

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

IPICYT

POSGRADO EN CIENCIAS APLICADAS

**PATRONES DE DISTRIBUCIÓN Y RECLUTAMIENTO DE ENCINOS (*QUERCUS* SPP.)
EN BOSQUES FRAGMENTADOS DE LA SIERRA DE ÁLVAREZ, SAN LUIS POTOSÍ,
MÉXICO**

Tesis que presenta
CARLOS RENATO RAMOS PALACIOS

Para obtener el grado de
Doctor en Ciencias Aplicadas

En la opción de
Ciencias Ambientales

Director de tesis
Dr. Ernesto Iván Badano

San Luis Potosí, S.L.P.

Mayo de 2014



Constancia de aprobación de la tesis

La tesis "***Patrones de distribución y reclutamiento de encinos (Quercus spp.) en bosques fragmentados de la Sierra de Álvarez, San Luis Potosí, México***" presentada para obtener el Grado de Doctor en Ciencias Aplicadas en la opción de Ciencias Ambientales fue elaborada por **Carlos Renato Ramos Palacios** y aprobada el **veintitrés de mayo de dos mil catorce** 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. José Luis Flores Flores
Miembro del Comité Tutorial

Dr. Joel David Flores Rivas
Miembro del Comité Tutorial

Dr. Jorge Alberto Flores Cano
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 de Dr. Ernesto Iván Badano.

Durante la realización del trabajo el autor recibió una beca académica del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (Beca # 100455).

Este proyecto fue financiado mediante Recursos Propios del Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A.C., asignados al Dr. Ernesto I. Badano dentro del proyecto institucional “Dinámicas de Reclutamiento de Encinos (*Quercus* spp.)” y el proyecto PROMEP/103.5/11/3671.



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 025 del Libro Primero de Actas de Exámenes de Grado del Programa de Doctorado en Ciencias Aplicadas en la opción de Ciencias Ambientales está asentado lo siguiente:

En la ciudad de San Luis Potosí a los 23 días del mes de mayo del año 2014, se reunió a las 12:00 horas en las instalaciones del Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A.C., el Jurado integrado por:

Dr. José Luis Flores Flores	Presidente	UASLP
Dr. Joel David Flores Rivas	Secretario	IPICYT
Dr. Ernesto Iván Badano _	Sinodal	IPICYT
Dr. Jorge Alberto Flores Cano	Sinodal externo	UASLP

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

**DOCTOR EN CIENCIAS APLICADAS
EN LA OPCION DE CIENCIAS AMBIENTALES**

sustentó el C.

Carlos Renato Ramos Palacios

sobre la Tesis intitulada:

Patrones de distribución y reclutamiento de encinos (*Quercus spp.*) en bosques fragmentados de la Sierra de Álvarez, San Luis Potosí, México

que se desarrolló bajo la dirección de

Dr. Ernesto Iván Badano _

El Jurado, después de deliberar, determinó

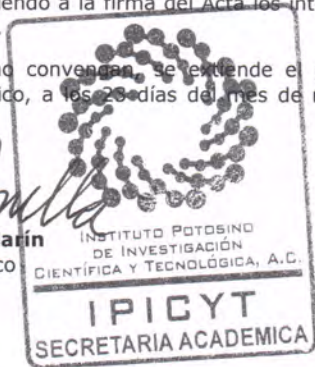
APROBARLO

Dándose por terminado el acto a las 14:20 horas, procediendo a la firma del Acta los integrantes del Jurado. Dando fe el Secretario Académico del Instituto.

A petición del interesado y para los fines que al mismo convengan, se extiende el presente documento en la ciudad de San Luis Potosí, S.L.P., México, a los 23 días del mes de mayo de 2014.

Mtra. Ivonne Lizette Cuevas Vélez
Jefa del Departamento del Posgrado

Dr. Marcial Bonilla Marín
Secretario Académico



Acta de Examen

Dedicatoria

A Heidi, mi compañera

A Sofía y Alonso, mi gran motivación.

Agradecimientos

Al Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica

Al CONACYT por la beca otorgada durante este tiempo de investigación.

Al Dr. Ernesto Iván Badano por su confianza en mí para desarrollar este trabajo de tesis y la constante tarea de hacer investigación.

A cada uno de los miembros del Comité Tutoral del Doctorado: Dr. Joel Flores, Dr. Jorge A. Floresn Cano y José L. Flores Flores por los valiosos ajustes y aportaciones durante los estudios realizados de la tesis.

A la Sra. Eduarda del Ejido Monte Caldera por facilitarnos el acceso al sitio de estudio

Al M. en C. Juan Pablo Rodas Ortiz por el apoyo brindado en las salidas de campo.

A la Dra. Claudia Salvatierra por la ayuda brindada en campo.

Al M. en C. Omar Samour por su valiosa ayuda en el trabajo de campo y su amistad.

A María de las Nieves Barranco León por su amistad y colaboración.

A los compañeros estudiantes del IPICYT que me brindaron su apoyo moral.

A Heidi por su paciencia, tolerancia y apoyo durante todo el tiempo que desarrollé la tesis.

A mi madre por seguir creyendo en mí.

A Janet y Alaíde por su apoyo emocional de hermanas.

A Ana Gilardi por su fuerza y ejemplo.

Contenidos

Constancia de aprobación de la tesis	II
Créditos institucionales	III
Acta de examen	IV
Dedicatoria	V
Agradecimientos	VI
Resumen y palabras clave	IX
Abstract and keywords	XI
Capítulo 1: Introducción General	1
Capítulo 2: Patrones de distribución de bellotas post-dispersión primaria en un bosque fragmentado de encinos y las consecuencias en sus depredadores y dispersores	5
Resumen	6
Introducción	7
Material y Métodos	11
Resultados	18
Discusión	22
Conclusiones	33
Referencias	34
Leyenda de Figuras	43
Figura 1	47
Figura 2	48
Figura 3	49
Figura 4	50
Figura 5	51
Anexo	52
Capítulo 3: La relevancia del enterramiento para evadir la depredación de bellotas en un bosque de encinos afectado por actividades humanas	54
Resumen	55
Introducción	56

Métodos	59
Resultados	64
Discusión	67
Referencias	72
Leyenda de Figuras	79
Figura 1	83
Figura 2	84
Figura 3	85
Figura 4	86
Capítulo 4: Los encinos potosinos en el contexto del cambio ambiental	87
Érase una vez un bosque	88
Un poco de historia sobre los bosques potosinos	89
El largo y sinuoso camino de la regeneración forestal	91
Más vale bellota viable que cientos sin germinar	94
Bosques vemos, reclutamiento no sabemos	95
A manera de conclusión	97
Leyenda de Figuras	98
Figura 1	100
Figura 2	101
Figura 3	102
Figura 4	103
Figura 5	104
Figura 6	105
Figura 7	106
Figura 8	107

Resumen y palabras clave

Entre todos los cambios que pueden experimentar los bosques, el que mayores transformaciones produce en su estructura y funcionamiento es la deforestación. Esta actividad humana ha ocasionado la fragmentación de estos ecosistemas donde los fragmentos de bosque, así como los factores bióticos y abióticos asociados a ellos, se encuentran bajo la influencia ambiental proveniente de los campos deforestados aledaños. Uno de los procesos biológicos que pueden alterarse significativamente por la fragmentación es la reproducción de los árboles, ya que puede retrasar o disminuir la producción de semillas o su calidad. Estos cambios también pueden generar efectos negativos sobre procesos ecológicos que dependen directamente de las semillas, como la relación semilla-depredador-dispersor. Esto es importante cuando las semillas representan una fuente de alimento crítico para un grupo de consumidores, como ocurre con las bellotas en los bosques de encinos, que en su intento por transportarlas y acumularlas eventualmente las dispersan. Sin embargo, aún se desconoce cómo la aportación de semillas que tienen los árboles de un bosque fragmentado puede influir en estas interacciones con los organismos que las consumen y las dispersan, o de qué manera los diferentes tipos de hábitat que se pueden encontrar en un bosque fragmentado determinan dichas interacciones. La presente investigación se realizó en un bosque fragmentado de *Quercus laeta* en el centro de México. Allí se evaluó cómo se distribuyen de bellotas tras su dispersión primaria entre los diferentes tipos de hábitats del bosque fragmentado, y la manera en que esto se relaciona con su dispersión y consumo por parte de vertebrados, insectos y hongos parásitos. Los resultados

indican que, después de su liberación del árbol parental, la mayor parte de las bellotas se encuentra al interior de los parches de bosque. Sin embargo, a medida que se reduce el área de los parches, mayores fueron las tasas de abortición y depredación por insectos parásitos y hongos. Los resultados también indicaron que la depredación por vertebrados ocurre principalmente en el centro de los parches. Esto muestra que los animales consumidores difícilmente estarían dispersando las bellotas hacia los claros que rodean los parches. Esta primera parte de la investigación sugiere que la fragmentación causa alteraciones en la producción de bellotas y sus interacciones con otros organismos. Por lo tanto, la fragmentación puede impactar en la regeneración de los bosques.

Por otro lado, se realizó un experimento emulando el enterramiento de bellotas en el suelo por los consumidores-dispersores, a fin de evaluar si esta estrategia podría representar que las bellotas alcance un lugar seguro para germinar. En este experimento, se comprobó que las bellotas enterradas son menos removidas que las superficiales, especialmente en el centro de los parches de bosque. Esto puede sugerir que el enterramiento de las bellotas puede ser un mecanismo que les ayude a prevenir la depredación y, por ende, contribuya a la regeneración de los bosques.

Palabras clave: Bellotas, Depredación, Dispersión, Regeneración forestal, Encinos

Abstract and keywords

Among the changes that forest may experience, deforestation produces the major changes in their structure and functioning. This human activity causes the fragmentation of forests, where the remnant fragments that harbor the trees and their biotic and abiotic factors are subjected to the influence of the environment that predominates in the neighboring deforested fields. In this way, tree reproduction is perhaps the biotic process most deeply affected by fragmentation, causing reductions seed crops and seed quality. These effects on reproduction can also negatively impact on the ecological processes that directly depend on the seeds, such as the interaction between seeds and their predators and dispersers. The evaluation of the impacts of fragmentation on these processes is important when seeds are the critical source of food for a group of consumers, as occurs with acorns in oak forests, which in their attempt to transport and accumulate seeds they may eventually disperse them. However, it is still unknown how the impacts of fragmentation on seed production can influence on these interactions, or how the different habitat types from fragmented forest can also impact the distribution of seeds and their consumers. This research was conducted in a fragmented forest of *Quercus laeta* in central Mexico. We evaluated how acorns are distributed after primary dispersion across the different types of a fragmented forest, and how this relates to their dispersion and consumption by vertebrates, insects, parasitic fungi. The results indicate that, after their release from the parental tree, most the acorns are located within the forest patches. However, higher rates of abortion and predation by insects and fungi seem to occur as the area

of the patches is reduced. The results also indicated that predation by vertebrates mainly occurs at the interior of the patches. Therefore, this indicates that consumers would hardly disperse acorns towards the open areas surrounding the patches. This first part of our research then suggests that forest fragmentation alters the production of acorns and, consequently, their interactions with other organisms. Therefore, fragmentation can negatively impact on forest regeneration.

An additional experiment was conducted in this forest to test whether fragmentation impacts on the behavior of scatter-hoarding animals that contribute to disperse acorns. For this, we emulated the behavior of these consumers by burying acorns on the ground, and therefore we assessed whether burial may represent a safe place for acorns germination. In this experiment, we found that buried acorns are less removed than those on the soil surface in all habitat types of this fragmented forest. This suggests that burying may be an effective mechanism to prevent acorn predation and thus contributing to the regeneration of forests.

Keywords: Acorns, Predation, Dispersal, Forest regeneration, oaks

Capítulo 1: Introducción General

Las actividades humanas son los agentes de cambio que mayor impacto tiene en los paisajes naturales. Entre los ecosistemas terrestres, los bosques templados son quizás los que tienen mayores antecedentes de transformación por efecto antropogénico. El fundamento principal de estas actividades radica en que los bosques templados han sufrido el constante usufructo de sus recursos naturales. Sin embargo, la eliminación de extensas áreas de bosque trae consigo la alteración de importantes funciones ecosistémicas. Varios estudios coinciden en que la deforestación genera cambios en la estructura de los bosques y disminuye su biodiversidad, entre otros efectos. Esto, a su vez puede comprometer ciertas funciones del ecosistema, como su capacidad de regeneración en zonas deforestadas.

Entre las principales actividades antrópicas que afectan a los bosques templados está su transformación en zonas agrícolas, ganaderas o para el desarrollo minero, donde el áreas utilizadas pasan por cambios importantes en términos físicos y ambientales. En estas áreas, generalmente, el suelo experimenta alteraciones profundas en sus propiedades y esto afecta a diversos organismos, incluyendo las especies forestales. Entre los cambios más notorios están las variaciones ambientales que se difuminan desde las áreas deforestadas hacia los relictos de bosque que suelen colindar con ellas. Esto convierte a las áreas deforestadas en fuentes de un conjunto de condiciones ambientales extremas que suelen influir en los bosques. Por lo general, el impacto de tales condiciones recae en aquellas zonas menos alteradas, como los remanentes de bosque resultantes de procesos de deforestación. Generalmente, esto sucede cuando las áreas deforestadas dominan el paisaje causando un fuerte impacto en el funcionamiento del bosque contiguo, así como la alteración de algunos mecanismos biológicos en los árboles, en especial en aquellos árboles inmediatos a las áreas deforestadas. Se ha observado que los

árboles en esta situación pueden presentar alteraciones en sus eventos reproductivos debido a la fluctuación de las condiciones ambientales que prevalecen en los bosques fragmentados. Por tanto, los árboles en este escenario pueden presentar fuertes limitaciones en la cantidad y calidad de las semillas que producen. En relación con estas limitantes, pueden originarse también cambios en las interacciones bióticas, como la relación semilla-depredador o los patrones de consumo y dispersión de las mismas. Finalmente, las alteraciones bióticas y abióticas pueden restringir los procesos naturales de regeneración forestal en sitios donde han ocurrido fuertes cambios en el uso del suelo.

En México, los bosques de encino se han reducido de manera significativa durante los últimos cuatro siglos, habiéndose reportado una pérdida hasta de dos tercios de su superficie original. Pese a esta situación, en los bosques de encino se ha registrado un total de 161 especies, por lo que el país cuenta con la mayor diversidad de encinos a la escala mundial. De estas especies, además, 109 son especies endémicas de México. Esto indica que los encinos pueden ocupar nichos ecológicos muy diversos al distribirse en diferentes regiones con distintos regímenes climáticos y tipos de suelo. Por otro lado, los encinos mantienen complejas redes de interacción con diferentes organismos, como son ciertas especies de hongos, insectos, mamíferos u otras plantas. Estos los convierte en un grupo clave para la conservación, ya que además pueden sostener el funcionamiento de ecosistemas forestales completos. Sin embargo, algunos bosques de encino distan mucho de mantener estas propiedades ecológicas, fundamentalmente debido a la fuerte degradación y fragmentación que han sufrido debido a procesos de deforestación extensiva.

Por todo lo anterior, esta tesis se enfoca en un bosque de encino fragmentado debido a fuertes presiones de deforestación que sucedieron hace 400 años, aproximadamente. Cabe mencionar que estos bosques fueron fuertemente afectados por las actividades mineras y posteriormente por actividades agrícolas y ganaderas. En la historia ambiental del sitio de estudio se ha reportado que, en principio, se deforestaron grandes áreas de bosque bajo el precepto de utilizar la madera para alimentar las fundiciones mineras para el refinamiento del mineral. Con el tiempo, han quedado relictos de bosques de encinos que se encuentran rodeados de grandes extensiones de suelos degradados y erosionados. Por lo tanto, la pérdida y fragmentación de estos bosques ha propiciado una gran inestabilidad ambiental, así como su incapacidad para regenerarse mediante procesos naturales. A continuación, se presenta el análisis de los patrones de distribución de bellotas en el suelo de este bosque fragmentado, su estado de salud y su viabilidad tras ocurrir la dispersión primaria. Asimismo se presentan los resultados de un estudio experimental sobre la remoción de bellotas por parte de los consumidores-dispersores en este bosque fragmentado. Todo ello conforma el primer capítulo de la presente tesis. El segundo capítulo aborda el estudio de la relevancia del enterramiento de las bellotas como una estrategia para evitar la depredación por parte de los animales consumidores-dispersores existentes en el mismo bosque fragmentado. Finalmente, en el tercer capítulo se aborda la problemática de la regeneración de estos bosques de encino en su contexto general. En este apartado se incluyó un estudio acerca de la supervivencia de plántulas de diferentes especies de encino en bosques con diferente grado de intervención antropogénica a lo largo de un gradiente climático-altitudinal en la Sierra de Álvarez, en San Luis Potosí.

Capítulo 2: Patrones de distribución de bellotas post-dispersión primaria en un bosque fragmentado de encinos y las consecuencias en sus depredadores y dispersores

El presente capítulo corresponde a un artículo de investigación cuya cita, en su versión original en idioma inglés, es: Ramos-Palacios CR, El Badano, J Flores, JA Flores-Cano & JL Flores-Flores. 2014. Distribution patterns of acorns after primary dispersion in a fragmented oak forest and their consequences on predators and dispersers. *European Journal Forest Research* 133: 391-404 / DOI 10.1007/s10342-013-0771-5.

Resumen

La fragmentación del bosque afecta a la producción de semillas, pero poco se sabe acerca de cómo estas se distribuyen en los bosques fragmentados después de la dispersión primaria y cómo esto afecta sus interacciones con otros organismos. El presente estudio abordó estos aspectos en un bosque fragmentado de encino de *Quercus laeta*, en donde se reconocieron cuatro tipos de hábitat: el interior y el borde de los parches, la matriz del área deforestada alrededor de los parches, y un campo abandonado. Se seleccionaron 40 parches a los cuales se midieron sus áreas y distancias al campo abandonado, donde fueron muestreadas las bellotas en los hábitats determinados. Sólo las muestras desde el interior y el borde de los parches tenían bellotas, que se clasificaron como abortadas, viables y parasitadas por insectos u hongos. También se llevaron a cabo experimentos de campo para determinar si las tasas de eliminación de bellota variaron a través de los hábitats. Así, las bellotas abortadas dentro de los parches no se relacionaron con el área o la distancia, pero disminuyeron con el aumento de los valores de ambas variables en los bordes del parche. Dentro de los parches, las bellotas viables se relacionaron positivamente con el aumento del área de los parches y la distancia al campo abandonado, mientras que lo contrario ocurrió para bellotas dañadas por insectos; las bellotas infestadas por hongos no se relacionaron con las variables de parche en este hábitat. Las interacciones complejas entre el área y la distancia explicaron cómo se distribuyeron las bellotas en esta clasificación de bellotas a través de los bordes del parche. La remoción de bellotas fue mayor dentro de los parches y sus bordes cuando se comparó con los hábitats de perturbación humana; tanto los ratones como las aves se identificaron como potenciales diseminadores de bellotas. Estos resultados sugieren que la fragmentación del bosque afecta los procesos que

presentan las bellotas, lo cual puede influir en la recuperación de la conectividad de los parches con en el paisaje. **Palabras clave:** Bellotas abortadas, dispersión, regeneración forestal, México, Parasitación de semillas

Introducción

El reemplazo de los bosques por matrices inducidas por el humano, como los campos agrícolas y ganaderos, frecuentemente generan paisajes fragmentados donde los parches de bosque nativo permanecen rodeados por matrices productivas (Sala et al. 2000; Santos y Tellería 2006). Las condiciones ambientales de tales hábitats inducidos por el humano son muy diferentes de aquellos donde el bosque es continuo, por lo tanto, estas pueden influir negativamente en las dinámicas poblacionales de los árboles remanentes (Saunders et al. 1991; de Blois et al. 2002 y Collinge 2009). Las condiciones ambientales de la matriz de hábitats se transfieren hacia los parches de bosque a través de sus bordes, los cuales actúan como zonas de amortiguamiento que regulan el flujo de materia y energía entre estos dos tipos de hábitats. Esto se conoce como efecto borde y se ha reportado ampliamente que los hábitats de borde pueden influir en los procesos bióticos de los bosques fragmentados (Cadenasso & Picket 2000 y Ries et al. 2004).

La reproducción de los árboles es, quizás, uno de los procesos bióticos profundamente afectados por la fragmentación del bosque, y a su vez, esto afecta otros procesos bióticos. Por ejemplo, los árboles de los parches de bosque usualmente producen pocas semillas, y de menor calidad que sus conespecíficos en los bosques continuos (Rocha & Aguilar 2001; Burgos et al.

2008; Vesk et al. 2010 y Barbeta et al. 2011). Además, los árboles dentro de los grandes parches frecuentemente producen más semillas que aquellos árboles de parches pequeños, por lo tanto, esto sugiere que la reproducción de los árboles está relacionada positivamente al área del parche (Aizen & Feinsinger 1994 y Chacoff et al. 2004). Sin embargo, la producción de semilla en los hábitats de borde es usualmente menor que dentro del bosque continuo, ya que los árboles de los bordes reciben gran influencia por las condiciones ambientales de la matriz de hábitat, como las altas temperaturas, el aumento de la radiación solar y menor humedad del suelo (Arroyo-Rodríguez et al. 2007 y Santos et al. 2010).

Se ha reconocido ampliamente que la fragmentación del bosque afecta la reproducción del árbol, pero poco se conoce acerca de cómo las semillas se distribuyen a través de los diferentes hábitats que componen los paisajes fragmentados, una vez que han pasado por la dispersión primaria. Sin embargo, puede establecerse un conjunto de hipótesis para dicho argumento. Primero, si el área del parche influye positivamente en la cantidad de semillas producidas, se esperaría un aumento en la acumulación de estos propágulos en el suelo después de la dispersión primaria. Segundo, si los eventos reproductivos de los árboles difieren entre los individuos de los bordes y el interior de los parches, la cantidad de propágulos acumulados en el suelo después de la dispersión primaria podría diferir entre estos tipos de hábitats. Adicionalmente, es importante considerar que los patrones de distribución de semillas también pueden afectar la distribución de animales que las consumen y dispersan. Por ejemplo, los pequeños mamíferos y aves destacan por su función de consumidor y dispersor de semillas en los ecosistemas forestales, pero, en los bosques fragmentados, concentran sus actividades de alimentación dentro de los parches de bosque (Tellería et al. 1991; Nupp y Swihart 2000;

Rizkalla y Sxihart 2007 y Bustamante 2012). Además, algunos autores han propuesto que en las dinámicas de poblaciones de insectos que parasitan las semillas, sus estadios larvales están directamente relacionadas con la producción de semillas de las especies hospedadoras, mostrando grandes tasas de infestación con la alta tasa de producción de semillas (Crawley y Long 1995; Bonal et al. 2007). Por lo tanto, si la fragmentación del bosque influye en la producción y distribución de propágulos a través de los diferentes tipos de hábitats que conforman estos paisajes (interior del parche, bordes y el área que rodea los parches), entonces podría llegar a afectar la intensidad de interacción entre las semillas y los organismos. En esta posterior evaluación, podría suponerse que si las semillas son menos producidas en los bosques fragmentados que en los bosques continuos y, además, estas se concentran en los parches remanentes de los primeros, entonces la presión por depredación de semillas puede ser favorecida en el hábitat de los parches. Sin embargo, nuestro conocimiento en la ecología de semillas en árboles en los bosques fragmentados aún no es completo, y por esto se hace necesario evaluar el destino de la semilla después de la dispersión primaria.

Todos estos procesos, desde la producción de semilla hasta su depredación y dispersión pueden estar influenciados por las áreas adyacentes al bosque fragmentado, como resultado de las deforestaciones intensivas ocurridas en el pasado. Por ejemplo, el avance de la frontera agrícola en los ecosistemas forestales usualmente conduce a gradientes de deforestación en el que las tierras deforestadas usadas para la agricultura son seguidas por los bosques fragmentados que preceden de bosques continuos (Lord y Norton 1990; Lomolino y Perault 2004). Sin embargo, hasta ahora no hay estudios previos que evalúen como estas deforestaciones extensivas pueden afectar los procesos relacionados con las semillas en los

bosques fragmentados localizados entre los campos agrícolas y los bosques continuos. A pesar de esta pérdida de información, se puede proponer que la influencia de los campos deforestados en los árboles remanentes podría ser más intensa en los parches de bosque cercanos a los hábitats perturbados por el humano. Así, es probable que estos árboles tengan mayor influencia de las condiciones ambientales adversas que predominan en estos hábitats, como una mayor temperatura y menor humedad, que los parches lejanos en el interior del bosque fragmentado. Si tal influencia de los campos deforestados impacta en la producción de semilla, podría generarse un efecto cascada en todos los procesos de los que dependen las semillas. Además, los campos deforestados intensivamente pueden afectar la distribución de los consumidores de semillas que habitan en los bosques fragmentados, así como la prevalencia y dispersión de las semillas a través del paisaje. De esta manera, la distancia entre los parches y los campos deforestados sería un factor primordial para determinar la magnitud con la cual estos campos afectan los procesos de las semillas en los bosques fragmentados.

Estos temas son abordados por el presente estudio realizado en un paisaje natural perturbado por el humano. En esta zona, localizada en el centro de México, los estudios se realizaron en un bosque fragmentado adyacente a extensas áreas de tierra que fueron deforestadas y con intenso uso agrícola y ganadero durante más de cuatro siglos. En este paisaje, se evaluó (1) la distribución de bellotas en diferentes tipos de hábitat del paisaje forestal fragmentado después de que los árboles parentales las liberaron, (2) la influencia de la fragmentación del bosque y el campo deforestado adyacente en la viabilidad de las bellotas después de que estas alcanzaron el suelo y (3) si la distribución de los patrones de bellotas afectan las interacciones que toman lugar entre estas frutas y sus consumidores y dispersores.

Materiales y Método

Sitio de estudio y especies de encino: El presente estudio se realizó en la finca comunal de Monte Caldera (22°11'30.7"N, 100°42'48.8"W), del municipio de Cerro de San Pedro, en el estado de San Luis Potosí, México. El clima de este sitio es semiárido (García 1988); la temperatura promedio anual es de 16.8 °C y la precipitación anual es de 305 mm (Pedraza-Montes 1994). Más del 97 % de los eventos de precipitación ocurren entre junio y septiembre, mientras que la estación seca es de octubre a mayo (Pedraza-Montes 1994). Originalmente, el sitio tenía una cobertura de bosques de encino rojo y blanco (género *Quercus*, familia Fagaceae), pero los encinos rojos fueron selectivamente talados, usando su madera como combustible en las calderas de las minas locales desde 1592 (Studnicki-Gizbert y Schecter 2010). De acuerdo con la composición de especies de los bosques de encino cercanos, algunos de los encinos rojos que probablemente llegaron a habitar fueron *Quercus castanea* Neé, *Quercus eduardii* Trel. y *Quercus mexicana* Bonpl. Los campos deforestados, posteriormente, fueron usados para la agricultura y ganadería, mientras que en las zonas altas la vegetación quedó reducida a escasos parches de bosque del encino blanco *Quercus laeta* Liebm. (Martinez-Cháves et al. 2010). El sitio de estudio se encuentra en una pendiente menor de 5% y en el paisaje actual los fragmentos de *Q. laeta* se localizan en una zona alta orientados hacia el noreste (2210-2190 msnm) y los campos abandonados en las zonas bajas orientados al suroeste (2190-2170 msnm). Para documentar mejor la historia del sitio y saber cómo esto afecta las actividades humanas, se entrevistó a los campesinos locales para conocer los usos actuales y

pasados del bosque fragmentado y los campos deforestados. La gente respondió que, en el pasado, los bosques fragmentados fueron usados para la ganadería pero, desde hace 6 años, esta práctica se ha eliminado por implementación gubernamental con el fin de desarrollar actividades económicas alternativas para la gente y preservar los bosques nativos. Esta exclusión del ganado ha permitido el desarrollo de pastizales bajos (10-30 cm de alto) en los espacios abiertos que separan los fragmentos de bosque. Por otra parte, los campos deforestados abandonados fueron usados para el cultivo de maíz y frijol, pero hubo una disminución notable en el uso de estos campos durante la segunda mitad del siglo XX debido a la baja productividad de dichos cultivos. El abandono de estas prácticas condujo a la erosión de los suelos, y de acuerdo con las entrevistas, los campesinos respondieron que el gobierno local ha promovido la recuperación de estos campos, iniciando las prácticas de restauración del suelo entre 2005 y 2006. Estas acciones permitieron la recuperación de pastizales medianos (40-50 cm de alto) en el campo abandonado, similares a los que rodean los parches de bosque. Sin embargo, a pesar de estas acciones no se han observado arbustos leñosos o reclutas de encinos en el sitio.

Debido a que *Q. laeta* es la única especie de árbol que conforma el bosque fragmentado, el presente estudio se ha enfocado en esta especie. Dentro del subgénero *Quercus*, esta especie pertenece a la sección *Lepidobalanus* (Nixon 1993). Esta especie de encino es endémica de México y tiene una amplia distribución en el país (Llorente-Bousquets y Ocegueda 2008). Este árbol es monoico con flores unisexuales (flores masculinas y femeninas) que se presentan separadamente en el mismo individuo. El desarrollo de sus flores inicia entre mayo y junio, y las bellotas son producidas durante la época de lluvias y al final de este periodo se liberan las

bellotas de los árboles parentales (Arizaga et al. 2009). Aunque la mayoría de las especies de encino muestran “masting” en sus semillas, en la que se alterna una gran producción de bellotas por varios periodos estacionales de baja producción (Pulido 2002), la literatura disponible no ha reportado este fenómeno en *Q. laeta*. Debido a esta falta de información, se hicieron visitas frecuentes al sitio de estudio durante tres años consecutivos, de 2009 a 2011, con el fin de encontrar bellotas en los árboles y debajo de estos en el suelo. No se encontraron bellotas durante 2009 y 2010, aunque casi todos los árboles mostraron flores masculinas y femeninas en mayo de 2011. Posteriormente, en junio de 2011, se observaron bellotas desarrolladas en la mayoría de los encinos. Por tanto, este estudio se realizó entre octubre y noviembre de 2011, inmediatamente después de haber liberado las bellotas los árboles parentales. El año 2011 fue extremadamente seco al presentar una precipitación media anual de 121 mm, sin embargo, fue precedido por dos años de lluvias que superaron el promedio anual de precipitación, al registrarse 504 y 322 mm en 2009 y 2010, respectivamente. No se observaron fuertes desviaciones de la temperatura media anual de estos años (datos de precipitación y temperatura facilitados por el Servicio Meteorológico Nacional en su estación meteorológica de San Luis Potosí, México).

Muestreo de bellotas en el campo: Para estimar la densidad de bellotas en el suelo en diferentes tipos de hábitat se trazó un transecto de 1000 m en la zona limítrofe entre el bosque fragmentado y el campo abandonado en octubre de 2011; este transecto se trazó de manera paralela en dirección de la pendiente. De esta manera, se establecieron 40 puntos de origen a partir de este transecto, los cuales estuvieron espaciados 25 m entre cada uno, y con un

generador de números aleatorios se asignaron distancias entre 10 y 500 m para cada uno de los puntos de origen. Después de esto, se trazó la distancia asignada desde cada punto de origen hacia el interior del bosque fragmentado y al llegar al final de cada distancia se escogió el parche de bosque más cercano. Así, se trazó la misma distancia correspondiente a cada parche desde el punto de origen hasta el campo abandonado y al final de su recorrido se determinó un punto de muestreo en este hábitat (Figura 1a). Esto permitió seleccionar 40 parches y 40 sitios en el campo abandonado. Considerando que los parches son, aproximadamente elípticos, las áreas de su superficie fueron estimadas usando el eje mayor y menor, y los árboles dentro de cada parche también se contaron (Anexo).

Las bellotas dentro de los parches de bosque fueron muestreadas mediante el trazado de transectos lineales a lo largo de sus ejes mayor y menor. Estos transectos fueron extendidos desde el centro del parche, atravesando sus bordes, hasta alcanzar 5 m en la matriz que rodea los parches. En estos transectos, se colocaron cuatro parcelas de muestreo de 50 x 50 cm (0.25 m² cada una) en el suelo a 2 m lejos del centro del parche, otras cuatro parcelas en los sitios donde los transectos interceptaron el borde, y cuatro parcelas más en la matriz que rodea los parches (Fig. 1b). Todas las bellotas dentro de las parcelas de muestreo fueron contadas y colectadas, así como se buscaron plántulas dentro de las parcelas. En el campo abandonado, las bellotas también fueron muestreadas de la misma manera con las parcelas de 50 x 50 cm que se usaron en el interior de los parches. Cada muestra tomada, en cada tipo de hábitat, se compuso por cuatro sub-muestras de 0.25 m², y al agruparlas conformaron la densidad total de la bellota por unidad de muestra. Durante esta técnica, no se encontraron plántulas dentro las parcelas de muestreo en ningún tipo de hábitat. Algunas plántulas fueron esporádicamente observadas

en los alrededores de las parcelas de muestreo en el interior de los parches, sin embargo, la baja abundancia de las plántulas (0.1 plántulas por parche) no permitió realizar análisis para evaluar la distribución de las plántulas de encino.

Las bellotas que fueron colectadas se usaron para determinar si se encontraban abortadas (por ejemplo, las bellotas desarrolladas que fueron liberadas antes de alcanzar su madurez) o completamente desarrolladas (bellotas liberadas después de haber alcanzado su completa madurez). Para determinar el estado de las bellotas abortadas se usó el criterio propuesto por Shaw (1968), el cual establece que cuando el ángulo entre los lados del pericarpio y la cúpula es menor de 90° las bellotas están abortadas. Para cada muestra, se contaron y separaron todas las bellotas que se encontraron bajo este criterio, y para confirmar que estas fueran inviables, su número se dividió a la mitad, y se incubaron durante 24 h en una solución salina de tetrazolio al 1 % (2,3,5-Trifeniltetrazolio cloruro). Con esta prueba se confirmó que ninguna de estas bellotas fue viable. A partir de este dato, se pudo estimar la proporción de bellotas abortados y totalmente desarrolladas en cada muestra mediante el cálculo de las proporciones entre el número respectivo de bellotas (abortada o completamente desarrollada) y el número total de bellotas registrados (Anexo).

Después de separar las bellotas abortadas, las que presentaron desarrollo completo fueron analizadas para determinar su viabilidad. Debido a que algunas de estas ya se habían encontrado germinadas cuando se colectaron (aquellas con la radícula emergida del pericarpio) se contaron como viables y se regresaron al campo. Las bellotas restantes de este grupo se sometieron a la prueba de flotabilidad, en la que las bellotas que se sumergen se consideran viables y aquellas flotantes se asumen inviables (Zavala-Chávez y García 1996; Flores-Cano et al.

2012). Los resultados de esta prueba se compararon previamente con la prueba de tetrazolio antes mencionada, y en ambos métodos se confirmó la inviabilidad de las bellotas (Ponce de Leon-García 2005). Después, se calculó la proporción de bellotas viables en cada muestra, analizando las viables (bellotas germinadas más las sumergidas) y las completamente desarrolladas (ver Anexo). Por otro lado, el número de bellotas flotantes se dividió a la mitad y se analizaron visualmente para determinar la causa de su inviabilidad. Respecto a esto, se observó que las bellotas flotantes presentaron daño por larvas de insectos o por la infestación de cierto hongo patógeno. Las bellotas dañadas por insectos mostraron su embrión consumido de forma parcial o completa, y en la mayoría de los casos, las larvas de insectos se encontraron dentro de ellas. Por otro lado, las bellotas infestadas por hongos mostraron el endospermo de coloración negra y cubiertas de mucilago. Por lo tanto, para evaluar de qué manera afecta la fragmentación del bosque las interacciones entre las bellotas y otros organismos, se calculó la proporción de bellotas dañadas por insectos u hongos y el número total de las bellotas completamente desarrolladas colectadas en cada muestra (ver Anexo).

Experimento de remoción de bellotas: Se realizó un experimento con bellotas de *Q. laeta* en el sitio de estudio, a finales de octubre de 2011. Este experimento consistió en evaluar el efecto de las perturbaciones antrópicas de este paisaje en la remoción de bellotas por los vertebrados que pueden dispersarlas. Para esto, se seleccionaron 10 parches grandes (mayores de 200 m²) y se colocaron platos de cartón con 100 bellotas, recientemente colectadas en el sitio de estudio, en los centros y bordes de cada parche. Los platos que se ocuparon para ofrecer el mismo número de bellotas fueron también colocados de manera azarosa en sitios de la matriz que rodea los

parches, 10 m de distancia del borde de cada parche. Por último, se colocaron diez platos en el campo abandonado, a 50 m del parche de bosque más cercano. Previo a la colocación de los platos, se retiró el pasto y herbáceas en 1 m² de suelo para el ofrecimiento de las bellotas a los depredadores en los diferentes tipos de hábitat. Este experimento se inició a las 12:00 h del 19 de octubre de 2011 y se evaluó el número de bellotas residuales de la remoción cada 12 h en tres periodos consecutivos. Además, para observar que vertebrados dispersan las bellotas, se seleccionaron tres platos en cada tipo de hábitat y se fijó una cámara digital de fototrampeo (STC-TGL5 M Digital Scouting Camera, Stealth Cam, USA) en una estaca situada a 50 cm de cada plato. Las cámaras de fototrampeo fueron ajustadas a su resolución máxima (5 megapíxeles) y los sensores de movimiento fueron calibrados a su máxima sensibilidad. Debido a que las cámaras están equipadas con “flashes”, se programaron para la toma de fotografías diurnas y nocturnas cada vez que estas detectaran movimiento cerca de los platos de bellotas.

Análisis estadístico: Se realizó un análisis múltiple de regresión lineal con variables categóricas para evaluar si las diferentes variables estimadas en las muestras de bellotas se relacionaron con el área de los parches de bosque y su distancia al campo abandonado, así como de las diferentes relaciones en los diferentes tipos de hábitat. Sin embargo, debido a la falta de bellotas muestreadas en el campo abandonado y una bellota en cuatro muestras de los pastizales que rodean los parches (pero inviábiles) estos dos tipos de hábitat fueron eliminados del análisis de regresión para evitar sesgo por el cero en los resultados. En estos análisis, la densidad total de bellotas en las muestras y la proporción de bellotas en los diferentes grupos de clasificación (abortadas, completamente desarrolladas, viables, depredadas por insectos y

parasitadas por hongos) se consideraron variables predictivas continuas y los tipos de hábitat de colecta de bellotas (interior del parche y borde) fueron dos niveles de variables predictivas categóricas. En los modelos de regresión, también incluyeron todos los posibles términos de interacción entre las variables predictivas para dar cuenta de las diferencias en las formas de las superficies de respuesta obtenidas para cada nivel de la variable categórica (Kutner et al. 2005). A partir de estos análisis, se estimó la función de regresión para cada nivel de las variables categóricas y compararlas entre sí (Kutner et al. 2005).

Se usó un análisis de tiempo de falla para determinar si las tasas de remoción de bellotas variaron entre los tipos de hábitat. En estos análisis, la remoción de una bellota individual en un plato y tiempo de monitoreo dados se consideró una “falla”. El método de Kaplan-Meier (Kaplan & Meier 1958) se usó para estimar las tasas de remoción de bellotas en cada uno de los tipos de hábitat, y la prueba generalizada de Ji-cuadrada de Gehan Wilcoxon (Aalen et al 2008) se usó para comparar las tasas de remoción entre los tipos de hábitat. Una vez detectadas las diferencias se empleó el análisis de Cox-Mantel para pruebas de muestras pareadas (Lee et al. 1975) para comparar las tasas de remoción de bellotas entre tipos de hábitat. No se realizó ningún análisis sobre las visitas de vertebrados detectadas por fototrampeo debido al bajo número de réplicas en cada tipo de hábitat ($n = 3$ por tipo de hábitat).

Resultados

Patrón de distribución de las bellotas: La densidad total de bellotas muestreadas en el campo después de la dispersión primaria (por ejemplo, incluyendo las bellotas abortadas y las

completamente desarrolladas) promediaron 71.32 bellotas/m² (DE ± 6.92; n = 40) en el interior de los parches de bosque y 28.25 bellotas/m² (DE ± 3.15; n = 40) en el borde de los parches. En ambos tipos de hábitat, las regresiones múltiples indicaron que esta variable se relacionó inversamente al incremento del área del parche y la distancia al campo abandonado (Fig. 2a, b), pero la densidad de las bellotas fue significativamente más alta en el interior de los parches que en sus bordes en todas sus áreas y distancias estimadas (F (7,72) = 7.079; p < 0.001; R² = 0.633).

La proporción de bellotas abortadas, relativo al número total de bellotas muestreadas, fue menor en el interior (45.01 ± 2.34 % SE; n = 40) que en los bordes de los parches (54.79 ± 3.39 % SE; n = 40). Sin embargo, mientras que no se encontró relación alguna entre las bellotas abortadas del interior de los parches con el área del parche ni con la distancia al campo abandonado (Fig. 2c), los bordes presentaron relaciones negativas con respecto al incremento de ambas variables predictivas (Fig. 2d). Debido a que la proporción de bellotas completamente desarrolladas en cada muestra se calculó como el complemento aritmético de la proporción de bellotas abortadas, estas dos regresiones mostraron los mismos resultados estadísticos (F (7,72) = 6.976; p < 0.001; R² = 0.636). Sin embargo, las relaciones entre las proporciones de bellotas completamente desarrolladas y las variables predictivas siguieron el patrón inverso al descrito para las bellotas abortadas (Fig. 2e, f).

Los análisis, en los que solo se incluyeron las bellotas completamente desarrolladas indicaron que la proporción de bellotas que conservaron su potencial para germinar después de la dispersión primaria fue más alto en el interior (34.05 ± 2.98 % SE; n = 40) que en los bordes (12.51 ± 2.97 % SE; n = 40) de los parches del bosque. Estos análisis también indicaron que las bellotas viables estuvieron relacionadas con el área del parche y la distancia al campo

abandonado ($F(7,72) = 5.232$; $p < 0.001$; $R^2 = 0.580$), pero se encontraron diferentes relaciones en el interior y bordes de los parches de bosque. La proporción de bellotas viables en el interior de los parches se incrementó con una mayor área del parche y su distancia al campo abandonado (Fig. 3a). Por otro lado, la proporción de bellotas viables en los bordes de los parches estuvo relacionada positivamente con el incremento del área del parche pero sin efectos de la distancia al campo abandonado (Fig. 3b).

El daño por insectos fue, en proporción, mayor en las bellotas completamente desarrolladas de los bordes (51.49 ± 3.91 % SE; $n = 40$) que en el interior de los parches de bosque (43.98 ± 3.07 % SE; $n = 40$), pero los efectos del área del parche y la distancia al campo abandonado difirieron entre estos tipos de hábitat ($F(7,72) = 2.566$; $p < 0.020$; $R^2 = 0.617$). En el interior del parche, la proporción de bellotas dañadas por insectos constantemente disminuyó conforme el área de los parches y sus distancias al campo abandonado llegaron a ser mayores (Fig. 3c). De manera contraria, la respuesta de esta relación en los bordes de los parches fue el resultado de complejas interacciones entre estas dos variables predictivas, indicando que la proporción de bellotas afectadas por insectos se incrementó hacia los parches localizados lejos del campo abandonado y en los pequeños parches cercanos al campo abandonado (Fig. 3d).

La proporción de bellotas infectadas por hongos también fue más alta en los bordes (33.51 ± 3.63 % SE; $n = 40$) que en el interior de los parches de bosque (21.97 ± 1.89 % SE; $n = 40$). El tipo de hábitats también difirió en cuanto a la relación entre la proporción de bellotas infestadas por hongo y las variables del parche ($F(7,72) = 2.215$; $p < 0.042$; $R^2 = 0.421$). En este caso, la proporción de bellotas infestadas por hongo en el interior de los parches de bosque no se relacionó con el área del parche ni con la distancia al campo abandonado (Fig. 3e). Por otro

lado, en los bordes de los parches esta relación mostró un patrón opuesto que lo reportado sobre la depredación de insectos, indicando grandes proporciones de bellotas infestadas hacia los parches grandes localizados cerca del campo abandonado y los parches pequeños lejos del campo abandonado (Fig. 3 f).

Tasas de remoción de bellotas por los vertebrados: La cantidad de bellotas en los platos disminuyó con el tiempo en todos los tipos de hábitats. Sin embargo, el análisis de tiempo de falla indicó diferencias significativas en las tasas remoción de bellotas entre estos hábitats ($X^2 = 3\ 296.5423$; $df = 4$, $p < 0.0001$). Las comparaciones pareadas indicaron que las tasas de remoción de bellotas fueron similares en el interior y el borde de los parches, pero las tasas de remoción en estos dos hábitats fueron más altas que en los pastizales que rodean los parches de bosque y en el campo abandonado (Fi. 4). Además, las tasas de remoción fueron también mayores en los pastizales que rodean los parches de bosque que en el campo abandonado (Fig. 4).

Las cámaras de fototrampeo detectaron dos especies: un ratón del género *Peromyscus* (Fig. 5a, b) y aves del género *Aphelocoma* (Fig. 5 c, d), a las cuales se les atribuye la remoción de las bellotas de los platos experimentales. No obstante, las fotografías también mostraron la actividad de estos dos dispersores de semilla potenciales se desarrolló en diferentes tipos de hábitat. Los ratones realizan su actividad durante la noche en el interior y borde de los parches de bosque, mas no se observaron en los pastizales que rodean los parches o el campo abandonado. Por otro lado, las aves mostraron actividad durante las horas de día y visitaron los platos los platos de todos los tipos de hábitat.

Discusión

La pérdida de hábitat y fragmentación de los paisajes naturales son los principales factores que contribuyen al fenómeno de cambio global (Sala et al. 2000) y varios estudios han evaluado sus efectos en los procesos relacionados con las semillas (Hubbard & McPherson 1999; Gómez 2003; Guzmán-Guzmán & Williams-Linera 2006; Martínez-Chaves et al. 2010; Bustamante et al. 2012). Sin embargo, la mayoría de los estudios dirigidos en los paisajes fragmentados han enfocado sus esfuerzos en responder preguntas específicas relacionadas con uno o pocos procesos relacionados con las semillas mediante manipulaciones experimentales (López-Barrera & Newton 2005; Acàcio et al 2007; Bonal et al. 2012). Por lo tanto, los estudios integrales que evalúan como la fragmentación forestal afecta los patrones naturales de distribución de las semillas y / o frutos después de la dispersión primaria y como estos patrones afectan las interacciones entre las semillas y los organismos aún es escasa (Buisson et al. 2006). En este sentido, los resultados del presente estudio sugieren que los procesos que presentan las bellotas en los bosques fragmentados de encino están influenciados por el área de los parches remanentes, su distancia a las zonas deforestadas extensivas (campo abandonado, en nuestro caso) y el tipo de hábitat donde las bellotas se encontraron.

La fragmentación de los bosques muestra una disminución en la producción de semillas en los árboles remanentes, y comúnmente esto se atribuye al intenso estrés ambiental que las plantas deben enfrentar cuando sus hábitats se encuentran afectados por las actividades humanas, además de una elevada radiación solar, incrementos en la temperatura del aire y

disminución de las condiciones de humedad del aire (Lord & Norton 1990; Saunders et al. 1991; Rocha & Aguilar 2001; Burgos et al. 2008; Barbeta et al. 2011). En el caso del presente estudio, el estrés físico en los bordes de los parches debido a su proximidad con los campos deforestados puede ayudar a explicar por qué la densidad de bellotas en este tipo de hábitat fue menor que en el interior de los parches de *Q. laeta*. No obstante, en el presente estudio también se sugiere que los patrones de producción de bellotas en el interior de los parches de bosque fueron diferentes de aquellos comúnmente reportados en la literatura, los cuales indican un mayor esfuerzo reproductivo y grandes producciones de semilla en parches que han sido menos afectados por las actividades humanas (Aizen & Feinsinger 1994; Chacoff et al. 2004). Después de que los frutos hayan sido liberados por los árboles parentales, la densidad de bellotas en el interior de los parches se incrementó desde los parches grandes lejanos al campo abandonado hacia los parches pequeños cercanos al campo abandonado (en lo sucesivo, las abreviaturas PG o PP se referirán a los parches grandes o parches pequeños, respectivamente). Esto indica que los encinos dentro de aquellos parches donde se esperaría una intensa influencia del campo deforestado vecino (por ejemplo, en PP) pudieron haber realizado mayores esfuerzos reproductivos que los encinos dentro de los parches que podrían estar más protegidos de aquellas zonas perturbadas (PG). En este sentido, solo Jules y Ratchke (1999) reportaron efectos positivos de los campos deforestados en la producción de semillas, indicando que los individuos de *Trillium ovatum* (*Liliaceae*), una especie herbácea del suroeste de Oregon (USA) produce más semillas en los bordes que en el interior del bosque. Estos autores proponen que estos patrones reproductivos en *T. ovatum* son el resultado de una disminución en la intensidad de la competencia intraespecífica en hábitats de gran perturbación

ecológica. En el caso presente, otros muestreos realizados en el sitio de estudio indicaron que el número de individuos adultos de *Q. laeta* en estos bosques fragmentados está positivamente relacionado con el tamaño del parche, pero también que la densidad de árboles (número de individuos por unidad de área) no varían sustancialmente a través de los parches de bosque (Anexo 1). Por lo tanto, independientemente de la densidad de árboles, los PP pueden ser más susceptibles ante las condiciones ambientales extremas que ocurren en los extensos hábitats de influencia humana en la vecindad de los bosques fragmentados, y que a su vez pueden relajar la competencia entre los árboles, dando lugar al incremento en la producción de bellotas que se encontró en los parches pequeños. No obstante, esta propuesta podría permanecer como hipótesis hasta realizarse mediciones más detalladas sobre el rendimiento fisiológico y reproductivo de *Q. laeta* en parches de diferentes tamaños localizados en diferentes distancias desde el campo abandonado.

Independientemente de este aparente incremento en la producción de frutos hacia los parches de bosque que parecen estar afectados intensamente por la fragmentación y la deforestación extensiva, es importante resaltar la alta proporción de bellotas abortadas que se encontró en el interior y borde de los parches de bosque. En la actualidad, se ha reportado que las alteraciones antropogénicas relacionadas con la fragmentación del paisaje previamente afectan de forma negativa la reproducción de los encinos. Esto puede promover un aumento de bellotas abortadas al incrementarse las actividades humanas que ejercen presión sobre los bosques, principalmente la extracción selectiva de árboles y el uso de los campos deforestados para propósitos agrícolas (Pulido & Díaz et al. 2003; Díaz et al. 2003 y Pulido et al. 2005). En este estudio, la proporción de bellotas abortadas en el interior de los parches fue similar entre los

diferentes parches del bosque fragmentado, siendo casi la mitad del total de bellotas colectadas en el campo. Esto sugiere que la fragmentación del bosque imposibilita el desarrollo de las bellotas dentro de los parches de bosque, pero también, el área del parche, el cuál se ha propuesto regula la reproducción de los árboles en estos paisajes (Aizen & Feinsinger 1994; Chacoff et al. 2004), podría tener efectos débiles sobre el aborto y desarrollo de bellotas potencialmente viables en este tipo de hábitat.

Por otro lado, en los bordes de los parches, el análisis indicó un escenario diferente para la proporción de bellotas abortadas y aquellas completamente desarrolladas. Aunque se sugirió que los encinos en los bordes de PP realizaron mayores esfuerzos reproductivos que sus con-específicos en PG, el incremento en la proporción de las bellotas abortadas hacia los PP sugiere que su elevado esfuerzo reproductivo podría no necesariamente conducir a un incremento de la acumulación de bellotas con desarrollo completo, potencialmente viables en el suelo de este tipo de hábitat. De hecho, la proporción de bellotas abortadas fue más alta en los bordes que en el interior de los parches, y estas diferencias se incrementaron conforme disminuían el área del parche y la distancia al campo abandonado. Sobre este tema, otros autores han señalado que son pocas las semillas abortadas que se producen en el interior de los bosques debido a que las condiciones ambientales en este tipo de hábitat son más estables que en el borde de los parches (Díaz et al. 2003; Arroyo-Rodríguez et al. 2007; Santos et al. 2010). En este estudio, los resultados sugieren que tanto el área como la distancia al campo abandonado regulan el desarrollo de las bellotas en los bordes de los parches. Es posible que esto se deba a la intensa influencia de las condiciones ambientales extremas de la matriz de hábitat en los árboles del borde de los parches, comparado con los árboles del interior de los parches de bosque. Además,

la alta proporción de bellotas abortadas en el borde de los parches puede también estar relacionada con los eventos de un clima extremo, como las fuertes tormentas capaces de tirar al suelo las bellotas aún no desarrolladas de los árboles en este tipo de hábitat. Así mismo, se sugiere que los parches de grandes áreas y más distantes de los sitios deforestados pueden “amortiguar” los efectos negativos de las actividades antropogénicas en el desarrollo de las bellotas, donde las bellotas abortadas podrían disminuir de PP hacia PG.

Los resultados de este estudio indicaron que otros factores, además de los relacionados con las bellotas abortadas, también contribuyeron a reducir la cantidad de bellotas con potencial para germinar después de la dispersión primaria. Entre las bellotas que fueron valoradas como desarrolladas completamente, solo una pequeña fracción de estas fueron identificadas como viables (bellotas que se encontraron germinadas en el campo y que durante la prueba de flotabilidad se sumergieron) tanto en el interior como el borde de los parches. Estudios previos han evaluado que la viabilidad de las bellotas de *Q. laeta* indicó que arriba del 90 % de estas pueden germinar después de la maduración de sus frutos (Flores-Cano et al. 2012), pero estos estudios consideran solamente frutos sanos (bellotas que no fueron infestadas por organismos parásitos) producidos dentro de bosques continuos. Así, los posibles impactos negativos que la fragmentación del bosque y los organismos parásitos pueden tener en el desarrollo completo de las bellotas no han sido todavía evaluados.

Sobre este asunto, nuestros resultados sugieren que la fragmentación de los bosques reduce la proporción de bellotas que conservan su capacidad de germinación después de la dispersión primaria y que la magnitud de estos efectos se incrementa en proporción a la reducción del área de los parches de bosque. En el caso de otros encinos blancos en México, se

propuso que la desecación, después de la dispersión primaria, fue la principal causa de pérdida de viabilidad bajo condiciones de campo (Zavala-Chávez 2004). Sin embargo, no se encontraron signos de desecación en las bellotas completamente desarrolladas de *Q. laeta* que flotaron cuando fueron colocadas en el agua. Sucesivamente, la pérdida de capacidad de germinación de las bellotas en el interior y los bordes del bosque fue debido al daño causado por las larvas de insecto y la infestación por hongos. Por consiguiente, debido a que las bellotas son la principal fuente de reclutas en los bosques de encino de Norteamérica (Dey 2002), tanto los insectos como los hongos pueden poner en peligro la persistencia de los parches pequeños de *Q. laeta* en los estudios de paisaje. Además, aunque otros estudios han propuesto que los bordes, entre los bosques y los campos deforestados, pueden facilitar los procesos de regeneración forestal después que las actividades antropogénicas han cesado (Guariguata 2005; Kupfer et al. 2006) el alto impacto negativo que los organismos parásitos tuvieron en las bellotas completamente desarrolladas en el borde, comparado con el interior de los parches, sugiere que la recuperación del bosque desde los parches hacia la matriz de hábitat puede ser difícil de alcanzar en este paisaje fragmentado.

Estos resultados posteriores también indican que, como fue señalado hipotéticamente, la fragmentación del bosque afectó la intensidad de las relaciones entre las bellotas y sus consumidores. Sin embargo, el resultado de estas interacciones difirió entre tipos de hábitat, así como entre organismos que consumen las bellotas. En el caso de los insectos, no fue posible identificar la especie causante del daño a las bellotas de *Q. laeta*, pero se ha reportado que los coleópteros y lepidópteros son los principales taxa que parasitan las bellotas antes de ser liberadas por los árboles parentales (Swiecki et al. 1991; Gribko et al. 2002; Pulido et al. 2005;

Acàcio et al. 2007 y Bonal et al. 2012). Por otra parte, se ha demostrado que el impacto negativo de esta interacción pre-dispersión en las bellotas aumenta con el tamaño de la producción de bellotas, pero la saciedad de los depredadores puede ocurrir cuando dicha producción sobrepasa la cantidad de frutos que los insectos pueden parasitar. Así, la proporción de bellotas que escapan de la parasitación por insectos también se incrementa con el tamaño de la producción de bellotas (Crawley & Long 1995; Bonal et al. 2007). En el interior de los parches de bosque, la proporción de bellotas parasitadas por larvas de insectos se incrementó de PG a PP, de ahí que se sugiere que los parches grandes y distantes del campo abandonado pueden promover la saciedad de la depredación debido a su alta producción de bellotas. Alternativamente, esta relación pudo haber ocurrido debido a que las bellotas producidas por los encinos de PP son fáciles de detectar por las hembras de los insectos al ovopositar en ellos, comparado con las bellotas de los árboles de PG. Independientemente de los mecanismos que regulan el daño a las bellotas por insectos, los resultados sugieren que el aumento de los niveles de perturbación humana acentúa la fuerza de estas interacciones pre-dispersión en el interior de los fragmentos de bosque.

Por otro lado, en los bordes de los parches, los resultados sugieren que la fuerza de estas interacciones entre insectos y bellotas se incrementó tanto a PP como PG, por lo que este patrón de respuesta hace difícil proponer una explicación razonable para dicha relación. Este patrón de infestación, posiblemente se debió a los recambios en las especies de insectos que parasitan las bellotas. Así, mientras las bellotas en los bordes de PP podrían ser consumidas por insectos altamente relacionados con las áreas deforestadas, en PG las bellotas podrían ser depredadas por especies de insectos que prefieren ovopositar en hábitats menos perturbados.

No obstante, deben realizarse estudios más detallados que determinen el tipo de especies de insectos, sus diferentes patrones de ovoposición y en qué tipo de hábitat se localizan las bellotas que parasitan dentro de este bosque fragmentado.

Además de los insectos parásitos, se identificó un hongo patógeno como otro factor que reduce la cantidad de bellotas de desarrollo completo, potencialmente viables. Contrariamente a lo reportado por los insectos, la infestación por hongos principalmente ocurre después de que las bellotas llegaron al suelo (Delatour & Morelet 1979; Bonner & Vozzo 1987). Aunque se ha reconocido que esta interacción post-dispersión reduce dramáticamente la cantidad de bellotas viables en los bosques de encinos (Swiecki et al. 1991; Gribko et al. 2002), no hay estudios previos que hayan evaluado si la fragmentación afecta el resultado de esta interacción. Sobre este tema, los resultados de este estudio indicaron que los impactos del hongo en la viabilidad de las bellotas son menores en el interior que en el borde de los parches. Esto sugiere que la cercanía de las bellotas con los sitios perturbados por las actividades humanas puede promover la infestación por hongos. Por otra parte, debido a que la proporción de bellotas infestadas por hongos en el interior de los parches no se relacionó no con el área del parche o la distancia al campo abandonado, los resultados de esta interacción parecen estar influenciados débilmente por la matriz de hábitat circundante. Así, esto permitió sugerir que el borde de los parches puede estar regulando los impactos de la infestación por hongos en el interior de los parches.

Contrariamente a lo observado en el interior del parche, la proporción de bellotas infestadas por hongos en el borde de los parches mostró gran influencia del área del parche y distancia al campo abandonado. Sin embargo, los bordes de los parches mostraron una respuesta compleja ante los efectos de estas dos variables de los parches, en términos de la

proporción de bellotas infestadas por hongos, la cual fue opuesta a la respuesta de los insectos en el mismo tipo de hábitat. Aquí, la infestación por hongos fue baja en los bordes, tanto de PP como de PG, pero se incrementó hacia los parches grandes cercanos al campo abandonado y también en los parches pequeños lejanos del área de deforestación extensiva. Tal patrón de respuesta puede estar relacionado con los efectos de interacción, entre la parasitación pre-dispersión y post-dispersión por insectos y hongos, respectivamente, de las bellotas, donde el hongo podría solo infectar aquellas bellotas que no fueron parasitadas por insectos mientras siguieran unidas a los árboles parentales. De esta manera, la depredación pre y post-dispersión pueden contribuir a reducir la proporción de bellotas desarrolladas por completo que mantienen su potencial de germinar después de la dispersión primaria.

Los resultados también sugieren que los campos deforestados pueden impedir el movimiento de las bellotas, desde los parches de bosque, donde estas se producen, hasta los sitios deforestados. Esta área se refiere tanto al pastizal de la matriz de hábitat que rodea los parches y el campo abandonado contiguo al bosque fragmentado. Aquí, es importante notar que las bellotas pertenecen a los frutos zoocóricos que, principalmente, se dispersan por pequeños mamíferos y aves (Steele & Smallwood 2002). Varios de estos animales presentan un comportamiento dispersor-acumulador y almacenan las bellotas en escondites y hoyos que cavan en el suelo (DeGange et al. 1989; Haas & Heske 2005; Borchet & Taylor 2010). Algunos autores han indicado que los roedores dispersores-acumuladores de los bosques de encino fragmentados preferentemente entierran las bellotas en los pastizales circundantes, pero no dentro de los parches de bosque, para evitar el robo de sus escondites por otros animales que habitan los parches (Muñoz & Bonal 2011). Debido a que algunos de estos escondites pueden

olvidárseles a los animales y algunas bellotas eventualmente germinar, se considera que estos animales cumplen una función efectiva de dispersores y sus escondites pueden contribuir a la recuperación del bosque de encinos en los sitios perturbados por el humano (García et al. 2005; Borchet & Tayler 2010; Muñoz & Bonal 2011). Sin embargo, el muestreo que se hizo a través de los diferentes tipos de hábitat sugiere que las bellotas no fueron llevadas por los dispersores hacia los sitios afectados por las actividades humanas. Por otra parte, el experimento de remoción de bellotas indicó que las tasas de remoción en la matriz de hábitat circundante a los parches y en el campo abandonado fueron menores que las registradas en el interior y el borde de los parches. Esto sugiere que los dispersores de bellota evitan, en algún grado, los hábitats perturbados por el humano aun cuando en estos sitios haya bellotas disponibles para consumir.

A través del fototrampeo se puede decir que los ratones nativos del género *Peromyscus*, considerados como los principales consumidores y dispersores de bellotas en los bosques de encino de Norteamérica (Briggs & Smith 1989; Moore et al. 2007), preferentemente, se alimentaron en el interior y borde de los parches de bosque. Esto coincide con la sugerencia general de que los pequeños mamíferos de los bosques fragmentados enfocan sus actividades a los sitios con cobertura de dosel, mientras que evitan los sitios deforestados, ya que estos hábitats ofrecen escasas oportunidades de refugio para evadir a sus depredadores (Tellería et al. 1991; Rizkalla & Swihart 2007). Además, aunque los ratones del género *Peromyscus* son dispersores-acumuladores (Briggs & Smith 1989; Smallwood et al. 2001), en el presente estudio los ratones evitaron los pastizales circundantes de los parches de bosque y el campo deforestado, y por ello menos probable que se localicen los escondites de bellotas en estos sitios. De hecho, debido a la ausencia de plántulas en tales sitios, la dispersión de bellotas por

Peromyscus, si ocurriera, no podría contribuir con la recuperación del bosque en los hábitats perturbados por el humano.

Por otro lado, las aves del género *Aphelocoma* fueron registradas por las cámaras de fototrampeo en todos los tipos de hábitats. Así, aunque las aves son consumidores importantes de bellotas en los bosques de encino, Perea et al. (2012) indicaron que este podría ser el segundo grupo principal de removedores de bellotas, después de los roedores. Sin embargo, en otros bosques de encino de América, las aves de *Aphelocoma* son efectivas como dispersoras de semillas en largas distancias (DeGange et al. 1989). En el presente estudio, al parecer, estas aves son importantes en la remoción de bellotas en los diferentes tipos de hábitat del bosque fragmentado. Estos resultados indican que las aves de *Aphelocoma* podrían ser los únicos vertebrados que consumieron las bellotas en los platos colocados experimentalmente en la matriz de hábitat circundante a los parches y el campo abandonado. Sin embargo, la falta de bellotas que se muestrearon en estos sitios también puede indicar que las aves no necesariamente dispersan las bellotas hacia tales áreas. Sobre este tema, algunos autores han propuesto que la dispersión de semillas por aves en bosques fragmentados ocurre principalmente entre los parches, pero limitada hacia las áreas deforestadas, donde estos hábitats no ofrecen estructuras de percheo que faciliten la deposición de semillas por las aves (McClahahan & Wolfe 1993; Holl et al. 2000; Shiels & Walker 2003). En el presente caso, la matriz de pastizal que rodea los parches de bosque y los campos abandonados contiguos al bosque fragmentado carecen por completo de arbustos y árboles reclutas que pudieran usar las aves como perchas, lo que también contribuye a la falta de dispersión de bellotas hacia estos hábitats.

Conclusiones

La conservación y recuperación de los bosques de encino han recibido una marcada atención durante las últimas dos décadas debido a que proveen varios servicios ambientales a la sociedad, como el aprovisionamiento de agua dulce y la depuración atmosférica (Martínez et al. 2009; Badano 2011). No obstante, el presente estudio sugiere que la recuperación de los bosques fragmentados de encino del centro de México puede ser difícil que ocurra mediante procesos naturales, aun cuando las actividades humanas se hayan detenido. Por otra parte, esta propuesta se basa en la gran proporción de bellotas abortadas halladas en el borde de los parches y aquellos altamente afectados por los hábitats de perturbación humana, como en PP. También, la recuperación de estos bosques puede verse imposibilitada por una reducida dispersión de bellotas hacia hábitats antropogénicos, así como una elevada cantidad de bellotas parasitadas por insectos y hongos en los parches del bosque. Además, la falta de encinos reclutas en las áreas que circundan los parches también puede indicar la dificultad de establecimiento de plántulas ante las condiciones ambientales extremas en estos sitios. Esto indica que se requieren más estudios que determinen los mecanismos específicos sobre el impacto de la perturbación humana en la producción de bellotas y sus interacciones con otros organismos. Por lo tanto, en el presente estudio se sugiere que los bosques de encino del centro de México pueden presentar una baja resiliencia ante tales perturbaciones. Ante estos argumentos, se requiere la asistencia de programas de manejo para recuperar y preservar tales

ecosistemas forestales, incluyendo prácticas de restauración con el fin de promover el establecimiento de árboles en los hábitats perturbados por el humano.

Referencias

Aalen OO, Borgan Ø, Gjessing HK (2008) Survival and event history analysis: a process point of view. Springer, New York

Acàcio V, Holmgren M, Jansen P, Schrotter O (2007) Multiple recruitment limitation causes arrested succession in mediterranean cork oak systems. *Ecosystems* 10:1220–1230

Aizen MA, Feinsinger P (1994) Forest fragmentation, pollination, and plant reproduction in a Chaco dry forest, Argentina. *Ecology* 75:330–351

Arizaga S, Martínez-Cruz J, Salcedo-Cabrales M, Bello-González MA (2009) Manual de la biodiversidad de encinos michoacanos. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, México

Arroyo-Rodríguez V, Aguirre A, Benítez-Malvido J, Mandujano S (2007) Impact of rain forest fragmentation on the population size of a structurally important palm species: *Astrocaryum mexicanum* at Los Tuxtlas, Mexico. *Biol Conserv* 138:198–206

Badano EI (2011) Conservation and restoration of Mexican forests in the global change scenario: a shared responsibility with multiple benefits. *Madera y Bosques* 17:7–18

- Barbeta A, Peñuelas J, Ogaya R, Jump AS (2011) Reduced tree health and seedling production in fragmented *Fagus sylvatica* forest patches in the Montseny Mountains (NE Spain). *Ecol Manag* 261:2029–2037
- Bonal R, Muñoz A, Díaz M (2007) Satiation of predispersal seed predators: the importance of considering both plant and seed levels. *Evol Ecol* 21:367–380
- Bonal R, Hernández M, Ortego J, Muñoz A, Espelta JM (2012) Positive cascade effects of forest fragmentation on acorn weevils mediated by seed size enlargement. *Insect Conserv Divers* 5:381–388
- Bonner FT, Vozzo JA (1987) Seed biology and technology of *Quercus*. USDA Forest Service Gen Tech Rep SO-66, pp 1–21
- Borchert MI, Tyler CM (2010) Acorn dispersal of California black oak after a stand-replacing fire. *Fire Ecol* 6:136–141
- Briggs JM, Smith KG (1989) Influence of habitat on acorn selection by *Peromyscus leucopus*. *J Mammal* 70:35–43
- Buisson E, Dutoit T, Torre F, Römermann C, Poschlod P (2006) The implications of seed rain and seed bank patterns for plant succession at the edges of abandoned fields in Mediterranean landscapes. *Agric Ecosyst Environ* 115:6–14
- Burgos A, Grez AA, Bustamante RO (2008) Seed production, predispersal seed predation and germination of *Nothofagus glauca* (Nothofagaceae) in a temperate fragmented forest in Chile. *Ecol Manag* 255:1226–1233

- Bustamante RO, Badano EI, Pickett STA (2012) Impacts of land use change on seed removal patterns of native and exotic species in a forest landscape. *Community Ecol* 13:171–177
- Cadenasso ML, Pickett STA (2000) Linking forest edge structure to edge function: mediation of herbivore damage. *J Ecol* 88:31–44
- Chacoff NP, Morales JM, Vaquera MD (2004) Efectos de la fragmentación sobre la aborción y depredación de semillas en el Chaco Serrano. *Biotropica* 36:109–117
- Collinge SK (2009) *Ecology of fragmented landscapes*. Johns Hopkins University Press, Baltimore
- Crawley MJ, Long CR (1995) Alternate bearing, predator satiation and seedling recruitment in *Quercus robur* L. *J Ecol* 83:683–696
- de Blois S, Domon G, Bouchard A (2002) Landscape issues in plant ecology. *Ecography* 25:244–256
- DeGange AR, Fitzpatrick JW, Layne JN, Woolfenden GE (1989) Acorn harvesting by Florida scrub jays. *Ecology* 70:348–356
- Delatour C, Morelet M (1979) La pourriture noire des glands. *Revue Forestière Française* 31:101–115
- Dey D (2002) Fire history and postsettlement disturbance. In: McShea WJ, Healy WM (eds) *Oak forest ecosystems: ecology and management for wildlife*. Johns Hopkins University Press, Baltimore, pp 46–59
- Díaz M, Møller AP, Pulido FJ (2003) Fruit abortion, developmental selection and developmental stability in *Quercus ilex*. *Oecologia* 135:378–385

- Flores-Cano JA, Badano EI, Flores J (2012) Effects of burial depth on seed germination and seedling emergence of Mexican oaks: a glasshouse experiment. *Arch Biol Sci* 64:1543–1554
- García E (1988) Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana). Universidad Nacional Autónoma de México, México
- García D, Obeso JR, Martínez I (2005) Rodent seed predation promotes differential recruitment among bird-dispersed trees in temperate secondary forests. *Oecologia* 144:435–446
- Gómez JM (2003) Spatial patterns in long-distance dispersal of *Quercus ilex* acorns by jays in a heterogeneous landscape. *Ecography* 26:573–584
- Gribko LS, Schuler TM, Ford WM (2002) Biotic and abiotic mechanisms in the establishment of northern red oak seedlings: a review. USDA Forest Service Gen Tech Rep NE-295, pp 1–18
- Guariguata MR (2005) Restoring tropical montane forests. In: Mansourian S, Vallauri D, Dudley N (eds) *Forest restoration in landscapes: beyond planting trees*. Springer, New York, pp 298–305
- Guzmán-Guzmán J, Williams-Linera G (2006) Edge effect on acorn removal and oak seedling survival in Mexican lower montane forest fragments. *New Forest* 31:487–495
- Haas JP, Heske EJ (2005) Experimental study of the effects of mammalian acorn predators on red oak acorn survival and germination. *J Mammal* 86:1015–1021

- Holl KD, Loik ME, Lin EHV, Samuels IA (2000) Tropical montane forest restoration in Costa Rica: overcoming barriers to dispersal and establishment. *Restor Ecol* 8:339–349
- Hubbard JA, McPherson GR (1999) Do seed predation and dispersal limit downslope movement of a semi-desert grassland/oak woodland transition? *J Veg Sci* 10:739–744
- Jules ES, Rathcke BJ (1999) Mechanisms of reduced Trillium recruitment along edges of old-growth forest fragments. *Conserv Biol* 13:784–793
- Kaplan EL, Meier P (1958) Nonparametric estimation from incomplete observations. *J Am Stat Assoc* 53:457–481
- Kupfer JA, Malanson GP, Franklin SB (2006) Not seeing the ocean for the islands: the mediating influence of matrix-based processes on forest fragmentation effects. *Global Ecol Biogeogr* 15:8–20
- Kutner MH, Nachtsheim CJ, Neter J, Li W (2005) *Applied linear statistical models*. McGraw-Hill/Irwin, New York
- Lee ET, Desu MM, Gehan EA (1975) A Monte Carlo study of the power of some two-sample tests. *Biometrika* 62:425–432
- Llorente-Bousquets J, Ocegueda S (2008) Estado del conocimiento de la biota. In: Sarukhán J, Soberón J, Halffter G, Llorente-Bousquets J (eds) *Capital Natural de México*, vol I. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, pp 283–322
- Lomolino MV, Perault DR (2004) Geographic gradients of deforestation and mammalian communities in a fragmented, temperate rain forest landscape. *Global Ecol Biogeogr* 13:55–64

- López-Barrera F, Newton A (2005) Edge type effect on germination of oak tree species in the Highlands of Chiapas, Mexico. *Forest Ecol Manag* 217:67–79
- Lord JM, Norton DA (1990) Scale and the spatial concept of fragmentation. *Conserv Biol* 4:197–202
- Martínez ML, Pérez-Maqueo O, Vázquez G, Castillo-Campos G, García-Franco J, Mehltreter K, Equihua M, Landgrave R (2009) Effects of land use change on biodiversity and ecosystem services in tropical montane cloud forests of Mexico. *Forest Ecol Manag* 258:1856–1863
- Martínez-Chaves PA, Betancourt-Mendieta A, Caretta MN, Aguilar-Robledo M (2010) Procesos históricos y ambientales en Cerro de San Pedro, San Luis Potosí, México, 1948-1997. *Región y Sociedad* 22:211–241
- McClanahan TR, Wolfe RW (1993) Accelerating forest succession in a fragmented landscape: the role of birds and perches. *Conserv Biol* 7:279–288
- Moore JE, McEuen AB, Swihart RK, Contreras TA, Steele MA (2007) Determinants of seed removal distance by scatterhoarding rodents in deciduous forests. *Ecology* 88:2529–2540
- Muñoz A, Bonal R (2011) Linking seed dispersal to cache protection strategies. *J Ecol* 99:1016–1025
- Nixon KC (1993) Infrageneric classification of *Quercus* (Fagaceae) and typification of sectional names. *Ann Sci For* 50:25–34

- Nupp TE, Swihart RK (2000) Landscape-level correlates of small mammal assemblages in forest fragments of farmland. *J Mammal* 81:512–526
- Pedraza-Montes JF (1994) Sinopsis histórica del municipio de Cerro de San Pedro del estado de San Luis Potosí. Centro de Desarrollo Municipal, San Luis Potosí
- Perea R, San Miguel A, Martínez-Jauregui M, Valbuena-Carabaña M, Gil L (2012) Effects of seed quality and seed location on the removal of acorns and beechnuts. *Eur J Forest Res* 131:623–631
- Ponce de Leon-García L (2005) Ecofisiología de los frutos de *Quercus sartorii* y *Quercus germana*. In: Sánchez-Ramos G, Reyes-Castillo P, Dirzo R (eds) Historia natural de la Reserva de la Biósfera El Cielo, Tamaulipas. Universidad Autónoma de Tamaulipas, México, pp 280–289
- Pulido FJ (2002) Biología reproductiva y conservación: el caso de la regeneración de bosques templados y subtropicales de robles (*Quercus* spp.). *Rev Chil Hist Nat* 75:5–15
- Pulido FJ, Díaz M (2002) Dinámica de la regeneración natural del arbolado de encina y alcornoque. In: Pulido FJ, Campos-Palacín P, Montero-González G (eds) La gestión forestal de las dehesas. Instituto del Corcho, la Madera y el Carbón Vegetal, Mérida, pp 39–62
- Pulido FJ, García E, Obrador JJ, Montero MJ (2005) Effects of management on acorn production and viability in holm oak dehesas. In: Mosquera-Losada RM, McAdam J, Rigeiro-Rodríguez A (eds) Silvopastoralism and sustainable land management. CABI, Wallingford, pp 180–181

- Ries L, Robert JF, Battin J, Sisk TD (2004) Ecological responses to habitat edges: mechanisms, models, and variability explained. *Ann Rev Ecol Evol Syst* 35:491–522
- Rizkalla CE, Swihart RK (2007) Explaining movement decisions of forest rodents in fragmented landscapes. *Biol Conserv* 140:339–348
- Rocha OJ, Aguilar G (2001) Reproductive biology of the dry forest tree *Enterolobium cyclocarpum* (guanacaste) in Costa Rica: a comparison between trees left in pastures and trees in continuous forest. *Am J Bot* 88:1607–1614
- Sala OE, Stuart F, Armesto JJ, Berlow E, Bloomfield J, Dirzo R, Huber-Sanwald E, Huenneke LF, Jackson RB, Kinzig A, Leemans R, Lodge DM, Mooney HA, Oesterheld M, Poff NL, Sykes MT, Walker BH, Walker M, Wall DH (2000) Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287:1770–1774
- Santos T, Tellería JL (2006) Pérdida y fragmentación del hábitat: efecto sobre la conservación de las especies. *Ecosistemas* 15:3–12
- Santos BA, Arroyo-Rodríguez V, Moreno CE, Tabarelli M (2010) Edge-related loss of tree phylogenetic diversity in the severely fragmented Brazilian Atlantic forest. *PLoS ONE* 5:e12625
- Saunders DA, Hobbs RJ, Margules CR (1991) Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conserv Biol* 5:18–32
- Shaw MW (1968) Factors affecting the natural regeneration of sessile oak (*Quercus petraea*) in North Wales: I. A preliminary study of acorn production, viability and losses. *J Ecol* 56:565–583

- Shiels AB, Walker LR (2003) Bird perches increase forest seeds on Puerto Rican landslides. *Rest Ecol* 11:457–465
- Smallwood PD, Steele MA, Faeth SH (2001) The ultimate basis of the caching preferences of rodents, and the oak-dispersal syndrome: tannins, insects, and seed germination. *Am Zool* 41:840–851
- Steele MA, Smallwood PD (2002) Acorn dispersal by birds and mammals. In: McShea WJ, Healy WM (eds) *Oak forest ecosystems: ecology and management for wildlife*. Johns Hopkins University Press, Baltimore, pp 182–195
- Studnicki-Gizbert D, Schechter D (2010) The environmental dynamics of a colonial fuel-rush: silver mining and deforestation in New Spain, 1522 to 1810. *Environ Hist* 15:94–119
- Swiecki TJ, Bernhardt EA, Arnold RA (1991) Insect and disease impacts on blue oak acorns and seedlings. *USDA Forest Service Gen Tech Rep PSW-126*, pp 149–155
- Tellería JL, Santos T, Alcántara M (1991) Abundance and foodsearching intensity of wood mice (*Apodemus sylvaticus*) in fragmented forests. *J Mammal* 72:183–187
- Vesk PA, Davidson A, Chee YE (2010) Spatial distribution and prediction of seed production by *Eucalyptus microcarpa* in a fragmented landscape. *Austral Ecol* 35:60–71
- Zavala-Chávez F (2004) Desección 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, García E (1996) *Frutos y semillas de encinos*. Universidad Autónoma Chapingo, Texcoco

Leyendas de Figuras

Figura 1. Vistas esquemáticas de un procedimiento utilizado para seleccionar al azar parches de bosque (indicados en negro) y los sitios en el campo abandonado (indicados con cruces negras) en el paisaje estudiado, y B el protocolo de muestreo utilizado para evaluar la densidad de bellotas en el interior de los parches de bosque, sus bordes, y los pastizales que rodean estos parches.

Figure 1. Schematic views of (A) the procedure used to randomly select forest patches (indicated in black) and sites in the abandoned field (indicated with black crosses) in the studied landscape, and (B) the sampling protocol used to assess the density of acorns at the interior of the forest patches, their edges and the grasslands that surround these patches.

Figura 2. Superficies de respuesta obtenidas a partir de análisis de regresión múltiple, realizados para determinar si la densidad de bellotas totales (a, b), la proporción de bellotas abortadas (c, d) y la de bellotas completamente desarrolladas en las muestras (e, f) estaban relacionados con el área de los parches de bosque y sus distancias hacia el campo abandonado, tanto en el interior como en los bordes de los parches. Se llevó a cabo un análisis de regresión simple que incluyó los dos tipos de hábitat para cada variable de respuesta, pero en las figuras, las superficies de respuesta se presentaron por separado para el interior (columna izquierda) y el borde (columna derecha) de los parches con el fin de ilustrar mejor estas relaciones. Además, las superficies de respuesta previstas por los modelos de regresión se extendieron más allá del

intervalo de datos para una mejor visualización de ellos. No obstante, los datos utilizados en estos análisis se pueden consultar en el Anexo del recurso en línea.

Figure 2. Response surfaces obtained from multiple regression analyses conducted to assess whether the total acorn density (A, B), and the proportion of aborted (C, D) and fully developed acorns in the samples (E, F) were related to the area of forest patches and their distances to the abandoned field at both, the interior and edges of patches. A single regression analysis including both habitat types was conducted for each response variable but, in figures, responses surfaces are showed separately for the interior (left column) and the edge (right column) of patches to better illustrate these relationships. Further, response surfaces predicted by regression models were extended beyond data range for better visualizing them. Nevertheless, data used in these analyses can be consulted in Online Resource 1.

Figura 3. Superficies de respuesta obtenidas a partir del análisis de regresión múltiple realizado para evaluar si la proporción de bellotas viables (a, b), de bellotas depredados por insectos (c, d) y la de bellotas infestadas por hongos patógenos (e, f) se relacionaron con los parches de bosque y de sus distancias al campo abandonado en el interior y el borde de parches. Se llevó a cabo un análisis de regresión simple que incluyó los dos tipos de hábitat para cada variable de respuesta, pero en las figuras, las superficies de respuesta se presentaron por separado para el interior (columna izquierda) y el borde (columna derecha) de los parches con el fin de ilustrar mejor estas relaciones. Además, las superficies de respuesta previstas por los modelos de regresión se extendieron más allá del intervalo de datos para una mejor visualización de ellos. No obstante, los datos utilizados en estos análisis se pueden consultar en el Anexo del recurso

en línea. En esta figura, la perspectiva y escala de los ejes en los paneles 3D y 3F fueron cambiadas, en comparación con los otros paneles, para resaltar la dirección y magnitud de las relaciones obtenidas.

Figure 3. Response surfaces obtained from multiple regression analyses conducted to assess whether the proportion of viable acorns (A, B), the proportion of acorns predated by insects (C, D) and the proportion of acorns infested by pathogen fungi (E, F) were related to the area of forest patches and their distances to the abandoned field at both, the interior and edge of patches. A single regression analysis including both habitat types was conducted for each response variable but, in the figure, responses surfaces are showed separately for the interior (left column) and the edge (right column) to better illustrate these relationships. Further, response surfaces predicted by regression models were extended beyond data range for better visualizing them. Nevertheless, data used in these analyses can be consulted in Online Resource 1. In this figure, the perspective and scaling of the axes in panels 3D and 3F were changed, as compared to the other panels, to highlight the direction and magnitude of the obtained relationships.

Figura 4. Curvas de eliminación de las bellotas estimadas con el método de Kaplan-Meier para el interior de los parches de bosque (círculos negros), sus bordes (círculos blancos), los pastizales circundantes de los parches (triángulos negros), y el campo abandonado (triángulos blancos). Las letras diferentes que acompañan las curvas, indican diferencias estadísticas en las tasas de remoción de semillas (prueba crítica de Cox-Mantel $\alpha = 0,05$).

Figure 4. Acorn removal curves estimated with the Kaplan-Meier's method for the interior of forest patches (black circles), their edges (white circles), the grasslands surrounding patches (black triangles), and the abandoned field (white triangles). Different letters accompanying the curves indicate statistical differences in seed removal rates (Cox-Mantel test critical $\alpha=0.05$).

Figura 5. Dispersores de semillas potenciales fotografiados con las cámaras de fototrampeo. La figura muestra los ratones del género *Peromyscus* en el interior (a) y el borde (b) de los parches de bosque, y las aves del género *Aphelocoma* en el interior de los fragmentos forestales (c) y el campo abandonado (d).

Figure 5. Potential seed dispersers recorded with phototraps. Figure shows mice of the genus *Peromyscus* at the interior (A) and edge (B) of forest patches, and birds of the genus *Aphelocoma* at the interior of forest patches (C) and the abandoned field (D).

Figura 1

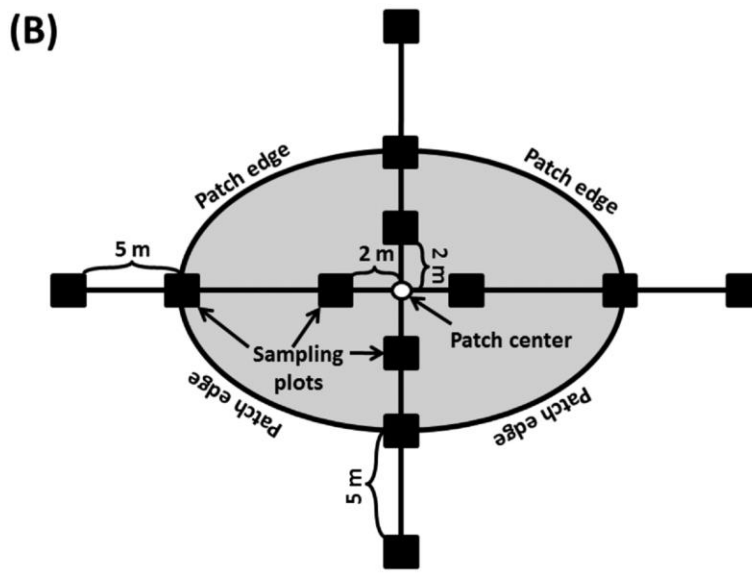
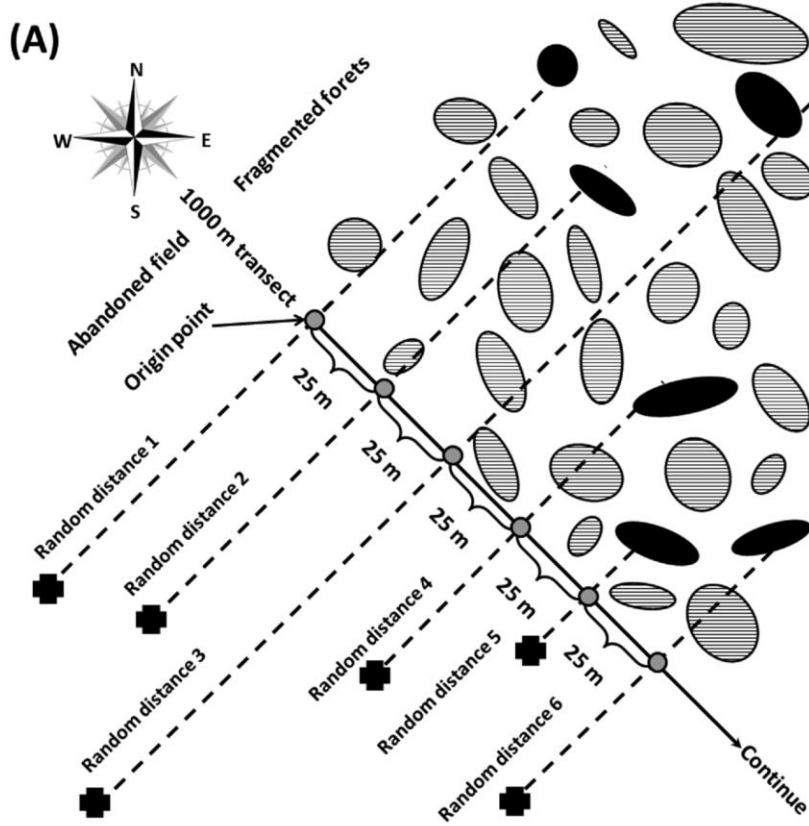


Figura 2

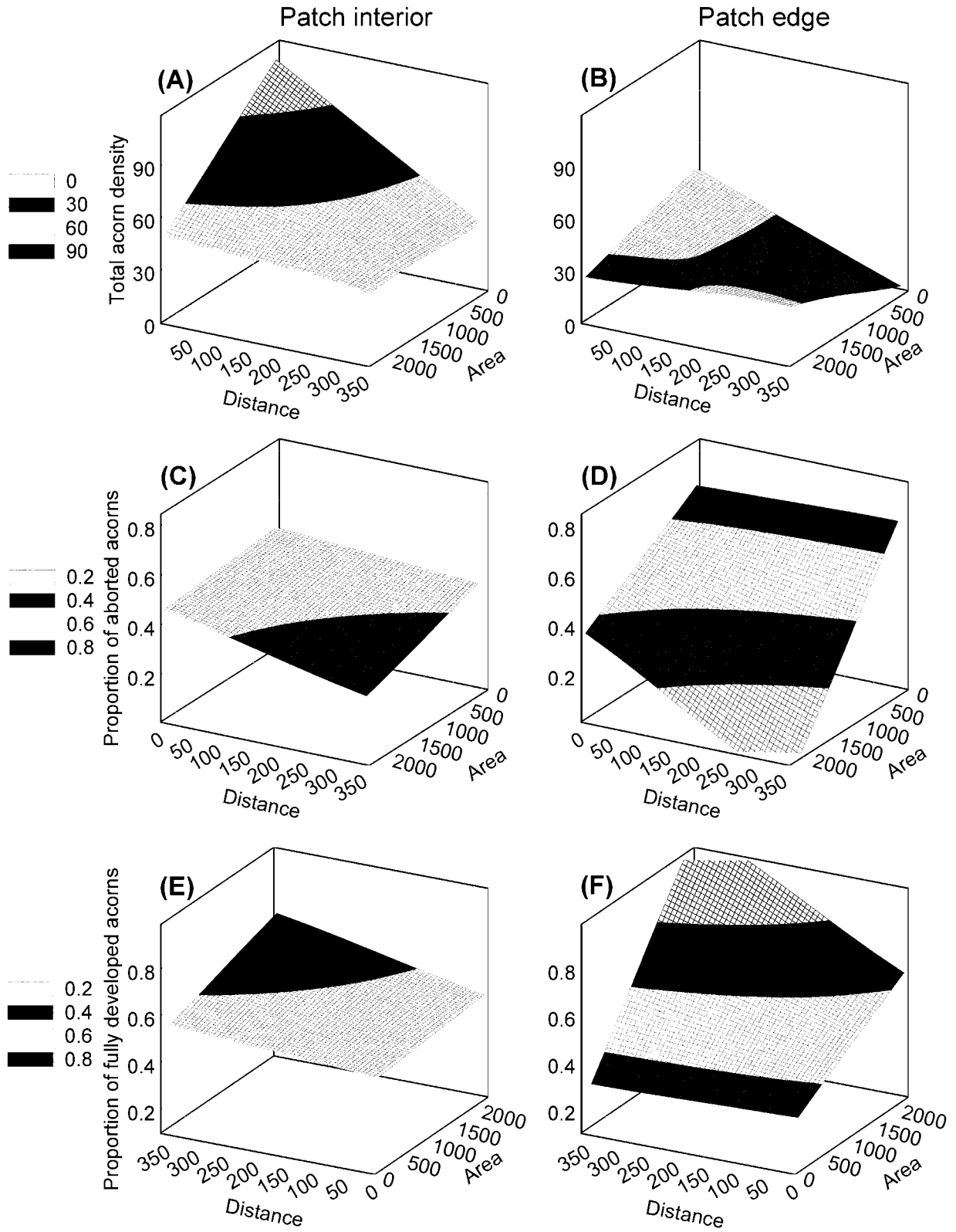


Figura 3

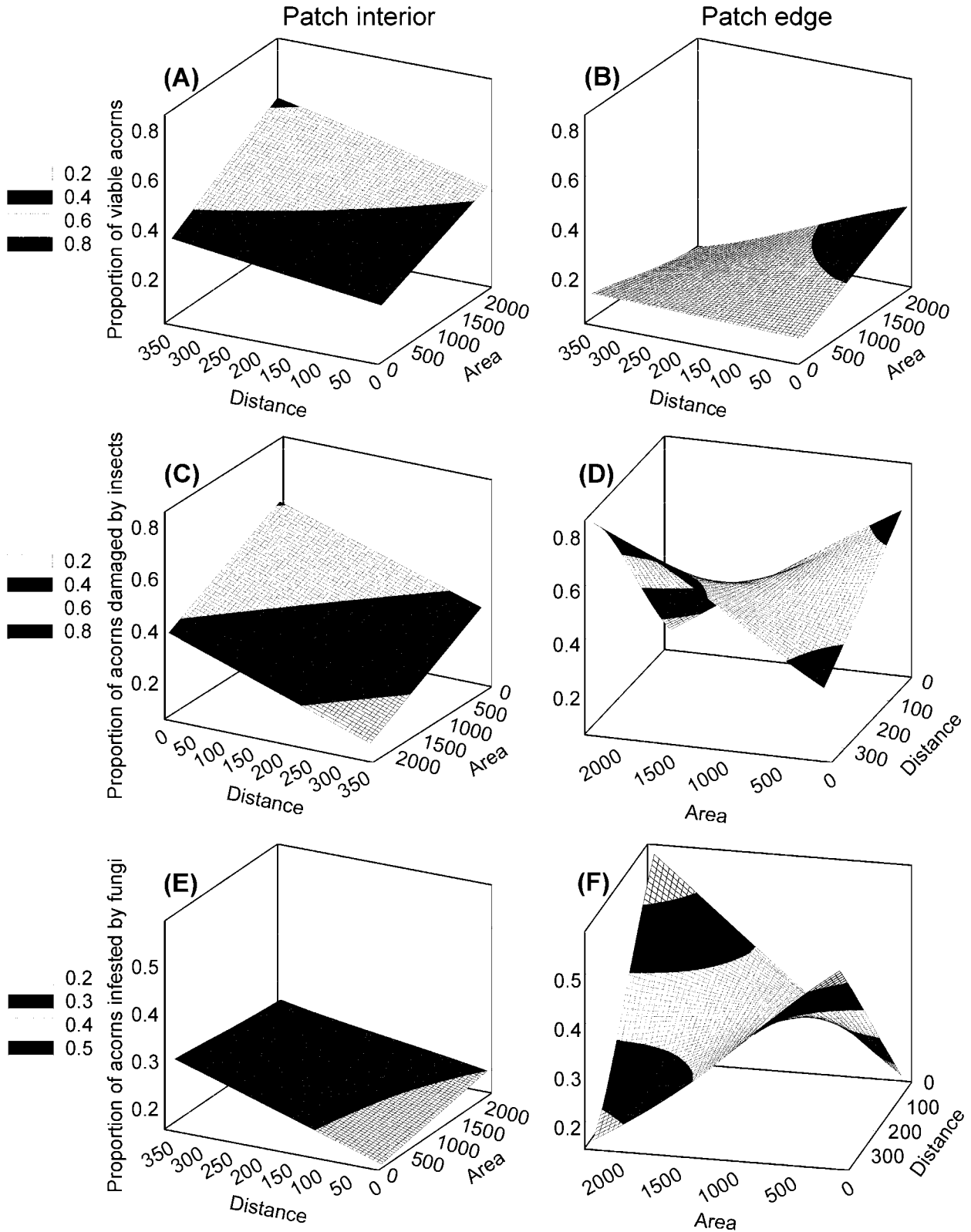


Figura 4

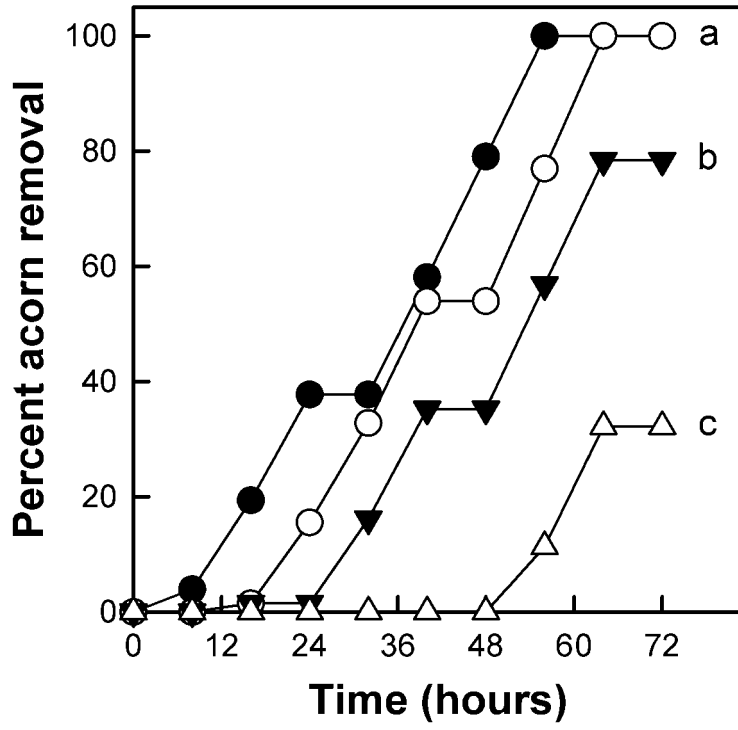


Figura 5



Anexo: Variables medidas para parches y bellotas en el bosque fragmentado de encino. La siguiente tabla indica el área de superficie de cada parche en la muestra, su distancia al campo abandonado y el perímetro, el número de encinos adultos dentro de cada parche y la densidad estimada de árboles de roble por parche. La tabla también indica el número de bellotas de muestras que pertenecían a cada grupo clasificado, tanto para el interior como en los bordes de los parches de bosque. Esta información complementa los resultados proporcionados en la Figura 2 y la Figura 3.

Appendix: Variables measured for patches and acorns in the fragmented oak forest. The table below indicates the surface area of each sampled patch, its distance to the abandoned field and perimeter, the number of adult oaks within each patch and the estimated density of oak trees per patch. The table also indicates how many acorns from samples that belonged to each class we classified them, both for the interior and edges of forest patches. This information complements the results provided in Figure 2 and Figure 3.

	Patch variables				Estimated oak density (individuals/ha)	Total acorns		Aborted acorns		Fully developed acorns		Viable acorns		Acorns parasitized by insects		Acorns infested by fungi	
	Area (m2)	Distance to the abandoned field (m)	Perimeter (m)	Number of oaks within the patch		Patch interior	Patch edge	Patch interior	Patch edge	Patch interior	Patch edge	Patch interior	Patch edge	Patch interior	Patch edge	Patch interior	Patch edge
Patch 1	1937.7	276.0	236.9	72	371.6	22	33	8	10	14	23	11	2	2	16	1	5
Patch 2	350.6	350.0	96.3	14	399.3	41	24	15	16	26	8	10	1	6	3	10	4
Patch 3	1272.0	340.0	193.3	42	330.2	42	20	13	5	29	15	20	0	6	8	3	7
Patch 4	1487.0	246.8	194.1	55	369.9	36	18	21	2	15	16	5	0	4	11	6	5
Patch 5	614.9	331.5	126.8	21	341.5	49	11	15	5	34	6	17	0	10	4	7	2
Patch 6	1351.4	328.4	184.5	46	340.4	88	16	35	3	53	13	16	2	15	9	22	2

Continúa→

	Patch variables				Estimated oak density (individuals/ha)	Total acorns		Aborted acorns		Fully developed acorns		Viable acorns		Acorns parasitized by insects		Acorns infested by fungi	
	Area (m2)	Distance to the abandoned field (m)	Perimeter (m)	Number of oaks within the patch		Patch interior	Patch edge	Patch interior	Patch edge	Patch interior	Patch edge	Patch interior	Patch edge	Patch interior	Patch edge	Patch interior	Patch edge
Patch 7	235.1	275.5	84.0	8	340.3	155	15	119	8	36	7	4	1	16	3	16	3
Patch 8	1476.0	243.4	194.0	51	345.5	23	27	6	5	17	22	7	3	5	12	5	7
Patch 9	463.1	269.0	112.9	17	367.1	43	22	14	7	29	15	10	1	6	5	13	9
Patch 10	477.5	201.0	110.2	16	335.1	31	9	8	5	23	4	15	0	6	2	2	2
Patch 11	198.6	212.7	74.5	6	302.1	40	16	22	8	18	8	4	1	12	4	2	3
Patch 12	239.4	190.0	77.6	9	376.0	31	5	12	4	19	1	11	0	5	1	3	0
Patch 13	559.8	66.0	146.6	18	321.5	84	43	27	13	57	30	29	3	19	15	9	12
Patch 14	2239.3	26.3	260.1	81	361.7	42	27	19	11	23	16	15	4	7	4	1	8
Patch 15	205.9	71.0	73.8	7	339.9	28	16	12	15	16	1	8	0	6	1	2	0
Patch 16	213.6	172.0	90.3	7	327.6	53	3	26	2	27	1	3	1	17	0	7	0
Patch 17	190.9	118.6	77.0	6	314.4	43	12	25	12	18	0	7	0	8	0	3	0
Patch 18	91.1	107.0	50.5	3	329.3	101	85	59	62	42	23	3	0	36	20	3	3
Patch 19	128.9	156.4	58.2	4	310.2	35	21	24	19	11	2	3	0	7	1	1	1
Patch 20	412.9	130.4	107.4	15	363.3	35	17	8	11	27	6	18	0	4	4	5	2
Patch 21	1134.4	121.6	178.5	39	343.8	114	20	57	10	57	10	9	3	22	5	26	2
Patch 22	326.6	179.0	94.6	11	336.8	84	46	42	34	42	12	13	3	20	8	9	1
Patch 23	975.3	162.6	182.4	32	328.1	45	36	31	24	14	12	2	6	9	4	3	2
Patch 24	653.5	152.3	133.8	22	336.7	109	16	41	11	68	5	20	0	29	4	19	1
Patch 25	400.6	136.5	100.6	13	324.6	154	41	34	17	120	24	33	3	53	14	34	7
Patch 26	126.3	138.0	63.2	5	395.9	99	29	56	19	43	10	12	0	23	7	8	3
Patch 27	174.4	126.0	67.3	5	286.7	22	26	16	25	6	1	2	0	3	0	1	1
Patch 28	268.4	91.5	105.1	10	372.6	110	83	42	28	68	55	19	9	27	34	22	12
Patch 29	393.8	163.0	109.9	14	355.5	52	16	19	10	33	6	12	0	12	1	9	5
Patch 30	203.7	187.0	72.6	6	294.5	49	6	22	4	27	2	3	0	21	1	3	1
Patch 31	1732.8	145.5	209.5	61	352.0	51	49	16	15	35	34	10	3	16	10	9	21
Patch 32	316.9	155.0	89.7	9	284.0	43	35	19	21	24	14	12	1	9	8	3	5
Patch 33	648.9	145.0	140.6	20	308.2	134	48	54	26	80	22	10	4	61	4	9	14
Patch 34	375.6	99.0	112.4	12	319.5	144	60	44	33	100	27	30	2	52	8	18	17
Patch 35	644.4	54.4	132.9	23	356.9	60	33	24	16	36	17	18	3	5	14	13	0
Patch 36	1079.5	31.4	190.6	40	370.5	77	19	53	8	24	11	2	3	17	4	5	4
Patch 37	256.8	17.3	80.5	9	350.5	136	55	75	27	61	28	12	5	35	15	14	8
Patch 38	398.7	22.0	100.3	12	301.0	41	8	15	5	26	3	4	0	12	2	10	1
Patch 39	360.7	44.0	101.7	15	415.9	131	61	50	36	81	25	29	7	41	12	11	6
Patch 40	199.1	2.6	78.5	7	351.7	176	32	128	19	48	13	4	2	41	10	3	1

Capítulo 3: La relevancia del enterramiento para evadir la depredación de bellotas en un bosque de encinos afectado por actividades humanas

El presente capítulo corresponde a un artículo de investigación cuya cita, en su versión original en idioma inglés, es: Ramos-Palacios CR & El Badano. 2014. The relevance of burial to evade acorn predation in an oak forest affected by habitat loss and land use changes. *Botanical Sciences* 92: 1-10.

Resumen

El enterramiento de semillas es considerado un mecanismo efectivo para evadir la depredación en bosques continuos. Sin embargo, su importancia puede verse comprometida en bosques fragmentados debido a que: (1) los depredadores suelen concentrarse en los parches de bosque, elevando la presión de consumo sobre las semillas, y (2) la fragmentación reduce la producción de semillas en los árboles remanentes, disminuyendo la disponibilidad de alimentos para sus consumidores. Así, los depredadores podrían verse obligados a consumir semillas enterradas después de agorar las semillas en la superficie del suelo. De hecho, podrían incluso explorar el hábitat circundante en busca de comida cuando las semillas dentro de los parches escaseen. Este estudio se enfoca en estos temas en un encinar fragmentado donde las actividades humanas generaron cuatro tipos de hábitats: el interior de los parches de bosque, sus bordes, la matriz de hábitat que rodea los parches, y un campo agrícola abandonado colindante al bosque fragmentado. En este paisaje se evaluó cuáles animales contribuyen a movilizar las bellotas, y se compararon las tasas de sustracción entre bellotas enterradas y expuestas en la superficie del suelo a través de esos tipos de hábitat. Ratones del género *Peromyscus* y aves del género *Aphelocoma* fueron detectados sustrayendo bellotas en todos los tipos de hábitats, pero los ratones sólo se registraron durante la noche mientras que las aves sólo se registraron durante el día. Las bellotas enterradas fueron menos sustraídas (12-35%) que las expuestas (42-68%) en la hábitat de la matriz y el campo abandonado. Sin embargo, dentro de los parches de bosque y sus bordes, las bellotas enterradas (78-81%) y expuestas (91%) no mostraron diferencias en sus tasas de sustracción. Estos resultados sugieren que el enterramiento puede ser un mecanismo eficaz para evadir la depredación de bellotas en

hábitats fuertemente afectados por las actividades humanas, mientras que tendría poca relevancia dentro de los parches de bosque.

Palabras clave: aves, depredación de semillas, fragmentación, México, ratones

Introducción

Los depredadores de semilla de los ecosistemas forestales son intensamente activos después de la maduración de las semillas. Esto puede explicar que la mayoría de las semillas lleguen al suelo después de la dispersión primaria (Crawley y Long 1995; Kelly y Sork 2002; Bonal et al. 2007; Herrerías-Diego et al. 2008 y Vaz Ferreira et al 2011). Por lo tanto, el reclutamiento de las especies arbóreas que están profundamente afectadas por los consumidores de semillas dependerán de la oportunidad de que algunas de las semillas alcancen sitios seguros (Janzen 1971; Andersen 1989; García et al. 2005 y Pinto et al. 2009). Muchos estudios sugieren que el enterramiento puede ayudar a evadir la depredación de semillas, cuando este ocurre de manera espontánea (semillas que se insertan en fisuras del suelo o son cubiertas por sedimentos después de la lluvia) o cuando es llevado a cabo por algún animal (granívoros dispersores de semillas). Sin embargo, la mayoría de los estudios que respaldan estas propuestas son de ecosistemas de bosque continuo, donde los depredadores de semillas se pueden mover libremente a través del paisaje (Crawley y Long 1995; Hulme y Borelli 1999; Cao et al. 2000 y Perea et al. 2012). En estos paisajes, los consumidores de semillas se mueven de manera constante buscando recursos alimenticios de fácil acceso (por ejemplo,

semillas expuestas en la superficie del suelo), en vez de aquellas semillas que estando ocultas o enterradas en el suelo son menos disponibles (Sork 1983 y Hulme y Borelli 1999).

La relevancia del enterramiento de las semillas es un mecanismo para evadir a los depredadores, sin embargo, puede verse comprometido en los ecosistemas forestales afectados por las actividades humanas. Esto se sustenta en dos argumentos principales: Por un lado los consumidores de semillas en bosques fragmentados se alimentan, preferentemente, en el interior de los parches de bosque. Por ejemplo, los pequeños mamíferos centran sus actividades de búsqueda al interior de los parches y evitan moverse hacia las matrices antropogénicas porque estos hábitats ofrecen pocas oportunidades de evadir a sus depredadores (Tellería et al. 1991; Nupp y Swihart 2000 y Rizcalla y Swihart 2007). Como consecuencia de este comportamiento, los consumidores de semillas se concentran al interior de los parches generando una alta presión sobre los bancos de semillas, en comparación con aquellos bancos de la matriz de hábitat circundante (Muñoz y Bonal 2011). Por otro lado, los cambios ambientales asociados con la fragmentación de los bosques puede reducir dramáticamente el éxito reproductivo de los árboles al interior de los parches remanentes (Rocha y Aguila 2001; Burgos et al. 2008; Vesk et al. 2010 y Barbeta et al. 2011), y esto puede traducirse en una menor disponibilidad de recursos alimenticios para los consumidores de semillas. En este último escenario y una vez que los consumidores han terminado con los bancos de semillas en la superficie del suelo, pueden iniciar la extracción de las semillas que han sido enterradas en el interior de los parches de bosque. En este tipo de hábitat, la escasez de recursos alimenticios puede también forzar a los consumidores de semillas a explorar la matriz de hábitat circundante, con el fin de buscar nuevas fuentes de alimento (Bustamante et al. 2012). Después

de este razonamiento, puede proponerse que las semillas expuestas en la superficie del suelo experimentan mayores tasas de consumo que las semillas enterradas al interior de los parches de bosque, y esto puede ocurrir porque las semillas expuestas son más fáciles de encontrar por los consumidores. Sin embargo, la extracción de semillas enterradas inicia al interior de los parches de bosque cuando las semillas superficiales se vuelven escasas. Esta disminución de los bancos de semillas dentro de los parches de bosque puede también obligar a los consumidores moverse a la matriz de hábitat en búsqueda de semillas, pero las tasas de consumo, en este último hábitat, serán menores que dentro de los parches porque la matriz implica mayores riesgos de depredación para los consumidores. Por lo tanto, para los ecosistemas forestales fragmentados, este estudio propone que las tasas de consumo de las semillas expuestas y las enterradas disminuirán del interior de los parches hacia la matriz de hábitat circundante.

Para probar esta hipótesis, el estudio se centró en un bosque de encino fragmentado del centro de México. Se seleccionó este sistema de estudio porque las bellotas son la principal fuente alimenticia de los consumidores de semilla, particularmente, mamíferos pequeños y aves granívoras, en bosques de encino (Smith y Stapanian 2002; Steele y Smallwood 2002 y Steffen et al. 2002). Además, es importante subrayar que México alberga la mayor diversidad de especies de encino del mundo, pero la constante expansión de la frontera agrícola ha disminuido fuertemente la cobertura de estos bosques (Lund et al. 2002 y Badano 2011). Por lo tanto, entender como los consumidores de semillas reducen la disponibilidad de bellotas en estos ecosistemas fragmentados puede brindar valiosa información que contribuya a su recuperación. Tomando en cuenta estas consideraciones, los propósitos de este estudio son (1) determinar experimentalmente si las tasas de consumo difieren entre las bellotas expuestas en la superficie

del suelo y las bellotas enterradas, y (2) evaluar si estas tasas de consumo difieren a través de los diferentes tipos de hábitat que comprenden los bosques fragmentados.

Métodos

Sitio de estudio y descripción de las especies: Este estudio se llevó a cabo en un bosque de encino fragmentado localizado en la finca comunal de Monte Caldera (22°11'30.7"N, 100°42'48.8"W), del municipio de Cerro de San Pedro, en el estado de San Luis Potosí, México. El clima de este sitio es semiárido (García 1988); con una temperatura promedio anual de 16.8 °C pero esta sobrepasa los 38 °C en mayo y disminuye a -6 °C en enero (Pedraza-Montes 1994). La precipitación anual oscila entre 120 y 450 mm, pero los eventos de lluvia se concentran en verano (junio a septiembre). La estación de lluvias es seguida por una marcada estación seca entre octubre y mayo (Pedraza-Montes 1994).

Originalmente, los bosques de encino tenían una extensa cobertura en el sitio, sin embargo, los árboles se talaron de manera selectiva para usarse como fuente de combustible en los hornos de fundición de las minas de oro y plata entre el siglo 16 y 18 (Studnicki-Gizbet y Schechter 2010). Actualmente, el paisaje de este sitio de estudio está compuesto por parches dispersos (aproximadamente 70 parches localizados de 20 a 30 m de distancia entre cada uno) del encino blanco *Quercus laeta* Liebm. (Fagaceae). Estos parches, inmersos en una matriz de pastos cortos (10-30 cm de alto) fueron usados para el pastoreo del ganado durante los últimos 100 años (Martínez-Chaves et al. 2010). Ahora, los sitios adyacentes a este bosque fragmentado son extensas zonas deforestadas que se usaron para fines agrícolas durante más de cuatro

siglos. Estos campos se encuentran abandonados desde hace 40 años y ahora se encuentran cubiertos por pastos de tamaño medio (40-50 cm de alto). Por lo tanto, se definieron tres tipos distintivos de hábitat en el sitio de estudio: (1) parches de bosque de *Q. laeta*, (2) la matriz de hábitat circundante a los parches, y (3) el campo abandonado adyacente. Todos estos tipos de hábitat pueden influenciar la distribución y conducta de los consumidores de semillas locales (McCormick y Meiners 2000; Meiners y LoGiudice 2003; Bustamante et al 2012) al causar diferentes tasas de depredación de las bellotas. Adicionalmente, debido a que el área limítrofe que une los parches con la matriz circundante, denominada como borde de los parches, puede influir en las actividades y comportamiento de los vertebrados consumidores de semilla (Fagan et al. 1999; Meiners y LoGiudice 2003) también se incluyó al estudio como el cuarto tipo de hábitat.

El presente estudio se enfoca en *Quercus laeta* por ser la única especie de árbol del bosque fragmentado. Esta especie de encino es endémica de México (Llorente-Bousquets y Ocegueda 2008); usualmente comienza a florecer entre mayo y junio, y la producción de bellotas entre septiembre y febrero (Arizaga et al 2009). Sin embargo, como ocurre en la mayoría de especies del género *Quercus*, puede presentar “masting” en la producción de sus semillas. Esto significa una producción intermitente de grandes volúmenes de bellotas intercalándose temporadas de baja o nula producción de bellotas. Por esta razón, se visitó regularmente el sitio de estudio durante tres años consecutivos, del 2009 al 2011, y se buscaron bellotas tanto en los árboles como en el suelo, debajo de sus doseles. Así, no se encontraron bellotas ni en los árboles ni en la superficie del suelo durante 2009 y 2010. Sin embargo, se observaron bellotas desarrollándose en la mayoría de los encinos en junio de 2011. De esta

manera, para realizar un experimento se debieron coleccionar bellotas maduras de las ramas en octubre de 2011, justo antes de ser liberadas por los árboles. Así mismo, durante el experimento en el año de “masting” se pudo asegurar que los consumidores de bellotas estuvieran activos en el ecosistema estudiado.

Experimento en campo: Se realizó un experimento para estimar las tasas de consumo de bellotas expuestas en la superficie del suelo y bellotas enterradas en los diferentes tipos de hábitat de este bosque fragmentado. Para esto, se seleccionaron azarosamente diez parches de encino mayores de 200 m² y se establecieron parcelas experimentales de forma rectangular de 2 X 2 en el centro de cada parche. Después, se extendió un transecto lineal desde el centro de cada parche hacia la matriz de hábitat en dirección a un punto cardinal al azar. Mediante este procedimiento, se establecieron dos tipos de parcelas experimentales más en correspondencia con cada parche. Una de estas parcelas se colocó en el sitio de intercepción del transecto con el borde del parche y la otra fue colocada a 10 m de distancia del borde de cada parche, en la matriz de hábitat. Para todas las parcelas en la matriz de hábitat se cuidó de mantener una distancia mínima de 10 m del borde de cualquier otro parche para evitar posibles efectos de error en el diseño experimental. Finalmente, se establecieron otras diez parcelas experimentales en el campo abandonado adyacente al bosque fragmentado; todas estas parcelas fueron colocadas a 45 m de distancia de cualquier otro parche de encino.

Las parcelas experimentales se limpiaron parcialmente al remover las hierbas, rocas y hojarasca con el fin de mejorar la visibilidad del suelo. Así mismo, se removieron todas las bellotas que estuvieran alrededor de las parcelas (2 m alrededor) para evitar interferencia con

el experimento y prevenir efectos parciales con las parcelas experimentales. Después, se colocó una retícula de 100 celdas de 10 X 10 cm en el centro de cada parcela experimental, y se mantuvo una distancia de 50 cm entre el borde de la retícula y el borde de la parcela en todas direcciones (Figura 1). Dentro de cada retícula, se seleccionaron azarosamente 20 celdas para señalar y hacer un pequeño hoyo cilíndrico (5 cm de diámetro X 10 cm de profundidad) en el suelo, al centro de cada una de estas celdas. Con esto se depositó al fondo de cada hoyo una bellota y se cubrió con suelo. Dado que las bellotas de *Q. laeta* que recogimos fueron de 6 cm de largo y 3 cm de ancho, en promedio, su profundidad de enterramiento final fue de 3-4 cm, una vez que se sembraron en los hoyos hechos en el suelo. Con ello, se trató de imitar la profundidad de enterramiento que los roedores dispersores-acumuladores presentan en bosques templados de encino para enterrar sus bellotas (Jacobs y Liman 1991; Borchert y Tyler 2010; Leverkus et al. 2013). Posteriormente, se seleccionaron otras 20 celdas de manera azarosa dentro de la retícula con el fin de señalar el lugar de colocación de cada bellota sobre la superficie del suelo. Por lo tanto, cada parcela experimental contuvo 20 bellotas enterradas y 20 bellotas expuestas, las cuales se ofrecieron a los consumidores locales durante el experimento (Figura 1). Así, este procedimiento se repitió en todas las parcelas experimentales, resultando en 200 bellotas enterradas y 200 bellotas expuestas en total para cada tipo de hábitat.

Para evaluar qué tipo de vertebrados pueden alimentarse de bellotas en el sitio de estudio, se seleccionaron azarosamente dos parcelas experimentales en cada tipo de hábitat y se estableció una cámara de fototrampeo (STC-TGL5M Digital Scouting Camera, Stealth Cam, USA) orientada hacia el lado norte de tales parcelas. Las cámaras de fototrampeo se ajustaron a la resolución máxima (5 megapíxeles) y los sensores de movimiento a la sensibilidad máxima.

Además, debido a que cada cámara está equipada con “flash” y reloj, se programaron para tomar las fotografías tanto en horario diurno como nocturno, así como el registro de la hora en que cada fotografía fue tomada.

Este experimento inició el 25 de octubre de 2011 a las 12:00 h, las parcelas experimentales fueron visitadas cada 6 h durante seis días consecutivos. Para cada tiempo de monitoreo (00:00, 06:00, 12:00 y 18:00) se contó la cantidad de bellotas enterradas y expuestas que fueron removidas de las parcelas experimentales. Se asumió que la remoción de las bellotas expuestas ocurrió cuando ya no estaban presentes dentro de las parcelas experimentales. Así mismo, se consideró que una bellota fue desenterrada cuando se observó un hoyo asociado vacío en el sitio (Figura 2A). Estos datos permitieron estimar las tasas de remoción de las bellotas enterradas y expuestas en los diferentes tipos de hábitat (interior del parche, borde del parche, matriz que rodea los parches y campo abandonado).

Análisis estadístico: Se usó un análisis de tiempo de falla para determinar si las tasas de remoción difirieron entre las bellotas enterradas y expuestas, así como evaluar su variación en los diferentes tipos de hábitat. Este tipo de análisis, de carácter no paramétrico, es más robusto y preciso que otros análisis estadísticos al comparar los datos de tipo binario. En el análisis de tiempo de falla, se asumió que las bellotas tienen valor 1 al comienzo del experimento. Pero, cuando se contó una bellota removida, considerada una falla de acuerdo con el análisis, su valor fue 0 (cero) durante el tiempo de monitoreo. Por lo tanto, para estos análisis, el conteo de cada bellota tuvo dos alternativas: su persistencia hasta el final del experimento (permanece con valor de 1) o su remoción por los consumidores de semilla (su valor se convierte a cero). Al final

del experimento, las tasa de remoción de bellotas fueron estimadas mediante el método de Kaplan-Meier's (Kaplan y Meier 1958). Sus estimaciones fueron usadas para construir las curvas de remoción de bellotas para cada tipo de exposición de la bellota (enterrada y expuesta), en cada tipo de hábitat (interior de parche, borde de parche, matriz de hábitat circundante de los parches y campo abandonado) y ocho tratamientos resultantes de la combinación de niveles de enterramiento y tipos de hábitat (2 niveles de enterramiento X 4 tipos de hábitat = 8 tratamientos). Posterior a esto, se empleó una prueba generalizada de Gehan's Wilcoxon de ji-cuadrada (Aalen et al. 2008) para comparar estadísticamente las curvas de remoción de bellotas entre los niveles de factores y los tratamientos incluidos en el experimento. Sobre la frecuencia de visitas de vertebrados y su comparación entre parcelas, no se llevaron a cabo análisis estadísticos, debido al bajo número de réplicas en cada tipo de hábitat (n = 2 por tipo de hábitat).

Resultados

Durante el experimento, se monitorearon los eventos de remoción de bellotas en el tiempo, a lo largo de periodos diurnos (12:00 a 18:00) y nocturnos (00:00 a 06:00). La remoción de bellotas enterradas solo se registró en la medianoche (00:00) y antes del amanecer (06:00), que se identificó por los hoyos vacíos dejados por los consumidores de semillas al desenterrar las bellotas del suelo (Figura 2A). En cambio, no se registraron hoyos que indicaran la remoción de bellotas enterradas al mediodía (12:00) o la tarde (18:00).

Los ratones del género *Peromyscus* (Figura 2B, C) y las aves del género *Aphelocoma* (Figura 2D, E) fueron fotografiados con las fototrampas mientras removían las bellotas de las parcelas experimentales. Tales vertebrados fueron registrados en todos los tipos de hábitats del sitio de estudio. Sin embargo, de acuerdo con los relojes de las fototrampas, los ratones solo se registraron durante la noche, entre 21:20 y 05:06 h, mientras las aves fueron solo registradas durante el día, entre 07:11 y 17:46 h.

Cuando las tasas de remoción se compararon, sin considerar el tipo de hábitat, las bellotas expuestas fueron removidas significativamente más rápido que las enterradas ($X^2 = 38.24$, $df = 1$, $P < 0.0001$). Las bellotas expuestas comenzaron a ser removidas aproximadamente 18 h después de iniciado el experimento, mientras que las semillas enterradas fueron removidas de 42 a 48 h después de este momento (Figura 3A). Para el final del experimento, 83.6 % de las bellotas expuestas sobre la superficie del suelo en los diferentes tipos de hábitat fueron removidas, mientras que solo el 48.8 % de las bellotas enterradas se removieron de las parcelas experimentales.

Al compararse las tasas de remoción, estas mostraron diferencias entre tipos de hábitat, independientemente del nivel de enterramiento de las bellotas ($X^2 = 1761.50$, $df = 3$, $P < 0.0001$). Las comparaciones por pares entre tipos de hábitat indicaron que las bellotas localizadas dentro de los parches y sus bordes tuvieron tasas de remoción similares (Figura 3 B). Por esto, el porcentaje final de las bellotas removidas fue de 87.4 % en el interior de los parches del bosque y 86.7 % en los bordes. También, las tasas de remoción en estos dos tipos de hábitat fueron significativamente mayores que las estimadas en la matriz de hábitat circundante a los parches (porcentaje final de bellotas removidas = 68.6 %) y en los campos abandonados que

colindan con el bosque fragmentado (porcentaje final de bellotas removidas = 41.7 %) (Figura 3 B). Sin embargo, la tasa de remoción de bellotas en la matriz de hábitat que rodea los parches fue significativamente mayor que la estimada para los campos abandonados (Figura 3B).

Estos resultados sugieren que el nivel de enterramiento (Figura 3 A) y el tipo de hábitat (Figura 3 B) influyen en las tasas de remoción, pero una imagen más clara surgió cuando se compararon los tratamientos resultantes a través de la combinación de los niveles de estos dos factores (Figura 4). Las tasas de remoción difirieron significativamente entre estos tratamientos ($\chi^2 = 3489.06$, $df = 7$, $P < 0.0001$). Las comparaciones por pares entre los tratamientos indicaron que en todos los tipos de hábitat, las tasas de remoción de las bellotas expuestas fueron mayores que en las enterradas (Figura 4). Sin embargo, estas comparaciones también indican que las tasas de remoción de ambas, bellotas enterradas y expuestas, disminuyeron desde el interior de los parches y los bordes hacia el campo abandonado, mostrando valores intermedios en la matriz de hábitat que rodea los parches de encinos (Figura 4).

La remoción de las bellotas expuestas en el interior de los parches, en los bordes y el matriz de hábitat circundante comenzó 18 h después de haber iniciado el experimento (Figura 4 A). En el campo abandonado, la remoción de las bellotas expuestas inició de 42 a 48 h después de haber comenzado el experimento (Figura 4 A). Después de seis días, más del 90.1 % de las bellotas expuestas en la superficie del suelo fue removido desde el interior y en los bordes de los parches de encino. El resultado correspondiente a la matriz de hábitat circundante y el campo abandonado fue de 68.8 % y 42.5 %, respectivamente.

En las parcelas experimentales de todos los tipos de hábitats, las bellotas bajo la condición de enterramiento presentó tiempos de permanencia mayores que las bellotas

expuestas. En ambos casos, las bellotas enterradas en el interior de los parches y los bordes empezaron a removerse después de 36 h de haber iniciado el experimento (Figura 4 B). El porcentaje final de la remoción de bellotas enterradas fue de 83.1 % en el interior de los parches de bosque y 78.2 % en los bordes. La remoción de bellotas enterradas en la matriz de hábitat circundante fue más tarde que en los tipos de hábitat mencionados previamente (48 h después de iniciado el experimento), y el porcentaje de remoción final fue de 35.1 %. En el campo abandonado, las bellotas enterradas comenzaron a removerse después de 78 a 84 h de iniciado el experimento y al final de este solo 12.9 % de estas bellotas fueron removidas.

Discusión

Las bellotas representan la principal fuente alimenticia de varios pequeños roedores y aves que habitan los bosques de encino en Norteamérica, las cuales rápidamente son consumidas y /o dispersadas después de ser liberadas de los árboles y alcanzar el suelo (Ostfeld 2002; Steele y Smallwood 2002). Sin embargo, la mayoría de los estudios sobre el consumo de bellotas se ha enfocado a la exposición de las mismas sobre la superficie del suelo y su evaluación de cómo los vertebrados contribuyen a reducir su disponibilidad en los bosques de encino (Li y Zhang 2003; Guzmán-Guazmán y Williams-Linera 2006; Puerta-Piñero 2010; Bustamante et al. 2012 y Andresen 2012). Por otra parte, los estudios realizados con bellotas enterradas se han enfocado principalmente en determinar si el enterramiento promueve la germinación y el reclutamiento de plántulas (García et al. 2002; Gómez 2004; Flores-Cano et al. 2012) o si el enterramiento de bellotas por dispersión-acumulación en los mamíferos es un

mecanismo que promueve la dispersión más allá de los árboles parentales (Smallwood et al. 2001; Steele et al. 2001). Por lo tanto, la relevancia del enterramiento de bellotas como un mecanismo para evadir la depredación por mamíferos ha recibido menor atención (Haas y Heske 2005; Muñoz y Bonal 2011). Sobre este último tema, los resultados de este estudio sugieren que las bellotas enterradas podrían ser menos removidas y llevarse más tiempo su remoción que las bellotas expuestas sobre la superficie del suelo (ver Figura 3A). Esto apoya la proposición ampliamente aceptada de que el enterramiento puede contribuir a evadir la depredación en los ecosistemas forestales (Janzen 1971; Andersen 1989; García et al. 2002; Pinto et al. 2009). Sin embargo, estos resultados también sugieren que las interacciones entre bellotas y sus consumidores, así como la relevancia del enterramiento de bellotas, puede cambiar a través de los diferentes hábitats que componen el ecosistema forestal afectado por actividades humanas (ver Figura 3 B).

Por tanto, los hallazgos de este estudio permiten proponer que las tasas de remoción de las bellotas expuestas y enterradas (Figura 4B) disminuyeron desde el interior de los parches de bosque hacia el campo abandonado, mostrando valores intermedios en la matriz de hábitat que rodea los parches de bosque. Así, la remoción de bellotas parece disminuir en la medida en que se intensifican las actividades humanas que afectan los ecosistemas forestales. Es decir, estos resultados sugieren que al aumentar la extensión de la deforestación menor es el impacto de los depredadores y o dispersores tanto en las bellotas expuestas como en las enterradas. También, esto indica que las diferencias en las tasas de remoción entre las bellotas expuestas y las enterradas se incrementaron desde el interior de los parches hacia el campo abandonado (ver Figura 4A y 4B). Por lo tanto, en el estudio del paisaje, la relevancia del enterramiento como

un mecanismo para evadir la depredación parece aumentar con el incremento de la extensión de bosque perdido y los cambios de uso de la tierra inducidos por las actividades humanas. Esto coincide con lo encontrado por Muñoz y Bonal (2011), quienes evaluaron la reducción de bellotas acaparadas en paisajes tipo dehesas (parecido a la savana) del centro de España donde los parches de encino están rodeados por pastizales. Estos autores mostraron que los roedores dispersores-acumuladores usualmente entierran las bellotas obtenidas en los pastizales circundantes, en vez de enterrarlas dentro de los parches de encino debido a un alto número de robos de parte de los roedores con-específicos en este tipo de hábitat. De hecho, se han encontrado mayores cantidades de plántulas emergiendo de los pastizales que en el interior de los parches de encino, por lo que el patrón de reclutamiento de estos encinos se atribuye al comportamiento de los roedores en cuanto al enterramiento de las bellotas conseguidas (Muñoz y Bonal 2011). En el caso del presente estudio, no se registraron plántulas de encino en los pastizales circundantes a los parches de bosque o en el campo abandonado, mientras que pocas plántulas se observaron debajo del dosel de los parches de bosque (Ramos-Palacios, obs. pers.). Sin embargo, podrían realizarse más estudios para evaluar si el enterramiento, además de contribuir a reducir el riesgo de la depredación de bellota, promueve efectivamente el reclutamiento de encinos en el sitio de estudio.

El intenso consumo de bellotas en el interior y borde de los parches de bosque podría relacionarse con la distribución de los consumidores a través del paisaje. En los bosques fragmentados, tanto las aves granívoras como los roedores usualmente se concentran dentro de los parches de bosque debido a que estos hábitats les proveen refugio de sus depredadores naturales (Tellería et al. 1991; Nurpp y Swihart 2000 y Rizkalla y Swihart 2007). No obstante, es

importante hacer notar que las bellotas en la matriz de hábitat circundante a los parches y en el campo abandonado adyacente al bosque fragmentado, fueron consumidas en bajas cantidades que las bellotas localizadas dentro de los parches. Este patrón de consumo fue particularmente evidente para las bellotas enterradas, en las que su remoción fue más tardada que las bellotas expuestas en estos hábitats altamente perturbados. Puede advertirse que los consumidores de semilla pueden mover y consumir las bellotas a través de los hábitats modificados por el humano si estas se encuentran disponibles en estos lugares. Sin embargo, esto sugiere que el enterramiento podría constituir un mecanismo más efectivo para evadir la depredación en hábitats altamente perturbados por el humano que en los sitios bien preservados como el interior de los parches de bosque.

Es importante señalar que los resultados de este estudio indicaron que el consumo de bellotas enterradas podría ocurrir principalmente durante la noche. Con respecto a este patrón de remoción de bellotas, el fototrampeo permitió proponer que los ratones de *Peromyscus* son los mayores consumidores de las bellotas enterradas debido a que estos animales fueron los únicos que se registraron durante la noche dentro de las parcelas experimentales. La mayoría de los ratones que habitan los ecosistemas de bosques de encino exhiben el comportamiento dispensor-acumulador (Briggs y Smith 1989; Kirkpatrick y Perkins 2002; Moore et al 2007) pero también pueden robar las bellotas obtenidas por otros animales que previamente han enterrado (Muñoz y Bonal 2011). Algunos autores han propuesto que la habilidad de los roedores para localizar bellotas enterradas se debe a su capacidad de distinguir las señas olfativas de las bellotas (Steele et al. 2001) y quizá *Peromyscus* utiliza una estrategia de este tipo para la localización de las bellotas, como las que enterramos en el área de estudio. Los roedores

son importantes consumidores y dispersores de bellotas en los bosques de encino de Norteamérica (Briggs y Smith 1989; Kirkpatrick y Pekins 2002). De hecho, Haas y Heske (2005) realizaron una evaluación similar al presente estudio en un bosque continuo de encino del centro de Illinois (USA), pero indicaron que las ardillas arborícolas del género *Sciurus* son los principales consumidores tanto de bellotas enterradas como de las expuestas. Sin embargo, al evitar que posteriormente accedan las ardillas a las parcelas experimentales, los autores encontraron que la actividad de los ratones de *Peromyscus* puede dar cuenta de un 90% de bellotas expuestas en la superficie del suelo del bosque. Aunque, también reportaron que los ratones de *Peromyscus* no consumen las bellotas enterradas (Haas y Heske 2005). En el presente estudio, no se detectaron ardillas en el sitio de estudio, quizá debido a los cambios extensivos del uso del suelo que han afectado al bosque. Los resultados de este estudio sobre el consumo de las bellotas enterradas, entonces, contradice a los reportados por Haas y Heske (2005) porque, además de la alta remoción de bellotas expuestas, los ratones de *Peromyscus* podrían ser los responsables de consumir hasta un 47.8 % de las bellotas que fueron enterradas en los diferentes hábitats. Por otro lado, las bellotas expuestas en la superficie del suelo fueron consumidas durante el día y la noche. En este caso, las imágenes del fototrampeo indican que tanto *Peromyscus* como *Aphelocoma* consumen las bellotas expuestas, aun cuando estos dos grupos de vertebrados parecen ser activos en diferentes momentos del día. Así, mientras los ratones de *Peromyscus* podrían ser el principal consumidor de bellotas en la noche, las aves de *Aphelocoma* podrían ser los principales consumidores de las bellotas expuestas. Las aves son importantes consumidores de bellotas en los bosques de encino de Norteamérica (DeGange et al. 1989), pero este grupo de forrajeadores podrían ser el segundo grupo principal de

removedores de bellotas, después de los roedores, en los bosques de encino europeos (Perea et al. 2012). En el presente estudio, las aves de *Aphelocoma* parecen ser importantes removedores de bellotas en diferentes tipos de hábitats del bosque fragmentado, lo que probablemente esté relacionado con su capacidad de moverse a través del paisaje. De hecho, debido a que se ha sugerido que las aves son efectivos dispersores a lo largo de distancias grandes (DeGange et al. 1989), probablemente muevan las bellotas desde los parches de bosque hacia los hábitats impactados por las actividades humanas. Sin embargo, la importancia de los ratones y aves como dispersores de bellotas a través de los diferentes tipos de hábitats de este paisaje fragmentado podría requerir más estudios detallados.

Referencias

- Aalen O.O., Borgan Ø. and Gjessing H.K. 2008. Survival and Event History Analysis: A Process Point of View. Springer, New York.
- Andersen A.N. 1989. How important is seed predation to recruitment in stable populations of long-lived perennials? *Oecologia* 81:310-315.
- Andresen E. 2012. Dispersión de semillas por animales frugívoros y granívoros. En: Ek V. y Boege K. Eds. *Ecología y Evolución de las Interacciones Bióticas*, pp. 101-139, Universidad Nacional Autónoma de México y Fondo de Cultura Económica, México, D.F.
- Arizaga S., Martínez-Cruz J., Salcedo-Cabrales M. y Bello-González M.A. 2009. Manual de la Biodiversidad de Encinos Michoacanos. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, México, D.F.

- Badano E.I. 2011. Conservation and restoration of Mexican forests in the global change scenario: a shared responsibility with multiple benefits. *Madera y Bosques* 17:7-18.
- Barbeta A., Peñuelas J., Ogaya R. y Jump A.S. 2011. Reduced tree health and seedling production in fragmented *Fagus sylvatica* forest patches in the Montseny Mountains (NE Spain). *Forest Ecology and Management* 261:2029-2037.
- Bonal R., Muñoz A. y Díaz M. 2007. Satiation of predispersal seed predators: the importance of considering both plant and seed levels. *Evolutionary Ecology* 21:367-380.
- Borchert M.I. y Tyler C.M. 2010. Acorn dispersal of California black oak after a stand-replacing fire. *Fire Ecology* 6:136-141.
- Briggs J.M. y Smith K.G. 1989. Influence of habitat on acorn selection by *Peromyscus leucopus*. *Journal of Mammalogy* 70:35-43.
- Burgos A., Grez A.A. y Bustamante R.O. 2008. Seed production, pre-dispersal seed predation and germination of *Nothofagus glauca* (Nothofagaceae) in a temperate fragmented forest in Chile. *Forest Ecology and Management* 255:1226-1233.
- Bustamante R.O., Badano E.I. y Pickett S.T.A. 2012. Impacts of land use change on seed removal patterns of native and exotic species in a forest landscape. *Community Ecology* 13:171-177.
- Cao M., Tang Y., Sheng C. y Zhang J. 2000. Viable seeds buried in the tropical forest soils of Xishuangbanna, SW China. *Seed Science Research* 10:255-264.
- Crawley M.J. y Long C.R. 1995. Alternate bearing, predator satiation and seedling recruitment in *Quercus robur* L. *Journal of Ecology* 83:683-696.

- DeGange A.R., Fitzpatrick J.W., Layne J.N. y Woolfenden G.E. 1989. Acorn harvesting by Florida scrub jays. *Ecology* 70:348-356.
- Fagan W.F., Cantrell R.S. y Cosner C. 1999. How habitat edges change species interactions. *American Naturalist* 153:165-182.
- Flores-Cano J.A., Badano E.I. y Flores J. 2012. Effects of burial depth on seed germination and seedling emergence of Mexican oaks: a glasshouse experiment. *Archives of Biological Sciences* 64:1543-1554.
- García D., Bañuelos M.J. y Houle G. 2002. Differential effects of acorn burial and litter cover on *Quercus rubra* recruitment at the limit of its range in eastern North America. *Canadian Journal of Botany* 80:1115-1120.
- García D., Obeso J.R. y Martínez I. 2005. Rodent seed predation promotes differential recruitment among bird-dispersed trees in temperate secondary forests. *Oecologia* 144:435-446.
- 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.
- Guzmán-Guzmán J. y Williams-Linera G. 2006. Edge effect on acorn removal and oak seedling survival in Mexican lower montane forest fragments. *New Forests* 31:487-495.
- Haas J.P. y Heske E.J. 2005. Experimental study of the effects of mammalian acorn predators on red oak acorn survival and germination. *Journal of Mammalogy* 86:1015-1021.

- Herrerías-Diego Y., Quesada M., Stoner K.E., Lobo J.A., Hernández-Flores Y. y Sanchez-Montoya G. 2008. Effect of forest fragmentation on fruit and seed predation of the tropical dry forest tree *Ceiba aesculifolia*. *Biological Conservation* 141:241-248.
- Hulme P.E. y Borelli T. 1999. Variability in post-dispersal seed predation in deciduous woodland: relative importance of location, seed species, burial and density. *Plant Ecology* 145:149-156.
- Jacobs L.F. y Liman ER. 1991. Greys quarrelers remember the locations of buried nuts. *Animal Behavior* 41:103-110
- Janzen D.H. 1971. Seed predation by animals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 2:465-492.
- Kaplan E.L. y Meier P. 1958. Nonparametric estimation from incomplete observations. *Journal of the American Statistical Association* 53:457-481.
- Kelly D. y Sork V.L. 2002. Mast seeding in perennial plants: why, how, where? *Annual Review of Ecology and Systematics* 33:427-447.
- Kirkpatrick R.L. y Pekins P.J. 2002. Nutritional value of acorns for wildlife. En: McShea W.J. and Healy W.M. Eds. *Oak Forest Ecosystems: Ecology and Management for Wildlife*, pp. 173-181, The Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Leverkus A.B., Castro J., Puerta-Piñero C. y Rey-Benayas J.M. 2013. Suitability of the management of habitat complexity, acorn burial depth, and a chemical repellent for post-fire reforestation of oaks. *Ecological Engineering* 53:15-22.

- Li H.J. y Zhang Z.B. 2003. Effect of rodents on acorn dispersal and survival of the Liaodong oak (*Quercus liaotungensis* Koidz.). *Forest Ecology and Management* 176:387-396.
- Llorente-Bousquets J. y Ocegueda S. 2008. Estado del conocimiento de la biota. In: Sarukhán J., Soberón J., Halffter G., Llorente-Bousquets J. Eds. *Capital Natural de México*, vol. I: Conocimiento Actual de la Biodiversidad, pp. 283-322, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, D.F.
- Lund H.G., Torres V., Turner A. y Wood L. 2002. México: Análisis Crítico de los Estimados Disponibles de Deforestación. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. México, D.F.
- Martínez-Chaves P.A., Betancourt-Mendieta A., Caretta M.N. y Aguilar-Robledo M. 2010. Procesos históricos y ambientales en Cerro de San Pedro, San Luis Potosí, México, 1948-1997. *Región y Sociedad* 22:211-241.
- McCormick J.T. y Meiners S.J. 2000. Season and distance from forest–old field edge affect seed predation by white-footed mice. *Northeastern Naturalist* 7:7-16.
- Meiners S.J. y LoGiudice K. 2003. Temporal consistency in the spatial pattern of seed predation across a forest-old field edge. *Plant Ecology* 168:45-55.
- Moore J.E., McEuen A.B., Swihart R.K., Contreras T.A. y Steele M.A. 2007. Determinants of seed removal distance by scatter-hoarding rodents in deciduous forests. *Ecology* 88: 2529-2540.
- Muñoz A. y Bonal R. 2011. Linking seed dispersal to cache protection strategies. *Journal of Ecology* 99:1016-1025.

- Nupp T.E. y Swihart R.K. 2000. Landscape-level correlates of small mammal assemblages in forest fragments of farmland. *Journal of Mammalogy* 81:512-526.
- Ostfeld R.S. 2002. Ecological webs involving acorns and mice: basic research and its management implications. En: McShea W.J. and Healy W.M. Eds. *Oak Forest Ecosystems: Ecology and Management for Wildlife*, pp. 196-214, The Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Pedraza-Montes J.F. 1994. Sinopsis Histórica del Municipio de Cerro de San Pedro del Estado de San Luis Potosí. Centro de Desarrollo Municipal, San Luis Potosí.
- Perea R., San Miguel A, Martínez-Jauregui M., Valbuena-Carabaña M. y Gil L. 2012. Effects of seed quality and seed location on the removal of acorns and beechnuts. *European Journal of Forest Research* 131:623-631
- Pinto S.R.R., Santos A.M.M. y Tabarelli M. 2009. Seed predation by rodents and safe sites for large-seeded trees in a fragment of the Brazilian Atlantic forest. *Brazilian Journal of Biology* 69:763-771.
- Puerta-Piñero C. 2010. Intermediate spatial variations on acorn predation shapes Holm oak establishment within a Mediterranean landscape context. *Plant Ecology* 210:213-224.
- Rizkalla C.E. y Swihart R.K. 2007. Explaining movement decisions of forest rodents in fragmented landscapes. *Biological Conservation* 140:339-348.
- Rocha O.J. y Aguilar G. 2001. Reproductive biology of the dry forest tree *Enterolobium cyclocarpum* (guanacaste) in Costa Rica: a comparison between trees left in pastures and trees in continuous forest. *American Journal of Botany* 88:1607-1614.

- Smallwood P.D., Steele M.A. y Faeth S.H. 2001. The ultimate basis of the caching preferences of rodents, and the oak-dispersal syndrome: tannins, insects, and seed germination. *American Zoologist* 41:840-851.
- Smith C.C. y Stapanian M.A. 2002. Squirrels and oaks. En: McShea W.J. and Healy W.M. Eds. *Oak Forest Ecosystems: Ecology and Management for Wildlife*, pp. 256-266, The Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Sork V.L. 1983. Distribution of pignut hickory (*Carya glabra*) along a forest to edge transect, and factors affecting seedling recruitment. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 110:494-506.
- Steele M.A., Smallwood P.D., Spunar A. y Nelsen E. 2001. The proximate basis of the oak dispersal syndrome: detection of seed dormancy by rodents. *American Zoologist* 41:852-864.
- Steele M.A. y Smallwood P.D. 2002. Acorn dispersal by birds and mammals. En: McShea W.J. and Healy W.M. Eds. *Oak Forest Ecosystems: Ecology and Management for Wildlife*, pp. 182-195, The Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Steffen D.E., Lafon N.W. y Norman G.W. 2002. Turkeys, acorns, and oaks. En: McShea W.J. and Healy W.M. Eds. *Oak Forest Ecosystems: Ecology and Management for Wildlife*, pp. 241-255, The Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Studnicki-Gizbert D. y Schechter D. 2010. The environmental dynamics of a colonial fuel-rush: silver mining and deforestation in New Spain, 1522 to 1810. *Environmental History* 15:94-119.
- Tellería J.L., Santos T. y Alcántara M. 1991. Abundance and food-searching intensity of wood mice (*Apodemus sylvaticus*) in fragmented forests. *Journal of Mammalogy* 72:183-187.

Vaz Ferreira A., Bruna E.M. y Vasconcelos H.L. 2011. Seed predators limit plant recruitment in Neotropical savannas. *Oikos* 120:1013-1022.

Vesk P.A., Davidson A, y Chee Y.E. 2010. Spatial distribution and prediction of seed production by *Eucalyptus microcarpa* in a fragmented landscape. *Austral Ecology* 35:60-71.

Leyendas de Figuras

Figura 1. Diseño esquemático de las parcelas experimentales utilizadas en el experimento de campo para evaluar las tasas de remoción de bellotas. Cada parcela experimental consistió en una cuadrícula 1 x 1 m, de 100 celdas de 10 x 10 cm dentro de un cuadrante de 2 x 2 m que se aclaró anteriormente. Cada parcela albergó 20 bellotas enterradas y 20 bellotas en la superficie del suelo que se distribuyeron aleatoriamente a través de las celdas de la cuadrícula. Para evaluar el consumo de bellotas de los vertebrados en el sitio de estudio, se colocó una cámara de fototrampeo orientada hacia el norte de dos parcelas experimentales por tipo de hábitat (interior de parche, borde de parche, matriz de hábitat que rodea a los parches, y el campo abandonado contiguo al bosque fragmentado).

Figure 1. Schematic design of experimental plots used in the field experiment to assess acorn removal rates. Each experimental plot consisted in a 1 × 1 m grid containing 100 cells of 10 × 10 cm that was located within a 2 × 2 m quadrat that was previously cleared. Each of these plot contained 20 buried acorns and 20 acorns on the soil surface that were randomly distributed across the cells of the grid. To assess what vertebrates consume acorns in the study site, a phototrap was disposed on the north-facing side of two experimental plots per habitat type

(patch interior, patch edge, matrix habitat surrounding the patches, and the abandoned field that neighbors the fragmented forest).

Figura 2. El panel superior de la figura (A) muestra el detalle de un agujero practicado por los consumidores de semillas para conseguir las bellotas enterradas (indicados con una flecha amarilla); para fines ilustrativos, una bellota en la superficie del suelo se muestra en el lado izquierdo de esta imagen (indicado con una flecha amarilla). Los paneles inferiores de esta figura son los primeros planos de los consumidores bellota capturadas con las fototrampas en los que se incluyen ratones del género *Peromyscus* (B y C) y aves del género *Aphelocoma* (D y E).

Figure 2. The upper panel of the figure (A) shows the detail of a hole practiced by seed consumers to reach buried acorns (indicated with a yellow arrow). For illustrative purposes, an acorn on the soil surface is shown on the left side of this picture (indicated with a yellow arrow). The lower panels of this figure are close-ups of the acorn consumers captured with phototraps, including mice of the genus *Peromyscus* (B, C) and birds of the genus *Aphelocoma* (D, E).

Figura 3. Curvas de eliminación estimadas mediante el método Kaplan-Meier. La figura muestra las curvas de eliminación obtenidos para las bellotas enterradas como expuestas, independientemente, del hábitat en el que se encuentran (A), y las curvas de eliminación obtenidas en cada tipo de hábitat, independientemente, si bellotas fueron enterrados o no (B). En el panel B, las diferentes letras junto a las curvas indican diferencias, estadísticamente

significativas, en las tasas de eliminación de bellotas entre tipos de hábitat después de realizar las respectivas comparaciones pareadas (χ^2 crítico $\alpha = 0.05$).

Figure 3. Removal curves estimated with the Kaplan-Meier method. The figure shows the removal curves obtained for buried and exposed acorns irrespectively of the habitat in which they were located (A), and the removal curves obtained at each habitat type irrespectively if acorns were buried or not (B). In panel B, different letters accompanying the curves indicate statistical differences in acorn removal rates between habitat types after performing the respective pairwise comparisons (χ^2 critical $\alpha = 0.05$).

Figura 4. Curvas de eliminación estimados a través del método Kaplan-Meier para las diferentes combinaciones de los niveles de enterramiento y los tipos de hábitat. Es importante indicar que, en este caso, todas las curvas proceden de un único análisis. Sin embargo, para permitir mejores comparaciones visuales, las curvas correspondientes para las bellotas expuestas (A) y las bellotas enterradas (B) se mostraron en diferentes paneles. Las diferentes letras junto a las curvas indican diferencias, estadísticamente significativas, en las tasas de eliminación de bellota después de realizar las respectivas comparaciones pareadas (χ^2 crítico $\alpha = 0.05$).

Figure 4. Removal curves estimated with the Kaplan-Meier method for the different combinations of burial levels and habitat types. It is important to note that, in this case, all curves come from a single analysis. Nevertheless, to allow better visual comparisons, curves corresponding to exposed (A) and buried acorns (B) were showed in different panels. Different

letters accompanying the curves indicate statistical differences in acorn removal rates after performing the respective pairwise comparisons (χ^2 critical $\alpha = 0.05$).

Figura 1

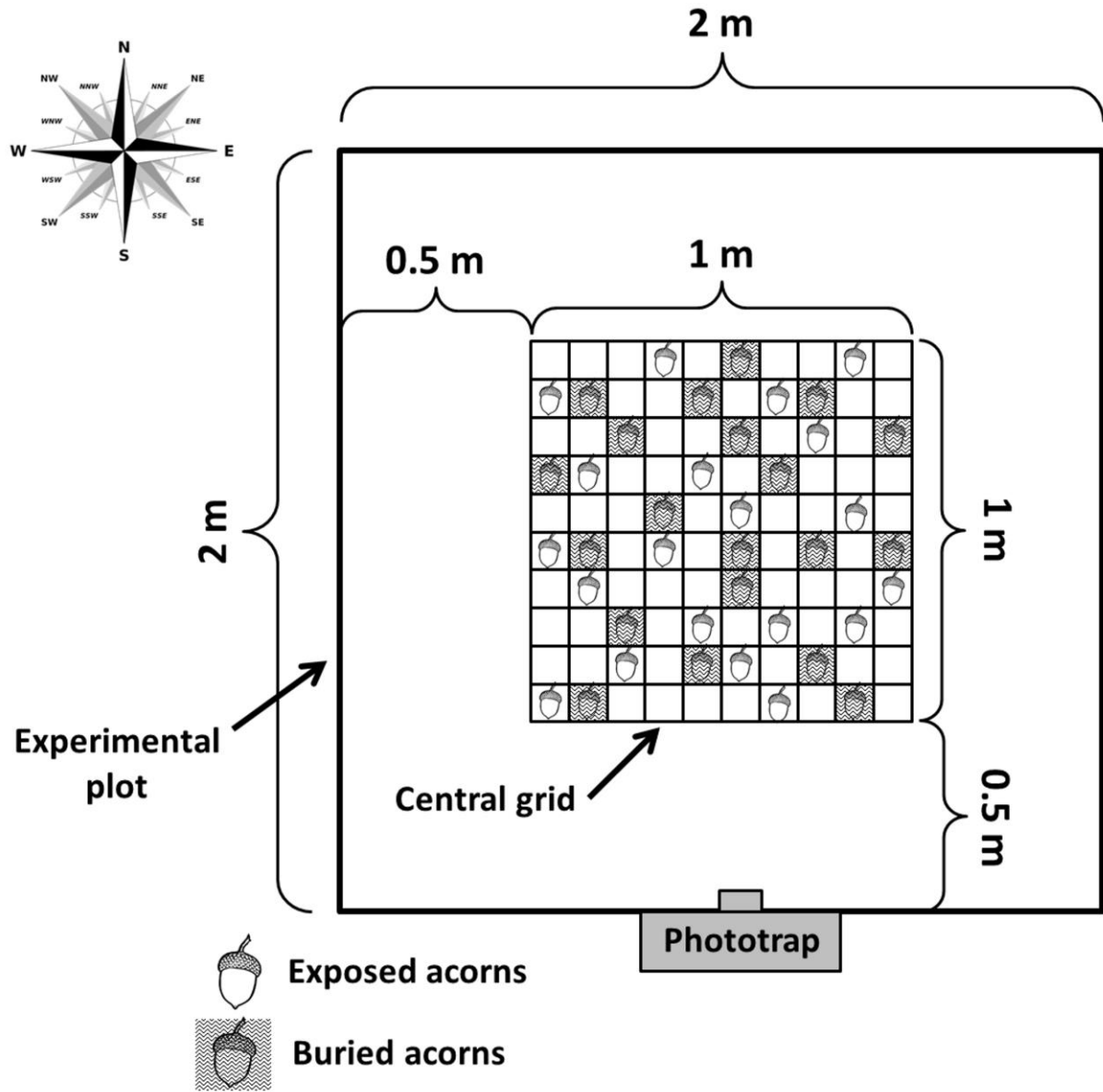


Figura 2

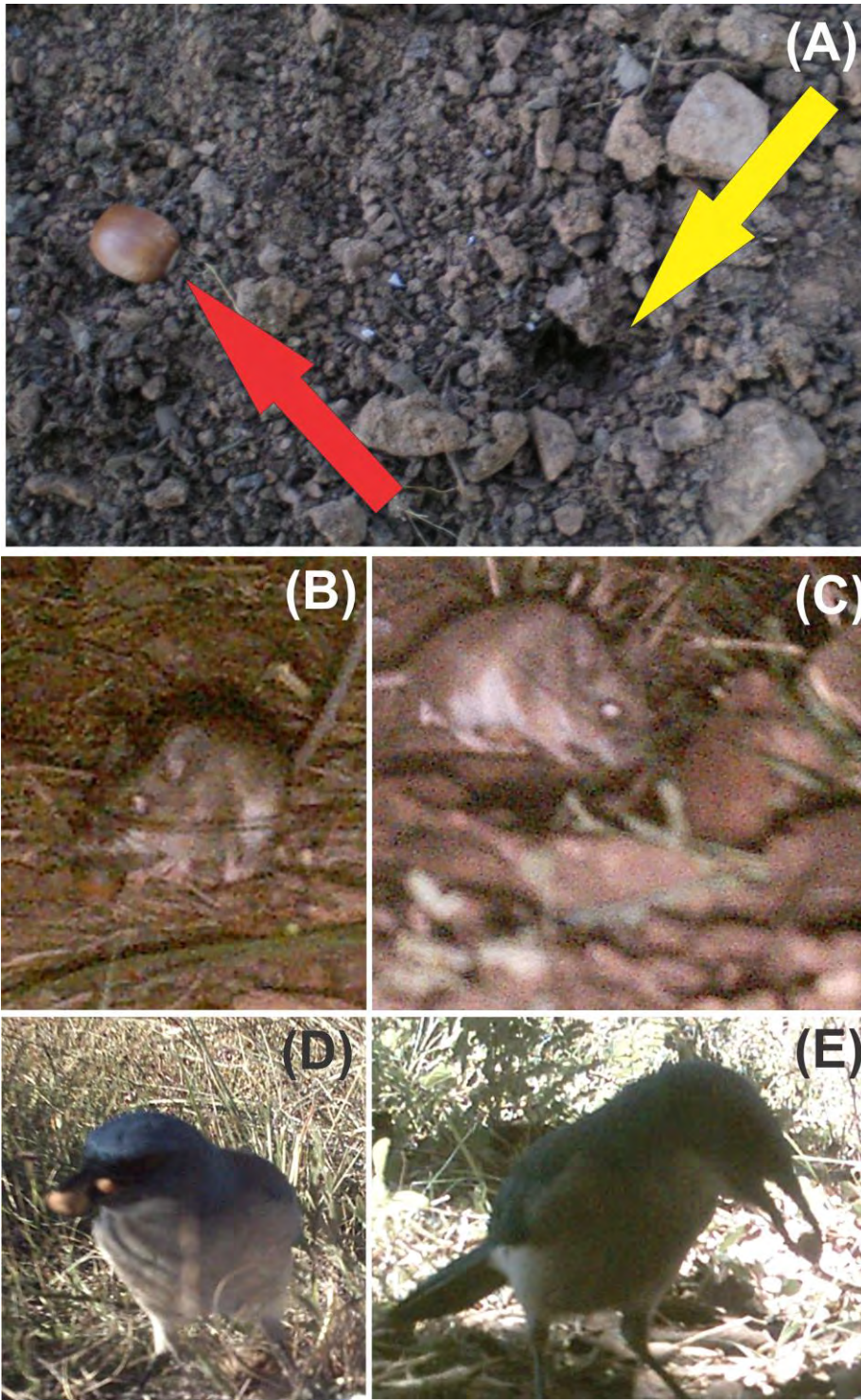


Figura 3

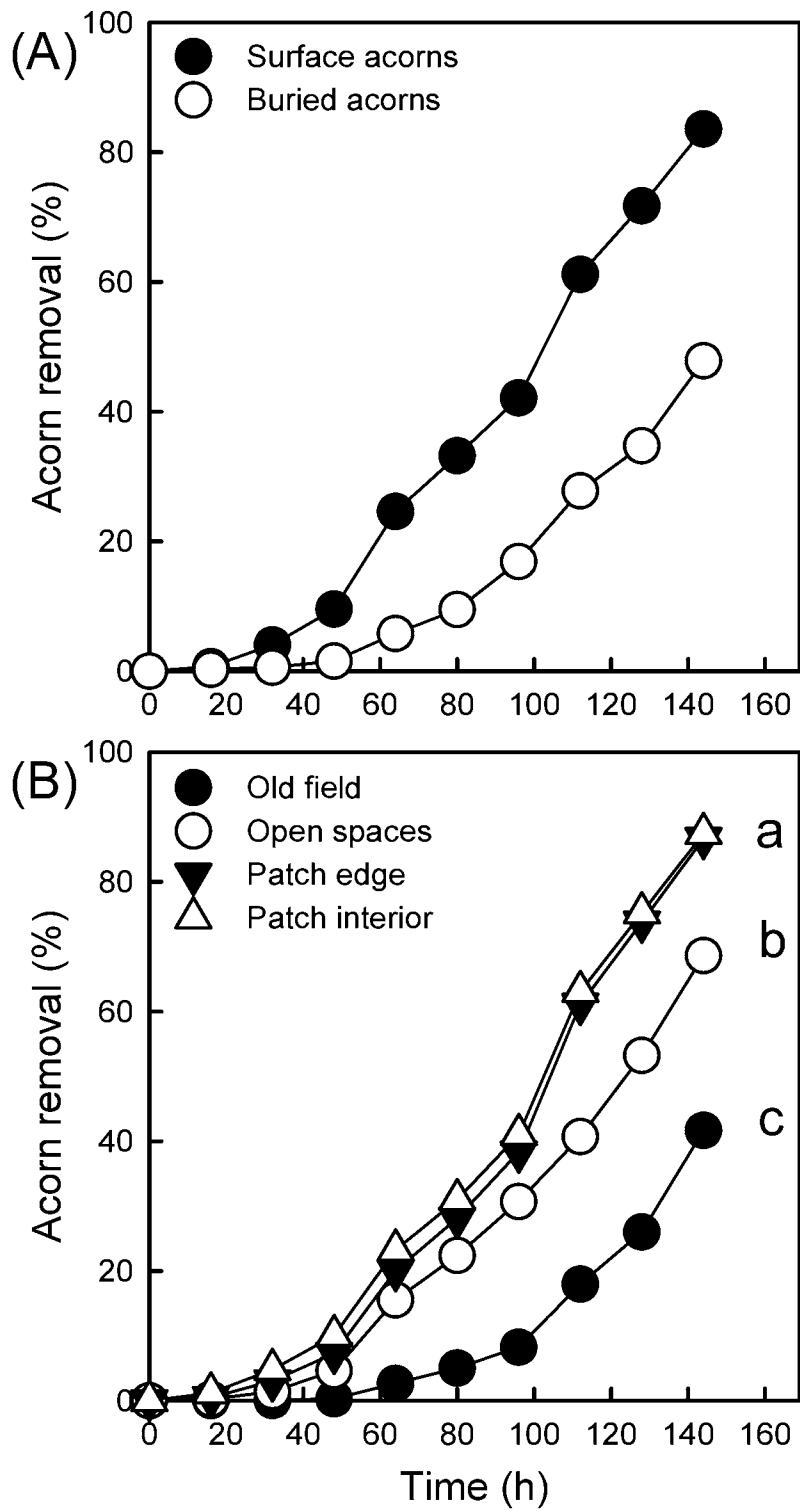
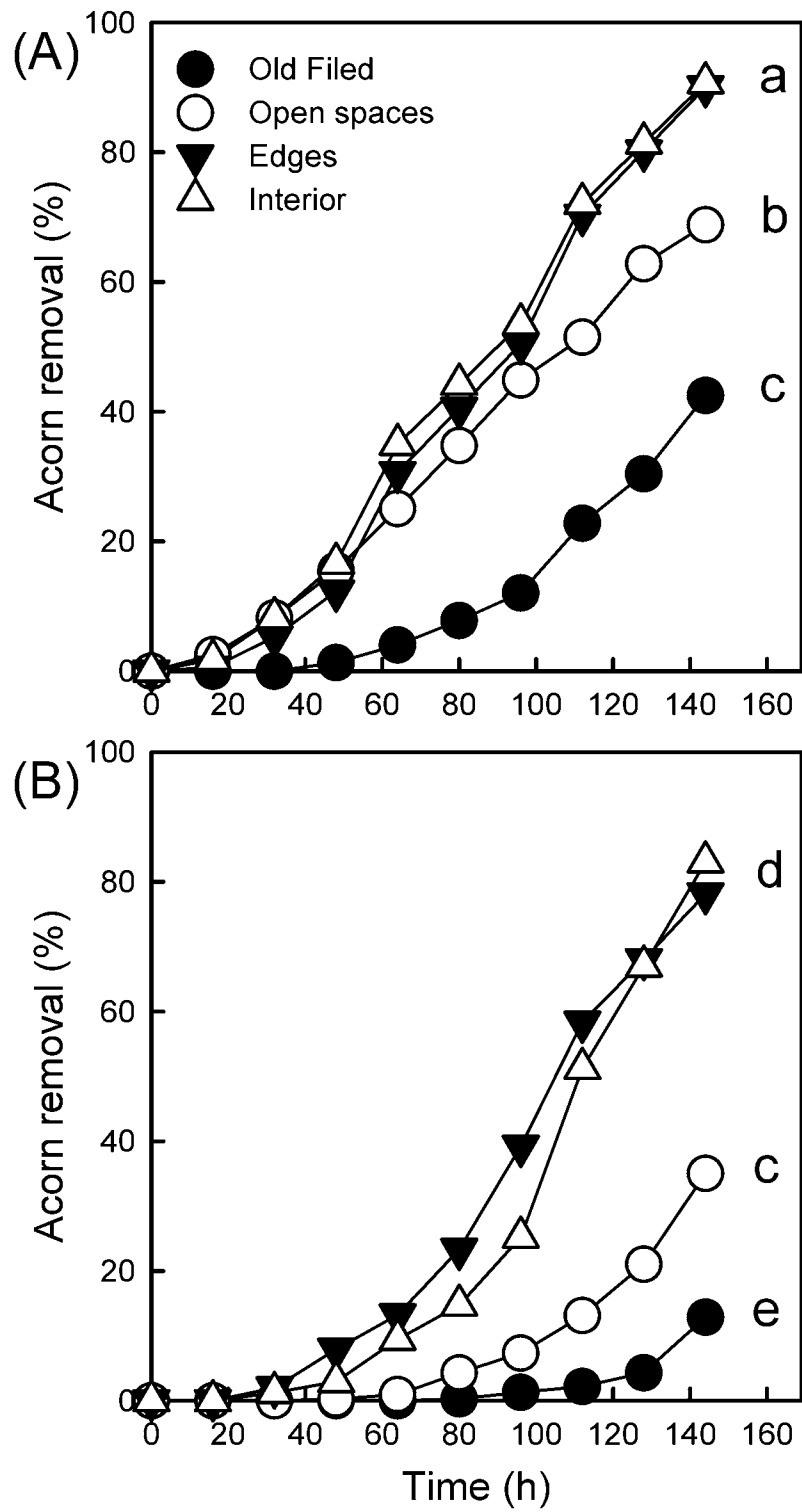


Figura 4



Capítulo 4: Los encinos potosinos en el contexto del cambio ambiental

El presente capítulo corresponde a un artículo de divulgación que fue enviado a la revista Universitarios Potosinos y se encuentra actualmente bajo revisión

Érase una vez un bosque...

Los bosques son ecosistemas donde se pueden apreciar señas muy claras de la actividad humana y nuestro país no está exento de esta problemática. En México, extensas superficies forestales han sido removidas para desarrollar actividades de agricultura y ganadería extensivas. Sin embargo, la aplicación de prácticas agropecuarias no sustentables ha ocasionado que estos campos pierdan su fertilidad tras ser explotados constantemente, causando su posterior abandono. Aunque sería de esperar que la vegetación se recupere en estas tierras abandonadas, el elevado empobrecimiento y compactación de los suelos muchas veces dificulta el establecimiento de las especies vegetales autóctonas o propias de la región. Así, muchas zonas que anteriormente estaban cubiertas por bosques hoy son extensos sitios erosionados y desertificados (Figura 1).

El impacto de nuestras actividades, sin embargo, puede ser menos evidente cuando la cobertura de los bosques sólo se reduce parcialmente. Esto genera paisajes forestales fragmentados, similares a archipiélagos, donde algunos “parches” de bosque se encuentran dentro de un área mayor claramente dominada por las actividades humanas o también llamada matriz antrópica. En consecuencia, se generan fuertes diferencias microclimáticas entre los parches de bosque y la matriz antrópica que los rodea. La distribución de la luz solar es la variable ambiental que se altera de manera más evidente en estos paisajes, pudiéndose observar un ambiente con mayor sombreado en el interior de los parches que en la matriz circundante. La fragmentación también genera fuertes gradientes de temperatura entre la matriz y los parches de los bosques. En parte esto se debe a que el suelo de las áreas deforestadas captura y transmite mucha energía solar en forma de masas de aire caliente y seco

hacia los parches de bosque, donde es menor la temperatura y mayor la humedad. También ocurren cambios en la captación y retención de agua en el suelo. En este caso, la matriz que rodea a los parches puede recibir más agua de lluvia porque no existe un dosel arbóreo que genere un “efecto sombrilla”, pero la ausencia de dosel también causa que el agua se evapore más rápido que al interior de los parches. Por lo general, este tipo de alteraciones se puede observar en zonas de nuestro país donde el bosque fue ampliamente removido y muestra un fuerte antecedente histórico.

Un poco de historia sobre los bosques potosinos

Durante la Época Colonial, la zona que actualmente comprende la Región Centro del estado de San Luis Potosí debió su crecimiento económico y poblacional a la minería. En 1592 se descubrió un importante yacimiento de oro y plata en Cerro de San Pedro, lo que causó la formación de pequeños poblados mineros que después conformarían la ciudad de San Luis Potosí y sus municipios aledaños. Sin embargo, la explotación de estos yacimientos minerales ha tenido un profundo impacto en los ecosistemas forestales.

El centro minero de Cerro de San Pedro se localiza en la sección oeste de la Sierra de Álvarez, estado de San Luis Potosí, la cual constituye las estribaciones más continentales de la Sierra Madre Oriental. Este yacimiento ha sido explotado de manera intermitente durante los últimos cuatro siglos y sigue siendo explotado en la actualidad. La vegetación autóctona en los alrededores del Cerro de San Pedro correspondía originalmente a bosques templados dominados por árboles del género *Quercus* (familia Fagaceae), localmente conocidos como

robles o encinos. En este punto cabe destacar que México es un centro de diversificación importante para este grupo de plantas y es el país que contiene el mayor número de especies de encinos en el mundo, con más de 160 especies identificadas hasta la fecha. El estado de San Luis Potosí, por su parte, alberga 45 de especies de encinos, de las cuales 14 están presentes en la Sierra de Álvarez. Sin embargo, los bosques que rodeaban al Cerro de San Pedro fueron intensamente talados en la Época Colonial y los árboles fueron utilizados como fuente de combustible en las fundiciones locales destinadas a refinar los metales preciosos obtenidos de las minas.

El impacto de estas actividades fue particularmente importante en la localidad de Monte Caldera, donde se emplazaban las primeras funciones mineras. Tras la deforestación, las zonas más bajas de los cerros fueron destinados al cultivo y al pastoreo de ganado para alimentar a la población minera. Hoy en día, estas prácticas fueron eliminadas casi en su totalidad debido a su bajo rendimiento. La parte superior de estos cerros, arriba de los 2200 m de elevación, aún conserva porciones originales del bosque de encinos. Sin embargo, la porción de estos bosques que colinda con los campos deforestados está extremadamente fragmentada (Figura 2). Estos parches de bosque contienen una sola especie de encino, *Quercus laeta*, pero los datos históricos indican que en la región existían al menos otras cuatro especies de estos árboles. La matriz que rodea a estos parches de bosque se compone de pastizales que han crecido rápidamente debido a la exclusión del ganado. Sin embargo, ni al interior de los parches ni en la matriz que los rodea se observan encinos jóvenes que indiquen que está ocurriendo la recuperación del bosque.

No obstante, estos bosques que rodean a la ciudad de San Luis Potosí nos proveen diversos servicios ambientales, incluyendo el abastecimiento de agua dulce y la depuración atmosférica. Por ello resulta extremadamente importante determinar por qué no se observan individuos jóvenes en estos paisajes fragmentados. Así surgen una serie de preguntas primordiales que deben contestarse desde el ámbito científico de la ecología, como: ¿Qué factores limitan el repoblamiento de encinos en las zonas deforestadas? ¿Esto puede explicar que los encinos no se reproduzcan o porque no logran sobrevivir bajo las condiciones ambientales del paisaje fragmentado? Estas incógnitas marcaron la pauta para una serie de investigaciones conducidas por el Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A.C. que intentan esbozar algunas propiedades de la regeneración de encinares en Monte Caldera y otros sitios deforestados de la Sierra de Álvarez. Pero antes de analizar los resultados obtenidos en estas investigaciones, veamos brevemente en que consiste la regeneración de estos bosques.

El largo y sinuoso camino de la regeneración forestal

Todos los ecosistemas están sometidos a perturbaciones naturales, como huracanes e incendios, que alteran constantemente su estructura física. En un bosque, estas perturbaciones suelen causar la caída de los árboles más antiguos y abren nuevos espacios donde pueden establecerse árboles jóvenes. Así se genera una dinámica de claros, donde un “claro” es el espacio que quedó vacante tras la remoción de los individuos más viejos. Esta dinámica es fundamental para mantener la estructura y diversidad de los ecosistemas forestales, pero la

regeneración en los claros requiere de la conjunción favorable de varios procesos bióticos y abióticos.

El proceso más crítico para la regeneración de los bosques suele ser la producción de semillas. Aquí, la cantidad de semillas que produce un árbol adulto depende las condiciones ambientales previas al proceso y que ocurren durante la estación reproductiva. En el caso de los encinos, la reproducción puede detenerse totalmente cuando las condiciones ambientales no son favorables y, en consecuencia, este grupo de árboles no se reproducen anualmente. Por ello, la producción de frutos en los encinos, comúnmente conocidos como bellotas (Figura 3), puede tardarse varios años. Pero, si los encinos producen abundantes bellotas, el establecimiento de individuos jóvenes en los claros depende de otros factores. En primer lugar, las bellotas que se producen al interior del bosque deben alcanzar los claros. En esta etapa entra en juego el proceso de dispersión, el cual implica la movilización de bellotas lejos del árbol que les dio origen o también llamado árbol parental. Los principales agentes dispersores de bellotas son pequeños mamíferos, como ratones y ardillas, y algunas aves granívoras (Figura 4). El principal objetivo de estos animales es consumir las bellotas como fuente de alimento. Sin embargo, tanto ratones como ardillas, acostumbran almacenar bellotas para consumirlas en las temporadas donde los recursos alimenticios escasean (Figura 5). Cuando la producción de bellotas es abundante, estos animales generan tantos almacenes como les sea posible, pero en esta situación muchas veces “olvidan” algunos de los sitios donde escondieron las bellotas. Esto permite que parte de las bellotas movilizadas por estos animales sean depositadas en lugares seguros (muchas veces bajo tierra) donde pueden permanecer hasta el momento de germinar. La dispersión por aves, en cambio, ocurre mediante un mecanismo diferente. En este caso, las

aves suelen recoger las bellotas debajo de un árbol parental para luego movilizarse hacia otros lugares como ramas de otros árboles o arbustos donde puedan manipularlas y consumirlas sin exponerse a sus depredadores naturales. En este caso, la dispersión ocurre cuando a las aves se les “caen” las bellotas al suelo mientras las manipulan.

Una vez que las bellotas son dispersadas, entran en juego otros procesos que pueden impedir su germinación. Por ejemplo, cuando las bellotas están en la superficie del suelo, también son propensas a ser depredadas por otros organismos, como por ejemplo insectos parásitos que en sus etapas larvarias las consumen y hongos patógenos que causan la muerte de la semilla (Figura 6). De esta manera, para que las bellotas puedan contribuir a la regeneración de los bosques es necesario que los encinos adultos produzcan una cantidad de bellotas que supere ampliamente la demanda de alimentos de sus depredadores.

Aquellas bellotas que escapan a los depredadores pueden llegar a germinar cuando las condiciones ambientales son favorables, dando origen a nuevas plántulas. No obstante, las condiciones ambientales también influirán sobre estos individuos jóvenes y, en última instancia, determinarán si sobreviven hasta convertirse en adultos. De hecho, aunque las plántulas logren sobrevivir a las condiciones ambientales, también deben enfrentar otros riesgos, como los depredadores herbívoros que pueden causar su muerte.

Por lo anterior, la regeneración de los bosques de encinos puede ser comparada con una carrera de obstáculos. Y como si esto no fuera suficiente con estos obstáculos naturales deben agregarse aquellos que genera el humano artificialmente cuando sus actividades afectan a los bosques. Esto significa que, a diferencia de las perturbaciones naturales, el impacto que causa el humano sobre los ecosistemas forestales es mucho más intenso y frecuente. Así, las

perturbaciones de origen antrópico pueden conducir los bosques a que pierdan su capacidad de regenerarse naturalmente.

Más vale bellota viable que cientos sin germinar

Los encinos de zonas templadas son particularmente sensibles a las condiciones climáticas que se generan tras la fragmentación de sus bosques, pudiendo presentar reducciones dramáticas en la producción de bellotas. Por ejemplo, investigaciones conducidas en Monte Caldera indican que varios encinos de los parches de bosque iniciaron la producción de bellotas en los últimos años. Sin embargo, estas bellotas fueron abortadas repentinamente, es decir los encinos debieron interrumpir su formación en etapas tempranas antes de su maduración. Esto sugiere que los cambios climáticos asociados con la fragmentación tienen un profundo impacto sobre la reproducción de estos árboles. Estas investigaciones también mostraron que la proporción de bellotas abortadas es más alta en los bordes de los parches que en su interior, lo que indica que los árboles más expuestos a las condiciones climáticas de las áreas deforestadas tienen menores probabilidades de lograr una reproducción exitosa.

Estos estudios también analizaron el estado de salud de las bellotas maduras que se acumulan en el suelo de este bosque fragmentado luego de ser liberadas de los árboles parentales (Figura 7). Básicamente, se evaluó si estas bellotas aun conservaban su viabilidad, es decir su potencial para germinar. Por esto, se encontró que más del 90% de aquellas que aparentemente habían terminado de madurar eran inviables. La falta de viabilidad en estas bellotas se debió a diferentes factores, incluyendo malformaciones asociadas al desarrollo

incompleto de la semilla, o bien porque estaban infestadas por insectos y hongos patógenos. Sobre este último punto es importante destacar que hubo una mayor proporción de bellotas infectadas por organismos parásitos en aquellos parches del bosque más próximos a zonas altamente impactadas por las actividades humanas, incluyendo el campo abandonado que colinda con el bosque fragmentado. Esto sugiere que, además de afectar directamente la producción de bellotas, la pérdida de bosques intensifica el impacto de los organismos parásitos.

Estas investigaciones permiten concluir que este bosque fragmentado tiene pocas posibilidades de regeneración de manera natural. Esto debido a que muchas bellotas no llegan a madurar durante la estación reproductiva, al ser abortadas en respuesta a las condiciones ambientales que generaron las actividades humanas. Por otra parte, también hay una alta tasa de pérdida de bellotas maduras debido a organismos patógenos, las cuales también comprometen la regeneración del bosque.

Bosques vemos, reclutamiento no sabemos

En párrafos anteriores el tema se centró en establecer qué ocurre con las bellotas luego de que las actividades humanas afectan a los bosques. Sin embargo, las plántulas que resultan de la germinación de las bellotas también son una etapa crucial para que nuevos árboles sean incorporados a las filas del reclutamiento forestal. Por estos motivos, investigaciones recientes se enfocaron en establecer que ocurre con las plántulas de los encinos en sitios deforestados de

la Sierra de Álvarez, en San Luis Potosí, lo cual es un conocimiento fundamental para desarrollar herramientas orientadas hacia la restauración ecológica de los bosques.

En este caso, se trasplantaron plántulas de seis especies de encinos de la región (*Quercus affinis*, *Quercus ariifolia*, *Quercus laeta*, *Quercus polymorpha*, *Quercus resinosa* y *Quercus tinkhami*) en áreas deforestadas de los ejidos de Monte Caldera, Independencia y El Cincuenta y Ocho (Figura 8). En ese orden, los ejidos seleccionados para este estudio constituyen un gradiente de elevación y precipitaciones crecientes. Así, en todos estos sitios los trasplantes se realizaron durante la temporada de lluvias del año 2012 y, tras un año de monitoreo, los resultados de esta investigación sugieren que la sobrevivencia de las plántulas depende de la intensidad con que las actividades humanas alteraron los suelos de cada sitio y del clima local, como también de las características propias de cada especie de encino. Por ejemplo, la mayoría de las especies presentó una buena supervivencia en el sitio más elevado y húmedo, que corresponde al ejido Cincuenta y Ocho, donde más del 50% del total de las plántulas trasplantadas alcanzaron la temporada de lluvias del 2013. La menor supervivencia se dio en el ejido Monte Caldera, que corresponde al sitio más bajo y seco, donde unas pocas plántulas de una especie de encino en particular, *Quercus resinosa*, llegaron a sobrevivir hasta la siguiente temporada de lluvias. Esto indica que *Quercus resinosa* podría ser una especie más resistente a condiciones de aridez que las otras especies con las que se experimentó, por lo que sería un encino recomendable para iniciar prácticas de restauración forestal. Sin embargo, otras especies presentaron bajas tasas de supervivencia en todos los sitios, como fue el caso de *Quercus laeta*. Debido a la baja supervivencia de esta última especie de encino podría requerir condiciones muy particulares para que ocurra su reclutamiento, el cual no se podría lograr fuera del bosque.

A manera de conclusión

Las investigaciones resumidas en este artículo indican que la regeneración de bosques en áreas deforestadas de la Sierra de Álvarez está restringida por una baja producción de bellotas viables, una alta pérdida de bellotas maduras debido a sus parásitos, y una elevada mortandad de plántulas asociadas con las condiciones climáticas desfavorables. Estas investigaciones también sugieren que las actividades humanas que afectaron a estos bosques durante casi cinco siglos son, en gran medida, responsables de dicha situación. Dentro de las ciencias ecológicas estos ecosistemas son clasificados como “discapacitados”, haciendo referencia a que perdieron su capacidad de regenerarse de manera natural. Paradójicamente, la única vía para recuperar estos bosques es mediante una nueva intervención del hombre. Estamos hablando de prácticas de restauración ecológica, las cuales tienen por objetivo facilitar la recuperación de un ecosistema que ha sido degradado, dañado o destruido por las actividades humanas. Para que estas prácticas tengan éxito en la Sierra de Álvarez, sin embargo, es necesario alinear los intereses ambientales de agencias municipales, estatales y federales. La explicación a esto es que los ecosistemas y su funcionamiento no pueden estar sujetos a los límites políticos de las diferentes entidades sobre las cuales se extienden (ej. diferentes municipios), ni mucho menos a trienios o sexenios de los gobiernos. Más bien, la restauración de nuestros ecosistemas forestales debe ser vista como un problema integral que debe resolverse de manera conjunta con metas de mediano y largo plazo.

LEYENDA DE FIGURAS

Figura 1. Campo abandonado en Ejido Independencia (Sierra de Álvarez, San Luis Potosí) donde se pueden observar algunos árboles (*Quercus mexicana*) que sobrevivieron a la deforestación, indicando que anteriormente allí había un bosque. Se puede apreciar también que el suelo en los sitios donde se practicó la agricultura y la ganadería está completamente erosionado (créditos de la fotografía E. I. Badano).

Figura 2. Bosque fragmentado en Ejido Monte Caldera (Sierra de Álvarez, San Luis Potosí, México). En primer plano se pueden apreciar los parches remanentes de un bosque encinos (*Quercus laeta*) los cuales están rodeados por una matriz de tierras deforestadas. En el fondo de la imagen se puede apreciar un campo abandonado (créditos de la fotografía C.R. Ramos-Palacios).

Figura 3. Bellotas de encinos. Una bellota es un fruto similar a una nuez que contiene la semilla de los encinos (créditos de la fotografía C. González-Salvatierra).

Figura 4. Potenciales dispersores de bellotas capturados en plena acción durante un experimento de remoción de bellotas conducido en el bosque fragmentado de Monte Caldera (Sierra de Álvarez, San Luis Potosí, México). Se puede apreciar un ratón nativo del género *Peromyscus* (arriba) y un ave del género *Aphelocoma* (abajo) removiendo las bellotas durante el día y la noche, respectivamente (créditos de la fotografía C.R. Ramos-Palacios).

Figura 5. Madriguera de roedores con bellotas en su interior (créditos de la fotografía C.R. Ramos-Palacios).

Figura 6. Vista de una bellota sana (arriba), una bellota que fue parasitada por insectos (medio) y una bellota infectada por hongos (abajo) (créditos de las fotografías C. González-Salvatierra).

Figura 7. Bellotas maduras en el suelo del bosque fragmentado de Monte Caldera (Sierra de Álvarez, San Luis Potosí, México). Una inspección visual rápida de su apariencia externa indicaría que la semilla en su interior está sana. Sin embargo, el análisis detallada que se realizó en estos estudios indica que la mayoría de estas bellotas están infectadas por organismos parásitos (créditos de la fotografía C.R. Ramos-Palacios).

Figura 8. Trasplante de plántulas de encinos en áreas deforestadas de la Sierra de Álvarez para establecer las bases científicas requeridas para realizar propuestas de restauración forestal (créditos de la fotografía E.I. Badano).

FIGURA 1



FIGURA 2



FIGURA 3



FIGURA 4



FIGURA 5



FIGURA 6



FIGURA 7



FIGURA 8

