

<https://doi.org/10.15517/rev.biol.trop..v72i1.53407>

Producción y germinación de bellotas del roble andino *Quercus humboldtii* (Fagaceae) afectado por incendios recurrentes

Mauricio Aguilar-Garavito^{1, 2, 3*};  <https://orcid.org/0000-0002-3746-586X>

Edinson Sesquilé⁴;  <https://orcid.org/0000-0001-8753-9583>

Jordi Cortina-Segarra⁵;  <https://orcid.org/0000-0002-8231-3793>

Ángela Leguizamó⁶;  <https://orcid.org/0009-0009-7587-1955>

J. Sebastián Ruiz-Santacruz⁷;  <https://orcid.org/0000-0001-9577-8111>

1. Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Pontificia Universidad Javeriana, Carrera 7 No 43-82, Edificio 53, oficina 408B, Bogotá, Colombia; daguilar@javeriana.edu.co (Correspondencia*)
2. Conservación y Restauración de Ecosistemas, Departamento de Ecología, Universidad de Alicante, España.
3. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Paseo Bolívar 16-20, Bogotá-Colombia.
4. Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá, Colombia; esesquile@javeriana.edu.co
5. Departamento de Ecología e Instituto Multidisciplinar para el Estudio del Medio, Universidad de Alicante, España; jordi@gcloud.ua.es
6. Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia, Colombia; anngelitos@hotmail.com
7. Grupo Multidisciplinario de Investigación Socia., Universidad de Nariño, Colombia; sebastianruizsantacruz@gmail.com

Recibido 07-XII-2023. Corregido 20-III-2024. Aceptado 21-III-2024.

ABSTRACT

Production and germination of acorns from the Andean oak *Quercus humboldtii* (Fagaceae) affected by recurrent fires

Introduction: Anthropogenic disturbances, including wildfires, threaten the diversity of tropical Andean ecosystems. Consequently, 60-90 % of Colombian pre-Hispanic oaks have disappeared. Andean oak forests are dominated by *Quercus humboldtii*, the only South American species of Fagaceae which has high socioeconomic and biodiversity interests. The reproductive response of this species will condition its regeneration capacity and the persistence of oak forest. However, our knowledge about the effect of fire on this response is incipient.

Objective: To evaluate the production and germination of *Q. humboldtii* acorns in oak forests affected by recurring wildfires.

Methods: We monitored the production and germination of acorns from *Q. humboldtii* trees in fire and non-fire affected forests in the Eastern Andes of Colombia, Boyacá, Serranía de Iguaque, during 14 months. We also evaluated fire incidence, tree size, precipitation, temperature, and other site characteristics.

Results: Acorn production began 34 months after the fire. In burned oaks, the production of incompletely developed acorns (abortions) was almost nine times higher than viable acorns, and those with larger scar areas or many scars were more likely to produce abortions. Conversely, oaks of larger size, especially at the crown, tended to produce more acorns. The few viable acorns from fire-affected trees had smaller sizes and lower germination rates compared to those documented for unburned trees in existing literature. The unburned trees did not produce mature acorns, but abortion production was ten times lower than in the burned trees. Therefore, it is feasible that *Q. humboldtii* presents masting, and the unburned trees are in a low production cycle.



Conclusions: Fire, tree size, and masting drive acorn production in the Iguaque oak forests. These could affect the recruitment of the species due to a possible limitation in the source.

Key words: fruition; fruit production; germination; masting; reproductive phenology; wildfires.

RESUMEN

Introducción: Disturbios antropogénicos, incluyendo el incremento de los incendios, amenazan la diversidad de los ecosistemas andinos tropicales. Consecuentemente, 60-90 % de los robledales prehispanicos colombianos han desaparecido. Los robledales andinos son dominados por *Quercus humboldtii*, única Fagaceae suramericana con elevado interés socioeconómico y en biodiversidad. La respuesta reproductiva de esta especie condicionará su capacidad de regeneración y la persistencia de los robledales. Sin embargo, nuestro conocimiento sobre el efecto del fuego en dicha respuesta es incipiente.

Objetivo: Evaluar la producción y germinación de bellotas de *Q. humboldtii* en robledales afectados por incendios recurrentes.

Métodos: Durante catorce meses monitoreamos de la producción de bellotas y su germinación en árboles de *Q. humboldtii* de bosques afectados y no afectados por incendios en Boyacá de Iguaque. También evaluamos la incidencia de los incendios, el tamaño de los árboles, la precipitación, temperatura y otras características locales.

Resultados: La producción de bellotas inició 34 meses después del incendio. En los robles quemados la producción de bellotas con desarrollo incompleto (abortos) fue casi nueve veces mayor que la de bellotas maduras. Los árboles con mayor área de cicatriz o número de cicatrices fueron más propensos a producir abortos. Por el contrario, los robles con mayor tamaño suelen producir más bellotas. Las pocas bellotas maduras provenientes de los árboles quemados, presentaron menor tamaño y tasas de germinación en comparación a las bellotas de los árboles no quemados. Los árboles no quemados no produjeron bellotas maduras, pero la producción abortos diez veces inferior que en los árboles quemados. Es factible que *Q. humboldtii* presente vecería (*masting*) y los árboles no quemados estén en un ciclo de baja producción.

Conclusiones: El fuego, el tamaño del árbol y la vecería están controlando la producción de bellotas en los robledales de Iguaque. Los incendios podrían estar afectando el reclutamiento de la especie debido a una posible limitación en la fuente.

Palabras clave: fenología reproductiva; fructificación; germinación; incendios forestales; producción de frutos; vecería.

INTRODUCCIÓN

El norte de los Andes es una de las regiones biodiversas del planeta Tierra (Meyers et al., 2000; Olson & Dinerstein, 2002). Su riqueza ecosistémica, de especies raras y endémicas proporcionan invaluable beneficios para la humanidad. El agua, las materias primas, los escenarios espirituales, educativos y recreativos, son algunos de ellos. Sin embargo, desde la época precolombina más del 60 % de los ecosistemas del norte de los Andes se han alterado (Etter et al., 2008; Rodríguez et al., 2006). La deforestación, el uso agropecuario y los incendios de la vegetación han sido los principales motores de transformación y pérdida de estos ecosistemas (Correa-Ayram et al., 2020; MADS, 2015).

Los robledales andinos son un tipo de bosque dominado por *Quercus humboldtii* Bonpl. (roble andino), la única especie de *Quercus* Sudamericana (Avella, 2016; Nixon, 2006). La extensión de estos robledales se ha visto reducida entre un 60-90 % de su extensión prehispanica (Etter et al., 2008; Rangel-Ch, 2000). A pesar de las medidas de protección (Resolución 096/2006; Solano et al., 2005) aún se siguen viendo afectados por los mismos motores de transformación (Avella et al., 2015; Fernández-Méndez et al., 2016).

La producción de frutos es un proceso fundamental que sustenta las dinámicas naturales de reclutamiento y mantenimiento de la vegetación, así como para el restablecimiento de esta, en los ecosistemas disturbados (Dey et al., 2010; Ibarra-Manríquez et al., 2015). Además,

a través de las bellotas se da una importante interacción entre muchas especies de *Quercus* y los animales, ya que estas plantas dependen en gran medida la fauna para su dispersión y los animales de la disponibilidad de frutos para mantener sus poblaciones (Delgado-Fernández et al., 2017; López-Barrera & Manson, 2006; Ramos-Palacios & Badano, 2014). Sin embargo, las actividades humanas también han influido en las interacciones planta-animal, afectando la integridad funcional de los ecosistemas (Barragán et al., 2018). Es así como investigar las fases iniciales del ciclo de vida de las plantas contribuye a la identificación de alteraciones dicha dinámica (Jump et al., 2007; Wróbel & Zwolak, 2019). También proporciona información valiosa que puede contribuir al restablecimiento de los robledales (Ramos-Palacios & Badano, 2014).

Estudios fenológicos del roble andino han reportado la producción de bellotas durante dos épocas del año. Estas suelen ocurrir desde finales de la temporada seca y durante la temporada lluviosa (Burgos, 2015; Pacheco & Pinzón, 1997; Pardo & Chiquillo, 2002). Sin embargo, el efecto de los disturbios antrópicos sobre la producción de bellotas en *Q. humboldtii*, así como en otras especies de *Quercus*, ha sido poco estudiado.

En robledales de Norte América, la fragmentación de los bosques afecta la producción de bellotas, haciendo que, en los parches de bosque más pequeños, sea frecuente la producción de bellotas con desarrollo incompleto que caen al suelo (abortos; Ramos-Palacios et al., 2014). En robledales de Centro América, afectados por deforestación, Guariguata y Sáenz (2002) encontraron una mayor producción de bellotas en bosques que fueron talados selectivamente con respecto a los que no lo fueron. Por otra parte, en robledales mediterráneos, Jones et al., (2015) obtuvieron una mayor producción de bellotas en los bosques que habían sido incendiados.

En Colombia se ha observado que, en los robledales afectados por uso agropecuario, la producción de semillas del roble andino es menor que en los bosques menos disturbados

(González & Parrado, 2010). De igual forma, en robledales con mayor fragmentación e incidencia antrópica hay una mayor producción de bellotas abortadas (Pérez et al., 2013). Sin embargo, la respuesta del roble andino a los incendios forestales sólo se conoce a partir de observaciones anecdóticas (Avella, 2016), desconociéndose el efecto de los mismos sobre su fenología y los mecanismos de regeneración natural.

El macizo de Iguaque en Villa de Leyva-Colombia, es un ejemplo de la creciente incidencia de los incendios en la cobertura vegetal de la región Andina (Aguilar-Garavito et al., 2020). Sus laderas, luego de una intensa deforestación, se destinaron durante mucho tiempo para el uso agropecuario. Finalmente se generó un paisaje antropizado dominado por pasturas y matorrales que rodean algunos relictos de robledal y de páramo con distinto tamaño y grado de conservación. Debido a su alto valor socio ecológico, desde 1977 gran parte del macizo fue designado como área natural protegida de escala nacional, el Santuario de Fauna y Flora Iguaque-SFFI (Villarreal et al., 2017). A pesar de lo anterior, durante las últimas tres décadas, Iguaque ha sido afectado por incendios recurrentes (siete en 30 años), que han afectado alrededor del 28 % del área protegida, reduciendo y fragmentado el 45 % los bosques de roble remanentes que existían al suroccidente del macizo en 1970 (Aguilar-Garavito et al., 2020). El conocimiento de la incidencia de los incendios forestales en la producción de semillas es crucial para comprender la dinámica de regeneración del bosque y del reclutamiento del roble, así como para la elaboración de estrategias de gestión para proteger la biodiversidad y mantener el bienestar humano.

Este estudio indaga sobre el papel del fuego en la producción de bellotas del roble andino. Monitoreamos la producción y germinación de bellotas en robles afectados y no afectados por incendios. Lo anterior estuvo dirigido a responder las siguientes preguntas: 1) ¿Cuál es la cantidad de bellotas viables y abortadas que se cosechan de robles andinos afectados y no afectados por incendios? 2) ¿Existen diferencias



en el tamaño, biomasa y tasa de germinación de las bellotas viables provenientes de robles quemados, respecto a las bellotas que provienen de los robles no quemados? 3) ¿Los robles quemados producen una mayor cantidad de bellotas abortadas? 4) ¿Cuál es la relación entre la temperatura y la precipitación respecto la cantidad de bellotas producidas por robles andinos afectados y no afectados por incendios?

MATERIALES Y MÉTODOS

Descripción del roble andino: *Quercus humboldtii* (Fagaceae) es un árbol de copa globosa, entre 15 y 30 m de altura (Mahecha et al., 2010). Es una especie monoica, sus flores amarillentas, pequeñas y en racimo son polinizadas por el viento e insectos (Palacio & Fernández, 2006). El fruto es una bellota (fruto seco, tipo nuez, característico de las especies de *Quercus*) recalcitrante marrón. Su dispersión primaria es por gravedad y, posteriormente pueden ser redistribuidas o predadas, por ardillas (*Sciurus granatensis* Humboldt), tinajos (*Cuniculus taczanowskii* Stolzmann y *C. paca* Linnaeus), armadillos (*Dasyprocta punctata* Gray), sainos (*Tayassu tajacu* Linnaeus), zarigüeyas (*Didelphys marsupialis* Linnaeus) y aves medianas (Guerrero-Rodríguez et al., 2010). Su fenología varía según la localidad y puede presentar vejería (*masting*), con máximos periódicos separados hasta tres años (Gómez & Toro, 2007). La producción y caída de hojas se da durante todo el año, y la producción de flores y frutos es bimodal (Burgos, 2015). La producción de bellotas se suele dar desde mediados de la temporada seca y durante toda la temporada lluviosa (Pérez et al., 2013). El desarrollo de la bellota comprende entre cuatro a siete meses (Gómez & Toro, 2007). Éstas no tienen dormancia y germinan de dos a cuatro meses después de caer (Sepúlveda et al., 2014). Un árbol sano puede llegar a producir entre 5 kg a 8 kg de bellotas (150 a 500 bellotas/kg; Nieto & Rodríguez, 2004), con tasas de germinación en campo que alcanzan el 20 %, y el 80 % en vivero (Fernández, 2014; Moreno & Cuartas, 2014).

Área de estudio: Este estudio comprende dos relictos de robledal uno afectado por incendios recurrentes y el otro no. Están ubicados sobre la vertiente occidental de la cordillera Oriental, al sur del Corredor de Robles Guantiva-La Rusia-Iguaque (Armenteras et al., 2003; Solano et al., 2005) en la Provincia del Alto Ricaurte-Boyacá (Fig. 1). Altitudinalmente la Provincia comprende entre 2 200 y 3 890 m de elevación. Climatológicamente presenta un gradiente de temperatura que disminuye con la elevación, así como de precipitación, que se incrementa de sureste a noroeste. Presenta una temperatura media de 16.3 °C a 2 200 m de elevación y de 5 °C a 3 800 m. Por su parte la precipitación media anual al sureste del macizo alcanza los 683 mm, alrededor del municipio de Villa de Leyva es de 953 mm y al noreste de 1 853 mm. Las lluvias tienen una distribución bimodal, con máximos entre marzo-abril y octubre-noviembre. El primer periodo de lluvias es el más intenso, con 201 mm en promedio, y el más seco ocurre en los meses de diciembre a febrero, con un promedio mensual de 40 mm (Villarreal et al., 2017).

El robledal incendiado (RQ) es un relicto bosque que hace parte de la Reserva de la Sociedad Civil Robledales, situada en la vereda Sabana Alta del municipio de Villa de Leyva (5°40'21.08" N & 73°29'22" W). Colinda al Oriente con el SFFI y su extensión es de 5 ha, distribuidas en un rango altitudinal entre 2 422 y 2 500 m. de elevación. Este relicto es alargado y estrecho, se encuentra rodeado por una matriz de herbazales arbustivos y pasturas, los cuales lo separan entre 0.3 km a 1 km de otros robledales de forma y tamaño similar. Este robledal, así como la vegetación aledaña, han presentado una frecuencia de tres incendios en los últimos 30 años, los cuales ocurrieron en 1990, 1994 y 2015 (Aguilar-Garavito et al., 2020).

El robledal no incendiado (RnQ) pertenece a la Reserva de la Sociedad Civil Iguakan, ubicándose en la vereda Saavedra de Roncancio, del municipio de Gachantivá (5°42'34.48" N & 73°29'21" W), a 7 km de RQ. Presenta una extensión de 15 ha, que abarcan un rango altitudinal entre 2 440 y 2 530 m. de elevación. El

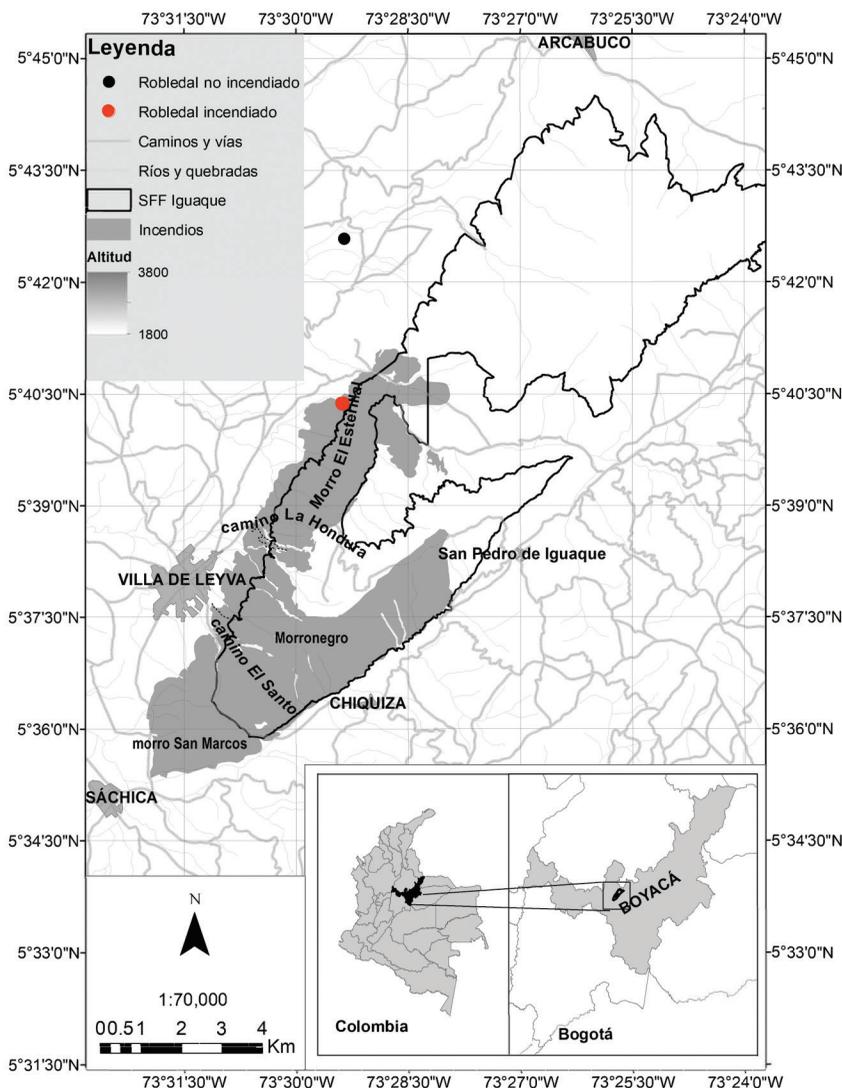


Fig. 1. Ubicación del robleal no incendiado (RnQ), punto negro y el robleal incendiado (RQ), punto rojo, en la provincia del Alto Ricaurte y del Macizo de Iguaque, departamento de Boyacá, Colombia. Cartografía realizada por: P.J. Isaacs-Cubides. / **Fig. 1.** Location of the not set on fire oak forest (RnQ), black spot and the set on fire oak forest (RQ), red spot, in Alto Ricaurte province and Macizo de Iguaque, Boyacá department, Colombia. Cartography made by P. J. Isaacs-Cubides.

robleal está inmerso en una matriz agropecuaria y no se evidenciaron incendios en las imágenes de sensores remotos (Aguilar-Garvito et al., 2020) ni en los reportes Oficiales de Incendio (UNGRD, 2023).

La selección de estos bosques se realizó a partir de la cartografía de incendios de Iguaque (Aguilar-Garvito et al., 2020) y se tuvieron en cuenta criterios como la facilidad de acceso, un

régimen similar de uso histórico (excepto los incendios) y similitud tanto en rango altitudinal como en la relación perímetro-área del parche (0.22 RQ y 0.20 RnQ).

Colecta de Datos: El estudio lo realizamos desde junio del 2018 (fecha en que las bellotas aun no caían en RQ) hasta julio del 2019. La producción de bellotas la evaluamos de



acuerdo con los métodos (ajustados) de González y Parrado (2010), Stevenson et al., (2005) y Stevenson y Vargas (2008). Para esto, en cada robledal seleccionamos diez árboles, separados entre sí por una distancia mínima de 100 m. Bajo sus copas distribuimos en triángulo equilátero tres trampas de semilla circulares (1.5 m² de diámetro y 1.5 m de alto). Las trampas estaban compuestas por una malla de nylon de 1 × 1 mm de ojo y 0.8 m de profundidad. Dicha malla era sostenida por un aro metálico y tres tubos de PVC, los cuales clavamos, dejando una altura de 1.5 m desde el suelo hasta el aro.

Características de los árboles productores de bellotas: Medimos el diámetro a la altura del pecho (DAP) de cada árbol estudiado, su altura total, el área proyectada de su copa y su distancia hasta el borde del fragmento de bosque. Adicionalmente, en los árboles del robledal incendiado, contamos el número de cicatrices generadas por fuego sobre el tronco y medimos su área. Para esto, asumimos que las cicatrices tenían forma triangular (SF2), por lo que medimos su base y altura para determinar el área del triángulo de la cicatriz. Estas variables dan una aproximación de la frecuencia y severidad de los incendios sobre los árboles (Dickinson & Johnson, 2001; USDI National Park Service, 2003)

Colecta y procesamiento de bellotas: Mensualmente, recogimos y contamos todas las bellotas encontradas en cada trampa, las cuales, transportamos al laboratorio en bolsas de papel debidamente etiquetadas. Allí, clasificamos las bellotas viables o abortos (Ramos-Palacios et al., 2014) de acuerdo con su coloración, tamaño y diferenciación de estructuras (Pardo & Chiquillo, 2002; Zabala, 2004). También las pesamos (balanza digital 0.1 g de precisión) y medimos cada bellota en su diámetro polar y ecuatorial (calibrador digital 0.01 mm de precisión). Determinamos la producción de bellotas por árbol, considerando la superficie de las trampas. Durante el estudio no se reportaron daños en las trampas. La pérdida de bellotas por rebote la estimamos lanzando 100

bellotas en cinco repeticiones desde una altura de 10 m hacia una trampa idéntica a las utilizadas durante el estudio.

Germinación de bellotas: Determinamos la tasa de germinación de las bellotas viables. Trasladamos las muestras al vivero utilizando bolsas plásticas selladas y etiquetadas. Refrigeramos las muestras a 4 °C para disminuir la pérdida de viabilidad por desecación (Gómez & Toro, 2007). Como máximo transcurrieron dos días desde la recolección en las trampas hasta la siembra en vivero. Inmediatamente allí, pusimos a germinar las bellotas siguiendo las recomendaciones de Gómez y Toro (2007). En el invernadero, distribuimos y sembramos las bellotas al azar. Utilizamos bandejas plásticas de germinación (30 cm de profundidad) y un sustrato estéril (tierra negra cernida, cascarilla de arroz y hojarasca del robledal en proporción volumétrica 60/30/10). Etiquetamos la procedencia de las muestras en cada bellota sembrada. Ubicamos las bandejas en el centro del invernadero y semanalmente las rotamos entre sí cambiando el sitio de cada bandeja. Con esto buscábamos garantizar que cada bandeja estuviera expuesta a las mismas condiciones de invernadero durante el mismo tiempo. Aplicamos riego diario (07:00 y 17:00 h) manualmente. Semanalmente registramos la germinación de las bellotas y el incremento en altura y diámetro de las plántulas hasta que tuvieron más de cuatro pares de hojas verdaderas y 8 cm de altura. El proceso se completó en nueve semanas (SF1).

Ubicación y condiciones de vivero para la germinación: El vivero se localiza a 30 km al Suroeste (220 °) del RQ. (5°24'49.96" N & 73°42'26.46" W). Su elevación es de 2 550 m. La precipitación, temperatura, humedad relativa y evaporación promedio anual son: 1 108 mm, 15 °C, 71 y 76 % y 1 180 mm, respectivamente. Consta de un invernadero plástico y estructura en madera (28 m² de área y 3.5 m de alto), con malla negra del 45 % en el techo, a 2.5 m del suelo.

Procesamiento y análisis de datos: Comparamos la medias y desviación estándar para el número, peso y tamaño de las bellotas viables y abortadas obtenidas de los robles afectados y no afectados por incendios. De igual forma examinamos el DAP, la altura, cobertura de la copa, el número y área de las cicatrices de los árboles seleccionados en cada robledal. Luego, empleamos el test de comparación de medias *Welch* (función *t.test*, paquete “*stats*” del software R; R Core Team, 2023). Previamente comprobamos la normalidad y homocedasticidad de las muestras mediante los test de *Shapiro-Wilk* y *F de Fisher*, con las funciones *shapiro.test* y *fisher.test* del paquete “*stats*”, software R (R Core Team, 2023). Posteriormente, utilizamos la técnica de remuestreo o *bootstrapping* con un total de 10 000 remuestreos para la media, empleando la función “*boot*”, paquete del software R (R Core Team, 2023).

Adicionalmente, analizamos el efecto de las características estructurales y la incidencia de incendios en los árboles sobre la producción de bellotas abortadas. Aplicamos modelos lineales mixtos generalizados (GLMER). Los modelos los ajustamos para incluir un efecto aleatorio por árbol. Antes de la modelización, seleccionamos la familia de distribución de probabilidad que mejor se ajustaba a la variable de respuesta (Rigby & Stasinopoulos, 2005). También evaluamos los factores de inflación de la varianza (VIF), para reducir la multicolinealidad de las variables predictoras dentro de los modelos (Fox & Monette, 1992).

Eliminamos gradualmente de los modelos las variables altamente correlacionadas ($VIF > 2$) y los volvimos a calcular hasta que su VIF fue inferior a dos (Zuur et al., 2010). Posteriormente, utilizamos una regresión por pasos (Venables & Ripley, 2002) para seleccionar el modelo con el criterio de información de Akaike (AIC) más bajo (Burnham, 2003; Burnham & Anderson 2002; Säfken et al., 2018), se evaluó el ajuste y rendimiento predictivo de los modelos con AICc más bajo. Estos procedimientos los realizamos con el software R, paquetes: ‘*cAIC4*’, ‘*BiodiversityR*’, ‘*carR*’, ‘*funrar*’, ‘*ggplot2*’, ‘*gamlss*’, ‘*lm4*’, ‘*reshape*’, ‘*tidyr*’, y ‘*vegan*’ (R Core Team,

2023). Para el GLMER se utilizaron las funciones *glmer* (Bates et al., 2015), *fitDist* (Rigby & Stasinopoulos, 2005), *stepAIC*, (Burnham & Anderson, 2002; Säfken et al., 2018) y VIF (Fox & Weisberg, 2019).

Condiciones climáticas y cosecha de bellotas: Empleamos los registros de temperatura media mensual y precipitación mensual de los años 2018 y 2019 (24 observaciones) de la estación climatológica del IDEAM número 24015300 (la más cercana a los robledales de estudio). Esta estación se ubica en el municipio de Villa de Leyva, Boyacá (5°39’21” N & 73°32’38.2” W), a 2 215 m de elevación (IDEAM, 2023). Comparamos la producción de bellotas con los datos de temperatura y precipitación media mensual. Con esta información calculamos el Coeficiente de Correlación de Spearman (Bratsas et al., 2018; R Core Team, 2023) utilizamos las funciones *cor.test* y *spearman*, paquete “*gginference*” del software R. Como los datos pueden estar auto-correlacionados en el tiempo, indagamos si las series eran estacionarias (la media y varianza no cambian con el tiempo ni siguen una tendencia). Para esto, realizamos un análisis de series de tiempo incluyendo el cálculo de la Función de Auto correlación (ACF), la Función de Auto Correlación Parcial (PACF) y la prueba de estacionalidad de Dikey-Fuller (Said & Dickey, 1984; Banerjee et al., 1993). De acuerdo con lo anterior, no fue necesario realizar ningún tratamiento a los datos originales y se continuó con la estimación de la Función de Correlación Cruzada (CCF). Para realizar estos análisis utilizamos las funciones *adf.test*, *acf*, *pacf* y Dikey-Fuller en el paquete “*tseries*” del software R (R Core Team, 2023; Trapletti et al., 2018).

RESULTADOS

Cosecha de bellotas y germinación: La pérdida de bellotas por fuera de las trampas fue del 10 %. Es decir que, de cada 100 bellotas que caían en una trampa se perdían 10 por rebote. En el robledal incendiado la cosecha total fue de 41.2 bellotas/m² (1 855 en total), de



las cuales 35.5 bellotas/m² (86.1 %, 1 598 total) fueron abortos y 5.7 bellotas m² fueron viables (13.9 %, 257 total, Tabla 1). En este robleal la cosecha de bellotas abortadas inició en junio y las viables en agosto de 2018 (Fig. 2).

La cosecha principal de bellotas abortadas en el robleal incendiado comprendió seis meses (junio a diciembre) y tuvo su pico máximo en agosto (el 35 % de la cosecha total y el 42 % bellotas abortadas). Desde

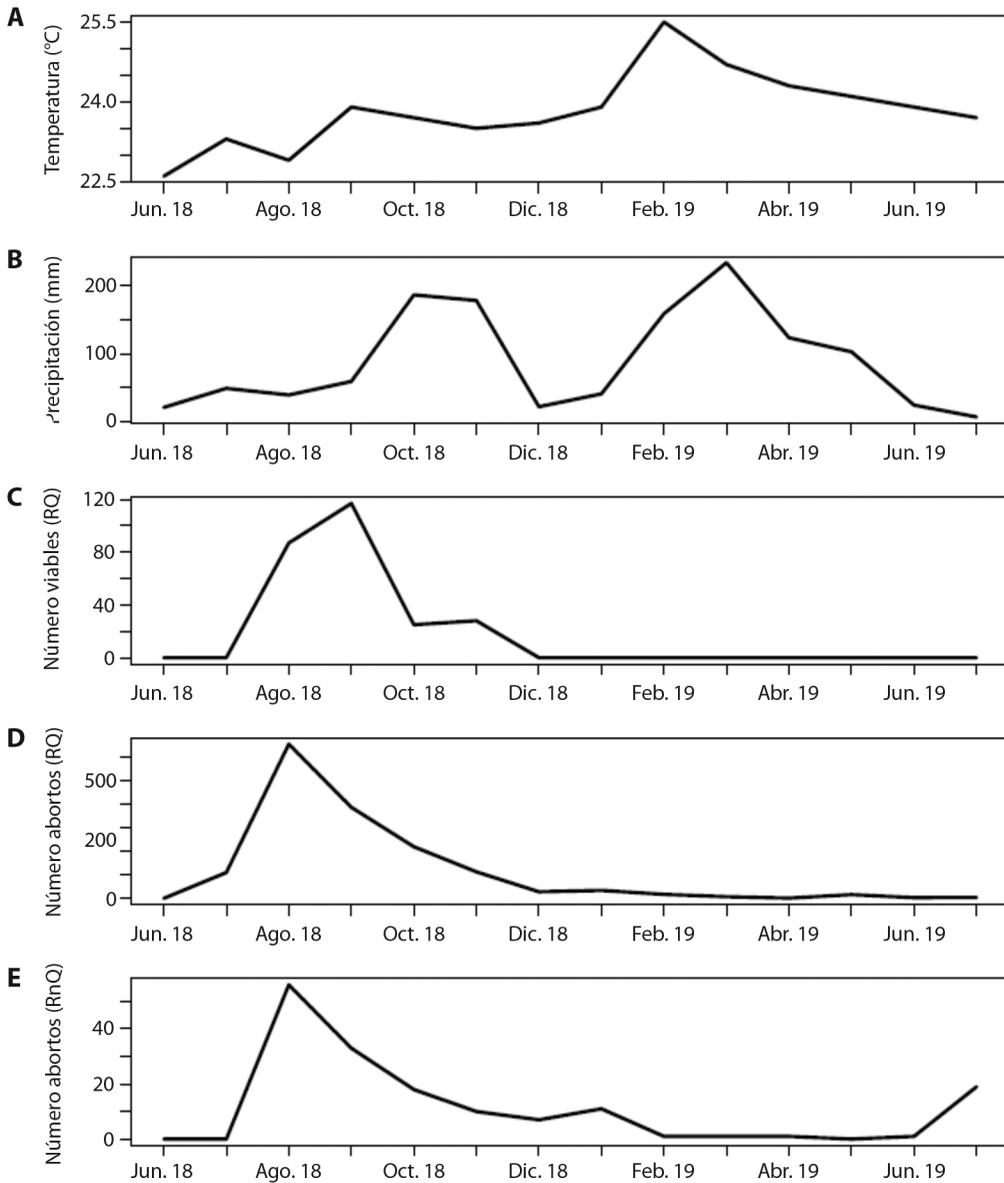


Fig. 2. A) Temperatura y B) precipitación en Villa de Leyva. C) Número total de bellotas viables en un robleal incendiado (RQ). D) Número total de abortos de *Q. humboldtii*, producidos en un robleal incendiado (RQ). E) Número total de abortos de *Q. humboldtii*, producidos en un robleal no incendiado (RnQ). Periodo junio 2018 y julio 2019. / **Fig. 2.** A) Temperature and B) precipitation in Villa de Leyva. C) Number of viable acorns in a fire oak forest (RQ). D) Number of *Q. humboldtii* aborted acorns, in a fire oak forest (RQ). E) Number of *Q. humboldtii* aborted acorns, in a non-fire oak forest (RnQ). Period June 2018 and July 2019.

Tabla 1

Densidad total (m^2) y promedio de bellotas viables y abortadas de *Q. humboldtii* por árbol en robledales incendiado y no incendiado incluyendo los datos de este y otros estudios. Se indica media y desviación estándar. / **Table 1.** Total density (m^2) and mean viable and aborted acorns from *Q. humboldtii* by tree in set on fire and not set on fire oak forests including data from this and other studies. Mean and standard deviation are indicated.

Estudio	Total de bellotas m^2		Media de bellotas m^2		No de árboles	Trampas árbol	Total trampas	Área trampa (m^2)	Meses estudio
	Viables	Abortos	Viables	Abortos					
Robledal incendiado RQ (este estudio)	5.7 (13.9 %)	35.5 (86 %)	0.4 ± 0.2	2.5 ± 1.1	10	3	30	1.5	14
Robledal no incendiado RnQ (este estudio)	0	3.5 (100 %)	0	0.3 ± 0.1	10	3	30	1.5	14
Robledal no incendiado Fernández, 2014	3.1 (100 %)	No reportó	0.2 ± 0.1	No reportó	11	4	44	1	12
Robledal no incendiado AP. González & Parrado, 2010	11.3 (68.3 %)	5.2 (32 %)	0.6 ± 0.1	0.5 ± 0.1	11			1.5	5
Robledal no incendiado C. González & Parrado, 2010	27.5 (72 %)	10.7 (28 %)	1.5 ± 0.1	1.0 ± 0.1	15	No reportó		1.5	5

noviembre la cosecha se mantuvo por debajo de 0.6 abortos/ m^2 por mes (28 abortos en total, 1.5 % de cosecha total y 1.8 % y de abortos) y fue decreciendo hasta llegar a 0.1 abortos/ m^2 (cuatro abortos en total) al finalizar el estudio (Fig. 2). Las bellotas viables se cosecharon durante cinco meses (julio a diciembre), tuvieron su pico máximo en septiembre (2.6 bellotas/ m^2 , 117 bellotas viables en total; 6.3 % de cosecha total y 45.5 % de bellotas viables) y finalizó en diciembre de 2018 con 0.6 bellotas viables/ m^2 (28 bellotas viables en total; 1.5 % de la cosecha total y 10.9 % de bellotas viables), posterior a este periodo no se obtuvieron más bellotas viables.

Por otra parte, en el robledal no incendiado, no se cosecharon bellotas viables durante el periodo de estudio. La cosecha de bellotas abortadas fue de 3.5 abortos/ m^2 (158 abortos en total; Tabla 1). El periodo de producción en este robledal inició en julio de 2018, agosto de 2018 fue el mes de máxima cosecha (1.2 abortos/ m^2 , 56 abortos o el 34.5 % de la producción total). En los meses siguientes la cosecha fue descendiendo hasta a diciembre de 2018 donde se cosecharon 0.2 abortos/ m^2 (siete abortos en total). En enero incrementó ligeramente la cosecha a 0.2 abortos/ m^2 , 11 abortos en total, pero decreció nuevamente en febrero de 2019 a 0.02 abortos/ m^2 (un aborto en total). Esta cantidad mensual de bellotas se mantuvo hasta julio de

2019, cuando ocurrió un nuevo incremento (0.4 abortos/ m^2 , 19 abortos en total, Fig. 2).

Encontramos que la cosecha total y la media mensual de bellotas viables y abortadas entre los robledales incendiado y no incendiado es distinta (Tabla 1, SF3). Mientras que de los árboles del robledal incendiado se cosecharon bellotas viables (0.4 ± 0.2 bellotas/ m^2 por árbol) y muchos más abortos (2.5 ± 1.1 abortos/ m^2 por árbol), en el robledal no incendiado solo cosecharon abortos (0.3 ± 0.1 abortos/ m^2 por árbol). De acuerdo con el test de Welch existen diferencias estadísticamente significativas (Welch t-test, $t=5.7029$, $df = 188.83$, $P = 4.45^{-08}$) en la cosecha de abortos de ambos robledales.

También, observamos que fue mayor el peso y tamaño promedio de las bellotas abortadas del robledal no incendiado (peso: $1.62 \text{ g} \pm 0.14$, diámetro ecuatorial: $1.48 \text{ mm} \pm 0.1$ y diámetro polar: $1.4 \text{ mm} \pm 0.02$) que de los abortos del robledal incendiado (peso: $1.13 \text{ g} \pm 0.11$, diámetro ecuatorial: $0.81 \text{ mm} \pm 0.06$ y diámetro polar: $0.68 \text{ mm} \pm 0.07$). Según el test de Welch existen diferencias en el peso fresco (Welch t-test, $t=5.2968$, $df = 234.8$, $P = 2.709^{-07}$), así como en el tamaño ecuatorial (Welch t-test, $t=12.733$, $df = 338.79$, $P = 2.2^{-16}$) y polar (Welch t-test, $t=18.551$, $df = 357.82$, $P = 2.2^{-16}$) de las bellotas abortadas entre ambos robledales.

Finalmente, todas las bellotas viables (257 bellotas en total) del robledal incendiado



Tabla 2

Porcentaje de germinación, peso y tamaño de bellotas viables de *Q. humboldtii* de un robleal incendiado y otro no incendiado. Se indica la media y la desviación estándar. / **Table 2.** Germination percentage, weight and size of viable acorns from *Q. humboldtii* in a set on fire oak forest and in a not set on fire one. Mean and standard deviation are indicated.

Estudio	Germinación (%)	N	Tipo semilla	Peso (g) media	Diámetro (mm)	
					Polar	Ecuatorial
Robledal incendiado RQ (este estudio)	15	257	Pequeña	5.0 ± 0.9	20.5 ± 0.4	21.3 ± 0.5
Robledal no incendiado (Vivero el Nativo, datos no publicados).	78	300	Grande	15.6 ± 0.7	34.1 ± 0.9	28.6 ± 0.6
Robledal no incendiado (Moreno & Cuartas, 2014).	64	600		No reportó		
Robledal no incendiado (Fernández, 2014).	63	800	Pequeña	10.0	23.3	24.4
Robledal no incendiado (Paz & Paz, 2012).	89	300				
Robledal no incendiado (Gómez & Toro, 2007).	75		No reportó		25.0	22.0
Robledal no incendiado lote Bogotá (Hernández, 2006).	64	1 330	Pequeña			
Robledal no incendiado lote Arcabuco-Villa de Leyva (Hernández, 2006).	50	236	Pequeña		No reportó	
Robledal no incendiado lote Santander (Hernández, 2006).	100	484	Grande			
Robledal no incendiado (CAR, 1984).	80			No reportó		

fueron llevadas al vivero, de las cuales tan solo germinaron 38 bellotas, es decir el 14.8 % de las bellotas viables o el 2 % de la cosecha total (Tabla 2, SF1).

Características de los árboles estudiados y la cosecha de frutos: Encontramos un mayor tamaño en los robles no quemados que en los robles quemados. El área de copa promedio

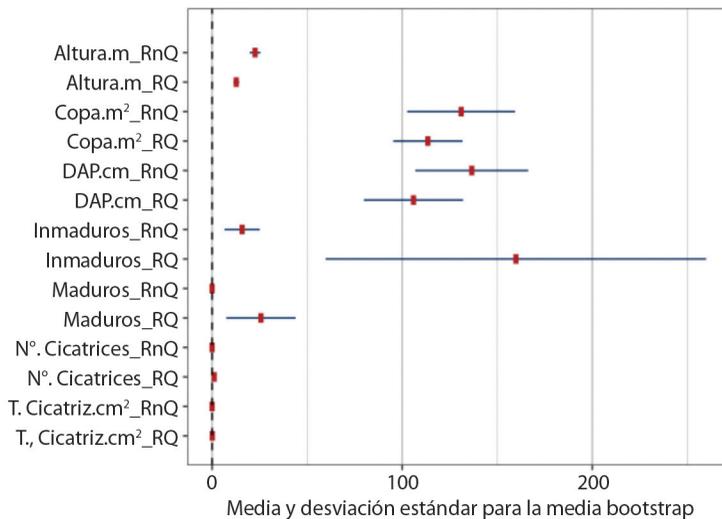


Fig. 3. Relación entre la cosecha de bellotas y características de los árboles productores de este estudio (DAP, Altura, área de la copa, número y área de cicatrices producidas por fuego). Se presenta la media y desviación estándar para la media *Bootstrap* del número de frutos. / **Fig. 3.** Acorn harvest and characteristics of the producing trees from this study (DBH, height, treetop area, quantity and area of scars produced by fire). The average and standard deviation for the Bootstrap average of the number of fruits is presented.

Tabla 3

Parámetros del mejor modelo para la cosecha de bellotas inviables (abortos) y criterio AIC explicada. / **Table 3.** Parameters for the best model for the harvest of not viable acorns (abortions) and AIC criteria explained.

Respuesta	Modelo	Familia modelo	Modelos testeados	AIC	df	Efectos fijos	Estimación	se	z	p
Número bellotas inviables (abortos)	Robledal + DAP + altura + área de la copa + Tamaño de la cicatriz + (1 árbol)	GLMR Poisson (log)	12	195	13	RQ	7.57	0.55	13.77	3.6 ⁻⁴³
						RnQ	-1.26	0.22	-5.72	1.1 ⁻⁸
						DAP	-0.03	0.01	-7.65	2.1 ⁻¹⁴
						Altura	-0.21	0.03	-6.63	3.4 ⁻¹¹
						Área Copa	0.01	0.01	7.79	6.9 ⁻¹⁵
						Área cicatriz	1.21	0.12	9.92	3.3 ⁻²³

El modelo y los coeficientes de las variables son significativos ($P < 0.05$). / The model and coefficients of the variables are significant ($P < 0.05$).

y desviación estándar para la media *bootstrap* en los árboles no quemados ($131.0 \pm 14.5 \text{ m}^2$) fueron mayores que los robles quemados ($114.0 \pm 9.3 \text{ m}^2$; Fig. 3). La altura de los árboles no quemados (RnQ $23.0 \pm 1.5 \text{ m}$, RQ $13.0 \pm 1.0 \text{ m}$) y su diámetro (RnQ $137.0 \pm 15.1 \text{ cm}$, RQ $106.1 \pm 13.4 \text{ m}$) también fueron mayores que las de los árboles quemados. Finalmente, el número de cicatrices (1.1 ± 0.3) y área de cicatriz ($0.1 \pm 0.1 \text{ cm}^2$) fueron parámetros exclusivos de los robles quemados.

El modelo más parsimonioso (Tabla 3) para la cosecha de bellotas muestra que el número de bellotas abortadas se relaciona positivamente con los bosques incendiados, así como con los robles con una mayor área de cicatriz (mayor severidad o frecuencia de incendios) y una menor área de copa. Por el contrario, el número de abortos disminuyó en los bosques no incendiados o si los árboles tienen un mayor tamaño (SF4).

Clima y cosecha de bellotas: La cosecha de bellotas en ambos robledales ocurrió principalmente durante la segunda temporada seca y la segunda temporada lluviosa del año (entre julio y noviembre de 2018). El inicio de la cosecha de bellotas abortadas coincidió con la mitad de temporada seca, pero la cosecha de bellotas viables y el pico máximo de abortos ocurrió en el mes de agosto, es decir, durante la transición hacia la temporada de lluviosa. A

partir de aquí la empezó a decrecer hasta finalizar dicha temporada (Fig. 2, Fig. 4).

En el robledal incendiado no encontramos correlación entre la cosecha media mensual de bellotas y la temperatura ($\rho = -0.21$, $P = 0.46$), pero respecto a la precipitación, encontramos una correlación de Spearman moderada y negativa ($\rho = -0.56$, $P = 0.04$). En el robledal no incendiado no se encontró correlación significativa entre la cosecha de bellotas y la temperatura ($\rho = 0.24$, $P = 0.40$) o la precipitación ($\rho = -0.36$, $P = 0.20$). Adicionalmente, la Función de Auto Correlación Cruzada (CFF, Fig. 4) mostró un patrón estacional en la cosecha de bellotas de ambos robledales, así como en los parámetros climáticos, confirmando obtenido con la correlación de Spearman.

Para el caso del robledal incendiado, la cosecha y la temperatura no mostraron correlación durante ni en los meses anteriores o posteriores, mientras que para la precipitación mostró una correlación débil y negativa durante los meses anteriores. Por su parte el CCF para el robledal no incendiado no encontró correlación significativa entre la cosecha de bellotas y los parámetros climáticos durante el mes anterior o posterior a la fase de cosecha de bellotas.

DISCUSIÓN

La cosecha de bellotas en los robles de este estudio se concentró en cuatro meses para los bellotas viables y seis meses para las bellotas

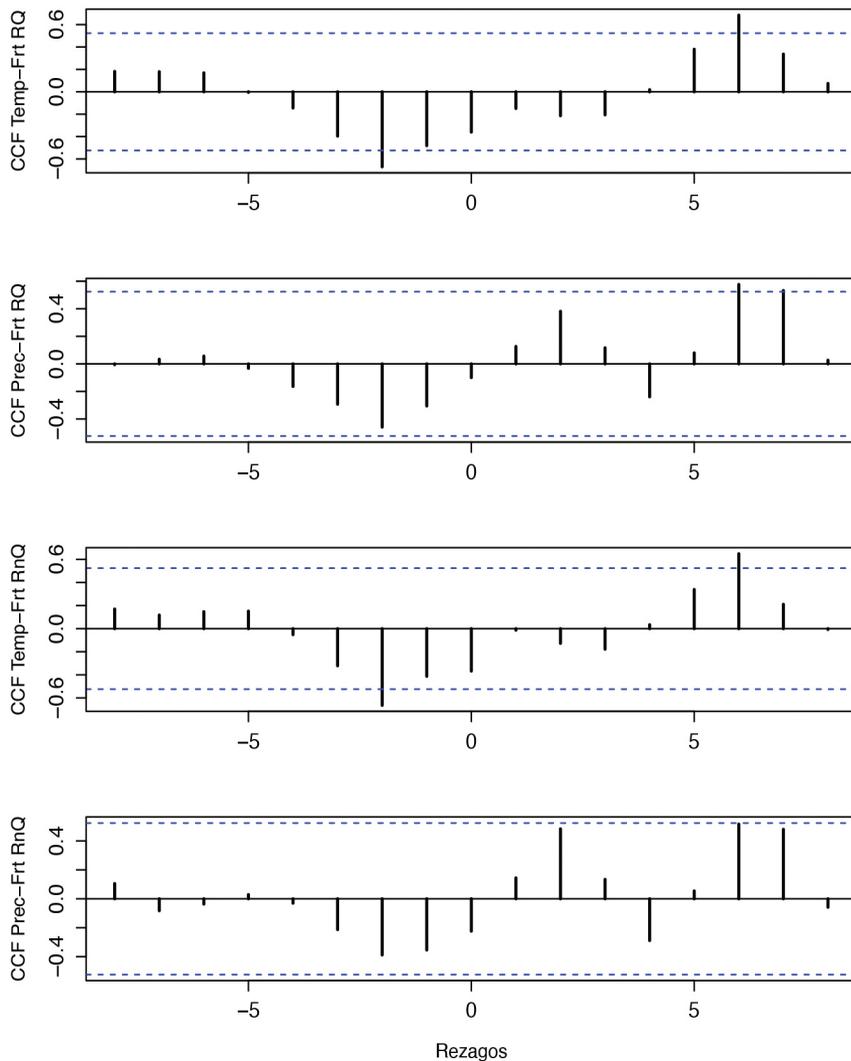


Fig. 4. Valor de la Función de Correlación Cruzada (CCF) para comparar el número de bellotas (Frts) de un roblel incendioado (RQ) y otro no incendioado (RnQ) y parámetros climáticos (Temp: temperatura y Prec: precipitación). / **Fig. 4.** Value of the Cross-Correlation Function (CCF) to compare the number of acorns (Frts) of a set on fire oak forest (RQ) and a not set on fire one (RnQ) and climatic parameters (Temp: temperature and Prec: precipitation).

abortadas. Inició durante la época de transición de la temporada seca a lluviosa, manteniéndose hasta la mitad de la temporada de lluvias. Durante la primera fase se cosecharon exclusivamente bellotas abortadas. Estos resultados coinciden con otros estudios fenológicos de *Q. humboldtii* (Tabla 1, Fig. 3, Burgos, 2015; Fernández, 2014; Gómez & Toro, 2007; Gonzales & Parrado, 2010; Pacheco & Pinzón, 1997; Pardo

& Chiquillo, 2002; Pérez et al., 2013; Ramos-Palacios et al., 2014), así como de otros robles del género *Quercus* (López-Barrera & Manson, 2006; Nixon, 2006). Sin embargo, en el roblel incendioado la cosecha promedio de bellotas viables por árbol es notablemente inferior (0.4 ± 0.2 bellotas/m²) a la de los roblelales no afectados por fuego estudiados por González y Parrado (2010) (Cachalú, $C = 1.5 \pm 0.1$ bellotas/m²,

Alto de Patios, AP = 0.6 ± 0.1 bellotas/m²), pero superior en la cosecha de abortos (RQ = 2.5 ± 1.1 bellotas/m², Cachalú C = 1.0 ± 0.1 bellotas/m², Alto de Patios AP = 0.5 ± 0.1 bellotas/m²). Adicionalmente, la tasa de germinación de las bellotas de los robledales incendiados de este estudio es inferior a las tasas reportadas en bibliografía (entre el 60 y 95 %), pero también lo es el peso y tamaño de las bellotas (Tabla 2, SF1 SF4).

La baja cosecha de bellotas viables de los robles afectados por incendios en el bosque incendiado de este estudio, comparada con la cosecha y germinación de bellotas obtenidas en otros bosques no incendiados, podría explicarse en parte por el régimen de incendios (tres en 30 años); de acuerdo con Funk et al. (2016), los fuegos de alta frecuencia e intensidad influyen negativamente en la disponibilidad de semillas. De igual forma, los incendios pueden reducir el número de robles adultos, en ese sentido una menor cantidad de árboles, repercute en que la población no pueda producir el número suficiente de flores femeninas o que la donación de polen sea de pocos individuos. Por lo anterior, podría haber una mayor proporción de flores no polinizadas, que no completan su desarrollo o que ocurra un menor éxito e intensidad en la fecundación (Schermer et al., 2019a). Esto se traduce en menos bellotas viables y más abortos. Estos fenómenos también se han observado en pequeños relictos de bosques andinos fragmentados (Fernández & Sork, 2005), así como en robledales de Norte América (Ramos-Palacios et al., 2014)

Otras explicaciones para la baja cosecha de bellotas viables, la baja tasa de germinación y la alta producción de abortos en los árboles del bosque incendiado frente a los reportes en literatura pueden ser: 1) una baja fertilidad del suelo, 2) la reducción del tamaño de la copa y del área foliar por el incendio y 3) una alta incidencia de insectos defoliadores. En efecto, Gonzales & Parrado (2010) reportan una mejor producción de bellotas en robledales cuyo suelo tenía una mayor disponibilidad de fósforo (P) y potasio (K). En ese sentido, es posible que debido a los incendios recurrentes y al uso histórico,

este robledal presente déficit en la fertilidad y los árboles no dispongan de nutrientes suficientes como para producir una cosecha en calidad y cantidad. A pesar de que los incendios pueden mejorar la fertilidad a corto plazo, varios estudios (Gómez-Sánchez et al., 2019; Mogollón et al., 2017; Valdés et al., 2016) han encontrado que los incendios reducen la fertilidad de los suelos e incrementan el riesgo de erosión.

De igual forma, los incendios al quemar o chamuscar las copas de los árboles reducen el área foliar y de copa, de esta manera los árboles no pueden producir el número suficiente de ramas y de follaje, lo que reduce la producción de bellotas en los años siguientes al incendio. También, una reducción en el tamaño de hojas y la copa podría afectar la capacidad fotosintética del árbol, con esto disminuye la posibilidad de transferir los recursos necesarios para un buen desarrollo de las bellotas (Canelo et al., 2018; Nakajima, 2015; Stephenson, 1981).

Adicionalmente, el elevado número de abortos en los árboles del bosque incendiado pudo verse influenciado por un posible incremento poblacional de insectos defoliadores que se beneficiaron por el incendio de 2015. Si bien es natural que el roble andino produzca una buena proporción de abortos (González & Parrado, 2010; Pérez et al., 2013), como lo hacen otras especies de *Quercus* (Díaz et al., 2003; Stephenson, 1981), se ha encontrado en robledales con incidencia antrópica, que las hojas son atacadas durante la fenofase reproductiva por la larva de un lepidóptero de la familia Geometridae, género *Alsophyla* (Fernández, 2014; Paz, 2004;), lo que generaría una menor capacidad foliar para la asimilación de nutrientes y como consecuencia la producción de abortos (Canelo et al., 2018; Nakajima, 2015; Tiberi et al., 2016;). Esto guardaría relación con los estudios que han demostrado un incremento de plagas en bosques afectados por incendios (Botella-Martínez & Fernández-Manso, 2017; Catry et al., 2014; Catry et al., 2017; Metz et al., 2017).

El menor tamaño y peso de las bellotas viables y su baja germinación también puede deberse a que estas semillas tengan una menor reserva de almidones (Rubio-Licon et al.,



2011). La producción de bellotas grandes puede ser costosa en términos de agua o nutrientes, y debido al estrés que genera el fuego, los árboles quemados pueden estar produciendo semillas más pequeñas mientras se sobreponen a esas condiciones, tal y como lo menciona Bartlow et al., (2018) en su investigación. De igual forma, varios estudios han obtenido una mayor tasa de germinación cuando las semillas son de mayor tamaño (Hernández, 2006; Huerta-Paniagua & Rodríguez-Trejo, 2011; Pandey et al., 2017; Rodríguez-Trejo & Pompa-García, 2016).

Por otra parte, los robles del bosque incendiado presentaron un mayor número de bellotas viables y abortadas que los árboles en el bosque no incendiado. Esto puede deberse a la mayor incidencia de la radiación solar que se puede presentar después del incendio y de esta manera estimular la producción de bellotas; tal como ha ocurrido en otros estudios en robledales afectados por tala (Guariguata & Saenz, 2002), uso agropecuario y fragmentación (Barragán et al., 2018; González & Parrado, 2010; Fernández, 2014) e incendios (Jones et al., 2015).

También la baja cosecha de bellotas de los árboles no incendiados puede deberse a características reproductivas naturales de *Q. humboldtii* y no al régimen de fuego, a variables estructurales o del clima. Dado que los árboles de este robledal presentaron mejores áreas de copa que los del robledal incendiado y ninguna evidencia de fuego (Fig. 3), es factible que durante los meses estudiados la población podría haberse encontrado en una fase no reproductiva de bellotas viables y que en los años anteriores haya tenido una alta producción. Esto lo suponemos por que observamos en campo plántulas de seis meses, uno y dos años de edad en el sotobosque. Adicionalmente, Sesquilé (2019) reporto una densidad de 1 plántula/m² en dicho robledal.

Este ciclo de producción y no producción de bellotas es factible que ocurra en los bosques de roble andino, ya que otros árboles del género *Quercus* presentan el fenómeno de vecería o *masting*. En donde la producción de bellotas varía considerablemente de un año a otro con pulsos de producción (año de *masting*) entre

dos a seis años (Sork, 1993). La vecería ha sido reportada en robledales templados (Carbonero & Fernández-Rebollo, 2014; Crawley & Long, 1995; Jensen, 1982; Torres et al., 2004; Yu et al., 2003) y tropicales (Guariguata & Saenz, 2002) y en el roble andino se ha propuesto por observaciones anecdóticas (Gómez & Toro, 2007).

Para Colombia, este el primer estudio en evidenciar un posible comportamiento de vecería en *Q. humboldtii*. Nixon (2006) ha propuesto que los picos de producción de bellotas en árboles del subgrupo *Erytrobalanus* puede ser de dos años. Sin embargo, esto debe comprobarse en otras poblaciones de *Q. humboldtii*, con estudios fenológicos con datos entre cinco a diez años (Torres et al., 2004). Estudios fenológicos en otros robledales del género *Quercus* han realizado cosecha de bellotas con resultados concluyentes durante tres años (Díaz-Pontones & Reyes-Jaramillo, 2009), seis años (Hirayama et al., 2017), 19 años (Parmenter et al., 2018), 13 años (Schermer et al., 2019b) y ocho años (Vergotti et al., 2019).

Diferentes estudios en roble andino (Burgos, 2015; Fernández, 2014; Pacheco & Pinzón, 1997; Pérez et al., 2013) y del género *Quercus* (Bogdziewicz et al., 2017; Bogdziewicz et al., 2019; Caignard et al., 2018; Koenig et al., 2015; Nussbaumer et al., 2018; Parmenter et al., 2018; Pearse et al., 2017; Schermer et al., 2019b; Vergotti et al., 2019), han encontrado una relación positiva de la producción de bellotas con la temperatura o la precipitación. Sin embargo, en este estudio como en González & Parrado (2010), no fue así. Lo que nos lleva a pensar que la producción de bellotas en *Q. humboldtii* no solo debe relacionarse con las variables climáticas, sino también con otros aspectos biofísicos o propios de la biología y genética del roble andino; como por ejemplo: 1) los ciclos de vecería, 2) la fertilidad del suelo, 3) la fragmentación, y 4) el impacto de fuegos recurrentes, tal y como se ha atribuido en estudios de otros robledales (Funk et al., 2016; Gonzáles & Parrado, 2010; López-Barrera & Manson, 2006; Nixon, 2006). En todo caso, un tamaño de muestra mayor y un periodo de estudio más amplio serían necesarios para identificar

efectivamente algún tipo de correlación entre el clima y la producción de frutos.

Concluimos que la cosecha de bellotas en los robledales de este estudio confirma que la producción de bellotas suele suceder en *Q. humboldtii* durante cuatro a seis meses. inicia al final de la temporada seca y alcanza la mitad de la temporada lluviosa. También, que los árboles incendiados sobrevivientes pueden producir bellotas dos años y diez meses después desde el último incendio. Sin embargo, la producción de bellotas viables en los árboles quemados es muy baja y alta en la producción de abortos. De igual forma, el tamaño, peso y germinación de las bellotas viables provenientes de árboles quemados es inferior a las bellotas viables de árboles no quemados. La producción de bellotas viables depende de aspectos intrínsecos del roble andino, como lo es la vecería o *masting*, siendo factible que los robledales de este estudio presenten ciclos de alta, baja o nula producción de bellotas a lo largo del tiempo (de acuerdo con las observaciones empíricas y este estudio puede ser cada dos a tres años).

El reclutamiento de *Q. humboldtii* en el robledal incendiado de Iguaque puede verse afectado por la baja producción y germinación de las bellotas viables, generando limitación en la fuente. Esto es particularmente grave en el macizo de Iguaque dada la recurrencia de incendios en las últimas décadas. Además, los incendios suelen ocurrir entre agosto y septiembre (Aguilar-Garavito et al., 2020), épocas de producción de bellotas de acuerdo con este estudio. Entonces, los incendios recurrentes además de afectar por quema directa el follaje y la producción de bellotas en el año en el que ocurre el incendio, retrasa la producción de bellotas viables. Además, la primera cosecha de bellotas viables después del incendio puede ser de baja cantidad y calidad, y las bellotas maduras presentan una baja germinación.

Recomendamos realizar estudios fenológicos de largo plazo (de cinco a 10 años), esto permitiría confirmar el patrón de vecería en *Q. humboldtii* y establecer los efectos de los disturbios en la producción de frutos, así como el tiempo que toman los árboles en tener

nuevamente un fructificación óptimo. De igual forma, es necesario incluir variables climáticas (humedad relativa y la radiación solar), variables físico-químicas del suelo y otras relacionados con el régimen de incendios, proporción y partes del árbol quemadas y también incluir la floración, polinización y herbívora post-incendio.

Declaración de ética: los autores declaran que todos están de acuerdo con esta publicación y que han hecho aportes que justifican su autoría; que no hay conflicto de interés de ningún tipo; y que han cumplido con todos los requisitos y procedimientos éticos y legales pertinentes. Todas las fuentes de financiamiento se detallan plena y claramente en la sección de agradecimientos. El respectivo documento legal firmado se encuentra en los archivos de la revista.

Ver material suplementario a00v71n1-MS1

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a los propietarios de las Reservas Forestales de Robledales e Iguakan. Igualmente, agradecemos a Paola Isaacs-Cubides por la elaboración cartográfica y a Luz Marina Martínez, por el cuidado y recolección de datos de las semillas llevadas a germinar. Este trabajo fue apoyado por el Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, (Gobierno de Colombia).

REFERENCIAS

- Aguilar-Garavito, M., Cortina-Segarra, J., Isaacs-Cubides, P., & Ruiz-Santacruz, J. S. (2020). Wildfire dynamics and impacts on a tropical Andean oak forest. *International Journal of Wildland Fire*, 30, 112–124. <https://doi.org/10.1071/WF20030>
- Armenteras, D., Gast, F., & Villareal, H. (2003). Andean forest fragmentation and the representativeness of protected natural areas in the eastern Andes, Colombia. *Biological Conservation*, 113(2), 245–256.
- Avella, A. (2016). *Los bosques de robles (Fagáceas) en Colombia: composición florística, estructura, diversidad*



- y conservación (Tesis de Doctorado). Universidad Nacional de Colombia, Colombia.
- Avella, A., Torres, S., Cárdenas, L., & Royo, A. (2015). Restoration of oak forests (*Quercus humboldtii*) in the Colombian Andes: A case study of landscape-scale ecological restoration initiatives in the Guacha river watershed. In J. A. Stanturf (Ed.), *Restoration of Boreal and Temperate Forests* (2nd ed., pp. 424–426). CRC Press.
- Banerjee, A., Dolado, J., Galbraith, J., & Hendy, D. (1993). *Co-integration, error correction, and the econometric analysis of non-stationary data*. Oxford University Press.
- Barragán, F., Badano, E. I., Douterlungne, D., & Flores, J. (2018). Richness and abundance of granivorous vertebrates determine acorn removal patterns in a human-modified oak forest. *iForest*, 11, 329–337. <https://doi.org/10.3832/ifer2216-011>
- Bartlow, A., Agosta, S., Curtis, R., Yi, X., & Steele, M. (2018). Acorn size and tolerance to seed predators: the multiple roles of acorns as food for seed predators, fruit for dispersal and fuel for growth. *Integrative Zoology*, 13, 251–266.
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B. M., & Walker, S. C. (2015). Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1), 1–48. <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>
- Bogdziewicz, M., Fernández-Martínez, M., Bonal, R., Belmonte, J., & Espelta, J. (2017). The Moran effect and environmental vetoes: phenological synchrony and drought drive seed production in a Mediterranean oak. *Proceedings of the Royal Society B*, 284, 20171784.
- Bogdziewicz, M., Szymkowiak, J., Fernández-Martínez, M., Peñuelas, J., & Espelta, J. (2019). The effects of local climate on the correlation between weather and seed production differ in two species with contrasting masting habits. *Agricultural and Forest Meteorology*, 268, 109–115.
- Botella-Martínez, M., & Fernández-Manso, A. (2017). Estudio de la severidad post-incendio en la Comunidad Valenciana comparando los índices NBR, RdNBR y RBR a partir de imágenes Landsat 8. *Asociación Española de Teledetección*, 49, 33–47.
- Bratsas, C., Foudouli, A., & Koupidis, K. (2018). *Package 'gginference'* (Version 0.1.0). <https://cran.r-project.org/web/packages/gginference/gginference.pdf>
- Burgos, A. (2015). *Fenología del roble blanco (Quercus humboldtii) en bosques naturales del macizo colombiano, municipio De Pitalito* (Tesis de Pregrado). Universidad Nacional Abierta y a Distancia. Pitalito, Huila, Colombia.
- Burnham, A. (2003). *Model selection and multi-model inference: A practical information-theoretic approach*. Springer.
- Burnham, K., & Anderson, D. R. (2002). *Model selection and multimodel inference. A practical information-theoretic approach*. Springer.
- Caignard, T., Kremer, A., Firmat, C., Nicolas, M., Venner, S., & Delzon, S. (2018). Increasing spring temperatures favor oak seed production in temperate areas. *Scientific Reports*, 7, 8555. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-09172-7>
- Canelo, T., Gaytán, A., González-Bornay, G., & Bonal, R. (2018). Seed loss before seed predation: experimental evidence of the negative effects of leaf-feeding insects on acorn production. *Integrative Zoology*, 13, 238–250.
- Carbonero, M., & Fernández-Rebollo, P. (2014). Dehesas de encinas. Influencia de la meteorología en la producción de bellotas. *Ecosistemas*, 23(2), 55–63.
- Catry, F., Branco, M., Sousa, E., Caetano, J., Naves, P., & Nóbrega, F. (2017). Presence and dynamics of ambrosia beetles and other xylophagous insects in a Mediterranean cork oak forest following a fire. *Forest Ecology Management*, 404, 45–54.
- Catry, F., Moreira, F., & Branco, M. (2014). *Fire-induced bark beetle attacks in Mediterranean cork oak forests: which factors drive host selection?* Proceedings of the International Conference on Mediterranean ecosystems-Medecos XIII.
- Correa-Ayram, C. A., Etter, A., Díaz-Timoté, J., Rodríguez-Buriticá, S., Ramírez, W., & Corzo, G. (2020). Spatiotemporal evaluation of the human footprint in Colombia: Four decades of anthropic impact in highly biodiverse ecosystems. *Ecological Indicators*, 117. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.106630>.
- Crawley, M. J., & Long, C. R. (1995). Alternate bearing, predator satiation and seedling recruitment in *Quercus robur* L. *Journal of Ecology*, 83, 683–696.
- Delgado-Fernández, M., Escobar-Flores, J., & Franklin, K. (2017). El cardón gigante (*Pachycereus pringlei*) y sus interacciones con la fauna en la península de Baja California, México. *Acta Universitaria*, 27(5), 11–18.
- Dey, D., Royo, A., Brose, P., Hutchinson, T., Spetich, M., & Stoleson, S. (2010). An ecologically based approach to oak silviculture: a synthesis of 50 years of oak ecosystem research in North America. *Colombia Forestal*, 13(2), 200–222.
- Díaz, M., Møller, A., & Pulido, F. (2003). Fruit abortion, developmental selection and developmental stability in *Quercus ilex*. *Oecologia*, 135, 378–385.
- Díaz-Pontones, D., & Reyes-Jaramillo, I. (2009). Producción y almacenamiento de bellotas de *Quercus*

- hintonii* Warburg (Fagaceae) de la depresión de Balsas, México. *Polibotánica*, 632(27), 131–143.
- Dickinson, M. B., & Johnson, E. A. (2001). Fire effects on trees. In E. A. Johnson, & K. Miyanishi, K. (Eds.), *Forest Fires: Behavior and Ecological Effects* (1st ed., pp. 477–525). Academic Press.
- Etter, A., McAlpine, C., & Possingham, H. (2008). Historical patterns and drivers of landscape change in Colombia since 1500: A regionalized spatial approach. *Annals of the American Association of Geographers*, 98, 2–23.
- Fernández, E. (2014). *Producción y viabilidad en semillas de roble blanco (Quercus humboldtii) en bosques del macizo colombiano, sur del departamento del Huila* (Tesis de Pregrado). Universidad Nacional Abierta y a Distancia, Pitalito, Huila.
- Fernández, J., & Sork, V. (2005). Mating patterns of a subdivided population of the Andean oak (*Quercus humboldtii* Bonpl., Fagaceae). *Journal of Heredity*, 96, 635–643.
- Fernández-Méndez, F., Velasco-Salcedo, V., Guerrero-Contecha, J., Galvis, M., & Neri, A. (2016). Recuperación ecológica de áreas afectadas por un incendio forestal en la microcuena Tintales (Boyacá, Colombia). *Colombia Forestal*, 19(2), 143–160.
- Fox, J., & Monette, G. (1992). Generalized collinearity diagnostics. *Journal of the American Statistical Association*, 87(417), 178–183. <https://doi.org/10.1080/01621459.1992.10475190>
- Fox, J., & Weisberg, S. (2019). *An R Companion to Applied Regression*. Sage Publications.
- Funk, K., Koenig, W., & Knops, J. (2016). Fire effects on acorn production are consistent with the stored resource hypothesis for masting behavior. *Canadian Journal of Forest Research*, 46, 20–24.
- Gómez, M., & Toro, J. (2007). *Manejo de las Semillas y la Propagación de Diez Especies Forestales del Bosque Andino*. Corporación Autónoma Regional del Centro de Antioquia (CORANTIOQUIA). Boletín Técnico Biodiversidad.
- Gómez-Sánchez, M., Lucas-Borja, M., Plaza-Álvarez, P., González-Romero, J., Sagra, J., Moya, D., & De las Heras, J. (2019). Efecto de los trabajos de restauración forestal post-incendio en ladera sobre la recuperación de la funcionalidad del suelo. *Cuadernos de la Sociedad Española de Ciencias Forestales*, 45(1), 35–44.
- González, A., & Parrado, A. (2010). Diferencias en la producción de bellotas del roble *Quercus humboldtii* en dos bosques andinos de la cordillera oriental colombiana. *Colombia Forestal*, 13(1), 141–162.
- Guariguata, M., & Sáenz, G. (2002). Post-logging acorn production and oak regeneration in a tropical montane forest, Costa Rica. *Forest Ecology and Management*, 167, 285–293.
- Guerrero-Rodríguez, S. B., Paz, E., & Parrado, A. (2010). Efecto de la intervención antrópica en la distribución de las semillas y plántulas del Roble (*Quercus humboldtii* Bonpl.) en la Cordillera Oriental Colombiana. *Colombia Forestal*, 13(1), 163–180.
- Hernández, A. (2006). Propagación del *Quercus humboldtii* Bonpland a partir de semillas en condiciones de invernadero. En N. Solano, & O. Vargas (Eds.), *Memorias del I Simposio Internacional de Robles y Ecosistemas Asociados* (1st ed., pp. 173–178). Fundación Natura–Pontificia Universidad Javeriana.
- Hirayama, K., Imai, T., Enomoto, K., & Tachikawa, C. (2017). Annual variability in acorn production and pre-dispersal damage to acorns of four fagaceous species in two adjacent 674 forest stands with different mixed ratios in western Japan. *Population Ecology*, 59, 343–354.
- Huerta-Paniagua, D., & Rodríguez-Trejo, A. (2011). Efecto del tamaño de semilla y la temperatura en la germinación de *Quercus rugosa* Née. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 17(2), 179–187.
- Ibarra-Manríquez, G., Martínez-Morales, M., & Cornejo-Tenorio, G. (2015). *Frutos y semillas del bosque tropical perennifolio región de los Tuxtles, Veracruz*. Conabio.
- IDEAM. (2023, noviembre). *Datos de temperatura y precipitación de los años 2018 y 2019 de la estación climatológica 24015300 de Villa de Leyva, Boyacá*. <http://dhime.ideam.gov.co/atencionciudadano/>
- Jensen, T. (1982). Seed production and outbreaks of non-cyclic rodent populations in deciduous forests. *Oecologia*, 54, 184–192.
- Jones, G., Bas, J., & Pons, P. (2015). Remoción pre-dispersiva de semillas en frutos carnosos y bellotas de *Quercus coccifera* (Fagaceae) en un hábitat mediterráneo recientemente quemado. *Cuadernos de Investigación*, 7(1), 7–17.
- Jump, A., Hunt, J., & Peñuelas, J. (2007). Climate relationships of growth and establishment across the altitudinal range of *Fagus sylvatica* in the Montseny Mountains, NE Spain. *Ecoscience*, 14, 507–518.
- Koenig, W., Knops, J., Carmen W., & Pearse, I. (2015). What drives masting? The phenological synchrony hypothesis. *Ecology*, 96, 184–192.
- López-Barrera, F., & Manson, R. (2006). Ecology of Acorn Dispersal by Small Mammals in Montane Forests of Chiapas, Mexico. In M. Kapelle (Ed.), *Ecology and Conservation of Neotropical Montane Oak Forests*. *Ecological Studies* (Vol. 185, pp. 165–176). Springer Berlin, Heidelberg.



- Mahecha, G., Sánchez, F., Chaparro, J., Cadena, H., Tovar, G., Villota, L., Morales, G., Castro, J., Bocanegra, F., & Quintero, M. (2010). *Arbolado urbano de Bogotá. Alcaldía Mayor de Bogotá, D.C. Secretaría Distrital de Ambiente, SDA-Jardín Botánico de Bogotá José Celestino Mutis.*
- Metz, M., Varner, J., Simler, A., Frangioso, K., & Rizzo, D. (2017). Implications of sudden oak death for wildland fire management. *Forest Phytophthoras*, 7(1), 30–44.
- Meyers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., Da Fonseca, G. A. B., & Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403, 853–858.
- MADS (Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible). (2015). *Plan nacional de restauración: Restauración ecológica, rehabilitación y recuperación de áreas afectadas.* Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible.
- Mogollón, J., Chirino, L., Palencia, G., Muñoz, B., Rivas, W., & Colina, F. (2017). Efecto del fuego sobre las propiedades químicas del suelo en un ecosistema forestal de la Sierra de San Luis, estado Falcón, Venezuela. *Multiciencias*, 17(1), 9–18.
- Moreno, D., & Cuartas, S. (2014). Sobrevivencia y crecimiento de plántulas de tres especies arbóreas en áreas de Bosque Montano Andino degradadas por ganadería en Colombia. *Acta Biológica Colombiana*, 20(2), 85–100. <http://dx.doi.org/10.15446/abc.v20n2.46057>
- Nakajima, H. (2015). Defoliation by gypsy moths negatively affects the production of acorns by two Japanese oak species trees. *Structure and Function*, 29(5), 1559–1566.
- Nieto, V. M., & Rodríguez, J. (2004). *Quercus humboldtii* Bondpl. In J. V. Vozzo (Ed.), *Tropical Tree Seed Manual, Part II—Species Descriptions* (1st ed., pp. 680–682). USDA Forest Service.
- Nixon, K. (2006). Global and Neotropical distribution and diversity of Oak (genus *Quercus*) and Oak Forest. In M. Kapelle (Ed.), *Ecology and Conservation of Neotropical Montane Oak Forests. Ecological Studies* (Vol. 185, pp. 3–13). Springer Berlin, Heidelberg.
- Nussbaumer, A., Waldner, P., Apuhtin, V., Aytar, F., Benham, S., & Bussotti, F. (2018). Impact of weather cues and resource dynamics on mast occurrence in the main forest tree species in Europe. *Forest Ecology and Management*, 429, 336–350.
- Olson, D. M., & Dinerstein, E. (2002). The global 200: priority ecoregions for global conservation. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 89, 199–224.
- Pacheco, R., & Pinzón, C. (1997). *El Roble. Notas divulgativas I.* Jardín Botánico de Bogotá José Celestino Mutis, Colombia.
- Palacio, J. D., & Fernández, J. F. (2006). Estado de la investigación en genética de la conservación de los Robles (Fagaceae) en Colombia. En N. Solano, & O. Vargas (Eds.), *Memorias del I Simposio Internacional de Robles y Ecosistemas Asociados* (1st ed., pp. 57–72). Fundación Natura–Pontificia Universidad Javeriana.
- Pandey, R., Kiran-Bargali, K., & Bargali, S. (2017). Does seed size affect water stress tolerance in *Quercus leucotrichophora* A. Camus at germination and early seedling growth stage? *Biodiversity International Journal*, 1(1), 24–30.
- Pardo, Y., & Chiquillo, D. (2002). *Biología reproductiva del roble Quercus humboldtii* (Tesis de Pregrado). Universidad Distrital Francisco José de Caldas, Colombia.
- Parmenter, R., Zlotin, R., Moore, D., & Myers, O. (2018). Environmental and endogenous drivers of tree mast production and synchrony in piñon–juniper–oak woodlands of New Mexico. *Ecosphere*, 9(8), e02360.
- Paz, J. (2004). *La identificación de la problemática por defoliación en los bosques de roble (Quercus humboldtii), en la meseta de Popayán, departamento del Cauca* (Tesis de Pregrado). Universidad del Cauca, Colombia.
- Paz, L., & Paz, L. (2012). *Germinación y desempeño de las especies forestales nativas roble (Quercus humboldtii Bonpl.) y laurel de cera (Morella pubescens) en el vivero forestal “los robles” de la universidad del Cauca* (Tesis de pregrado). Universidad del Cauca, Colombia.
- Pearse, I., LaMontagne J., & Koenig, W. (2017). Inter-annual variation in seed production has increased over time (1900-2014). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 284, 20171666. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2017.1666>.
- Pérez, C. A., Villalba, J. C., & Almanza, M. I. (2013). Fenología del roble (*Quercus humboldtii* Bonpland), en Popayán (Cauca, Colombia). *Biotecnología en el Sector Agropecuario y Agroindustrial*, 2, 145–154.
- R Core Team. (2023). *R: A language and environment for statistical computing.* R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>
- Ramos-Palacios, C. R., & Badano, E. I. (2014). The relevance of burial to evade acorn predation in an oak forest affected by habitat loss and land use changes. *Botanical Sciences*, 92, 299–308. <http://dx.doi.org/10.17129/botsci.101>
- Ramos-Palacios, C. R., Badano, E. I., Flores, J., Flores-Cano, J. A., & Flores-Flores, J. L. (2014). Distribution patterns of acorns after primary dispersion in a fragmented oak forest and their consequences on predators and dispersers. *European Journal of Forest Research*, 133, 391–404. <https://doi.org/10.1007/s10342-013-0771-5>
- Rangel-Ch., J. (2000). *La Diversidad Beta: Tipos de vegetación.* En J. O. Rangel-Ch. (Ed.), *Colombia Diversidad Biótica III. La región de vida paramuna* (1st ed., pp.

- 428–432). Instituto de Ciencias Naturales-Instituto Alexander von Humboldt.
- Resolución 096/2006, 20 de enero, Por la cual se modifican las resoluciones 316 de 1974 y 1408 de 1975, proferidas por el Inderena, en relación con la veda sobre la especie Roble (*Quercus humboldtii*). Diario Oficial No. 46.162, de 25 de enero de 2006. https://www.icbf.gov.co/cargues/avance/docs/resolucion_minambien-tevdt_0096_2006.htm
- Rigby, R. A., & Stasinopoulos, D. M. (2005). Generalized additive models for location, scale, and shape. *Journal of the Royal Statistical Society. Series C: Applied Statistics*, 54(3), 507–554.
- Rodríguez, N., Armenteras, D., Morales, M., & Romero, M. (2006). *Ecosistemas de los Andes colombianos*. Instituto de Investigaciones Alexander von Humboldt.
- Rodríguez-Trejo, D., & Pompa-García, M. (2016). Tamaño, color de nuez y sombra afectan la germinación de *Quercus deserticola*. *Madera y Bosques*, 22(2), 67–75.
- Rubio-Licon, L., Romero-Rangel, S., Rojas-Zenteno, E., Durán-Díaz, Á., & Gutiérrez-Guzmán, J. (2011). Variación del tamaño de frutos y semillas en siete especies de encino (*Quercus*, Fagaceae). *Polibotanica*, 32, 135–151.
- Säfken, B., Rügamer, D., Kneib, T., & Greven, S. (2018). Conditional model selection in mixed-effects models with cAIC4. *Journal of Statistical Software*, 99(8), 1–30. <https://doi.org/10.18637/jss.v099.i08>
- Said, S., & Dickey, D. (1984). Testing for unit roots in autoregressive-moving average models of unknown order. *Biometrika*, 71, 599–607. <https://doi.org/10.1093/biomet/71.3.599>
- Schermer, E., Bel-Venner, M., Fouchet, D., Siberchicot, A., Boulanger, V., Caignard, T., Thibaudon, M., Oliver, G., Nicolas, M., Gaillard, J., Delzon, S., & Venner, S. (2019a). Pollen limitation as a main driver of fruiting dynamics in oak populations. *Ecology Letters*, 22, 98–107.
- Schermer, E., Bel-Venner, M., Gaillard, J., Dray, S., Boulanger, V., Le Ronce, I., Oliver, G., Chuine, I., Delzon, S., & Venner, S. (2019b). Flower phenology as a disruptor of the fruiting dynamics in temperate oak species. *New Phytologist*, 225, 1181–1192. <https://doi.org/10.1111/nph.16224>
- Sepúlveda, Y., Diez, M., Moreno, F., León, J., & Osorio, N. (2014). Efectos de la iluminación relativa y la fertilización sobre el crecimiento de plántulas de roble andino en vivero. *Acta Biológica Colombiana*, 19(2), 211–220.
- Sesquilé, E. (2019). *Monitoreo al reclutamiento de vegetación en dos relictos de vegetación de Iguaque, afectados y no afectados por incendios en Iguaque, Villa de Leyva, Boyacá. (Informe, Producto 3)*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Solano, C., Roa, C., & Calle, Z. (2005). *Estrategia de Desarrollo Sostenible del Corredor de Conservación Guantiva - La Rusia - Iguaque*. Fundación Natura.
- Sork, V. (1993) Evolutionary ecology of mast-seeding in temperate and tropical oaks (*Quercus* spp.). *Vegetatio*, 107/108, 133–147.
- Stephenson, A. (1981). Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 12, 253–279. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.12.110181.001345>
- Stevenson, P., Link, A., & Ramírez, B. (2005). Frugivory and seed fate in *Bursera inversa* (Burseraceae) at Tinigua Park, Colombia: Implications for primate conservation. *Biotropica*, 37, 431–438.
- Stevenson, P., & Vargas, I. (2008). Sample size and appropriate design of fruit and seed traps in tropical forests. *Journal of Tropical Ecology*, 24, 95–105.
- Tiberi, R., Branco, M., Bracalini, M., Croci, F., & Panzavolta, T. (2016). Cork oak pests: a review of insect damage and management. *Annals of Forest Science*, 73(2), 219–232.
- Torres, E., Alejano, R., & Aleajos, J. (2004). Hacia una modelización de la producción de bellotas en encinares (*Quercus ilex* Ballota). *Cuadernos de la Sociedad Española de Ciencias Forestales*, 18, 29–33.
- Trapletti, A., Hornik, K., & LeBaron, B. (2018). *Package 'tseries'* (Version 0.10-46). <https://cran.r-project.org/web/packages/tseries/tseries.pdf>
- UNGRD (2023, octubre). *Consolidado de atención de emergencias 1998-2017*. <http://portal.gestiondelriesgo.gov.co/Paginas/Consolidado-Atencion-de-Emergencias.aspx>.
- USDI National Park Service. (2003). *Fire Monitoring Handbook. Boise (ID): Fire Management Program Center*. National Interagency Fire Center. Kathy Rehm Switky.
- Valdés, L., Martínez, L., Bonilla, M., & Castillo, I. (2016). Efectos del fuego en algunas características de suelos de pinares, Macurije, Pinar del Río, Cuba. *Revista Latinoamericana de Recursos Naturales*, 12(2), 60–65.
- Venables, W. N., & Ripley, B. D. (2002). *Modern Applied Statistics with S* (4th Ed.). Springer.
- Vergotti, M., Fernández-Martínez, M., Kefauver, S., Janssens, L., & Penuelas, J. (2019). Weather and trade-offs between growth and reproduction regulate fruit production in European forests. *Agricultural and Forest Meteorology*, 279,1–10.



- Villarreal, H., Núñez, M., Zorro, W., & Pacheco, C. (2017). *Plan de Manejo del Santuario de Fauna y Flora Iguaque*. Parques Nacionales Naturales de Colombia.
- Wróbel, A., & Zwolak, R. (2019). Habitat-dependent seed dispersal of an introduced tree species by native rodents. *Forest Ecology and Management*, 433, 569–568. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.11.036>.
- Yu, X., Zhou, H., & Luo, T. (2003). Spatial and temporal variations in insect-infested acorn fall in a *Quercus liaotungensis* forest in North China. *Ecological Research*, 18, 155–164.
- Zabala, F. (2004). Desecación de bellotas y su relación con la viabilidad y germinación de nueve especies de encinos mexicanos. *Ciencia Ergo Sum*, 11, 177–185.
- Zuur, A. F., Ieno, E. N., & Elphick, C. S. (2010). A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Methods in Ecology and Evolution*, 1(1), 3–14. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210x.2009.00001.x>