamientos climáticos (control y simulación de cambio climático) fueron incluidas como cuatro niveles de la variable predictora. Debido a que la altura de las plántulas se fue estabilizando con el tiempo (mientras más días transcurrían, menor era su crecimiento) fue necesario utilizar un modelo de regresión no-lineal. En este caso se empleó un modelo asintótico del tipo: $H_t = \beta_0 + \beta_1/T$, donde H_t es la altura de las plántulas en el momento t y

T es el número de días transcurridos entre la emergencia del brote aéreo y cada medición de altura, mientras que β_0 y β_1 son los parámetros (constantes) que se estiman mediante el análisis de regresión; acá, β_0 indica el valor en que la curva de regresión intercepta al eje vertical (altura de las plántulas) y β_1 indica la magnitud con que cambia la altura de las plántulas por cada unidad de tiempo transcurrida. Al incluirse las variables categóricas antes mencionadas, este análisis arroja como resultado cuatro funciones de regresión, una para cada combinación entre tipos de hábitats y tratamientos climáticos. Solamente las plántulas que sobrevivieron hasta el final del experimento fueron incluidas en este análisis.

Para establecer el efecto del tipo de hábitat y el tratamiento climático sobre la aparición de la primera hoja se utilizó un ANDEVA de dos vías. En este análisis, la variable de respuesta estuvo definida como el tiempo transcurrido (en días) entre la fecha en que se registró la emergencia del brote aéreo de cada plántula y la fecha en que se registró la aparición de su primera hoja. Así, cada plántula que llegó a desarrollar su primera hoja constituyó una réplica en el análisis. Las variables predictoras fueron los dos niveles del tipo de hábitat (sotobosque vs. área deforestada) y los dos niveles del tratamiento climático (control vs. simulación de cambio climático). Las diferencias entre combinaciones de tipos de hábitat y tratamientos climáticos se analizaron con pruebas *post hoc* de Tukey. Por otra parte, para comparar la senescencia foliar entre tipos de hábitats y tratamientos climáticos se realizó un análisis de tiempo de falla similar al descrito con anterioridad para la supervivencia de las plántulas. La fecha de inicio en estos análisis estuvo definida por el día en que se registró la aparición de la primera hoja de cada plántula, quedando el “tiempo de falla” definido por la cantidad de días transcurridos hasta la fecha en que se registró la marchitez de esta hoja. En este último análisis solamente se incluyeron las plántulas que sobrevivieron hasta

el final del experimento, ya que de otra manera la senescencia foliar pudiera confundirse con efectos vinculados a las causas de mortalidad de las plántulas.

Los valores de luz fotosintéticamente activa que incide sobre las hojas, temperatura foliar y Φ_{PSII} obtenidos con el fluorómetro portátil fueron promediados entre las tres hojas de cada una de las plántulas donde se realizaron estas mediciones. Con el *CRA* y el *AFE* se procedió de la misma manera. Todas estas variables fueron comparadas entre tipos de hábitat y tratamientos climáticos con ANDEVA de dos vías, aplicándose pruebas *post hoc* Tukey cuando se detectaron diferencias significativas.

RESULTADOS

Simulación de condiciones de cambio climático en campo

Tanto la temperatura del aire (Figura 1A) como la temperatura del suelo (Figura 1B) fueron significativamente mayores en las parcelas sometidas a simulación de cambio climático (de aquí en adelante SCC) que en las parcelas control (Tabla 1). Estas dos variables climáticas también difirieron entre tipos de hábitat, presentando valores significativamente más altos en el área deforestada que al interior del bosque (Tabla 1). Considerando todo el período que duró el experimento, la temperatura promedio en las parcelas SCC localizadas al interior del bosque fue 2.0° C más alta que en las parcelas control instaladas en este tipo de hábitat, mientras que esta diferencia fue de 2.4° C en el área deforestada. Por otra parte, la temperatura promedio del suelo al interior del bosque fue 2.5° C más elevada en las parcelas SCC que en las parcelas control, mientras que en el área deforestada la temperatura del suelo en las parcelas SCC fue 3.2° C más alta que en las parcelas control. Estas diferencias de temperatura del aire y del suelo entre parcelas SCC y parcelas control, como también entre tipos de hábitat, fueron consistentes lo largo de todo el experimento (Tabla 1). Estos resultados indican que las OTC de acrílico colocadas tanto al interior del bosque como en el área deforestada permiten simular adecuadamente las condiciones de temperatura de los escenarios de cambio climático previstos para mediados de este siglo.

Los reductores de precipitación colocados sobre las parcelas experimentales SCC disminuyeron significativamente la cantidad de agua que llega al suelo, en comparación con las parcelas control (Tabla 1, Figura 1C). Asimismo, se detectaron diferencias significativas en los valores de precipitación entre tipos de hábitat (Tabla 1), siendo éstos un 18% más elevados en el área deforestada que al interior del bosque (Figura 1C). En el interior del bosque, las parcelas SCC recibieron en promedio un 12% menos de precipitación que las parcelas control, mientras que en

Tabla 1. Resultados de los ANDEVA de medidas repetidas destinados a comparar los valores de las diferentes variables ambientales entre parcelas sometidas a los diferentes tratamientos climáticos (simulación de cambio climático vs. controles) y entre tipos de hábitat (interior del bosque vs. área deforestada) a través del tiempo que duró el experimento de campo. La tabla muestra los valores de los estadísticos de prueba (valor F , los grados de libertad se muestran entre paréntesis) obtenidos para las distintas fuentes de variación (tratamiento climático, tipo de hábitat, tiempo y sus interacciones) incluidas en los análisis (valor crítico de α para efectos significativos = 0.05 en todos los casos).

Fuentes de variación	Variable ambiental					
	Temperatura del aire	Temperatura del suelo	Humedad relativa del aire	Precipitación	Contenido de agua del suelo (3.8 cm)	Contenido de agua del suelo (7.6 cm)
Tratamiento climático (Tc)	$F_{(1,8)} = 1401.413$ $p < 0.001$	$F_{(1,8)} = 3402.735$ $p < 0.001$	$F_{(1,8)} = 10339.257$ $p < 0.001$	$F_{(1,8)} = 546.972$ $p < 0.001$	$F_{(1,16)} = 335.717$ $p < 0.001$	$F_{(1,16)} = 334.365$ $p < 0.001$
Tipo de hábitat (Th)	$F_{(1,8)} = 594.555$ $p < 0.001$	$F_{(1,8)} = 4871.913$ $p < 0.001$	$F_{(1,8)} = 3738.253$ $p < 0.001$	$F_{(1,8)} = 1338.830$ $p < 0.001$	$F_{(1,16)} = 367.062$ $p < 0.001$	$F_{(1,16)} = 340.873$ $p < 0.001$
Interac. Tc x Th	$F_{(1,8)} = 8.407$ $p = 0.012$	$F_{(1,8)} = 63.273$ $p < 0.001$	$F_{(1,8)} = 371.763$ $p < 0.001$	$F_{(1,8)} = 9.881$ $p = 0.014$	$F_{(1,16)} = 19.727$ $p < 0.001$	$F_{(1,16)} = 22.623$ $p < 0.001$
Tiempo (Ti)	$F_{(18,144)} = 1581.552$ $p < 0.001$	$F_{(18,144)} = 805.579$ $p < 0.001$	$F_{(18,144)} = 36154.265$ $p < 0.001$	$F_{(9,72)} = 34789.253$ $p < 0.001$	$F_{(1,16)} = 1576.142$ $p < 0.001$	$F_{(1,16)} = 734.732$ $p < 0.001$
Interac. Tc x Ti	$F_{(18,144)} = 6.608$ $p < 0.001$	$F_{(18,144)} = 12.264$ $p < 0.001$	$F_{(18,144)} = 34.218$ $p < 0.001$	$F_{(9,72)} = 95.017$ $p < 0.001$	$F_{(18,288)} = 31.348$ $p < 0.001$	$F_{(18,288)} = 21.532$ $p < 0.001$
Interac. Th x Ti	$F_{(18,144)} = 10.617$ $p < 0.001$	$F_{(18,144)} = 9.493$ $p < 0.001$	$F_{(18,144)} = 68.716$ $p < 0.001$	$F_{(9,72)} = 340.848$ $p < 0.001$	$F_{(18,288)} = 23.373$ $p < 0.001$	$F_{(18,288)} = 13.689$ $p < 0.001$
Interac. Tc x Th x Ti	$F_{(18,144)} = 3.545$ $p < 0.001$	$F_{(18,144)} = 15.396$ $p < 0.001$	$F_{(18,144)} = 13.58$ $p = 0.001$	$F_{(9,72)} = 3.291$ $p = 0.002$	$F_{(18,288)} = 13.708$ $p < 0.001$	$F_{(18,288)} = 6.948$ $p < 0.001$

el área deforestada la reducción de precipitación en las parcelas SCC fue de un 11%. Estos resultados están dentro del rango de predicciones para la precipitación para mediados de este siglo, indicando que los reductores de precipitación aplicados sobre las parcelas experimentales SCC permiten simular adecuadamente condiciones de cambio climático.

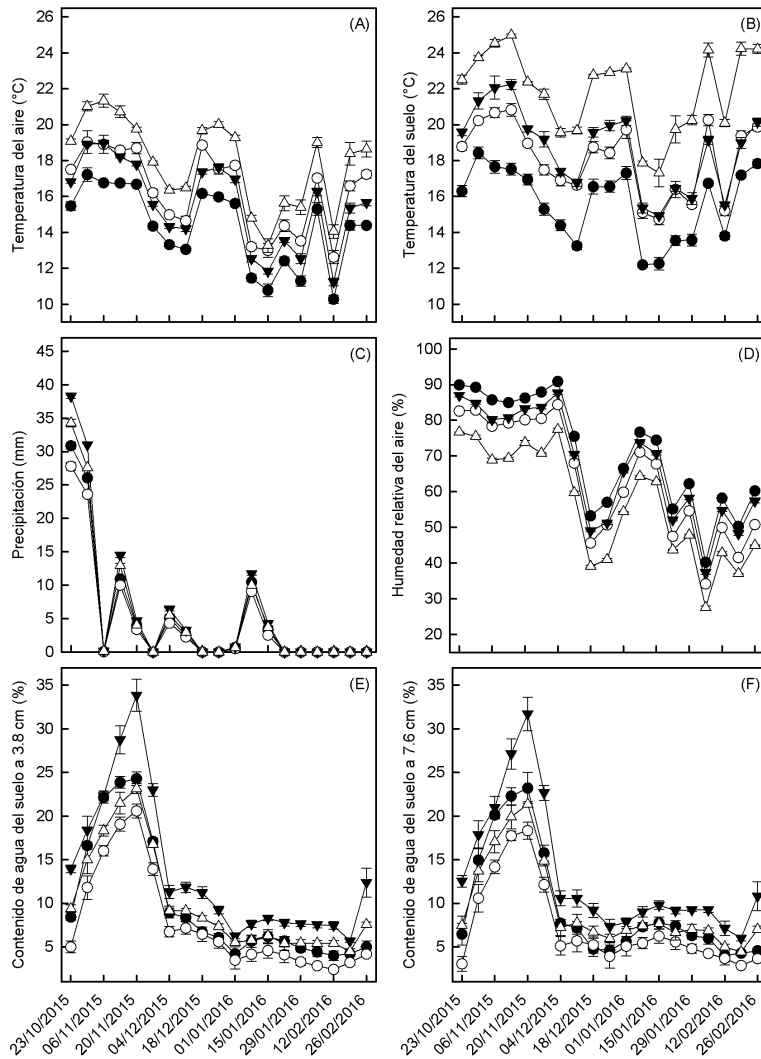


Figura 1. Variables ambientales registradas en las parcelas control (símbolos negros) y en las parcelas sometidas a simulación de cambio climático (símbolos blancos) localizadas al interior del bosque (círculos) y en el área deforestada (triángulos). La figura muestra los valores quincenales promedio (\pm 95% I.C.) de la temperatura del aire (A), la temperatura del suelo (B), la precipitación (C), la humedad del aire (D) y el contenido volumétrico de agua en el suelo a 3.8 cm de profundidad (E) y a 7.6 cm de profundidad (F).

A lo largo del experimento también se detectaron efectos significativos de los tratamientos climáticos y el tipo de hábitat sobre las variables ambientales asociadas a la temperatura y la precipitación (Tabla 1). En el bosque, la humedad relativa del aire al interior de las parcelas SCC

fue entre un 7.1% y 9.4% inferior que en las parcelas control (Figura 1D). En el área deforestada estas diferencias fueron mucho más marcadas, donde las parcelas SCC mostraron valores entre 8.2% y 12.4% inferiores a las parcelas control (Figura 1D). El contenido volumétrico de agua a 3.8 cm (Figura 1D) y 7.6 cm de profundidad (Figura 1E) siempre fue más bajo en las parcelas SCC que en las parcelas control, aunque para ambos tratamientos climáticos esos valores fueron inferiores en el bosque (promedio de 9.8% y 7.6% para las parcelas control y SCC, respectivamente) en comparación con el área deforestada (promedio de 13.6% y 10.0% para las parcelas control y SCC, respectivamente).

Germinación de bellotas y supervivencia de plántulas

Las tasas de germinación de las bellotas de *Q. eduardii* difirieron significativamente entre tratamientos climáticos y tipos de hábitat (estadístico generalizado de Gehan-Wilcoxon = 17.755, g.l. = 3, $p < 0.001$). Aunque no se observaron diferencias significativas entre las parcelas control localizadas al interior del bosque y el área deforestada donde, en ambos casos las tasas de germinación fueron superiores a las estimadas para las parcelas SCC (Figura 2). Al final del experimento, los porcentajes finales de germinación de bellotas fueron del 71% en las parcelas control localizadas al interior del bosque y del 61% en las parcelas control del área deforestada, mientras que los porcentajes finales de germinación en las parcelas SCC fueron del 53% y del 45% en el bosque y el área deforestada, respectivamente.

También se registraron diferencias significativas en las tasas de supervivencia de las plántulas (estadístico generalizado de Gehan-Wilcoxon = 20.8470, g.l. = 3, $p < 0.001$). En este caso, la mayor supervivencia de plántulas se detectó en las parcelas control localizadas al interior del bosque, seguidas por las parcelas control del área deforestada (Figura 2). En ambos tipos de hábitat, la supervivencia de plántulas en las parcelas SCC fue significativamente menor que en las

parcelas control (Figura 2). Al finalizar el experimento, los porcentajes finales de supervivencia de plántulas al interior del bosque fueron del 88.9% en las parcelas control y del 66.2% en las parcelas SCC, mientras que en el área deforestada estos valores fueron del 77.0% en las parcelas control y del 57.8% en las parcelas SCC.

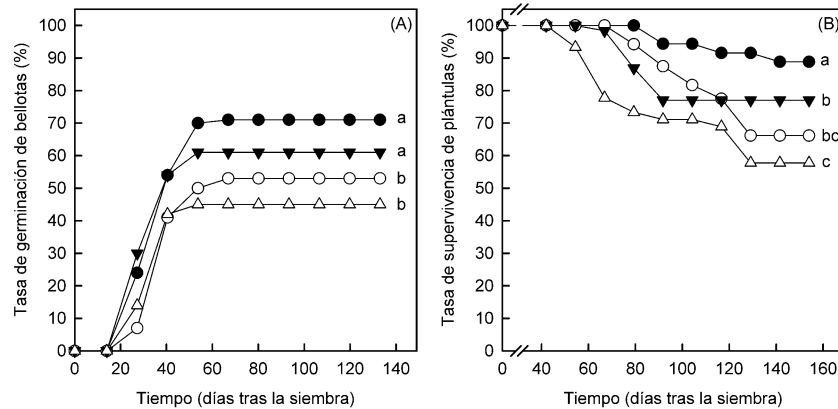


Figura 2. Tasas de germinación de bellotas (A) y de supervivencia de plántulas (B) de *Q. eduardii* a través del tiempo estimadas mediante el método de Kaplan-Meier para las parcelas control (símbolos negros) y las parcelas sometidas a simulación de cambio climático (símbolos blancos) localizadas al interior del bosque (círculos) y en el área deforestada (triángulos). Diferentes letras al lado de cada curva indican diferencias significativas entre ellas (α crítico de las pruebas de Gehan-Wilcoxon para muestras pareadas = 0.05).

Respuestas funcionales de las plántulas

El análisis de regresión no-lineal con variables categóricas empelado para establecer la relación entre el crecimiento en altura de las plántulas y el tiempo transcurrido tras la emergencia del brote aéreo indicó una correspondencia asintótica positiva entre estas dos variables, encontrándose a su vez diferencias significativas en las tasas de crecimiento de las plántulas entre tratamientos climáticos y tipos de hábitat ($F_{(8,2701)} = 11305.000$, $p < 0.001$, $R^2 = 0.737$). Este análisis indicó que las plántulas de *Q. eduardii* que se desarrollaron en las parcelas control del bosque alcanzaron mayores alturas finales y crecieron más rápido (modelo de regresión obtenido: $H_t =$

52.252 – 1094.742/T), que las plántulas que crecieron en las demás parcelas experimentales (Figura 3). Las plántulas de las parcelas SCC localizadas en el bosque (modelo de regresión obtenido: $H_t = 39.386 - 891.763/T$) alcanzaron la misma altura final que las plántulas de las parcelas control y SCC del área deforestada, pero crecieron más rápido que en estos dos últimos casos (Figura 3). En el área deforestada, este análisis no indicó diferencias ni en la altura final ni en la velocidad de crecimiento entre plántulas desarrolladas en las parcelas control (modelo de regresión obtenido: $H_t = 37.648 - 623.658/T$) y en las parcelas SCC (modelo de regresión obtenido: $H_t = 36.893 - 737.997/T$) (Figura 3).

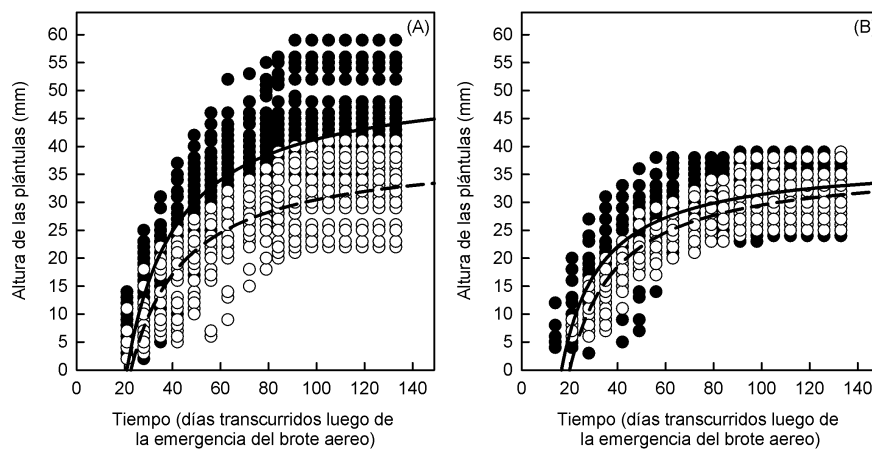


Figura 3. Crecimiento en la altura de las plántulas de *Q. eduardii* a través del tiempo estimadas mediante el método de regresión no-lineal con variables categóricas basado en un modelo asintótico. Si bien estos resultados son producto de un mismo análisis estadístico, para una mejor apreciación de los mismos se proveen por separado para el bosque (A) y el área deforestada (B). Cada panel muestra los datos y las funciones de regresión obtenidas para las parcelas control (símbolos negros, líneas continuas) y las parcelas sometidas a simulación de cambio climático (símbolos blancos, líneas discontinuas).

En el caso del tiempo de emergencia de la primera hoja, únicamente se encontraron diferencias significativas entre tipos de hábitat ($F_{(1,166)} = 60.843$, $p < 0.001$), sin detectarse efectos de los tratamientos climáticos ($F_{(1,166)} = 0.001$, $p = 0.979$) o su interacción con el tipo de hábitat

($F_{(1,166)} = 3.172$, $p = 0.076$). Así, independientemente del tratamiento climático al que estuvieran sometidas las plántulas (SCC o control), aquellos individuos que crecieron en el área deforestada desarrollaron su primera hoja en menos tiempo que las plántulas que crecieron en el bosque (Figura 4A). Las tasas de senescencia de la primera hoja, por otra parte, difirieron significativamente entre tratamientos (estadístico generalizado de Gehan-Wilcoxon = 22.929, g.l. = 3, $p = 0.001$). En este caso, independientemente del tratamiento climático, la senescencia foliar ocurrió más rápido en las parcelas localizadas al interior del bosque que en el área deforestada (Figura 4B). No se observaron diferencias entre parcelas SCC y control ni en el bosque ni en el área deforestada (Figura 4B).

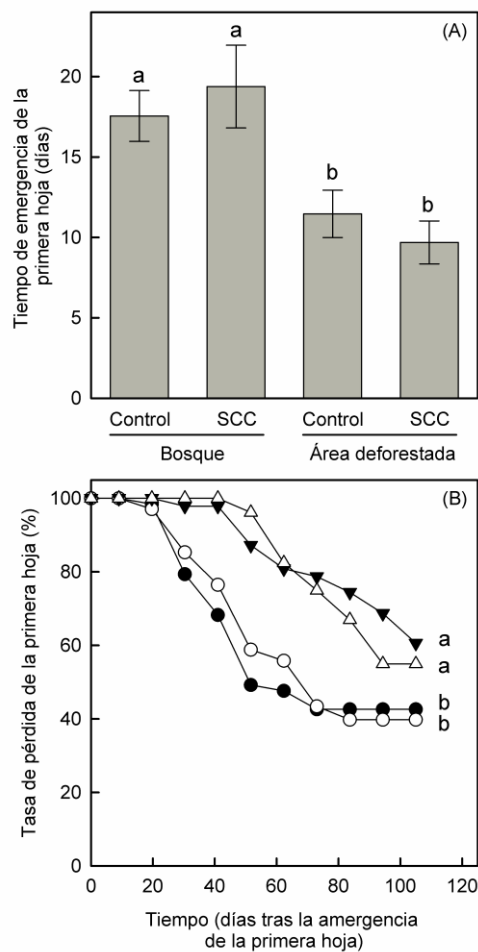


Figura 4. Tiempo de emergencia de la primera hoja (A) y tasas de pérdida de la primera hoja (B) en las plántulas de *Q. eduardii*. Para la emergencia de la primera hoja, se muestra el tiempo promedio en que ocurrió este evento (días \pm 95% I.C.) en las plántulas que crecieron en las parcelas control y las parcelas sometidas a simulación de cambio climático en el bosque y en el área deforestada; diferentes letras sobre las barras indican diferencias significativas entre ellas (α crítico de las pruebas *post hoc* de Tukey = 0.05). Las tasas de pérdida de la primera hoja a través del tiempo se estimaron con el método de Kaplan-Meyer para las plántulas que sobrevivieron hasta el final del experimento en para las parcelas control (símbolos negros) y las parcelas sometidas a simulación de cambio climático (símbolos blancos) localizadas al interior del bosque (círculos) y en el área deforestada (triángulos); diferentes letras al lado de cada curva indican diferencias significativas entre ellas (α crítico de las pruebas de Gehan-Wilcoxon para muestras pareadas = 0.05).

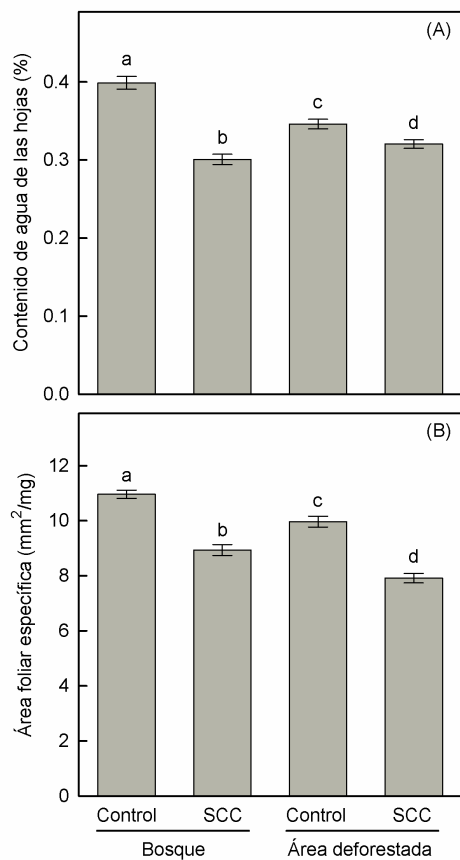


Figura 5. Promedios (\pm 95% I.C.) del contenido relativo de agua de las hojas (A) y área foliar específica (B) de las plántulas de *Q. eduardii* que crecieron en las parcelas control y las parcelas sometidas a simulación de cambio climático en el bosque y en el área deforestada; diferentes letras sobre las barras indican diferencias significativas entre ellas (α crítico de las pruebas *post hoc* de Tukey = 0.05).

El contenido relativo de agua de las hojas (*CRA*) presentó diferencias significativas entre tratamientos climáticos ($F_{(1,56)} = 1269.958$, $p < 0.001$) y entre tipos de hábitat ($F_{(1,56)} = 91.005$, $p < 0.001$), indicándose también efectos de la interacción entre estos dos factores ($F_{(1,56)} = 438.355$, $p < 0.001$). Los mayores valores de esta variable fueron encontrados en las plántulas que crecieron en las parcelas control del bosque, seguidas por las plántulas de las parcelas control del área deforestada (Figura 5A). Las plántulas de las parcelas SCC, tanto del bosque como del área deforestada, presentaron valores de *CRA* significativamente menores que las que crecieron en las parcelas control respectivas (Figura 5A). Los valores de área foliar específica (*AFE*) también difirieron entre tratamientos climáticos ($F_{(1,56)} = 3450.966$, $p < 0.001$) y entre tipos de hábitat ($F_{(1,56)} = 845.511$, $p < 0.001$), pero en este caso no se registraron efectos interactivos de estos factores ($F_{(1,56)} = 0.217$, $p = 0.643$). En este caso, las plántulas crecidas en las parcelas control, tanto del

bosque como el área deforestada, presentaron mayores valores de AFE que las plántulas de las parcelas SCC (Figura 5B).

De las mediciones realizadas con el fluorómetro portátil, se detectaron diferencias en la cantidad de radiación fotosintéticamente activa entre tipos de hábitat ($F_{(1,56)} = 41771.811$, $p < 0.001$), la cual fue poco más del doble en el área deforestada que al interior del bosque. Sin embargo, no se detectaron efectos del tratamiento climático ($F_{(1,56)} = 0.776$, $p = 0.382$) o de su interacción con el tipo de hábitat ($F_{(1,56)} = 0.509$, $p = 0.478$) sobre esta variable ambiental (Figura 6A). La temperatura foliar medida con este instrumento difirió entre tratamientos climáticos ($F_{(1,56)} = 1667.161$, $p < 0.001$) y entre tipos de hábitat ($F_{(1,56)} = 700.440$, $p < 0.001$), detectándose también efectos interactivos entre ambos factores ($F_{(1,56)} = 166.440$, $p = 0.089$). Los mayores valores de temperatura foliar fueron detectados en las plántulas de las parcelas SCC del área deforestada, seguidas por las plántulas de las parcelas SCC localizadas al interior del bosque (Figura 6B). En ambos casos, los valores de temperatura foliar fueron significativamente mayores que los registrados sobre las plántulas de los controles respectivos (Figura 6B). El rendimiento cuántico del fotosistema II (Φ_{PSII}) difirió significativamente entre tratamientos climáticos ($F_{(1,56)} = 11379.177$, $p < 0.001$) y tipos de hábitat ($F_{(1,56)} = 7995.223$, $p < 0.001$), registrándose también efectos de la interacción entre estos factores ($F_{(1,56)} = 3327.303$, $p < 0.001$). Los mayores valores de Φ_{PSII} se registraron en las plántulas de *Q. eduardii* que crecieron en las parcelas control del bosque, donde el promedio de esta variable se aproximó a 0.6 y difirió significativamente con los valores medidos en las plántulas que crecieron en los demás tratamientos experimentales (Figura 6C). Las plántulas que crecieron en las parcelas control del área deforestada también presentaron valores de Φ_{PSII} significativamente más altos que aquellas que crecieron en las parcelas SCC, y

entre estas últimas parcelas se detectaron menores valores de Φ_{PSII} en las que estaban localizadas en el área deforestada (Figura 6C).

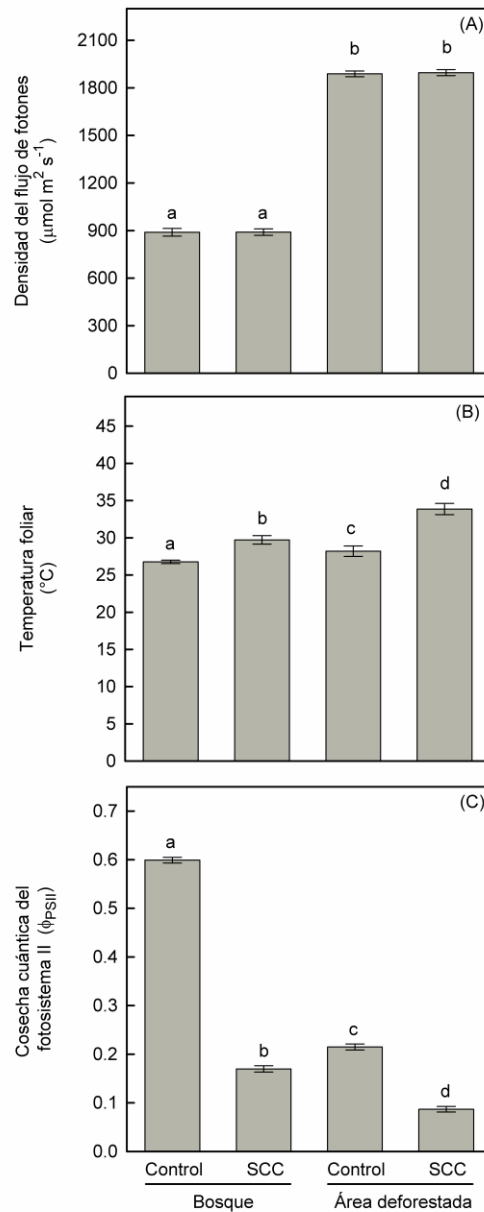


Figura 6. Variables medidas con el fluorómetro portátil en plántulas de *Q. eduardii* de las parcelas control y las parcelas sometidas a simulación de cambio climático en el bosque y en el área deforestada. Estas variables incluyen la cantidad de luz fotosintéticamente activa (A), la temperatura foliar (B), y la cosecha cuántica del fotosistema II (C); diferentes letras sobre las barras indican diferencias significativas entre ellas (α crítico de las pruebas post hoc de Tukey = 0.05).

DISCUSIÓN

Cambio climático en condiciones de campo

La temperatura del aire en las parcelas sometidas a simulación de cambio climático (SCC) se incrementó dentro del rango previsto en los modelos de cambio climático basados en los supuestos que el crecimiento poblacional humano continuará su actual tendencia y que el progreso tecnológico será lento durante el resto de este siglo (Intergovernmental Panel on Climate Change 2013). Sin embargo, los aumentos de temperatura mediados por cámaras de techo abierto fueron superiores en el área deforestada que en el bosque. En el área deforestada, la temperatura del aire las parcelas SCC fue 2.4° C más alta que las parcelas control, lo cual concuerda con los resultados de otros estudios que utilizaron estas estructuras para incrementar la temperatura del aire en áreas abiertas (Hollister & Webber, 2000; Klanderud, 2005; Aragón-Gastélum, et al. 2017). En el bosque, por otra parte, la diferencia en temperatura del aire entre parcelas SCC y control sólo alcanzó los 2.0 °C. Aunque este incremento de temperatura está dentro de las predicciones de los modelos de cambio climático, cabe destacar que no existen pronósticos específicos para ambientes de sotobosque. Esto dificulta establecer si los incrementos de temperatura logrados en el bosque concuerdan con los esperados para el futuro. No obstante, estos resultados sugieren que los incrementos de temperatura debidos al cambio climático pudieran ser menores en ambientes de sotobosque que en áreas deforestadas, donde la cobertura del dosel arbóreo pudiera mitigar parcialmente estas alteraciones.

La aplicación de reductores de precipitación permitió aproximar las condiciones de lluvia en las parcelas SCC a las predicciones de los modelos de cambio climático más conservadores, los cuales prevén una reducción del 10% en la precipitación anual (Gómez-Mendoza & Arriaga, 2007; Conde et al., 2011; Sáenz-Romero et al., 2012). Sin embargo, se debe destacar que la cantidad de

precipitación que llegó al suelo fue un 18% menor en el bosque que el área deforestada. Este fenómeno se atribuye al dosel arbóreo, habiéndose indicado que el dosel de bosques de encinos bien conservados puede retener hasta el 25% de la precipitación durante un evento de lluvia (Bahmani et al., 2012). De esta manera, si la precipitación interceptada por el dosel arbóreo se añade a la interceptada por los reductores de precipitación, esto resulta en un 30% menos de agua de lluvia en las parcelas SCC localizadas en el sotobosque. Esto permite sugerir que las reducciones en la precipitación pronosticadas por los modelos climáticos de entre mediados y finales de este siglo pueden tener consecuencias mucho más dramáticas sobre plantas que reclutan en el sotobosque que sobre plantas que reclutan en áreas deforestadas.

Aunque las predicciones de los modelos de cambio climático son ampliamente aceptadas por la comunidad científica mundial, las mismas solamente hacen referencia a alteraciones en la temperatura superficial y en los regímenes de precipitación. En este estudio, la medición de variables ambientales adicionales que pueden ser alteradas por el cambio climático sugiere que las consecuencias de este fenómeno sobre la vegetación pueden ser mucho más severas que las esperadas solamente en escenarios de incrementos de temperatura y reducciones en la precipitación. Por ejemplo, tanto en el bosque como en el área deforestada, la temperatura del suelo en las parcelas SCC también fue más elevada que en las parcelas control, siendo diferencias más pronunciadas que las diferencias reportadas en la temperatura del aire. Asimismo, en ambos hábitats, la humedad relativa del aire fue menor en las parcelas SCC que en las parcelas control. Así, las alteraciones de la temperatura, tanto del aire como del suelo, junto con las reducciones de precipitación y humedad relativa del aire, pueden explicar el menor contenido de agua en el suelo observado en las parcelas SCC. Así, dado que todas estas variables pueden influir sobre la germinación de semillas y el establecimiento de plántulas, se puede proponer que las alteraciones

ambientales inducidas por el cambio climático sobre la vegetación pueden ir más allá de simples cambios en la temperatura del aire y los regímenes de precipitación.

Germinación de bellotas y supervivencia

Nuestros resultados permiten proponer que las diferencias climáticas registradas entre el bosque y el área deforestada no afectarían sustancialmente a la germinación de las bellotas de *Q. eduardii*. Sin embargo, en ambos hábitats, las tasas de germinación fueron menores en las parcelas SCC que en los controles, sugiriendo que el cambio climático puede afectar negativamente a este proceso. Debido a que las semillas de los encinos son extremadamente recalcitrantes, estos resultados pueden vincularse con la rápida pérdida de viabilidad que experimentan las bellotas en condiciones de campo. Aunque hay variaciones entre especies de encinos, la viabilidad de las bellotas depende fundamentalmente de su contenido relativo de agua, perdiendo completamente su capacidad para germinar si éste disminuye por debajo del 30-50% (Zavala-Chávez & García-Moya, 1996; Zavala-Chávez, 2004). Así, cualquier factor ambiental que promueva la pérdida de agua por parte de las bellotas causará reducciones en su viabilidad (Goodman et al., 2005; Zavala-Chávez, 2008; Joët et al., 2013). Teniendo en cuenta estos aspectos, los incrementos de temperatura y la menor humedad del suelo en las parcelas SCC puede haber causado mayor pérdida de agua en las bellotas, resultando en las menores tasas de germinación observadas. Un resultado similar fue reportado por Weltzin & McPherson (2000) para *Quercus emoryi* en Estados Unidos, donde una disminución del 12% en la precipitación ocasionó una caída de más del 30% la germinación de sus bellotas. Sin embargo, debido a la elevada diversidad de encinos que presenta México (más de 160 especies), y a la relevancia económica y cultural de sus bosques (Luna-José et al., 2003; Valencia, 2004), se requieren aún más estudios que permitan establecer claramente los efectos que el cambio climático puede tener sobre la germinación de la mayoría de las especies.

A diferencia de la germinación de bellotas, la supervivencia de las plántulas de *Q. eduardii* fue afectada tanto por el tipo de hábitat como por la inducción de condiciones de cambio climático. Las menores tasas de supervivencia en el área deforestada, en relación a las del bosque, permiten proponer que el reclutamiento de esta especie es sensible a la falta de cobertura de dosel. Este patrón de supervivencia coincide, en general, con los reportados para otras especies de encinos de Norteamérica y Europa, cuyas plántulas suelen desarrollarse mejor en condiciones de sotobosque que en áreas abiertas (Broncano et al., 1998; Davis et al., 1999; Fuchs et al., 2000; Gómez, 2004; Puerta-Piñero et al., 2007; Gómez-Aparicio et al., 2008). Sin embargo, la proporción final de plántulas supervivientes en las parcelas control, tanto del área deforestada como del bosque, fue cercana al 80%. Esto sugiere que, durante la estación de lluvias, la cobertura del dosel no es un factor crítico que afecte el proceso de reclutamiento. Sin embargo, en ambos hábitats, la inducción de condiciones de cambio climático redujo las tasas de supervivencia de las plántulas. Varios autores han previamente sugerido que el cambio climático afectará el reclutamiento de las especies arbóreas en ecosistemas forestales (Weltzin et al., 2000; Walck et al. 2011), pero la dirección de estos efectos (positiva o negativa) y el factor determinante de los mismos (cambios la temperatura o la precipitación) parecen variar entre tipos de climas. Por ejemplo, dado que el reclutamiento de especies arbóreas en ecosistemas alpinos y boreales está principalmente determinado por la temperatura, se ha sugerido que esas especies expandirían sus rangos de distribución hacia climas que hoy son más fríos si la temperatura del aire aumenta entre 1.8° y 2.0° C, mientras que sus tasas de reclutamiento se reducirían en los extremos más cálidos de su distribución actual (Damby & Hic, 2007; Bonan 2008; Batllori et al. 2009; Lindner et al., 2010). En ecosistemas forestales de climas húmedos, por otra parte, el principal factor que regula el reclutamiento de los árboles es la disponibilidad de agua, habiéndose propuesto que las reducciones en la precipitación anual esperadas para este siglo elevarán la mortandad de los individuos, tanto juveniles como adultos, y

esto reducirá sus rangos de distribución (Engelbrecht et al., 2007; Malhi et al., 2009; Bonan 2008; Phillips et al., 2009). En nuestro caso particular, los experimentos se desarrollaron en un clima templado estacionalmente seco, donde la emergencia de las plántulas ocurrió entre mediados y finales de la estación de lluvias (octubre-noviembre), cuando la temperatura del aire en las parcelas control fue próxima a la media anual (18° C) reportada para el sitio de estudio. Sin embargo, la simulación de cambio climático causó condiciones de mayor temperatura y de menor humedad, tanto del aire como del suelo, al interior de las parcelas SCC. Así, dado que la desecación de las plántulas fue la única causa de muerte que se registró en las parcelas experimentales, nuestros resultados permiten proponer que la combinación entre elevadas temperaturas y menor precipitación pueden reducir las tasas de reclutamiento de *Q. eduardii* en escenarios de cambio climático, afectando negativamente tanto el mantenimiento de sus poblaciones al interior de los bosques de encinos como la colonización en áreas deforestadas por parte de esta especie.

Respuestas funcionales

Además de afectar la germinación de bellotas y la supervivencia de plántulas, nuestros resultados sugieren que el cambio del uso del suelo y el cambio climático también pueden inducir respuestas funcionales en los estados tempranos del ciclo de vida de *Q. eduardii*. Por ejemplo, la velocidad de crecimiento del vástago aéreo fue menor en el área deforestada que en el bosque, independientemente del tratamiento climático al que estuvieran sometidas. Varios estudios han indicado previamente que el estrés hídrico y/o la elevada radiación solar limitan el crecimiento de individuos juveniles en otras especies de encinos (van Hees, 1997; Broncano et al., 1998; Gómez, 2004; Puerta-Piñero, 2007; Gómez-Aparicio et al., 2008; Quero et al., 2006; Montserrat-Martí et al., 2009), lo cual pudiera explicar las menores tasas de crecimiento en el área deforestada. De hecho, la elevada similitud en tasas de crecimiento del vástago aéreo entre parcelas SCC y control

del área deforestada permiten proponer que los aumentos de temperatura y las reducciones de precipitación que se esperan entre mediados y finales de este siglo no necesariamente afectarán el desarrollo de las plántulas que logren establecerse en este hábitat. Para el bosque, por otra parte, los resultados sugieren que cambio climático reducirá dramáticamente las tasas de crecimiento de las plántulas de *Q. eduardii*. Esto pudiera estar relacionado con las condiciones de mayor estrés hídrico que se indujeron en las parcelas SCC, ya que para otras especies de encinos se ha indicado que la disponibilidad de agua es un factor determinante para el crecimiento de sus estados juveniles (Aranda et al., 2005; Mahall et al., 2009).

El tiempo de emergencia de la primera hoja, aunque no difirió entre tratamientos climáticos, ocurrió más tempranamente en plántulas del área deforestada que en plántulas que crecieron bajo el dosel del bosque. En especies arbóreas de bosques templados, se han reportado que incrementos en la temperatura contribuyen a romper la latencia de las yemas foliares y acelerar el desarrollo de las hojas (Fu et al., 2013; Dantec et al., 2013), mientras que la emergencia de las hojas en plántulas de árboles tropicales parece acelerarse con una mayor exposición a la luz solar (Bongers & Pompa, 1990; Wright & Schaik 1994). Así, la emergencia más temprana de la primera hoja en las plántulas del área deforestada puede deberse a las mayores temperaturas del aire y la mayor radiación solar que predominan en este hábitat. En adición a estos resultados, también se observó que la senescencia de la primera hoja ocurrió más rápidamente en el bosque que en el área deforestada, independientemente del tratamiento climático. Sobre este punto, se ha reportado en las especies arbóreas que crecen bajo condiciones de elevada radiación solar o déficits hídricos moderados (i.e., que no llegan a causar la muerte de los individuos), que sus hojas suelen tener mayores contenidos de lignina, celulosa y otros compuestos que contribuyen a extender su longevidad debido al alto costo energético que implica producirlas (Coley, 1988; Eckstein et al., 1999). Aunque esto contribuye a explicar porque la tasa de pérdida de hojas fue menor en el área deforestada que en el

bosque, cabe destacar que en ninguno de los dos hábitats hubo respuestas diferenciales entre parcelas control y SCC en la emergencia de las hojas o la senescencia foliar. Esto permite sugerir que la inducción de condiciones de cambio climático realizada en este estudio no afectó estos procesos en las plántulas de *Q. eduardii*.

Aunque el tiempo de vida de las hojas solamente difirió entre tipos de hábitat, otros atributos foliares de las plántulas de *Q. eduardii* respondieron diferencialmente a los tratamientos climáticos aplicados en el experimento de campo. Este fue el caso del contenido relativo de agua de las hojas y el área foliar específica, que tanto en el bosque como el área deforestada presentaron menores valores en las parcelas SCC que en las parcelas control. En la mayoría de las plantas, los valores de ambas variables tienden a disminuir cuando se incrementa el estrés por altas temperaturas o por déficit hídrico (Lambers et al., 2008, Duca, 2015). La principal consecuencia de disminuciones en el contenido relativo de agua de las hojas es la pérdida de turgencia de las células fotosintéticas, lo que puede dañar los fotosistemas que capturan y procesan la energía lumínica para la fijación de carbono (Gratani et al., 2003; Aranda et al., 2005). Así, nuestros resultados sugieren que las plántulas que crecieron en las parcelas SCC, tanto del bosque como del área deforestada, estarían sujetas a condiciones menos favorables para la fotosíntesis, lo que a su vez pudiera explicar sus menores tasas de supervivencia. Sin embargo, muchas plántulas de las parcelas SCC (66.2% en el bosque y 57.8% en el área deforestada) sobrevivieron hasta el final del experimento. Esto conduce a pensar que modificaciones de otros atributos funcionales les pueden conferir tolerancia a los aumentos de temperatura y las reducciones de precipitación esperados en el futuro. Acá es importante destacar que las plántulas de las parcelas SCC presentaron menor área foliar específica que las plántulas de las parcelas control. Esto implica que en las parcelas SCC ocurrieron aumentos en la biomasa de las hojas por unidad de superficie foliar, lo cual puede deberse a engrosamientos de la cutícula y la epidermis, como también del parénquima fotosintético (Lambers et al., 2008,

Duca, 2015). Este tipo de respuestas han sido ampliamente reportadas en plántulas de encinos europeos, donde la reducción del área foliar y el engrosamiento de las hojas les permite reducir la pérdida de agua por transpiración y optimizar la captura de luz en situaciones de estrés hídrico (van Hees, 1997; Quero et al., 2006; Valladares & Sánchez-Gómez, 2006; Ramírez-Valiente et al., 2010). Así, en el caso particular de las plántulas de *Q. eduardii*, nuestros resultados permiten sugerir que el menor contenido relativo de agua de sus hojas en las parcelas SCC puede ser compensado por reducciones en el área foliar específica, lo cual permitiría que al menos algunas de ellas sobrevivan en escenarios de cambio climático.

Los resultados de este estudio también indican que, en las parcelas SCC de ambos hábitats, la temperatura foliar de las plántulas de *Q. eduardii* se elevó sustancialmente en relación a la registrada en las plántulas de las parcelas control. Esto reafirma la propuesta que el cambio climático puede inducir condiciones de estrés térmico en los estados tempranos del ciclo de vida de los encinos. Esto, aunado a la menor disponibilidad de agua, puede vincularse con las reducciones en la cosecha cuántica efectiva (Φ_{PSII}) que se registraron en las plántulas de las parcelas SCC. Esta variable está directamente relacionada con la capacidad de las plantas para capturar y procesar la energía lumínica necesaria para la fotosíntesis, donde disminuciones en sus valores indican menor eficiencia de estos procesos lumínicos (Oberhuber & Edwards, 1993; Flexas et al., 1999; Adams & Demmig-Adams, 2004). Por ejemplo, cuando las plantas están sometidas a situaciones de estrés, los valores de Φ_{PSII} disminuyen porque parte de la energía lumínica que capturan las moléculas de clorofila es reemitida al ambiente como fluorescencia para evitar daños en los fotosistemas (Maxwell & Johnson, 2000). Así, nuestros resultados sugieren que el cambio climático puede reducir la capacidad fotosintética de las plántulas de *Q. eduardii*, lo cual puede explicar sus menores tasas de crecimiento en las parcelas SCC. Adicionalmente, cabe destacar que

los valores Φ_{PSII} de las plántulas de las parcelas control fueron un tercio más bajas en el área deforestada que en el bosque. Esto sugiere que, además de la mayor temperatura y la menor disponibilidad de agua, otras variables ambientales pueden estar reduciendo la capacidad fotosintética de las plántulas en las áreas deforestadas. Por ejemplo, cuando los niveles de luz ambiental sobrepasan la capacidad de las plantas para disipar el exceso de energía lumínica pueden ocurrir daños en los fotosistemas, causando la fotoinhibición de la fotosíntesis; así, la fotoinhibición es una reacción inducida por excesos de luz que reduce la capacidad de las plantas para convertir energía lumínica en biomasa (Bruce & Vasil'ev, 2004; Demmig-Adams et al., 2008). Sobre este tema, algunos estudios previos han demostrado que las plántulas de encinos son susceptibles a la fotoinhibición cuando crecen en espacios abiertos (Mahall et al., 2009; Gonzalez-Salvatierra et al., 2013; Badano et al., 2015) y, en nuestro caso, los elevados niveles de radiación lumínica y los bajos valores de Φ_{PSII} registrados en el área deforestada sugieren que las plántulas que crecen en este hábitat pueden experimentar daños en sus fotosistemas.

CONCLUSIONES

- Nuestros resultados indican que el cambio climático y la deforestación magnifican los efectos de los factores ambientales que influyen en los procesos de reclutamiento de *Q. eduardii*. Esto causa reducciones en las tasas de germinación de sus bellotas, como también en las tasas de supervivencia y crecimiento de sus plántulas.
- Cuando las plántulas logran sobrevivir bajo esas condiciones de mayor estrés físico, presentan respuestas funcionales que les permitirían tolerar, al menos parcialmente, los efectos de las elevadas temperaturas y la menor disponibilidad de agua. Sin embargo, es de esperar que el desempeño de estos individuos juveniles en el futuro sea mucho menor si se producen los cambios esperados en la temperatura y la precipitación.
- Los efectos de la inducción de condiciones de cambio climático sobre las plántulas de *Q. eduardii* fueron mucho más adversos en el área deforestada que al interior del bosque. Esto sugiere que la regeneración forestal mediante procesos naturales puede estar comprometida en el futuro próximo. Así, el diseño de programas de restauración ecológica para áreas deforestadas requerirá incluir estrategias que permitan asegurar el establecimiento de las plantas bajo condiciones ambientales de mayor temperatura y menos humedad.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Adams, W. W. & Demmig-Adams, B. (2004). Chlorophyll fluorescence as a tool to monitor plant response to the environment. In: Papageorgiou, G.C. & Govindjee (eds.), Chlorophyll a fluorescence: a signature of photosynthesis, pp. 583-604. Springer, Dordrecht.
- Aragón-Gastélum, J. L., Flores, J., Yáñez-Espinosa, L., Badano, E., Ramírez-Tobías, H. M., Rodas-Ortíz, J. P., & González-Salvatierra, C. (2014). Induced climate change impairs photosynthetic performance in *Echinocactus platyacanthus*, an especially protected Mexican cactus species. *Flora*, 209, 499-503.
- Aranda, I., Castro, L., Pardos, M., Gil, L., & Pardos, J.A. (2005). Effects of the interaction between drought and shade on water relations, gas exchange and morphological traits in cork oak (*Quercus suber* L.) seedlings. *Forest Ecology and Management*, 210, 117-129.
- Augustin, L., Barbante, C., Barnes, P. R. F., Barnola, J. M., Bigler, M., Castellano, E., Cattani, O., Chappellaz, J., Dahl-Jensen, D., Delmonte, B., Dreyfus, G., Durand, G., Falourd, S., Fischer, H., Flückiger, J., Hansson, M. E., Huybrechts, P., Jugie, G., Johnsen, S. J., Jouzel, J., Kaufmann, P., Kipfstuhl, J., Lambert, F., Lipenkov, V. Y., Littot, G. C., Longinelli, A., Lorrain, R., Maggi, V., Masson-Delmotte, V., Miller, H., Mulvaney, R., Oerlemans, J., Oerter, H., Orebelli, G., Parrenin, F., Peel, D. A., Petit, J-R., Raynaud, D., Ritz, C., Ruth, U., Schwander, J., Siegenthaler, U., Souches, R., Stauffer, B., Steffensen, J. P., Stenni, B., Stocker, T. F., Tabacco, I. E., Udisti, R., van den Wal, R. S. W., van den Broeke, M., Weiss, J., Wihelms, F., Winther, J-G., Wolff, E. W., & Zucchelli, M. (2004). Eight glacial cycles from an Antarctic ice core. *Nature*, 429, 623-628.
- Allen, C. D., Macalady, A. K., Chenchouni, H., Bachelet, D., McDowell, N., Vennetier, M., Kitzberger, T., Rigling, A., Breshears, D. D., Hogg, E. H., Gonzalez, P., Fensham, R.,

- Zhang, Z., Castro, J., Deminova, N., Lim, J-H., Allard, G., Running, S. W., Semerci, A., & Cobb, N. (2010). A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management*, 259, 660-684.
- Auclair, A. N. D. (1993). Extreme climatic fluctuations as a cause of forest dieback in the pacific rim. *Water, Air & Soil Pollution*, 66, 207-229.
- Badano, E. I., Pérez, D., & Vergara, C. H. (2009). Love of nurse plants is not enough for restoring oak forests in a seasonally dry tropical environment. *Restoration Ecology*, 17, 571-576.
- Badano, E. I., Samour-Nieva, O. R., Flores, J., & Douterlungne, D. (2015). Microclimate and seeding predation as drivers of tree recruitment in human-disturbed oak forests. *Forest Ecology and Management*, 356, 93-100.
- Bahmani, S. M. H. G., Attarod, P., Bayramzadeh, V., Ahmadi, M.T., Radmehr, A. (2012). Throughfall, stemflow, and rainfall interception in a natural pure forest of chestnut-leaved oak (*Quercus castaneifolia* C.A. Mey.) in the Caspian Forest of Iran. *Annals of Forest Research*, 55, 197-206.
- Black, M., Bewley, J. D., & Halmer, P. (2006). *The encyclopedia of seeds: science, technology and uses*. CABI International , Wallingford, 900 pp.
- Barchuk, A. H., Campos, E. B., Oviedo, C., & Díaz, M. D. P. (2006). Supervivencia y crecimiento de plántulas de especies leñosas del Chaco Árido sometidas a remoción de la biomasa aérea. *Ecología Austral*, 16, 47-61.
- Baraloto, C., Timothy Paine, C. E., Patiño, S., Bonal, D., Hérault, B., & Chave, J. (2010). Functional trait variation and sampling strategies in species-rich plant communities. *Functional Ecology*, 24, 208-216.

- Batllori, E., Camarero, J. J., Ninot, J. M., & Gutiérrez, E. (2009). Seedling recruitment, survival and facilitation in alpine *Pinus uncinata* tree line ecotones: implications and potential responses to climate warming. *Global Ecology and Biogeography*, 18, 460-472.
- Bonan, G. B. (2008). Forests and climate change: forcings, feedbacks, and the climate benefits of forests. *Science*, 320, 1444-1449.
- Bonfil, C. & Soberón, J. (1999). *Quercus rugosa* seedling dynamics in relation to its re-introduction in a disturbed Mexican landscape. *Applied Vegetation Science*, 2, 189-200.
- Bongers, F., & Popma, J. (1990). Leaf dynamics of seedlings of rain forest species in relation to canopy gaps. *Oecologia*, 82, 122-127.
- Bravo-Peña, L. C., Doode-Matsumoto, O. S., Castellanos-Villegas, A. E. & Espejel-Carbajal, I. (2010). Políticas rurales y pérdida de cobertura vegetal: elementos para reformular instrumentos de fomento agropecuario relacionados con la apertura de praderas ganaderas en el noroeste de México. *Región y Sociedad*, 22, 1-35.
- Broncano, M. J., Riba, M., & Retana, J. (1998). Seed germination and seedling performance of two mediterranean tree species, holm oak (*Quercus ilex* L.) and aleppo pine (*Pinus halepensis* Mill.): a multifactor experimental approach. *Plant Ecology*, 138, 17-26.
- Bronson, D. R., Gower, S. T., Tanner, M., & Van Herk, I. (2009). Effect of ecosystem warming on boreal black spruce bud burst and shoot growth. *Global Change Biology*, 15, 1534-1543.
- Bruce, D. & Vasil'ev, S. (2004). Excess light stress: Multiple dissipative processes of excess excitation. In: Papageorgiou, G.C. & Govindjee (eds.), *Chlorophyll a fluorescence: a signature of photosynthesis*, pp. 497-523. Springer, Dordrecht.

- Céspedes-Flores, S. E., & Moreno-Sánchez, E. (2010). Estimación del valor de la pérdida de recurso forestal y su relación con la reforestación en las entidades federativas de México. *Investigación Ambiental*, 2, 5-13.
- Coley, P. D. (1988). Effects of plant growth rate and leaf lifetime on the amount and type of anti-herbivore defense. *Oecologia*, 4, 531-536.
- Conde, C., Estrada, F., & Martínez, B. (2011). Regional climate change scenarios for México. *Atmósfera*, 24, 125-140.
- Cornelissen, J. H. C., Cerabolini, B., Castro-Díez, P., Villar-Salvador, P., Montserrat-Martí, G., Puyravaud, J.P., Maestro, M., Werger, M. J. A., & Aerts, R. (2003). Functional traits of woody plants: correspondence of species rankings between field adults and laboratory-grown seedlings? *Journal of Vegetation Science*, 14, 311-322.
- Dabros, A., Fyles, J. W., & Strachan, I. B. (2010). Effects of open-top chambers on physical properties of air and soil at post-disturbance sites in northwestern Quebec. *Plant and Soil*, 333, 203-218.
- Danby, R. K. & Hik, D. (2007). Responses of white spruce (*Picea glauca*) to experimental warming at a subarctic alpine treeline. *Global Change Biology*, 13, 437-451.
- Dantec, C. F., Vitasse, Y., Bonhomme, M., Louvet, J. M., Kremer, A., & Delzon, S. (2014). Chilling and heat requirements for leaf unfolding in European beech and sessile oak populations at the southern limit of their distribution range. *International Journal of Biometeorology*, 58, 1853-1864.
- Davis, M. A., Wrage, K. J., Reich, P. B., Tjoelker, M. G., Schaeffer, T., Muermann, C., & Ecology, S. P. (1999). Survival, growth, and photosynthesis of tree seedlings competing with herbaceous vegetation along a water-light-nitrogen gradient. *Plant Ecology*, 145, 341-350.

- Demmig-Adams, B., Ebbert, V., Zarter, C. R., & Adams, W. W. (2008). Characteristics and species-dependent employment of flexible versus sustained thermal dissipation and photoinhibition. In: Demmig-Adams, B., Adams, W. W., & Mattoo, A. K. (eds.), *Photoprotection, photoinhibition, gene regulation, and environment*, pp. 39-48. Springer, Dordrecht.
- Diaz, S., & Cabido, M. (2001). Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution*, 16, 646-655.
- Duca, M. (2015). *Plant physiology*. Springer, Dordrecht, 315 pp.
- Eckstein, R. L., Karlsson, P. S., & Weih, M. (1999). Leaf life span and nutrient resorption as determinants of plant nutrient conservation in temperate-arctic regions. *New Phytologist*, 143, 177-189.
- Engelbrecht, B. M. J., Comita, L. S., Condit, R., Kursar, T. A., Tyree, M. T., Turner, B. L., & Hubbell, S. P. (2007). Drought sensitivity shapes species distribution patterns in tropical forests. *Nature*, 447, 80-83.
- Flexas, J., Escalona, J. M., & Medrano, H. (1999). Water stress induces different levels of photosynthesis and electron transport rate regulation in grapevines. *Plant, Cell and Environment*, 22, 39-48.
- Foley, J. a, Defries, R., Asner, G. P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S. R., Chapin, F. S., Coe, M. T., Daily, G. C., Gibbs, H. K., Helkowski, J. H., Holloway, T., Howard, E. A., Kucharik, C. J., Monfreda, C., Patz, J. A., Prentice, I. C., Ramankutty, N., Snyder, P. K. (2005). Global consequences of land use. *Science*, 309, 570-4.

- Fu, Y. H., Campioli, M., Deckmyn, G., & Janssens, I. A. (2013). Sensitivity of leaf unfolding to experimental warming in three temperate tree species. *Agricultural and Forest Meteorology*, 181, 125-132.
- Fuchs, M. A., Krannitz, P. G., & Harestad, A. S. (2000). Factors affecting emergence and first-year survival of seedlings of Garry oaks (*Quercus garryana*) in British Columbia, Canada. *Forest Ecology and Management*, 137, 209-219.
- García-de la Cruz, Y., López-Barrera, F., & Ramos-Prado, J.M. (2016) Germination and seedling emergence of four endangered oak species. *Madera y Bosques*, 22, 77-87.
- Genty, B., Briantais, J. M., & Baker, N. R. (1989). The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochimica et Biophysica Acta-General Subjects*, 990, 87-92.
- Gómez, J. M. (2004). Importance of microhabitat and acorn burial on *Quercus ilex* early recruitment: non-additive effects on multiple demographic processes. *Plant Ecology*, 172, 287-297.
- Gómez-Aparicio, L., Pérez-Ramos, I. M., Mendoza, I., Matías, L., Quero, J. L., Castro, J., Zamora, R., & Marañón, T. (2008). Oak seedling survival and growth along resource gradients in Mediterranean forests: implications for regeneration in current and future environmental scenarios. *Oikos*, 117, 1683-1699.
- Gómez-Mendoza, L., & Arriaga, L. (2007). Modeling the effect of climate change on the distribution of oak and pine species of Mexico. *Conservation Biology*, 21, 1545-1555.
- González-Salvatierra, C., Badano, E. I, Flores, J., & Rodas, J. P. (2013). Shade shelters increase survival and photosynthetic performance of oak transplants at abandoned fields in semi-arid climates. *Journal of forestry research*, 24, 23-28.

- Goodman, R. C., Jacobs, D. F. & Karrfalt, R. P. (2005). Evaluating desiccation sensitivity of *Quercus rubra* acorns using X-ray image analysis. *Canadian Journal of Forest Research*, 35, 2823-2831.
- Govindjee (2004). Chlorophyll a fluorescence: a bit of basics and history. In: Papageorgiou, G.C. & Govindjee (eds.), *Chlorophyll a fluorescence: a signature of photosynthesis*, pp. 1-42. Springer, Dordrecht.
- Gratani, L., Meneghini, M., Pesoli, P., & Crescente, M. F. (2003). Structural and functional plasticity of *Quercus ilex* seedlings of different provenances in Italy. *Trees*, 17, 515-521.
- Gribko, L. S., & Jones, W. E. (1995). Test of the float method of assessing northern red oak acorn condition. *Tree Planters' Notes*, 46, 143-147.
- Hollister, R. D., & Webber, P. J. (2000). Biotic validation of small open-top chambers in a tundra ecosystem. *Global Change Biology*, 6, 835-842.
- Intergovernmental Panel on Climate Change (2001). *Climate change 2001: the scientific basis. Contribution of working group I to the third assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Houghton, J. T., Ding, Y., Griggs, D. J., Noguer, M., van der Linden, P. J., Dai, X., Maskell, K., & Johnson, C. A. (eds.). Cambridge University Press, Cambridge, 881 p.
- Intergovernmental Panel on Climate Change (2001). *Climate change 2001: the scientific basis. Contribution of working group I to the third assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Houghton, J. T., Ding, Y., Griggs, D. J., Noguer, M., van der Linden, P. J., Dai, X., Maskell, K., & Johnson, C. A. (eds.). Cambridge University Press, Cambridge, 881 pp.
- Intergovernmental Panel on Climate Change (2013). *Climate Change 2013: the physical science basis. Contribution of working group I to the fifth assessment report of the*

- Intergovernmental Panel on Climate Change. Stocker, T. F., Qin, D., Plattner, G.-K., Tignor, M., Allen, S. K., Boschung, J., Nauels, A., Xia, Y., Bex, V., & Midgley, P. M. (eds.). Cambridge University Press, Cambridge, 1535 pp.
- Joët, T., Ourcival, J. M., & Dussert, S. (2013). Ecological significance of seed desiccation sensitivity in *Quercus ilex*. *Annals of Botany*, 111, 693-701.
- Kaplan, E. L., & Meir, P. (1958). Nonparametric estimation from incomplete observations. *Journal of the American Statistical Association*, 53, 457-481.
- Klanderud, K. (2005). Climate change effects on species interactions in an alpine plant community. *Journal of Ecology*, 93, 127-137.
- Kleinbaum, D. G. & Klein, M. (2012). *Survival analysis*. Springer, New York, 700 pp.
- Lambers, H., Chapin III, F. S., & Pons, t. L. (2008) *Plant physiological ecology*, 2nd ed. Springer, New York, 604 pp.
- Lavorel, S., McIntyre, S., Landsberg, J., & Forbes T.D.A. (1997). Plant functional classifications: from general groups to specific groups base on response to disturbance. *Trends in Ecology and Evolution*, 12, 474-478.
- Lee, E. T., Desu, M. M., & Gehan, E. A. (1975) A Monte Carlo study of the power of some two-sample tests. *Biometrika*, 62, 425-432.
- Lindner, M., Maroschek, M., Netherer, S., Kremer, A., Barbati, A., Garcia-Gonzalo, J., Seidl, R., Delzon, S., Corona, P., Kolström, M., Lexer, M. J., & Marchetti, M., (2010). Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems. *Forest Ecology and Management*, 259, 698-709.
- Luna-Jose, A. L., Montalvo-Espinosa, L., & Rendón-Aguilar, B. (2003). Los usos no leñosos de los encinos en México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 72, 107-117.

- Mahall, B. E., Tyler, C. M., Cole, E. S., & Mata, C. (2009). A comparative study of oak (*Quercus*, Fagaceae) seedling physiology during summer drought in southern California. *American Journal of Botany*, 96, 751-761.
- Malhi, Y., Aragão, L. E. O. C., Galbraith, D., Huntingford, C., Fisher, R., Zelazowski, P., Sitch, S., McSweeney, C., & Meirb, P. (2009) Exploring the likelihood and mechanism of a climate-change-induced dieback of the Amazon rainforest. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 106, 20610-2061.
- Marion, G. M. (1996). Temperature enhancement experiments. In: Molau, U. & Mølgaard, P. (eds.), *ITEX manual*, 2nd ed., pp. 17-22. Danish Polar Center, Copenhagen.
- Martinez, M. (1981) *Los encinos de Mexico*, 2nd ed. Comisión Forestal del estado de Michoacán, Morelia, 358 pp.
- Mascot-Gómez, E. G. (2015). *Tasas de establecimiento de plántulas de encinos (*Quercus* spp.) ante diferentes escenarios de cambio climático en ambientes templados*. Tesis de Maestría. Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A. C., San Luis Potosí, 35 pp.
- Mas, J. F., Velázquez, A., Díaz-Gallegos, J. R., Mayorga-Saucedo, R., Alcántara, C., Bocco, G., Castro, R., Fernández, T., & Pérez-Vega, A. (2004). Assessing land use/cover changes: a nationwide multirate spatial database for Mexico. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation*, 5, 249-261.
- Maxwell, K., & Johnson, G. N. (2000). Chlorophyll fluorescence-a practical guide. *Journal of Experimental Botany*, 51, 659-668.
- Montserrat-Martí, G., Camarero, J.J., Palacio, S., Pérez-Rontomé, C., Milla, R., Albuixech, J., & Maestro, M. (2009). Summer-drought constrains the phenology and growth of two

coexisting Mediterranean oaks with contrasting leaf habit: implications for their persistence and reproduction. *Trees*, 23, 787-799.

Morin, X., Roy, J., Sonié, L., & Chuine, I. (2010). Changes in leaf phenology of three European oak species in response to experimental climate change. *The New Phytologist*, 186, 900-910.

Nogués, I., Llusà, J., Ogaya, R., Munné-Bosch, S., Sardans, J., Peñuelas, J., & Loreto, F. (2012). Physiological and antioxidant responses of *Quercus ilex* to drought in two different seasons. *Plant Ecology*, 148(2), 268-278.

Oberhuber, W., & Edwards, G. E. (1993). Temperature dependence of the linkage of quantum yield of photosystem II to CO₂ fixation in C₄ and C₃ plants. *Plant Physiology*, 101, 507-512.

Ohlemüller, R., Gritti, E. S., Sykes, M. T., & Thomas, C. D. (2006). Quantifying components of risk for European woody species under climate change. *Global Change Biology*, 12, 1788-1799.

Ordiales-Plaza, R. (2000). MideBMP, Ver 4.2. Estación Experimental de Zonas Áridas, Almería.

Phillips, O. L., Aragão L. E. O. C., Lewis, S. L., Fisher, J. B., Lloyd, J., López-González, G., Malhi, Y., Monteagudo, A., Peacock, J., Quesada, C. A., van der Heijden, G., Almeida, S., Amaral, I., Arroyo, L., Aymard, G., Baker, T. R., Bánki, O., Blanc, L., Bonal, D., Brando, P., Chave, J., Alves de Oliveira, A. C., Dávila-Cardozo, N., Czimczik, C. I., Feldpausch, T. R. Freitas, M. A., Gloor, E., Higuchi, N., Jiménez, E., Lloyd, G., Meir, P., Mendoza, C., Morel, A., Neill, D. A., Nepstad, D., Patiño, S., Peñuela, M. C., Prieto, A., Ramírez, F., Schwarz, M., Silva, J., Silveira, M., Sota-Thomas, A., ter Steege, H., Stropp, S., Vásquez, R., Zelazowski, P., Alvarez-Dávila, E., Andelman, S., Andrade, A., Chao, K.-J., Erwin, T., Di Fiore, A., Honorio, A., Keeling, H., Killeen, T. J., Laurance, W. F.,

- Peña-Cruz, A., Pitman, N. A. C., Núñez-Vargas, P., Ramírez-Angulo, H., Rudas, A., Salamão, R., Silva, N., Terborgh, J., & Torres-Lezama, A. (2009). Drought sensitivity of the Amazon rainforest. *Science*, 323, 1344-1347.
- Puerta-Piñero, C., Gómez, J.M., & Valladares, F. (2007). Irradiance and oak seedling survival and growth in a heterogeneous environment. *Forest Ecology and Management*, 242, 462-469.
- Quero, J. L., Villar, R., Marañón, T., & Zamora, R. (2006). Interactions of drought and shade effects on seedlings of four *Quercus* species: physiological and structural leaf responses. *New Phytologist*, 170, 819-834.
- Ramírez-Valiente, J. A., Sánchez-Gómez, D., Aranda, I., & Valladares, F. (2010). Phenotypic plasticity and local adaptation in leaf ecophysiological traits of 13 contrasting cork oak populations under different water availabilities. *Tree Physiology*, 30, 618-627.
- Ritchie, R. J., & Bunthawin, S. (2010). The use of pulse amplitude modulation (PAM) fluorometry to measure photosynthesis in a CAM orchid, *Dendrobium* spp.(D. cv. Viravuth Pink). *International Journal of Plant Sciences*, 171, 575-585.
- Romero-Rangel, S., Rojas-Zenteno, E. C., Rubio-Licona, L. E. (2014). Fagaceae. *Flora del Bajío y de Regiones Adyacentes*, 181, 1-167.
- Sáenz-Romero, C., Rehfeldt, G. E., Crookston, N. L., Duval, P., & Beaulieu, J. (2012). Spline models of contemporary, 2030, 2060 and 2090 climates for Michoacán state, México. Impacts on the vegetation. *Revista Fitotecnia Mexicana*, 35, 333-345.
- Sánchez-Montes de Oca, E. J. (2015). Germinación de encinos (*Quercus* spp., Fagaceae) de ambientes templados en escenarios de cambio climático y cambio de uso de suelo. Tesis de Maestría. Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A. C., San Luis Potosí, 41 pp.

- Smith, C. C., Stapanian, M. A. (2002) Squirrels and oaks. In: McShea W. J. & Healy, W. M. (eds.), Oak forest ecosystems: ecology and management for wildlife, pp. 256-266. Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Tudela, F. (2004). México y la participación de países en desarrollo en el régimen climático. In: Martínez, J. & Fernandez, A. (eds.), Cambio climático: una visión desde México, pp. 155-175. Instituto Nacional de Ecología, Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, Ciudad de México.
- Valencia, S. (2004). Diversidad del género *Quercus* (Fagaceae) en México. Boletín de la Sociedad Botánica de México, 75, 33-53.
- Valladares, F., Martinez-Ferri, E., Balaguer, L., Perez-Corona, E., & Manrique, E. (2000). Low leaf-level response to light and nutrients in Mediterranean evergreen oaks: a conservative resource-use strategy? *New Phytologist*, 148, 79-91.
- Valladares, F., & Sánchez-Gómez, D. (2006). Ecophysiological traits associated with drought in Mediterranean tree seedlings: individual responses versus interspecific trends in eleven species. *Plant Biology*, 8, 688-697.
- van Hees, A. F. M. (1997). Growth and morphology of pedunculate oak (*Quercus robur* L) and beech (*Fagus sylvatica* L) seedlings in relation to shading and drought. *Annales des Sciences Forestières*, 54, 9-18.
- Vargas-Márquez, F. (1997) Parques nacionales de México. Instituto Nacional de Ecología, Secretaria de Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca, Ciudad de México, 261 pp.
- Villagra, P. E., & Cavagnaro, J. B. (2006). Water stress effects on the seedling growth of *Prosopis argentina* and *Prosopis alpataco*, 64, 390-400.
- Walck, J. L., Hidayati, S. N., Dixon, K. W., Thompson, K., & Poschlod, P. (2011). Climate change and plant regeneration from seed. *Global Change Biology*, 17, 2145-2161.

- Weltzin, J. F., & McPherson, G. R. (2000). Implications of precipitation redistribution for shifts in temperate savanna ecotones. *Ecology*, 81, 1902-1913.
- Westoby, M., & Wright, I. J. (2006). Land-plant ecology on the basis of functional traits. *Trends in Ecology and Evolution*, 21, 261-268.
- Wright, S. J. & van Schaik, C. P. (1994). Light and the phenology of tropical trees. *American Naturalist*, 143, 192-199.
- Zacarías-Eslava, Y., & Del Castillo, R. F. (2010). Comunidades vegetales templadas de la sierra Juárez, Oaxaca: pisos altitudinales y sus posibles implicaciones ante el cambio climático. *Boletín de La Sociedad Botánica de México*, 87, 13-28.
- Zachos, J., Pagani, M., Sloan, L., Thomas, E., & Billups, K. (2001). Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present. *Science*, 292, 686-693.
- Zavala-Chávez, F. (2001) Introducción a la ecología de la regeneración natural de encinos. Universidad Autónoma Chapingo, Texcoco, 94 pp.
- Zavala-Chávez, F. (2004). Deseccación de bellotas y su relación con la viabilidad y germinación en nueve especies de encinos mexicanos. *Ciencia Ergo Sum*, 11, 177-185.
- Zavala-Chávez, F. (2008), Efecto del almacenamiento sobre la viabilidad y germinación de bellotas de *Quercus rugosa* y *Quercus grabrescens*. *Revista Ciencia Forestal en México*, 33, 15-25.
- Zavala-Chávez, F. & García-Moya, E. (1996). Frutos y semillas de encinos. Universidad Autónoma Chapingo, Texcoco, 51 pp.