



BENEMÉRITA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE PUEBLA

ESCUELA DE BIOLOGÍA

Impacto del uso de hábitat del venado cola blanca en la supervivencia de plántulas y permanencia de semillas en un bosque de encino.

Tesis

que para obtener el título de
Licenciatura en Biología

Presenta:
Irais Avila Eulogio

Director de Tesis:
M. en C. Ana Lucia Castillo Meza

Julio 2016



Índice

Resumen.....	4
1. Introducción.....	5
2. Material y métodos.....	9
2.1 Sitio de estudio.....	9
2.2 Venado cola blanca (<i>Odocoileus virginianus</i>) en la reserva.....	10
2.3 Encino (<i>Quercus</i>).....	11
2.4 Supervivencia de plántulas.....	11
2.5 Uso de hábitat y densidad de venados.....	13
2.6 Producción de semillas.....	14
2.7 Análisis estadístico.....	14
3. Resultados.....	16
3.1 Supervivencia de plántulas.....	16
3.2 Uso de hábitat y densidad de venados.....	17
3.3 Producción de semillas.....	19
5. Bibliografía.....	30

Resumen

La regeneración de los bosques está limitada por una serie de factores ambientales y por la actividad de los organismos que habitan estos ecosistemas. La producción de semillas, la germinación, la depredación, la supervivencia y el establecimiento de plántulas son algunos de los procesos de los cuales dependerá el éxito y dominancia de las especies vegetales que determinan la estructura de la vegetación a largo plazo. La herbivoría y la depredación de semillas son factores determinantes en la regeneración vegetal. Estudie el impacto del venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*) en la supervivencia de plántulas de *Quercus* mediante la exclusión de los venados, evalué el uso de hábitat y estime la densidad poblacional del venado por medio del conteo de grupos fecales presente en la Reserva Estatal Lázaro Cárdenas Flor del Bosque Puebla. También estudie el impacto pre-dispersión por parte de fitófagos en los frutos y el impacto post-dispersión por parte del venado en frutos de *Quercus*. Encontré que el venado no tiene efectos en la supervivencia de plántulas de *Quercus*, pues las plántulas tuvieron una alta supervivencia (96%), las parcelas presentaron variación respecto al número de grupos fecales encontrados y la densidad poblacional estimada fue de 3.462 ± 0.007 venados/km². La producción de semillas no fue diferente en la exclusión y el control pero resultó ser diferente de acuerdo a la condición, ya que encontré mayor cantidad de semillas no germinadas. Sin embargo el impacto pre-dispersión que tienen los fitófagos como los coleópteros de la familia Curculionidae y lepidópteros de la familia Tortricidae está afectando a un número importante de frutos (21%). Los venados no están teniendo impacto en la post-dispersión, dado que la cantidad de semillas no es diferente entre las exclusiones y el control lo que indica que no hay consumo de estas. Por lo que concluyo que hay un bajo impacto de los venados en la abundancia de plántulas de encino en el bosque de encino en la Reserva Estatal Lázaro Cárdenas Flor del Bosque Puebla.

1. Introducción

La regeneración de los bosques está limitada por una serie de factores ambientales y por la actividad de los organismos que habitan estos ecosistemas y se entiende como un conjunto de procesos ecológicos que dependen de factores bióticos y abióticos específicos. La producción de semillas, su germinación y depredación, además de la supervivencia y establecimiento de plántulas, son algunos de los procesos de los cuales dependerá el éxito y dominancia de las especies vegetales a largo plazo (Buckley *et al.* 1998). En cada uno de estos procesos hay factores bióticos y abióticos que modulan la regeneración (Pérez *et al.* 2013).

Un factor biótico importante en estos procesos es la herbivoría, esta es la interacción planta-animal más frecuente en la naturaleza (Weis & Berenbaum 1989), y se define como un antagonismo entre el herbívoro y la planta de la que se alimenta (Crawley 1983). La herbivoría puede presentarse de diversas formas, por ejemplo los grandes herbívoros ejercen el ramoneo, este es a menudo uno de los factores determinantes para que pueda existir la regeneración vegetal en particular en las zonas de montaña donde el establecimiento y crecimiento de árboles se ven limitados por condiciones ambientales desfavorables (Ameztegui & Coll 2013, 2015).

El daño que causan los herbívoros a las plantas dependen de varios factores como la cantidad y tipo de tejido que remueven y su edad o tamaño. Las plántulas son sumamente vulnerables a la herbivoría y es su mayor causa de mortalidad (Valverde *et al.* 2005; Barton & Hanley 2013). A pesar de que todas las partes de la planta son consumidas; las hojas, a menudo las partes más blandas de una plántula son las más atacadas y la pérdida de una sola hoja tiene un mayor impacto en la plántula que en un adulto (Queenborough *et al.* 2013). También el pisoteo de plántulas provocado por estos animales tiene un importante efecto sobre la vegetación, el principal es la pérdida de cubierta vegetal, debido a la acción mecánica que ejerce, pues produce rotura de ramas, aplastamiento de hojas y rotura de rebrotes, además de que también tiene efectos en el suelo pues el pisoteo incrementa su compactación y trae como consecuencia que sea menos poroso causando baja capacidad de almacenamiento de agua y en casos extremos la pérdida de fertilidad del suelo, todo esto influye en la dinámica de reclutamiento de plántulas y con ello en la estructura del bosque (Clark & Clark 1989; Mohr *et al.* 2005).

Dentro de las especies que presentan estos patrones de actividad se encuentran los mamíferos

medianos como el jabalí (*Pecari tajacu*) y el venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*). Los movimientos diarios que realizan los venados dentro de su hábitat, están estrechamente asociados e influenciados por la estructura vegetal, distribución y cubierta de los mismos, así como de las posibilidades que el sitio ofrezca de alimento y protección (Villareal 1986). Un ejemplo de estas actividades es el forrajeo que ellos realizan, el cual tiene efectos directos e indirectos sobre las comunidades de plantas y animales que lo ocupan. Las interacciones más intensas se presentan donde las densidades de estos son mayores, ya que centran su actividad consumidora en las hojas jóvenes, eliminando una cantidad considerable de nutrientes de las plantas (Granados-Sánchez *et al.* 2008). Se desplaza por sistemas de senderos que llevan a echaderos, a zonas de alimentación y rutas de escape, donde es común observar huellas y excretas. Los “echaderos” son zonas de protección, cubiertas de vegetación densa, y es donde los venados pasan los periodos de inactividad, tanto en el día como en la noche.

Se conoce que el género *Quercus* es potencialmente consumido por venados en bosques de pino-encino, pues *Quercus sp* y *Quercus rugosa* fueron especies consumidas del estrato arbóreo debido a que pueden brindarle recursos alimenticios importantes ya que las hojas pueden contener niveles medios de proteínas, niveles bajos de taninos y niveles moderados de alcaloides (Nahed *et al.* 1997). Este género es uno de los grupos de plantas leñosas más importantes a nivel mundial, tanto en términos del número de especies y de biomasa total, como por su valor económico y ecológico.

Los procesos de regeneración natural de encinos han sido estudiados y se ha logrado generalizar que existen tres factores limitantes principales en la regeneración de las poblaciones de encinos. Estos tres factores son: 1) la baja producción de bellotas asociada a la producción intermitente y sincronizada de semillas, 2) su baja germinación por falta de micrositios aptos para la germinación y 3) el escaso establecimiento de plántulas (Sanguinetti & Kitzberger 2009; Pérez-Ramos 2014).

La producción de semillas en los bosques dominados por encinos está directamente influenciada por el patrón de los periodos de producción masiva de bellotas, que varía en cada especie, como respuesta directa a las condiciones ambientales. Los llamados años semilleros son producciones masivas de bellotas que se presentan entre cada dos y seis años, dependiendo de la especie, se han explicado como una estrategia excediendo la oferta a la tasa de consumos de las semillas por los

granívoros, incrementando de esta forma la supervivencia de los propágulos (Koenig & Knops 2000).

También se tiene que tomar en cuenta factores bióticos importantes que afectan la germinación y el establecimiento de las plántulas como es la depredación (Pérez *et al.* 2013). La depredación de semillas es considerada una fuerza selectiva importante ya que puede disminuir el éxito reproductivo de las plantas afectando su reclutamiento y demografía, influyendo directa e indirectamente en el tamaño, la cantidad y el tiempo de producción de frutos y semillas (Janzen 1971; Mitchell 1977). Chambers & MacMahon (1994) clasificaron la depredación de frutos y semillas como pre y post-dispersiva. La primera se presenta cuando las semillas aún se encuentran en la planta madre, por lo tanto, la muerte de la semilla se produce antes de su dispersión por agentes activos, afectando en forma directa el número de semillas que serán dispersadas (Janzen 1971; Crawley 1992; Moles *et al.* 2003). A menudo la bellota se ve afectada por fitófagos que la parasitan cuando aún están inmaduras y se encuentran en el árbol, cuyos daños producen pérdidas en la producción y calidad en cada producción anual, provocando la caída temprana de la bellota y como consecuencia impiden la germinación (Soria *et al.* 1999). Estudios han demostrado que las bellotas infestadas por insectos experimentan una germinación más baja que las bellotas sanas, por ejemplo, Soria *et al.* (1999) encontró que las bellotas en árboles de *Quercus suber* están parasitadas por coleópteros de la familia Curculionidae y por lepidópteros de la familia Tortricidae, donde los frutos afectados presentaron pérdida de peso y tamaño, lo que indica que la depredación pre-dispersión de la bellota por insectos es una de las limitaciones para la regeneración de encinos (Leiva & Fernández-Alés 2005).

La depredación post-dispersiva afecta el establecimiento de las plántulas, debido a que las semillas ya dispersadas mueren antes de germinar, en este proceso intervienen organismos como pequeños y medianos mamíferos (Janzen 1971; Crawley 1992; Moles *et al.* 2003). Se ha documentado que las bellotas en bosques de encino son una fuente importante de recursos para los venados (Rodríguez-Estévez *et al.* 2008; Amezcua *et al.* 2010). También se ha encontrado en Oklahoma, Texas, y el norte de México que el periodo de producción de bellotas de los encinos coincide con la etapa reproductiva de los venados (Fulbright & Ortega 2007), por lo cual las bellotas formarían una fuente importante de recurso alimenticio; ya que contiene alrededor de un 40% de humedad y sus principales componentes son almidón (61%) y azúcares (glucosa y sacarosa, 5,2%) fácilmente degradables en el rumen (Rodríguez-Estévez *et al.* 2008). Por otra parte la acción de pisoteo de los venados a las semillas

podría tener un efecto benéfico ofreciendo buenos sitios de germinación al aumentar el contacto con el suelo, proporcionando mayor humedad y nutrientes (Díaz 2007), lo cual es sumamente importante, ya que dará paso a la regeneración del bosque.

Una de las formas de evaluar el efecto que tienen algunas poblaciones animales sobre la comunidad vegetal ha sido la implementación de métodos de exclusión (Shelton & Inouye 1995; Case & Kauffman 1997; Opperman & Merenlender 2000; Howe 2008), un aspecto importante a considerar es el papel de este método en la supervivencia de plántulas, ya que se conoce que las plantas son más susceptibles a la herbivoría en etapas tempranas (Nava-Sosa *et al.* 2010). Además de que el pisoteo por parte de los venados podría provocar que la supervivencia de plántulas se vea disminuida. Todos estos factores juegan un papel crucial en la regeneración del bosque, pues de ellos en gran medida dependerá la composición y estructura que tengan los bosques a largo plazo.

Tanto la herbivoría y pisoteo por parte de venados sobre las plántulas de encinos como la producción de semillas y su depredación están relacionadas; ya que tienen efectos importantes en la estructura de la vegetación (Muñoz & Bonal 2011) por lo que su evaluación es altamente relevante. Debido a la alimentación tan variada de los venados, de acuerdo al lugar donde habitan, es importante llevar a cabo estudios sobre las plántulas de las poblaciones de encinos en éstos sitios. En Puebla, se encuentra una población introducida de venados dentro de la Reserva Estatal Lázaro Cárdenas Flor del Bosque. Además cuenta con nueve especies de *Quercus* (Badano *et al.* 2012), las cuales se distribuyen en toda el área de la reserva. Dadas las actividades de uso de hábitat, alimentación y comportamiento que presenta el venado cola blanca, es importante realizar estudios en los cuales se evalué el efecto que tienen estas poblaciones animales dentro de áreas naturales protegidas, en particular en el bosque de encino y así determinar estrategias que contribuyan a tener un manejo adecuado y a su conservación; pues la actividad de los venados podría tener un efecto importante en la supervivencia y establecimiento de plántulas que repercutirá en la regeneración, la estructura de la vegetación y la dinámica del bosque a largo plazo.

Por tal motivo me planteo la siguiente hipótesis: Las exclusiones tendrán un efecto en la supervivencia de plántulas, así como los venados tendrán una influencia importante en el número de semillas encontradas. Se espera encontrar una mayor supervivencia de plántulas en donde se excluye a

los venados. Además de que el uso de hábitat sea diferente en las parcelas, se espera tener un mayor número de semillas en sitios donde el uso de hábitat sea menor.

Y las siguientes preguntas: ¿La exclusión de venados tiene un efecto en la supervivencia de plántulas de encino *Quercus spp.*?, ¿Cómo es la disponibilidad de semillas dentro de la reserva?, ¿El uso de hábitat de los venados tiene influencia en la disponibilidad de semillas?. Nuestros objetivos fueron: 1) determinar la supervivencia de plántulas de encino (*Quercus*) sometidas a la exclusión de venados, 2) determinar la densidad poblacional y el uso de hábitat del venado cola blanca de la reserva, finalmente 3) estimar la intensidad de la depredación de semillas por el venado cola blanca, por medio de un experimento en el campo, con y sin exclusión de venado cola blanca.

2. Material y métodos

2.1 Sitio de estudio

El presente estudio se realizó en la reserva Estatal General Lázaro Cárdenas “Flor del Bosque”, ubicada al oriente de la ciudad de Puebla, perteneciente al municipio de Amozoc, con coordenadas geográficas 19° 00' 00" y 19° 01' 50" N y 98° 20' 35" y 98° 20' 53" O (Figura 1). Tiene una superficie de 679 ha, con un intervalo altitudinal de 2200 m a los 2,470 m. El clima es templado, con una marcada época de lluvia en verano con 800 mm totales, la temperatura media anual es de 22° C. La vegetación que predomina es bosque de encino, *Quercus sp.* cubriendo una superficie de 255.68 hectáreas, lo que corresponde al 41.71 % de la superficie total de la reserva (Martínez-Romero 2013).

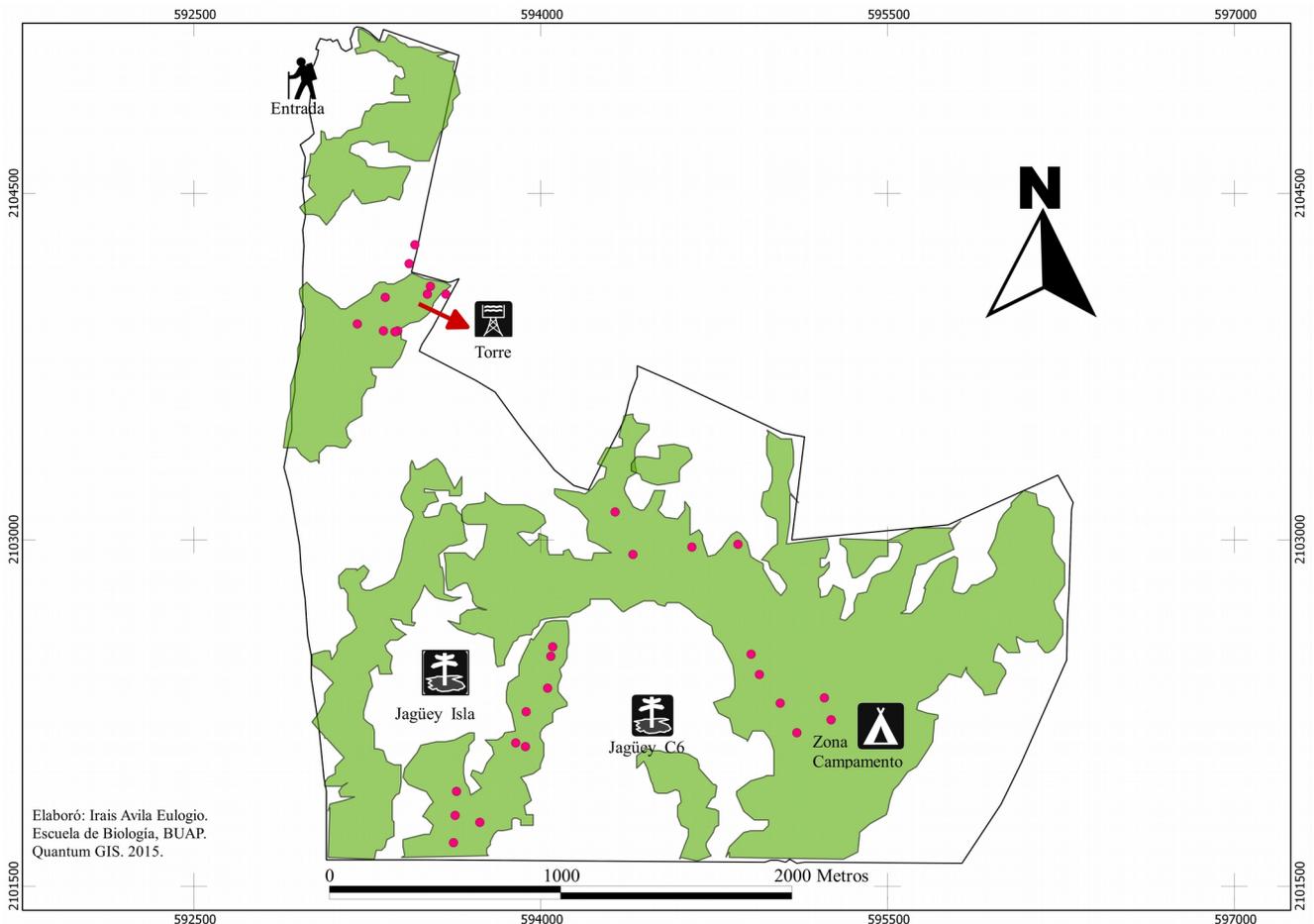


Figura1. Mapa de el sitio estudio, en color verde se representa el bosques de encino. Los puntos color rojos representan los bloques don donde fueron realizados los experimentos, así como las parcelas de uso de hábitat.

2.2 Venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*) en la reserva.

La presencia de venados dentro de la reserva se da a partir de 1996, este año se re-introdujeron seis venados cola blanca (*Odocoileus virginianus mexicanus*) a la reserva, que se mantuvieron en una superficie de 100 m² y desde 1997 hasta 2006, la población estuvo confinada en un área de 4 hectáreas, por lo que en este periodo fue posible contar los venados directamente mientras se les alimentaba teniendo 20 individuos. Sin embargo, a partir del año 2007 fueron liberados a un área de 70 hectáreas posteriormente en el año 2009 la población fue liberada en las 699 hectáreas, por lo que a partir del año 2007 sólo se tienen valores aproximados, estimando para el año 2011, 65 venados para toda la reserva (Cervantes *et al.* 2015).

2.3 Encino (*Quercus*)

Los encinos se encuentran dentro de la familia Fagaceae, la cual comprende de seis a nueve géneros y alrededor de 600 a 900 especies de plantas. Presentan tallos leñosos, su forma de crecimiento es comúnmente arbórea y tienen una altura desde 3 a 40 m. Su desarrollo es lento, crecen principalmente en bosques templados (Arizaga *et al.* 2009). El fruto es una bellota que produce en otoño y cae en el invierno, dependiendo de la especie las bellotas se producen cada año o cada dos años. Luego entrada la primavera si el suelo posee cierta penetración asoma un apéndice para formar la raíz y finalmente abre para comenzar a desarrollar el tallo. Forman bancos de plántulas que permanecen a través del tiempo en el sotobosque formando un grupo de plántulas que crecen lentamente en espera de que la disponibilidad de recursos mejore para completar su ciclo de vida (George & Bazzaz 1999; Gracia *et al.* 2001).

2.4 Supervivencia de plántulas

Evalué la supervivencia de plántulas en 30 parcelas dentro de la reserva para abarcar la mayoría de fragmentos de vegetación de encino (Figura 1), escogí 30 árboles que contarán con plántulas y que estuvieran separados entre sí a una distancia de por lo menos 100 metros. Para la construcción de las exclusiones use malla de polietileno (EPC color naranja) formando cuadros de 2 m por lado y 1.20 m de altura. El cuadro se soportó con 4 bastones de madera de 1.20 m de altura en las esquinas (Figura 2). Igualmente se eligió otro sitio contiguo a una distancia de 5 a 10 m de la exclusión que tuviera plántulas y únicamente se señaló el cuadrante de 2x2 m con 2 bastones de madera (Figura 3). Este sitio con los dos tratamientos (exclusión y control) se considero como un bloque el cual me permite controlar todas las variables que pueden influir en la supervivencia de las plántulas, pero que no son de mi interés. Marque individualmente todas las plántulas de encino de las diferentes especies que encontré en ambos tratamientos (excluidas y control) con etiquetas de aluminio y se numeraron progresivamente (Figura 4). Considere como plántulas a aquellos individuos que presentaran una altura menor a los 40 cm y diámetro del tronco menor a 5 cm. La supervivencia de las plántulas la registré quincenalmente durante los primeros 4 meses, y posteriormente cada mes hasta completar 8 meses, tiempo en el cual la supervivencia de las plántulas es crítico (Tyler *et al.* 2006).



Figura 2. Exclusión dentro de la reserva.



Figura 3. Control, las marcas en rojo señalan los bastones de madera.



Figura 4. Plántula de *Quercus* marcada con etiqueta de aluminio.

2.5 Uso de hábitat y densidad de venados

Para determinar qué tanto fueron usados los sitios por el tránsito o permanencia de los venados, de forma adyacente a las parcelas donde se realizaron los experimentos de exclusión, se colectaron los grupos fecales presentes, en 30 parcelas de 10x10 m. En primer lugar el 15 de agosto de 2015, se colectaron todos los grupos fecales (limpieza). Posteriormente, en estas mismas parcelas se realizaron

las colectas durante los primeros 3 meses cada 15 días (Agosto- Octubre), cada mes durante los meses de Noviembre a Enero y se realizo una última colecta en el mes de Abril. Los grupos fecales encontrados fueron colocados en bolsas de papel, en las que se anotó el número de parcela y la fecha de colecta.

El empleo de los grupos de excretas como indicadores de la densidad de venados, fue propuesto por (Bennett *et al.* 1940); este método se basa en la obtención de datos cuantitativos de la presencia de los grupos de excretas en un área, mediante la aplicación de la fórmula siguiente:

$$D = \frac{(TP)(PG)}{(DD)(TD)}$$

Dónde:

D=Densidad de venados por Hectárea.

TP=Total de parcelas muestreadas.

PG=Promedio de excretas por parcela.

TD=Tasa de defecación.

DD=Días de depósito que transcurren entre muestreos.

La tasa de defecación empleada para el cálculo de la densidad, fue el valor de 17 ± 4 grupos fecales / individuo / día, obtenido en estudios anteriores para la Reserva (Perez *et al.* 2004).

2.6 Producción de semillas

Para determinar la cantidad de semillas producidas por los encinos, de octubre 2015 a enero 2016, realicé la colecta y cuantificación de semillas de encino en las 30 unidades experimentales con exclusión y los 30 controles. Para lograrlo, primero eliminé todas las semillas de las unidades experimentales el 01 de octubre de 2015. Posteriormente el 15 y 19 de octubre colecté y cuantifiqué las semillas. Los conteos sucesivos se realizaron en intervalos de un mes cada uno hasta enero de 2016. Las semillas colectadas se clasificaron en 4 condiciones: germinadas, no germinadas, parasitadas germinadas y parasitadas no germinadas (Figura 5). Para relacionar si la producción de semillas estaba en función de el dosel que cubría cada unidad experimental, se tomó una fotografía del dosel a partir del nivel del suelo, tanto en las unidades experimentales con exclusión y control con una cámara Canon

PowerShot SX50 HS, posteriormente las fotografías se analizaron con el programa ImageJ (Rasband 2010), para obtener el área de dosel que cubría cada unidad experimental de la exclusión y el control como indicador de la cobertura arbórea.

2.7 Análisis estadístico

Para analizar la supervivencia de plántulas se realizó un análisis de supervivencia, el cual se aplicó usando el modelo de regresión de Tiempo de Falla Acelerado (TFA) (Fox 2001; Crawley 2013). Este modelo es usado cuando la duración de un evento es requerida y queremos comparar las curvas de probabilidad de un evento que esta en función del tiempo. El modelo estadístico incluye al tratamiento (exclusión y control) como variable independiente y al tiempo como variable dependiente. Este análisis permite comparar la forma de las curvas y la probabilidad de que ocurra la muerte de las plántulas de ambos tratamientos.



Figura 5. Semillas en las diferentes condiciones: A)semillas germinadas, B)semillas no germinadas, C)semillas parasitadas germinadas, D)semillas parasitadas no germinadas.

Se usó el Criterio de Información de Akaike (AIC por sus siglas en inglés) (Fox 2001) para determinar si los datos se ajustaban a una distribución Weibull, exponencial, logística o lognormal; el AIC nos indica qué distribución explica mejor el ajuste de los datos al modelo.

Para determinar si existe variación en cuanto al uso de hábitat (mediante la presencia de grupos de excretas) se realizó un modelo lineal generalizado de efectos aleatorios con distribución de error poisson, teniendo el número de grupos de excretas como variable dependiente y a la parcela como factor aleatorio.

En cuanto a la producción de semillas para determinar si había un número diferente en el control y en la exclusión, así como en las distintas condiciones hice un modelo lineal generalizado con distribución de error Poisson, teniendo como variable de respuesta el número de semillas y la condición y el tratamiento como variables independientes.

Realicé dos análisis de covarianza; en el primero tome al factor área del dosel como covariable, teniendo como variable independiente la condición de la semilla (germinada, no germinada) y a la proporción de semillas de cada condición respecto al total de semillas como variable dependiente. En el otro análisis de covarianza igualmente tome al factor área del dosel como covariable, teniendo como variable independiente la condición (parasitada germinada, parasitada no germinada) y a la proporción de semillas de cada condición respecto al total de semillas como variable dependiente.

Para determinar si había una relación del uso de hábitat y la abundancia de semillas realicé un modelo lineal generalizado, teniendo como variable independiente el número de grupos fecales, y el número de semillas presentes como variable dependiente.

Todo el procesamiento de datos y el análisis estadístico se realizó con la plataforma R versión 3.2.2 (R Core Team 2015) y los paquetes: “survival” (Therneau 2015), “lme4” (Bates *et al.* 2015), “MASS” (Venables & Ripley 2002), y “car” (Fox & Weisberg 2001).

3. Resultados

3.1 Supervivencia de plántulas

Los datos de supervivencia se ajustaron mejor a una distribución Weibull (AIC= 536.91). A su vez con el modelo obtuvimos que no hay diferencias significativas en la exclusión de venados y el control en la probabilidad de supervivencia ($P=0.8373$) (Figura 6 y Cuadro 1). Además, se observa que la probabilidad de supervivencia para ambos tratamientos es del 96%.

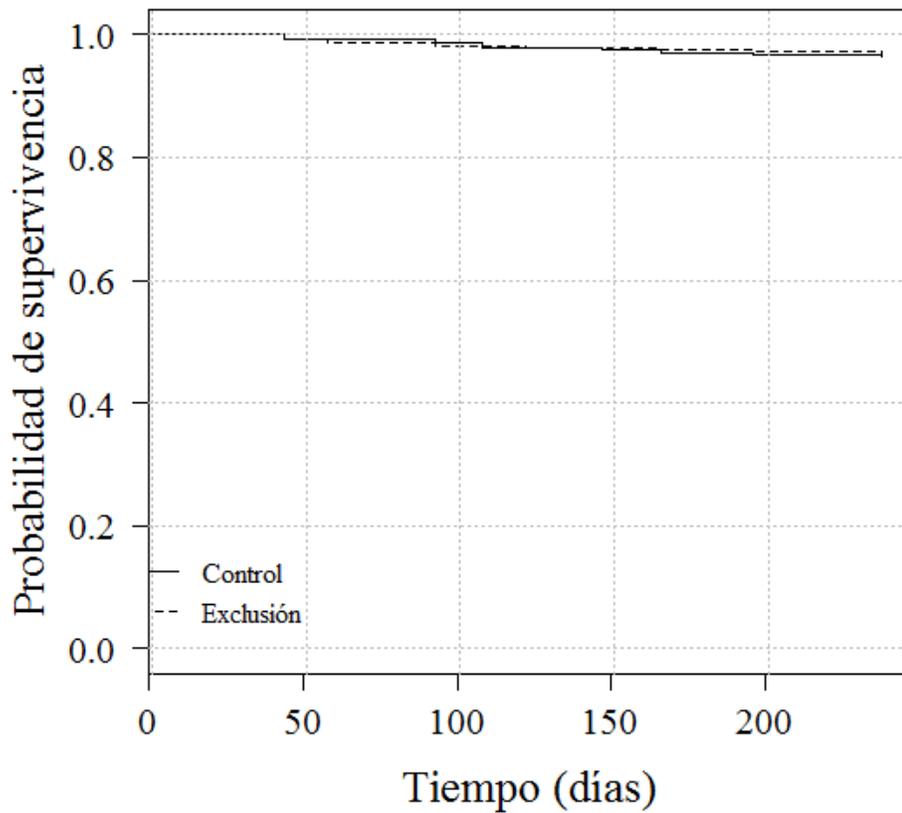


Figura 6. Curvas de supervivencia de las plántulas en las condiciones de exclusión y control con sus intervalos de confianza al 95%. El valor de P en la gráfica representa la probabilidad de que las curvas difieran entre sí (ver cuadro 1).

Cuadro 1.- Tabla de devianza resultado del análisis de supervivencia.
 gl: grados de libertad, X^2 : Valor de Ji-Cuadrada, %: porcentaje de la
 variación explicada por cada término del modelo, P : valor de probabilidad.

Termino	<i>gl</i>	X^2	%	P
Tratamiento	1	0.0421	0.0079	0.8373
Error	798	530.9127	99.9920	
Total	799	530.9548		

3.2 Uso de hábitat y densidad de venados

La densidad poblacional estimada fue de 3.462 ± 0.007 venados/km², dando como resultado un total de 23 venados para toda el área de la reserva. Para el uso de hábitat el análisis, mostró que las parcela presentan una gran variación (1.093 ± 1.046 D.E.) respecto al número de grupos fecales presentes, indicando que hay parcelas donde hubo mayor uso de hábitat por parte de venados respecto a otras (Fig. 7).

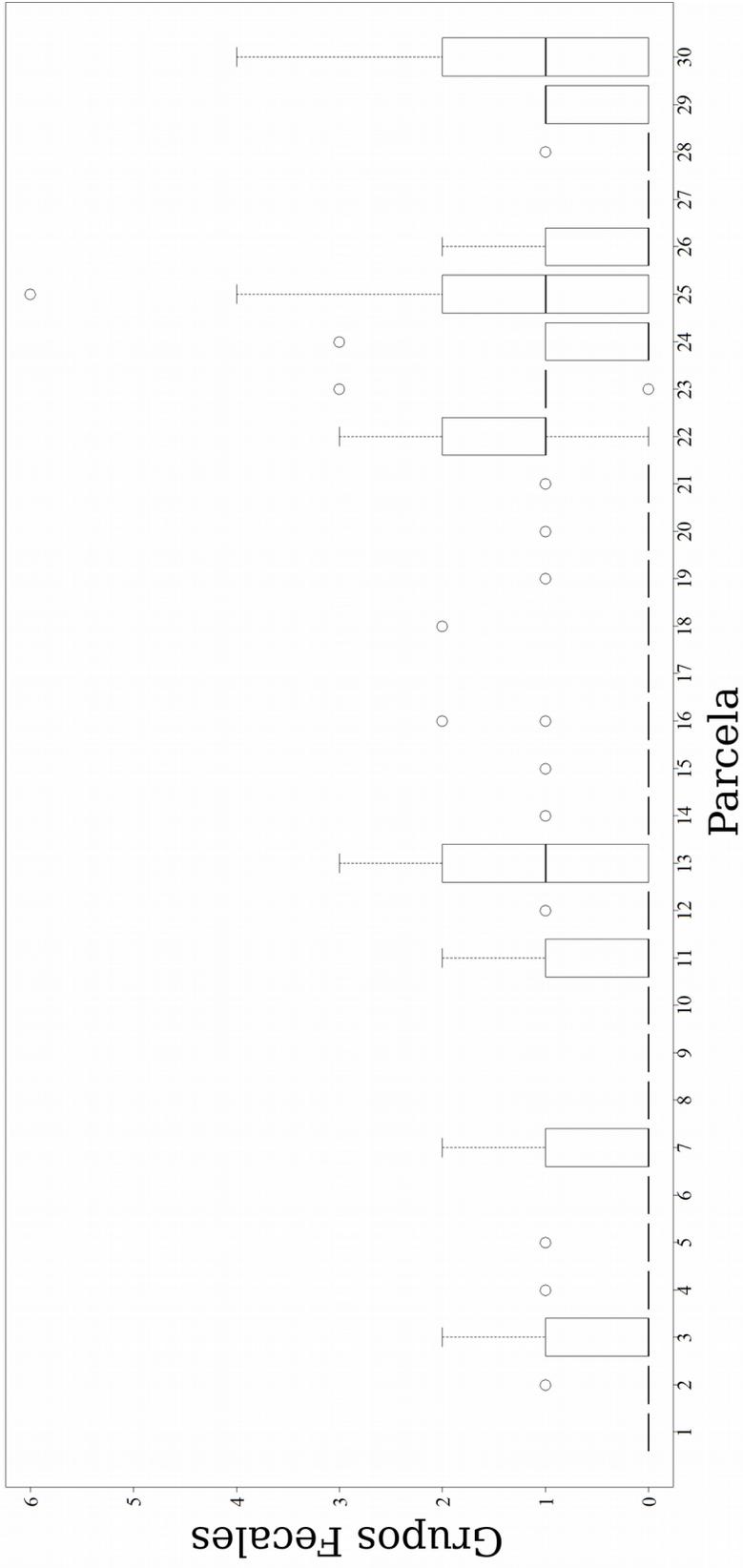


Figura 7. Número de grupos fecales por parcela

3.3 Producción de semillas

De un total de 16,015 semillas colectadas encontré para la exclusión los siguientes promedios: 175.51± 107.18 E.E de la condición no germinada, 6.27±2.38 E.E de la condición parasitada germinada, 7.89±1.79 E.E de la condición germinada y 51.13±30.10 E.E de la condición parasitada no germinada. Para el control obtuve los siguientes promedios: 232.93±89.48 E.E de la condición no germinada, 11.27±3.50 E.E de la condición parasitada germinada, 19.82±8.01 E.E de la condición germinada, 47.37±12.98 E.E de la condición parasitada germinada (Fig. 8).

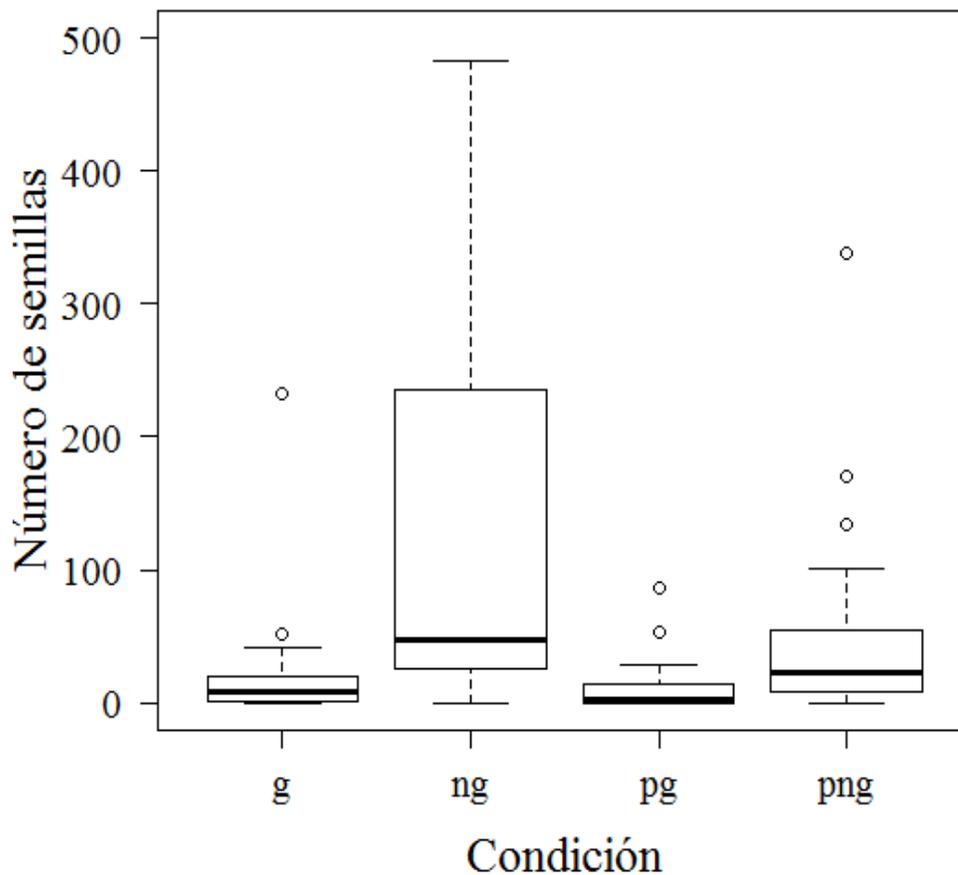


Figura 8. Semillas en las diferentes condiciones para el control.
g= germinadas, ng= no germinadas, pg= parasitada germinada, png= parasitada no germinada.

En cuanto al número de semillas encontradas entre el control y la exclusión el análisis mostró que no hay diferencia significativa ($P=0.45$, Cuadro 2), pero si hay diferencia entre las distintas condiciones de germinación y parasitismo de las bellotas de encino ($P<0.001$).

Cuadro 2. Resultado del análisis (GLM) para el número de semillas en el tratamiento y las distintas condiciones gl: grados de libertad, χ^2 : Valor de Ji-Cuadrada, %: porcentaje de la variación explicada por cada término del modelo, p : valor de probabilidad.

Termino	<i>gl</i>	χ^2	%	<i>P</i>
Exclusión	1	262.4	0.42	0.45
Condición	3	19086.6	30.94	<0.001
Error	227	42322	68.62	
Total	231	61671		

El análisis de covarianza considerando al área de dosel como covariable y el tratamiento de exclusión como variable categórica, mostró que hay diferencias entre la proporción de semillas de la condición germinada y no germinada ($P<0.001$), sin embargo, no está explicado por el área del dosel ($P=0.646$) (Figura 9 y Cuadro 3).

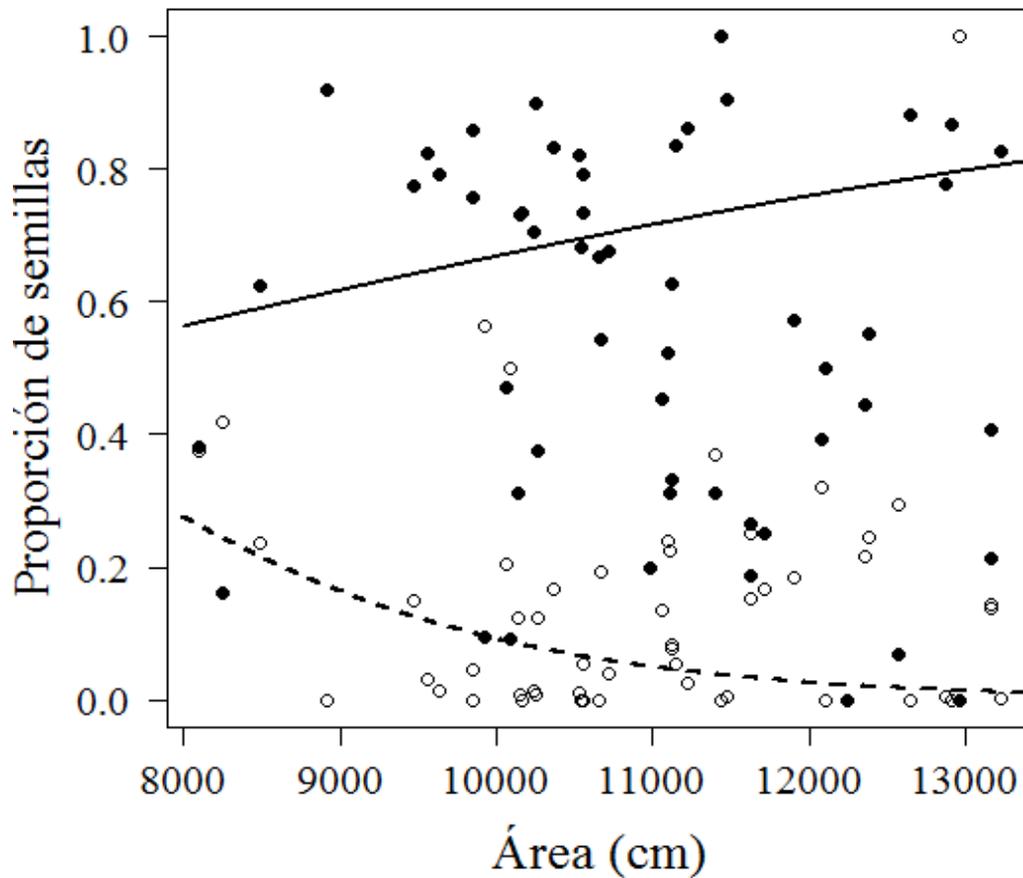


Figura 9. Análisis de covarianza, línea punteada corresponde a la condición germinada, línea continua corresponde a la condición no germinada. Área= dosel que cubren las exclusiones y el control. El comportamiento de la curva para la condición germinada muestra una relación inversa entre la proporción de semillas y el área, la curva para la condición no germinada muestra una relación directa entre la proporción de semillas y el área de dosel.

Por otro lado, la interacción entre el factor condición de las semillas y el área del dosel mostró ser estadísticamente significativo ($P < 0.001$) (Figura 9 y Tabla 3), lo que nos indica que hay una relación inversa entre el área del dosel y las semillas germinadas, y una relación directa entre el área de dosel y las semillas no germinadas.

Cuadro 3. Resultado del análisis de covarianza. Para determinar si hay efecto del dosel en la condición de las semillas (germinadas y no germinadas) *gl*: grados de libertad, χ^2 : Valor de Ji-Cuadrada, %: porcentaje de la variación explicada por cada término del modelo, *P*: valor de probabilidad.

Termino	<i>gl</i>	χ^2	%	<i>P</i>
Condición	1	18232.2	79.780	<0.001
Área(Dosel)	1	9.7	0.042	0.646
Condición:Área	1	1102.2	4.823	<0.001
Error	104	3507.9	15.350	
Total	107	22851.9		

El análisis de covarianza para las semillas parasitadas germinadas y parasitadas no germinadas mostró que hay diferencia entre la proporción de semillas de las distintas condiciones ($P < 0.001$), la covariable área de dosel no mostró ser significativa ($P = 0.847$), y la interacción entre la condición y el área del dosel no mostró ser estadísticamente significativo ($P = 0.104$, Figura 10 y Cuadro 4). Por otra parte, de las semillas parasitadas emergieron larvas de Coleópteros de la familia Curculionidae y larvas de Lepidópteros de la familia Tortricidae.

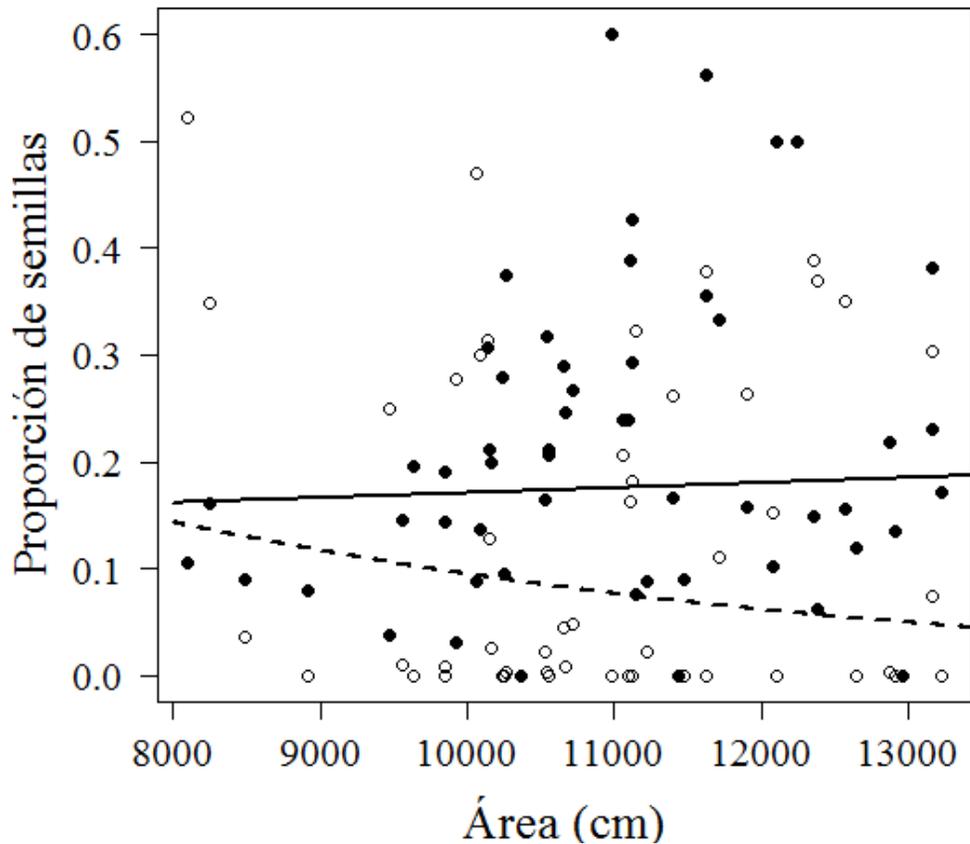


Figura 10. Análisis de covarianza, línea punteada corresponde a la condición parasitada germinada, línea continua corresponde a la condición parasitada no germinada. Área= dosel que cubren las exclusiones y el control. El comportamiento de la curva para la condición parasitada germinada muestra una disminución de la proporción conforme aumenta el área del dosel, la curva para la condición parasitada no germinada se mantiene constante al área del dosel, mostrando que no hay relación.

Finalmente los resultados del análisis para determinar si hay dependencia entre el número de semillas presente en el control y el número de grupos fecales presentes en las parcelas nos mostró que no hay relación entre estas dos variables ($gl=1, \chi^2=74.29, P=0.7816$), lo que me sugiere que los venados no tienen un efecto en el consumo de las semillas a pesar de que haya un uso de hábitat diferente en las parcelas.

Cuadro 4. Resultado del análisis de covarianza, para las semillas parasitadas en sus distintas condiciones (germinada y no germinada) y el área de dosel. *gl*: grados de libertad, χ^2 : Valor de Ji-Cuadrada, %: porcentaje de la variación explicada por cada término del modelo, *P*: valor de probabilidad.

Termino	<i>gl</i>	χ^2	%	<i>P</i>
Condición	1	437.18	18.377	<0.001
Área(Dosel)	1	0.78	0.032	0.847
Condición:Área	1	55.22	2.321	0.104
Error	104	1885.70	79.267	
Total	107	2378.90		

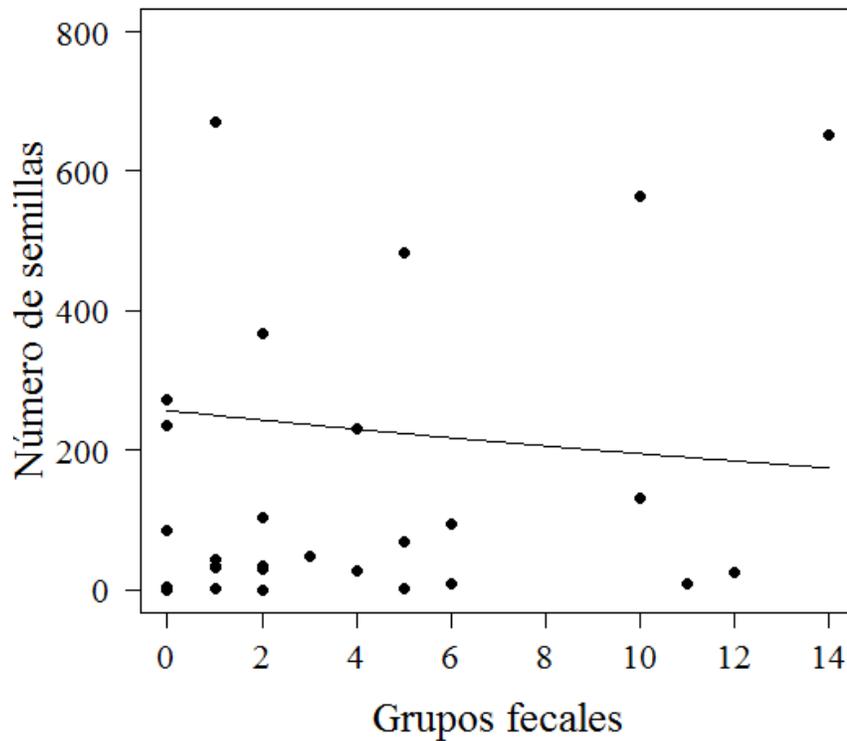


Figura 11. Relación entre el numero de grupos fecales y el numero de semillas presente en el control.

4. Discusión

La supervivencia de plántulas es una de las fases decisivas en el ciclo de vida de las plantas (Harper & White 1974). Nuestros resultados indican que las plántulas de encino dentro de la Reserva Estatal “Lázaro Cárdenas Flor del Bosque” tienen una gran supervivencia ya que las plántulas en ambos tratamientos presentaron similares probabilidades de supervivencia. Esta alta supervivencia de plántulas tiene un comportamiento similar a lo reportado por Beckage & Clark (2003) pues ellos encontraron una alta probabilidad de supervivencia de plántulas de *Q. rubra* en todos los microambientes en las que fueron evaluadas (claros de dosel, dosel cerrado, vegetación de sotobosque) a lo largo de 1,135 días de seguimiento. En otro estudio experimental relacionado con la supervivencia y crecimiento de plántulas de *Q. candicans*, *Q. crassifolia*, *Q. laurina*, *Q. rugosa* y *Q. segoviensis*, (López-Barrera et al. 2006) observaron una mayor supervivencia y crecimiento en los hábitats abiertos adyacentes a los hábitats con cobertura arbórea. Sin embargo la mayoría de los estudios indican que en especies de *Quercus* hay una baja supervivencia de plántulas y un factor limitante es la depredación, que puede ser realizada por algunos mamíferos como venados, conejos, ratones e insectos (Galford et al. 1991), además el ramoneo por venados o la acción del pisoteo por parte de estos puede reducir la habilidad de las plantas de competir por los recursos (Kullberg & Bergström 2001) y así poder pasar a la siguiente etapa de crecimiento. Nuestro estudio muestra que el ramoneo o el pisoteo producto de la presencia de los venados en la Reserva Estatal Flor del Bosque, no representa un factor que disminuya la supervivencia de las plántulas de encino en el sitio, tomando en consideración el tiempo de muestreo. Sin embargo diversos estudios muestran resultados diferentes, por ejemplo Perea et al. (2014) encontró una alta mortalidad (45.3%) en plántulas de *Quercus pyrenaica* causado por ramoneo de ungulados silvestres seguido del daño por jabalí (38.0%), Pulido & Díaz (2005) reportan que la mortalidad obtenida en su trabajo (17%) es por causa de el ramoneo que ejercen los ungulados, finalmente Gómez et al. (2003) establecen que el pisoteo de plántulas (37%) es mas importante frente al daño causado por ramoneo (1%).

Lo que podría estar ocurriendo es que algunas especies arbustivas tienen un efecto facilitador del establecimiento de las plántulas de encino, al proporcionar condiciones micro climáticas adecuadas (Rousset & Lepart 2000). Otra explicación es que las plántulas que han logrado un crecimiento subterráneo considerable podrían ser capaces de recuperarse de un evento de herbivoría intenso e inclusive de la defoliación completa (Tyler et al. 2006), probablemente la mayoría de las plántulas que

se siguieron en este estudio reunían esta condición. Otro factor importante y que se debe tomar en cuenta, es el tiempo durante el cual se realizó el seguimiento de las plántulas pues en este estudio fue de 270 días y en algunos otros estudios como el de Rossell et al. (2005) y Lucas et al. (2013), el seguimiento se realizó durante 5 y 16 años respectivamente; haciéndose notar que el seguimiento a largo plazo es muy importante; pues las respuestas de la planta entera al daño por herbivoría tales como la mortalidad, no son instantáneos, ya que a menudo son el resultado de la exposición prolongada al ramoneo o son exacerbados por el clima, así como como edad y el tamaño de la planta (Holland *et al.* 2013).

Un componente importante que puede influir en la supervivencia de plántulas, es la presencia de depredadores herbívoros como el venado cola blanca. Esta presencia de herbívoros se puede determinar por varios métodos entre ellos el de conteo de grupos fecales. En México se han realizado múltiples trabajos cuyo objetivo ha sido estimar la población de venados en hábitats templados (Sánchez-Rojas *et al.* 2009). La obtención de densidades por el método de conteo de grupos fecales tiene la ventaja de que no es necesario observar a los venados de manera directa, por lo que se causan pocos disturbios a la población y se pueden obtener tamaños de muestras mayores que con otros métodos (Ezcurra & Gallina 1981; Mandujano & Gallina 1995). La densidad promedio estimada para el periodo de muestreo fue de 3.462 ± 0.022 venados/km², la cual es similar a la obtenida en otros trabajos, por ejemplo, Piña & Trejo (2014) quienes obtuvieron una densidad de 1.06 ± 1.57 venados/km² en un bosque de pino-encino. El estudio de (Sánchez-Rojas *et al.* 2009), también muestra densidades similares reportando 2.1 ± 1.6 venados/km² en una UMA de un bosque templado. No obstante, en la Sierra Gorda de Querétaro reportan una densidad de 9.8 ± 8.6 venados /km² (Jiménez *et al.* 2006). Es importante tener en cuenta que la tasa de defecación utilizada en todos estos estudios ha sido diferente y esto podría generar que se tengan tasas más altas o más bajas, nosotros utilizamos la tasa de defecación ya establecida para la reserva, esto de alguna manera nos indica que nuestra densidad es confiable ya que, al tener la tasa de defecación obtenida con individuos de la misma reserva, eliminamos cualquier sub o sobre-estimación de la densidad para la reserva.

En cuanto a la densidad registrada por muestreo obtuvimos una densidad mayor en el primer y quinto muestreo correspondientes a los meses de agosto y de octubre respectivamente, esto puede deberse a que en estos meses hay mayor cantidad de alimento tanto herbáceo como arbustivo debido a

la época de lluvias (Gallina *et al.* 1981), y esto estaría provocando que los venados tengan un mayor uso del hábitat y por lo tanto tengamos una densidad mayor; sin embargo los resultados de (Aguilera-Reyes *et al.* (2013), sugieren que no existe una tendencia por parte de los venados a preferir algún estrato biológico en determinada época del año en bosques de pino-encino.

Otra posible explicación a una mayor densidad en el mes de octubre puede deberse a que el ciclo reproductivo anual de los venados comienza las primeras semanas de noviembre y previamente a este periodo las hembras presentan un ligero incremento en el patrón de actividad, a su vez los machos experimentan los principales cambios en el comportamiento y por lo tanto modifican su patrón de actividad durante esta época (Fulbright & Ortega 2007), por lo que es razonable que haya un mayor número de grupos fecales. A pesar de esta alta densidad podemos observar que los mamíferos herbívoros como el venado cola blanca no tiene impactos en la supervivencia de plántulas.

Por otra parte, la densidad más baja la obtuvimos en el mes de abril que coincide con la época de secas donde la disponibilidad de alimento es menor en comparación con la época de lluvias (Gallina *et al.* 1981). Cabe resaltar que dentro de la reserva existen sitios donde los venados se alimentan (comederos), esto puede provocar que los venados prefieran estos sitios y no se desplacen por toda la reserva, lo cual también podría explicar porque los venados no consumen plántulas de encino. Otro factor que puede explicar las densidades bajas en los últimos 3 muestreos es que durante la realización de este trabajo se llevaron a cabo actividades de rehabilitación del parque y de la Reserva, que derivaron en la presencia constante de trabajadores, introducción de maquinaria y camiones de carga provocando que los venados se alejaran de estos disturbios. Asimismo, Ortiz-Martínez *et al.* (2005) reportan que las perturbaciones ocasionadas por el tránsito de vehículos y trabajadores, así como ruido producido por el aprovechamiento forestal podrían afectar la presencia, así como las preferencias de hábitat de los venados, ocasionando cambios en la distribución de los venados, obligándolos a refugiarse en los sitios más alejados e inaccesibles, lejos de trabajadores, maquinaria y vehículos (Kilgo *et al.* 1998).

Si los venados evitan o prefieren ciertos hábitats entonces se encontrará un menor o mayor número de excrementos en estos hábitats (Galindo-Leal & Weber 1998),sin embargo a pesar de que tenemos un uso de hábitat diferente en las parcelas, los resultados de uso de hábitat y abundancia de

semillas para las distintas condiciones (g, ng, pg, png) nos indican que no hay una relación entre el número de grupos fecales y el número de semillas encontradas en las parcelas control, esto quiere decir que los venados no están consumiendo bellotas y están optando por otra fuente de recursos, esto difiere de lo encontrado por (Villareal et al. (2005) en la Mixteca Poblana, quien reporta un aporte porcentual en la dieta del venado por parte de la familia Fagaceae del 7.50% y específicamente para *Quercus glaucoides* de un 4.05 % en el periodo de noviembre a abril que es el periodo de secas.

Para la disponibilidad de semillas, los resultados nos indican que la proporción presente tanto de semillas germinadas, como no germinadas y de parasitadas tanto germinadas como no germinadas es diferente. Sin embargo una condición muy importante ya que dará paso a la siguiente etapa son las semillas germinadas, y en nuestro caso tenemos una proporción muy baja respecto a las semillas no germinadas. En primera instancia nos encontramos ante un factor limitante de la regeneración de los bosques de encino (Quintana-Ascencio *et al.* 1992), ya que es probable que la baja proporción de semillas germinadas se deba a que la colecta fue al interior del bosque donde las semillas se encuentran expuestas a una mayor depredación, a la acción de patógenos y competidores (Quintana-Ascencio *et al.* 1992). Por ejemplo, López-Barrera et al. (2006) estudiaron experimentalmente el efecto del tipo de hábitat sobre el porcentaje de germinación de *Q. crassifolia*, *Q. laurina* y *Q. rugosa* en bosques fragmentados de Chiapas al interior del bosque, borde o pastizal. Encontrando un mayor porcentaje de germinación y menor porcentaje de daño por depredadores de semillas en el pastizal, en comparación con el borde y el interior del bosque, lo cual enfatiza la importancia de la dispersión hacia sitios favorables, para el establecimiento exitoso de las plántulas de encino y tal vez sea una explicación al bajo número de semillas germinadas que obtuvimos dentro del bosque de encino.

Por otra parte la mayor proporción de semillas fue representada por la condición de semillas no germinadas; estos resultados son plausibles ya que se ha reportado que mediante la producción de una gran cantidad de bellotas, los encinos pueden llegar a inhibir a sus competidores potenciales en el sotobosque, que son principalmente herbáceas y gramíneas (Buckley *et al.* 1998). Otro factor que puede explicar el gran número de semillas no germinadas es que la capacidad germinativa se ve afectada por las condiciones ambientales como luz, temperatura y humedad (Gribko *et al.* 2002), en las parcelas donde evaluamos la producción de semillas el dosel ocupaba un gran porcentaje (50-80 %) lo que implica poca entrada de luz que es necesaria para la germinación. Es importante tener en cuenta

que las últimas colectas coincidieron con la época de secas, por lo tanto la humedad dentro del bosque fue menor y esto trajo como consecuencia que las semillas no germinaran.

La condición de semillas parasitadas germinadas fue la que presentó menor proporción (3.17 %), esto es similar a lo reportado por diversos estudios (Soria *et al.* 1999; Leiva & Fernandez-Ales 2005; Hou *et al.* 2010) pues estos han demostrado que la infestación por insectos en estas semillas causa una reducción significativa de germinación en comparación con semillas no parasitadas, indicando que la depredación pre-dispersiva de las bellotas es una de las restricciones para la regeneración, pues impide que la semilla tenga las condiciones óptimas para su desarrollo (Leiva & Fernández-Alés 2005; Hou *et al.* 2010). Las reservas del cotiledón han sido identificadas como el recurso principal para el desarrollo y crecimiento de semillas a plántulas (Hou *et al.* 2010), al estar parasitadas, las bellotas tendrían probabilidades casi nulas de germinar. No obstante, Hou *et al.* (2010) mencionan que el 52% de las bellotas infestadas pueden todavía germinar y llegar al estadio de plántula a pesar de que uno o ambos cotiledones hayan sido dañados por larvas de insectos lo que nos indica que estos fitófagos tienen acción directa sobre la germinación de las bellotas.

Por último en la condición de semillas parasitadas no germinadas se obtuvo un 17.83% respecto al total de semillas colectadas; estos resultados concuerdan con lo obtenido por (Díaz-Fleischer *et al.* 2010) en un bosque de niebla del estado de Veracruz donde registraron 21.6% de infestación por larvas de insectos en bellotas. También otros registros en bosques de España han presentado un 18-16.6 % de infestación (Leiva & Fernández-Alés 2005). Esto nos sugiere que la mayoría de las bellotas que son depredadas por insectos no llegan a germinar.

De acuerdo a todo lo anterior concluyo que a pesar de que la densidad de venados cola blanca mostró cambios a lo largo de los muestreos y el uso de hábitat es diferente en las parcelas evaluadas, esto no implicó que la supervivencia de las plántulas de encino se viera afectada, pues el ramoneo y el pisoteo no tuvieron efectos, además de que los venados tampoco tienen efectos en las bellotas pues no tuvimos una relación de uso de hábitat y semillas encontradas, esto podría estar beneficiando al bosque porque implica que la depredación post- dispersión no se está llevando a cabo por venados. Sin embargo, la depredación pre-dispersión es la que podría afectar la regeneración del bosque de encino, pues en nuestro estudio encontramos que el 21% de las semillas que se evaluaron resultaron estar

parasitadas.

Este trabajo nos permitió generar nuevas preguntas que sería importante evaluar para tener una idea más amplia de que es lo que está sucediendo dentro del bosque de encino, dichas preguntas son: ¿Cómo será la supervivencia de plántulas a largo plazo?, ¿Qué otros factores son los que están influyendo en la regeneración del bosque de encino?, ¿La depredación de bellotas es la que influirá en la estructura del bosque?, ¿Qué papel en su rol de herbívoros tienen los venados dentro de la reserva y que es lo que están consumiendo?

5. Bibliografía

Aguilera-Reyes, U., Sánchez-Cordero, V. & Ramírez-Pulido, J. (2013). Hábitos alimentarios del venado cola blanca *Odocoileus virginianus* (Artiodactyla : Cervidae) en el Parque Natural Sierra Nanchititla , Estado de México. *Rev. Biol. Trop.*, 61, 243-253.

Amezcuca, T., Sanginés, L. & Pérez-Gil, F. (2010). Especies vegetales potencialmente consumidas por herbívoros en un bosque de pino y encino en México . *Av. en Investig. Agropecu.*, 14, 85-97.

Ameztegui, A. & Coll, L. (2013). Unraveling the role of light and biotic interactions on seedling performance of four Pyrenean species along environmental gradients. *For. Ecol. Manage.*, 303, 25-34.

Ameztegui, A. & Coll, L. (2015). Herbivory and seedling establishment in Pyrenean forests: Influence of micro- and meso-habitat factors on browsing pressure. *For. Ecol. Manage.*, 342, 103-111.

Arizaga, S., Martínez-Cruz, J., Salcedo-Cabrales, M. & Bello-González, M.Á. (2009). *Manual de la biodiversidad de encinos michoacanos*. *Inst. Nac. Ecol.* Primera ed. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, Mexico.

Badano, E.I., García-Guzmán, J., Vergara-Briceño, C.H. & Martínez-Romero, L.E. (2012). Conservation value of a natural protected area in the state of Puebla Mexico. *Rev. Mex. Biodivers.*, 83, 834-846.

Barton, K.E. & Hanley, M.E. (2013). Seedling-herbivore interactions: insights into plant defence and regeneration patterns. *Ann. Bot.*, 112, 643-650.

Bates, D., Maechler, M., Bolker, B. & Walker, S. (2015). Fitting Linear Mixed-Effects Models Using (lme4).

Beckage, B. & Clark, J.S. (2003). Seedling Survival and Growth of Three Forest Tree Species : The Role of Spatial Heterogeneity. *Ecology*, 84, 1849-1861.

Bennett, L.J., English, P.F. & McCain, R. (1940). A study of deer populations by use of pellet-group

counts. *J. Wildl. Soc.*, 4, 398-403.

Buckley, D.S., Sharik, T.L. & Isebrands, J.G. (1998). Regeneration of Northern red oak : positive and negative effects of competitor removal. *Ecol. Soc. Am.*, 79, 65-78.

Case, R.L. & Kauffman, J.B. (1997). Wild ungulate influences on the recovery of willows, black cottonwood and thin-leaf alder following cessation of cattle grazing in northeastern Oregon. *Northwest Sci. Assoc.*, 71, 115-126.

Cervantes, L., Jornet, V., Pérez, G. & Remedios, S.L. (2015). Un modelo para la población del venado cola blanca en el parque «Flor del Bosque» de Puebla. En: *Elementos de modelación determinista* (eds. Cervantes, G.L., Ávila, P.R. & Oliveros, O.J.). Fomento editorial Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, México, p. 122.

Chambers, J.C. & MacMahon, J.A. (1994). A day in the life of a seed : movements and fates of natural and managed systems. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 25, 263-292.

Clark, D.B. & Clark, D.A. (1989). The role of physical damage in the seedling mortality regime of a neotropical rain forest. *Oikos*, 55, 225-230.

Crawley, M.J. (1983). Herbivory, the dynamics of plant-animal interactions. *Blackwell Sci. Ltd.*, 10, 437.

Crawley, M.J. (1992). Seed predators and plant population dynamics. En: *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*. (ed. Fenner, M.). CAB International, Inglaterra, pp. 167-182.

Crawley, M.J. (2013). *The R book*. John Wiley Sons Ltd. Second Edi. Wiley, United Kingdom.

Díaz, R.O. (2007). *Utilización de pastizales naturales*. Primera ed. Editorial Brujas, México.

Díaz-Fleischer, F., Hernández-Arellano, V., Sánchez-Velásquez, L., Cano-Medina, T., Cervantes-Alday, R. & López-Ortega, M. (2010). Investigación preliminar de la depredación de semillas en la germinación de las bellotas de *Quercus candicans* née. *Agrociencia*, 44, 83-92.

- Ezcurra, E. & Gallina, S. (1981). Biology and population dynamics of white-tailed deer in northwestern México. En: *Deer biology, habitat requirements, and management in western north america* (eds. Folliot, P.F. & Gallina, S.). Instituto de ecología A. C., México, pp. 77-108.
- Fox, G.A. (2001). Failure time analysis. En: *Design and analysis of ecological experiments* (eds. Scheiner, S.M. & Gurevitch, J.). New York US, pp. 235–266.
- Fox, J. & Weisberg, S. (2001). An {R} Companion to Applied Regression, Second Edition.
- Fulbright, T.E. & Ortega, J.A. (2007). *White-Tailed deer habitat: cology and management of rangelands*. first edic. Texas A&M University Press, Texas.
- Galford, J., Auchmoody, L.R., Smith, H.C. & Walters, R.S. (1991). Insects affecting establismen of northern red oak seedlings in Central Pennsylvania. En: *8th Central Hardwood Forest Conference*. Pennsylvania, pp. 271-280.
- Galindo-Leal, C. & Weber, M. (1998). *El venado de la Sierra Madre Occidental: ecología, manejo y Conservación*. First edit. Ediciones Culturales S.A. de C.V, México.
- Gallina, S., Maury, E. & Serrano, V. (1981). Food habits of white-tailed deer. En: *Deer biology, habitat requirements, and management in western north america* (eds. Folliot, P.F. & Gallina, S.). Instituto de ecología A. C., México, pp. 135-148.
- George, L.O. & Bazzaz, F.A. (1999). The fern understory as an ecological filter: growth and survival of canopy-tree seedlings. *Ecology*, 80, 833-845.
- Gómez, J.M., García, D. & Zamora, R. (2003). Impact of vertebrate acorn- and seedling-predators on a Mediterranean *Quercus pyrenaica* forest. *For. Ecol. Manage.*, 180, 125-134.
- Gracia, M., Retana, J. & Picó, F.X. (2001). Seedling bank dynamics in managed holm oak (*Quercus ilex*) forests. *Ann. For. Sci.*, 58, 843-852.
- Granados-Sánchez, D., Ruíz-Puga, P. & Barrera-Escorcía, H. (2008). Ecología de la herbivoría. *Rev. Chapingo Ser. Ciencias For. Y del Ambient.*, 14, 51-64.

Gribko, L.S., Schuler, T.M. & Ford, W.M. (2002). Biotic and abiotic mechanisms in the establishment of northern red oak seedlings: a review. *USDA For. Serv.*, 295, 18p.

Harper, J.L. & White, J. (1974). The demography of plants. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 5, 419-463.

Holland, E.P., Pech, R.P., Ruscoe, W.A., Parkes, J.P., Nugent, G. & Duncan, R.P. (2013). Thresholds in plant-herbivore interactions: predicting plant mortality due to herbivore browse damage. *Oecologia*, 172, 751-766.

Hou, X., Yi, X., Yang, Y. & Liu, W. (2010). Acorn germination and seedling survival of *Q. variabilis* : effects of cotyledon excision. *Ann. For. Sci.*, 67, 1-7.

Howe, H.F. (2008). Reversal of fortune: plant suppression and recovery after vole herbivory. *Oecologia*, 157, 279-286.

Janzen, D.H. (1971). Seed Predation by Animals. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 2, 465-492.

Jiménez, M.R.E., Aceves, L.D.R., Ortega, Urrieta, A.M. & López, G.C.A. (2006). Comparación de densidad y estructura de hábitat del venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*) en la Sierra de San Luís, Sonora y en la Sierra Gorda de Querétaro. En: *X Simposio sobre venados en México*. UNAM, México, pp. 113-122.

Kilgo, J.C., Labisky, R.F. & Fritzen, D.E. (1998). Influences of hunting on the behavior of White-Tailed deer : implications for conservation of the Florida Panther. *Soc. Conserv. Biol.*, 12, 1359-1364.

Koenig, W.D. & Knops, J.M.H. (2000). Patterns of annual seed production by northern hemisphere trees : a global perspective. *Am. Nat.*, 155, 59-69.

Kullberg, Y. & Bergström, R. (2001). Winter browsing by large herbivores on planted deciduous seedlings in Southern Sweden. *Scand. J. For. Res.*, 16, 371-378.

Leiva, M.J. & Fernández-Alés, R. (2005). Holm-oak (*Quercus ilex* subsp. *Ballota*) acorns infestation by insects in Mediterranean dehesas and shrublands its effect on acorn germination and seedling emergence. *For. Ecol. Manage.*, 212, 221-229.

- López-Barrera, F., Manson, R.H., González-Espinosa, M. & Newton, A.C. (2006). Effects of the type of montane forest edge on oak seedling establishment along forest-edge-exterior gradients. *For. Ecol. Manage.*, 225, 234-244.
- Lucas, R.W., Salguero-Gómez, R., Cobb, D.B., Waring, B.G. & Anderson, F. (2013). White-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) positively affect the growth of mature northern red oak (*Quercus rubra*) trees. *Ecosphere*, 4, 1-15.
- Mandujano, S. & Gallina, S. (1995). Comparison of deer censusing methods in tropical dry forest. *Wildl. Soc. Bull.*, 23, 180-186.
- Martínez-Romero, L.E. (2013). *Plan de manejo parque General Lázaro Cárdenas flor del bosque*. Puebla.
- Mitchell, R. (1977). Bruchid beetles and seed packaging by palo verde. *Ecology*, 58, 644-651.
- Mohr, D., Cohnstaedt, L.W. & Topp, W. (2005). Wild boar and red deer affect soil nutrients and soil biota in steep oak stands of the Eifel. *Soil Biol. Biochem.*, 37, 693-700.
- Moles, A.T., Warton, D.I. & Westoby, M. (2003). Do small-seeded species have higher survival through seed predation than large seeded species? *Ecology*, 84, 3148-3161.
- Muñoz, A. & Bonal, R. (2011). Linking seed dispersal to cache protection strategies. *J. Ecol.*, 99, 1016-1025.
- Nahed, J., Villafuerte, L., Grande, D., Pérez-Gil, F., Alemán, T. & Carmona, J. (1997). Fodder shrub and tree species in the highlands of southern Mexico. *Anim. Feed Sci. Technol.*, 68, 213-223.
- Nava-Sosa, I.J., Lindig-Cisneros, R., Del-Val, E. & Lara-Cabrera, S.I. (2010). Limitaciones para el establecimiento de plántulas en arenales de origen volcánico. *Boletín la Soc. Botánica México*, 87, 51-59.
- Opperman, J.J. & Merenlender, A.M. (2000). Deer Herbivory as an ecological constraint to restoration of degraded riparian corridors. *Soc. Ecol. Restor.*, 8, 41-47.

Ortiz-Martínez, T., Gallina, S., Briones-Salas, M. & González, G. (2005). Densidad poblacional y caracterización del hábitat del venado cola blanca (*Odocoileus Virginianus Oaxacensis* , Goldman y Kellog , 1940) en un bosque templado de la sierra norte de Oaxaca , México. *Acta Zool. Mex.*, 21, 65-78.

Perea, R., Valbuena-Carabaña, M., San Miguel, A. & Gil, L. (2014). El efecto de los ungulados silvestres sobre la supervivencia de las plántulas de *Quercus pyrenaica*: importancia del matorral no apetecido. *Cuad. la Soc. Española Ciencias For.*, 40, 167-174.

Pérez, P., López, F., García, F., Cuevas-Reyes, P. & González-Rodríguez, A. (2013). Procesos de regeneración natural en bosques de encinos: factores facilitadores y limitantes. *Biológicas*, 1, 18-24.

Perez, S., Mandujano, S. & Martínez-Romero, L.E. (2004). Tasa de defecación del venado cola blanca, *Odocoileus virginianus mexicanus*, en cautividad en Puebla, Mexico. *Acta Zool. Mex.*, 20, 167-170.

Pérez-Ramos, I.M. (2014). El milagro de regenerar en especies mediterráneas de *Quercus*. ¿Cómo serán los bosques del futuro? *Ecosistemas*, 23, 13-17.

Piña, E. & Trejo, I. (2014). Densidad poblacional y caracterización de hábitat del venado cola blanca en un bosque templado de Oaxaca, México. *Acta Zoológica Mex.*, 30, 114-134.

Pulido, F.J. & Díaz, M. (2005). Regeneration of a mediterranean oak: a whole-cycle approach. *Ecoscience*, 12, 92-102.

Queenborough, S.A., Metz, M.R., Valencia, R. & Wright, S.J. (2013). Demographic consequences of chromatic leaf defence in tropical tree communities: do red young leaves increase growth and survival? *Ann. Bot.*, 112, 677-684.

Quintana-Ascencio, P.F., González-Espinosa, M. & Ramírez-Marcial, N. (1992). Acorn removal , seedling survivorship , and seedlings growth of *Quercus crispipilis* in successional forests of the highlands of Chiapas , Mexico. *Bull. Torrey Bot. Soc.*, 119, 6-18.

R Core Team. (2015). R: A Language and Environment for Statistical Computing.

Rasband, W.S. (2010). ImageJ.

Rodríguez-Estévez, V., García, A., Mata, C., Perea, J.M. & Gómez, A.G. (2008). Dimensiones y características nutritivas de las bellotas de los Quercus de la dehesa. *Arch. Zootec.*, 57, 1-12.

Rossell, C.R., Gorsira, B. & Patch, S. (2005). Effects of white-tailed deer on vegetation structure and woody seedling composition in three forest types on the Piedmont Plateau. *For. Ecol. Manage.*, 210, 415-424.

Rousset, O. & Lepart, J. (2000). Positive and negative interactions at different life stages of a colonizing species (*Quercus humilis*). *J. Ecol.*, 88, 401-412.

Sánchez-Rojas, G., Aguilar-Miguel, C. & Hernández-Cid, E. (2009). Estudio poblacional y uso de hábitat por el venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*) en un bosque templado de la Sierra de Pachuca, Hidalgo, México. *Trop. Conserv. Sci.*, 2, 204-214.

Sanguinetti, J. & Kitzberger, T. (2009). Efectos de la producción de semillas y la heterogeneidad vegetal sobre la supervivencia de semillas y el patrón espacio-temporal de establecimiento de plántulas en *Araucaria araucana*. *Rev. Chil. Hist. Nat.*, 82, 319-335.

Shelton, A.L. & Inouye, R.S. (1995). Effect of browsing by deer on the growth and reproductive success of *Lactuca Canadensis* (Asteraceae). *Am. Midl. Nat.*, 134, 332-339.

Soria, F.J., Cano, E. & Ocete, M.E. (1999). Valoración del ataque de *Curculio elephas* (Gyllenhal) (Coleoptera, Curculionidae) y *Cydia* spp. (Lepidoptera, Tortricidae) en el fruto del alcornoque (*Quercus suber* Linné). *Boletín Sanid. Veg. Plagas*, 25, 69-74.

Therneau, T.M. (2015). A Package for Survival Analysis in S.

Tyler, C.M., Kuhn, B. & Davis, F.W. (2006). Demography and recruitment limitations of three oak species in California. *Q. Rev. Biol.*, 81, 127-152.

Valverde, T., Meave, J.A., Carabias, J. & Cano-Santana, Z. (2005). Organización de los seres vivos en poblaciones. En: *Ecología y medio ambiente* (ed. Trujano, G.). Pearson educación, México, p. 240.

Venable, W.N. s & Ripley, B.D. (2002). Modern Applied Statistics with S.

Villareal, E.-B.O.A., Cortes, M.I., Franco, G.F.J., Campos, A.L.E., Castillo, C.J.C. & Rodriguez-Castillo, J.C. (2005). Diversidad de la dieta del venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*), en la región Mixteca Poblana, México. *Therya*, 2, 2-5.

Villareal, J.G. (1986). Importancia cinegética y comportamiento del venado cola blanca (*Odocoileus virginianus texanus*) del noreste de México. En: *X Simposio sobre venados en México*. UNAM, México, pp. 123-138.

Weis, A.E. & Berenbaum, M.R. (1989). Herbivorous insects and green plants. En: *Plant-animal interaction* (ed. Abrahamson W.G.). McGraw-Hill, New York, pp. 123-162.