

Survival and growth of three *Quercus* species under contrasting coverage conditions in southern Mexico

Supervivencia y crecimiento de tres especies de *Quercus* bajo condiciones contrastantes de cobertura en el sur de México

Maximino B. Rivas-Rivas¹; Neptalí Ramírez-Marcial^{1*}; Hugo Perales¹; Samuel I. Levy-Tacher¹; Consuelo Bonfil²

¹El Colegio de la Frontera Sur. Carretera Panamericana y Periférico Sur s/n. C. P. 29290. San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, México.

²Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias. Ciudad Universitaria, Circuito exterior s/n. C. P. 04510. Coyoacán, Ciudad de México, México.

*Corresponding author: ramireznm@ecosur.mx, tel.: +52 9676749000 ext. 1321.

Abstract

Introduction: Intensive use modifies the composition and structure of the forests of southern Mexico, limiting the natural repopulation of *Quercus* species.

Objective: The feasibility of *Quercus crispipilis*, *Q. ocoteifolia* and *Q. segoviensis* in forest restoration was evaluated under three canopy conditions: secondary pine-oak forest, shrubland and grassland.

Materials and methods: Survival, growth and biomass production of young plants of the three *Quercus* species were determined in three conditions, with three replications each, for 14 months. A total of 33 individuals of each species were transplanted per replication.

Results and discussion: Survival was relatively high (> 88 %) in all three conditions. The relative growth rate (RGR) in height of *Q. crispipilis* and *Q. ocoteifolia* was higher under forest and shrubland conditions. RGR in basal diameter of the three species was higher under grassland conditions, as was the biomass of *Q. crispipilis* and *Q. segoviensis* roots.

Conclusions: The presence of canopy influences the microclimatic variables of the sites. *Quercus crispipilis* and *Q. segoviensis* have higher survival and growth under shrubland and grassland conditions, while *Q. ocoteifolia* is favored under forest canopy.

Keywords: Chiapas

highlands, pine-oak forest, *Baccharis* shrubland, induced grassland, forest restoration.

Resumen

Introducción: El aprovechamiento intensivo modifica la composición y estructura de los bosques del sur de México, limitando la repoblación natural de especies de *Quercus*.

Objetivo: Se evaluó la factibilidad de *Quercus crispipilis*, *Q. ocoteifolia* y *Q. segoviensis* en la restauración bajo tres condiciones de dosel: bosque secundario de pino-encino, matorral y pastizal.

Materiales y métodos: La supervivencia, el crecimiento y la producción de biomasa de plantas jóvenes de las tres especies de *Quercus* se determinaron en tres condiciones, con tres repeticiones cada una, durante 14 meses. Se trasplantaron 33 individuos de cada especie por repetición.

Resultados y discusión: La supervivencia fue relativamente alta (> 88 %) en las tres condiciones. La tasa relativa de crecimiento (TRC) en altura de *Q. crispipilis* y *Q. ocoteifolia* fue mayor en las condiciones de bosque y matorral. La TRC en diámetro basal de las tres especies fue mayor en el pastizal, al igual que la biomasa de las raíces de *Q. crispipilis* y *Q. segoviensis*.

Conclusiones: La presencia de dosel influye en las variables microclimáticas de los sitios. *Quercus crispipilis* y *Q. segoviensis* tienen supervivencia y crecimiento mayores en el matorral y pastizal, mientras que *Q. ocoteifolia* resulta favorecida bajo dosel forestal.

Palabras clave: Altos

de Chiapas, bosque de pino-encino, matorral de *Baccharis*, pastizal inducido, restauración forestal.

Introduction

Deforestation due to changes in land use and intensive use of some tree species modify the operation and structure of forest ecosystems, their recovery through natural processes is not always possible (Bustamante, Badano, & Pickett, 2012; Cayuela, Rey-Benayas, & Echeverría, 2006; Ramírez-Marcial, Camacho-Cruz, & González-Espinosa, 2008). At local level, changes are seen both under microclimatic and edaphic conditions and under the modification of other biotic interactions that affect seed germination and plant establishment (Bonfil & Soberón, 1999; Ramos-Palacios & Badano, 2014). Selective use of trees, at the highlands of Chiapas, has led to a reduction in the density and dominance of adult trees, mainly oaks (*Quercus* spp.), developing the regeneration and dominance of pines (Alba-López, González-Espinosa, Ramírez-Marcial, & Castillo-Santiago, 2003; Galindo-Jaimes, González-Espinosa, Quintana-Ascencio, & García-Barrios, 2002).

The restoration of degraded forest ecosystems is intended to restore their structure, function and productivity, as well as ecological processes and ecosystem services (Lamb, Stanturf, & Madsen, 2012; Stanturf, Palik, Williams, Dumroese, & Madsen, 2014; Torres-Miranda, Luna-Vega, & Oyama, 2011). Reforestation with multiple taxa is a viable option when woody species cannot be established naturally; this process allows to reconstruct the structure of the woody flora (Ramírez-Marcial et al., 2008).

Vegetation density, local abiotic environment conditions and existing disturbance regime are some factors that limit the establishment of species (Guo, Wang, Zhu, Wang, & Guo, 2011). For the purposes of restoration, it is necessary to understand the effect of climatic, edaphic and biotic conditions of the site on the survival and growth of the species used (Cardillo & Bernal, 2006; Pulsford, Lindenmayer, & Driscoll, 2016). Some *Quercus* species, due to their phenotypic plasticity, have potential to be used in forest restoration projects under different edaphic conditions (González-Espinosa et al., 2012) and canopy (Cardillo & Bernal, 2006; Ramírez-Marcial, Camacho-Cruz, González-Espinosa, & López-Barrera, 2006; Sánchez-Velásquez, Ramírez-Bamonde, Andrade-Torres, & Rodríguez-Torres, 2008). However, physical damage caused by grazing (Ramírez-Marcial, González-Espinosa, & García-Moya, 1996; Sánchez-Velásquez, Domínguez-Hernández, Pineda López, & Lara-González, 2011) water stress, degree of environmental disturbance, conditions of the substrate (Bonfil & Soberón, 1999; Flores-Cano, Badano, & Flores, 2012), and size and vigor of the seedlings (Bonfil, Rodríguez de la Vega, & Peña, 2000; Ramírez-Contreras & Rodríguez-Trejo, 2004) are factors that affect survival and growth.

Introducción

La deforestación por cambio de uso del suelo y el aprovechamiento intensivo de algunas especies arbóreas modifican el funcionamiento y la estructura de los ecosistemas forestales, por lo que su recuperación mediante procesos naturales no siempre es posible (Bustamante, Badano, & Pickett, 2012; Cayuela, Rey-Benayas, & Echeverría, 2006; Ramírez-Marcial, Camacho-Cruz, & González-Espinosa, 2008). A escala local, los cambios se perciben tanto a nivel de las condiciones microclimáticas y edáficas como en la modificación de otras interacciones bióticas que afectan conjuntamente la germinación de semillas y el establecimiento de plantas (Bonfil & Soberón, 1999; Ramos-Palacios & Badano, 2014). En la región de Los Altos de Chiapas, el aprovechamiento selectivo de árboles ha provocado la reducción en la densidad y dominancia de árboles adultos, principalmente de encinos (*Quercus* spp.), promoviendo la regeneración y dominancia de los pinos (Alba-López, González-Espinosa, Ramírez-Marcial, & Castillo-Santiago, 2003; Galindo-Jaimes, González-Espinosa, Quintana-Ascencio, & García-Barrios, 2002).

La restauración de los ecosistemas forestales degradados se hace con la intención de recuperar su estructura, función y productividad, así como restablecer los procesos ecológicos y los servicios ecosistémicos que representan (Lamb, Stanturf, & Madsen, 2012; Stanturf, Palik, Williams, Dumroese, & Madsen, 2014; Torres-Miranda, Luna-Vega, & Oyama, 2011). La reforestación con múltiples taxones es una opción viable cuando las especies leñosas no pueden establecerse de manera natural; este proceso permite reconstruir la estructura de la flora leñosa (Ramírez-Marcial et al., 2008).

La densidad de la vegetación, las condiciones del medio abiótico local y el régimen de disturbio existente son algunos factores que limitan el establecimiento de las especies (Guo, Wang, Zhu, Wang, & Guo, 2011). Por lo anterior, para fines de restauración, es necesario entender el efecto de las condiciones climáticas, edáficas y bióticas del sitio sobre la supervivencia y el crecimiento de las especies utilizadas (Cardillo & Bernal, 2006; Pulsford, Lindenmayer, & Driscoll, 2016). Algunas especies de *Quercus*, debido a su plasticidad fenotípica, tienen potencial para ser utilizadas en proyectos de restauración forestal bajo diferentes condiciones edáficas (González-Espinosa et al., 2012) y de dosel (Cardillo & Bernal, 2006; Ramírez-Marcial, Camacho-Cruz, González-Espinosa, & López-Barrera, 2006; Sánchez-Velásquez, Ramírez-Bamonde, Andrade-Torres, & Rodríguez-Torres, 2008). No obstante, los daños físicos causados por el pastoreo (Ramírez-Marcial, González-Espinosa, & García-Moya, 1996; Sánchez-Velásquez, Domínguez-Hernández, Pineda López, & Lara-González, 2011), el estrés hídrico, el

An alternative that facilitates the establishment of the plants is the use of nurse shrubs or trees, since they improve microclimatic conditions and favor the initial growth (Bonfil & Soberón, 1999; Ramírez-Contreras & Rodríguez-Trejo, 2009; Ramírez-Marcial et al., 1996). Therefore, the yield analysis of plants along an environmental gradient, associated to human disturbance, allows to identify some barriers that prevent the establishment in sites with limited availability of propagules (Ramírez-Marcial et al., 2008; Ramos-Palacios & Badano, 2014).

The objective of this research was to evaluate the survival and growth of three oak species under three canopy conditions: forest, shrubland and grassland. The three species, characteristic of mountain ecosystems in southern Mexico and Guatemala, are in some category of endangered species (González-Espinosa, Meave, Lorea-Hernández, Ibarra-Manríquez, & Newton, 2011; Ramírez-Marcial et al., 2010). *Quercus ocoteifolia* Liebm., unlike *Q. crispipilis* Trel. and *Q. segoviensis* Liebm., is an evergreen species and requires canopy coverage conditions, cool temperatures and higher humidity for establishment (González-Espinosa et al., 2011; Gutiérrez & Trejo, 2014; Ramírez-Marcial et al., 2010). Therefore, the survival of *Q. ocoteifolia* is expected to be higher under forest canopy, while *Q. crispipilis* and *Q. segoviensis* have higher survival under more open canopy conditions.

Materials and methods

Study area

The study was carried out at the Parque Ecológico El Encuentro (PEE) located at the northeast portion of San Cristóbal de Las Casas (16° 43' 54.72" - 16° 44' 08.38" N and 92° 38' 52.59" - 92° 38' 24.52" W), at an average altitude of 2,270 m. The mean annual precipitation is 1,090.5 mm with an annual mean temperature of 15.0 °C (Comisión Nacional del Agua [CONAGUA], 2017). The PEE was under logging of *Pinus* for wood production and *Quercus* spp. and other broad-leaved species for firewood; it was also a sheep grazing site until 2010. The soil is moderately deep, derived from calcareous rocks and corresponding to Rendzina and Luvisol soils. The present vegetation includes secondary forests dominated by *Pinus pseudostrobus* Lindl., *P. tecumanianii* F. Schwerdtf. ex Eguiluz & J. P. Perry, *Q. segoviensis*, *Q. crispipilis* and *Q. rugosa* Née (De la Mora-Estrada, Ruiz-Montoya, Ramírez-Marcial, Morón-Ríos, & Mayorga-Martínez, 2017).

The study evaluated three canopy coverage conditions: pine-oak forest, *Baccharis vaccinioides* Kunth shrubland and grassland. A total of three plots of 100 to 150 m² were established under each condition, which were

grado de perturbación ambiental, las condiciones del sustrato (Bonfil & Soberón, 1999; Flores-Cano, Badano, & Flores, 2012), y el tamaño y vigor de las plántulas (Bonfil, Rodríguez de la Vega, & Peña, 2000; Ramírez-Contreras & Rodríguez-Trejo, 2004) son factores que afectan la supervivencia y crecimiento.

Una alternativa que facilita el establecimiento de las plantas es el uso de arbustos o árboles como nodrizas, ya que mejoran las condiciones microclimáticas y favorecen el crecimiento inicial (Bonfil & Soberón, 1999; Ramírez-Contreras & Rodríguez-Trejo, 2009; Ramírez-Marcial et al., 1996). Por tanto, el análisis del desempeño de las plantas a lo largo de un gradiente ambiental, asociado al disturbio humano, permite identificar algunas barreras que impiden el establecimiento en sitios con disponibilidad limitada de propágulos (Ramírez-Marcial et al., 2008; Ramos-Palacios & Badano, 2014).

El objetivo de esta investigación fue evaluar la supervivencia y el crecimiento de tres especies de encinos introducidas en tres condiciones de dosel: bosque, matorral y pastizal. Las tres especies, características de los ecosistemas de montaña del sur de México y Guatemala, se encuentran en alguna categoría de riesgo de extinción (González-Espinosa, Meave, Lorea-Hernández, Ibarra-Manríquez, & Newton, 2011; Ramírez-Marcial et al., 2010). *Quercus ocoteifolia* Liebm., a diferencia de *Q. crispipilis* Trel. y *Q. segoviensis* Liebm., es perennifolia y requiere condiciones de cobertura de dosel, temperaturas frescas y mayor humedad para el establecimiento (González-Espinosa et al., 2011; Gutiérrez & Trejo, 2014; Ramírez-Marcial et al., 2010). Por ello se espera que la supervivencia de *Q. ocoteifolia* sea mayor bajo el dosel del bosque, mientras que la de *Q. crispipilis* y *Q. segoviensis* lo sea en condiciones más abiertas sin dosel.

Materiales y métodos

Área de estudio

El estudio se realizó en el Parque Ecológico El Encuentro (PEE) ubicado en la porción noreste de San Cristóbal de Las Casas, Chiapas (16° 43' 54.72" - 16° 44' 08.38" LN y 92° 38' 52.59" - 92° 38' 24.52" LO) a una altitud promedio de 2,270 m. La precipitación promedio anual es 1,090.5 mm con temperatura media anual de 15.0 °C (Comisión Nacional del Agua [CONAGUA], 2017). El PEE estuvo bajo aprovechamiento forestal de *Pinus* para producción de madera y de *Quercus* spp. y otras especies latifoliadas para leña; también fue sitio de apacentamiento de ovinos hasta el año 2010. El suelo es moderadamente profundo, derivado de rocas calcáreas y correspondiente a los grupos Rendzina y Luvisol. La vegetación actual comprende bosques secundarios

considered experimental replications. The size varied according to the availability of the land, depending on the homogeneity of the coverage; grassland plots were the smallest and those of the forest were the largest. Conditions of canopy coverage, soil moisture and soil and air temperature were characterized in each plot. Canopy coverage was obtained from the analysis of six hemispherical photographs per plot, taken at 1 m height with a hemispherical lens (Opteka™ 0.20x, EUA) attached to a digital camera (Nikon® modelo D5200, Singapur) and processed using the program HemiView (Rich, Wood, Vieglais, Burek, & Webb, 1999). Soil moisture and temperature were recorded by means of 20 readings per plot during the rainy season (October 2015) and 20 during the dry season (April 2016). Humidity was measured with Theta Meter® (model HH1, USA) and temperature with a digital dual-output thermometer J/K Extech Instruments® (model 421502, USA). Air temperature of each condition was continuously recorded one meter above the ground with a sensor HOBO TM® (Onset Computer Corporations, USA).

Plantation design

We used *Q. crispipilis*, *Q. ocoteifolia* and *Q. segoviensis* plants obtained from seeds collected in November and December 2013 and germinated in forest nurseries at El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR) in San Cristóbal de Las Casas. *Quercus crispipilis* and *Q. segoviensis* are found in Chiapas and Guatemala forming associations of pine-oak forests between 1,800 and 2,400 m, while *Q. ocoteifolia* is found in Oaxaca and Chiapas forming associations of pine-oak and cloud forest in wetter and cooler places, between 2,000 and 2,600 m (Ramírez-Marcial et al., 2010). Plants were kept for 15 months in the nursery and two months outside for their acclimatization. Root pruning in nursery was not applied. The three species were transplanted using a root ball during the last week of July 2015, to take advantage of the growth period (Ramírez-Marcial et al., 2006). A total of 33 plants per species were placed in each plot, randomly distributed at 1 m of equidistance. The amount per plot was determined based on the availability of plants of the three species studied.

Measurement variables

One week after transplantation, height and diameter of each plant were measured; these values were considered as the starting point of the experiment. Survival and growth assessments were repeated at 2, 4, 7, 9, 12, and 14 months after transplanting. Individual growth was measured through the maximum height and basal diameter of the stem. With these values, the relative growth rates (RGR) of both variables were calculated using the formula used by Hunt et al. (2002):

dominados por *Pinus pseudostrobus* Lindl., *P. tecunumanii* F. Schwerdtf. ex Eguiluz & J. P. Perry, *Q. segoviensis*, *Q. crispipilis* y *Q. rugosa* Née (De la Mora-Estrada, Ruiz-Montoya, Ramírez-Marcial, Morón-Ríos, & Mayorga-Martínez, 2017).

En el estudio se evaluaron tres condiciones de cobertura de dosel: bosque de pino-encino, matorral de *Baccharis vaccinioides* Kunth y pastizal. En cada condición se establecieron tres parcelas de 100 a 150 m² que se consideraron repeticiones experimentales. El tamaño varió en función de la disponibilidad del terreno, dependiendo de la homogeneidad de la cobertura; las parcelas del pastizal fueron las más pequeñas y las del bosque las más grandes. En cada parcela se caracterizaron las condiciones de cobertura del dosel, humedad del suelo y temperatura del suelo y aire. La cobertura de dosel se obtuvo del análisis de seis fotografías hemisféricas por parcela, tomadas a 1 m de altura con un lente hemisférico (Opteka™ 0.20x, EUA) adherido a una cámara digital (Nikon® modelo D5200, Singapur) y procesadas con el programa HemiView (Rich, Wood, Vieglais, Burek, & Webb, 1999). La humedad y temperatura del suelo se registraron con 20 lecturas por parcela en la temporada de lluvias (octubre 2015) y 20 en la temporada de sequía (abril 2016). La humedad se midió con el Theta Meter® (modelo HH1, EUA) y la temperatura con un termómetro digital de doble salida tipo J/K Extech Instruments® (modelo 421502, EUA). La temperatura del aire de cada condición se registró continuamente a un metro de altura del suelo con un sensor HOBO TM® (Onset Computer Corporations, EUA).

Diseño de la plantación

Se utilizaron plantas de *Q. crispipilis*, *Q. ocoteifolia* y *Q. segoviensis* provenientes de semillas colectadas en noviembre y diciembre de 2013 y germinadas en los viveros forestales de El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR) en San Cristóbal de Las Casas. *Quercus crispipilis* y *Q. segoviensis* se distribuyen en Chiapas y Guatemala formando asociaciones de bosques de pino-encino entre los 1,800 y 2,400 m, en tanto que *Q. ocoteifolia* se distribuye en Oaxaca y Chiapas formando asociaciones de pino-encino y bosque mesófilo de montaña en lugares más húmedos y frescos, entre los 2,000 y 2,600 m (Ramírez-Marcial et al., 2010). Las plantas se mantuvieron durante 15 meses en el vivero y dos meses en el exterior para su aclimatación. No se aplicó poda de raíz en vivero. Las tres especies se trasplantaron con cepellón durante la última semana de julio de 2015, para aprovechar el periodo de crecimiento (Ramírez-Marcial et al., 2006). En cada parcela se colocaron 33 plantas por especie, distribuidas aleatoriamente a 1 m de equidistancia. La cantidad por parcela se determinó con base en la disponibilidad de plantas de las tres especies estudiadas.

$RGR = [\ln \text{ final growth (cm)} - \ln \text{ initial growth (cm)}] / \text{evaluation time (months)}$.

At the end of the last evaluation (September 2016), biomass accumulated in stems, leaves and roots was quantified in a random sample of five plants per species and replication (a total of 135 plants). The collected plants were weighed per component; leaves, stem and root. Subsequently, the fractions were placed in an oven at 70 °C for 72 h for drying. At the end of this period, samples were weighed again using a scale with precision of 0.01 g, to obtain the dry weight.

Data analysis

A completely randomized design with 3 x 3 factorial arrangement (coverage and species type) was used. Compliance with the statistical assumptions of normality, homoscedasticity and independence was verified. Environmental variables among conditions were analyzed using the Kruskal-Wallis test; and comparison among pairs of coverage types, with the Wilcoxon rank test. The proportion of surviving plants was analyzed in each condition using the nonparametric Kaplan-Meier log rank test (Crawley, 2013). RGRs were analyzed, 14 months after transplantation, with ANOVA considering species and condition as main factors. Once significant differences among species ($P < 0.05$) were observed, another one-way ANOVA was used and the effect of the condition in each species was evaluated. Differences in biomass accumulated per fraction of each species, among conditions, were also evaluated with ANOVA. All analyzes were carried out using the program R version 3.2.2 (R Development Core Team, 2015).

Results and discussion

Microclimatic characteristics of sites

Table 1 shows the microclimatic conditions in the three coverage studied. The variables differed among transplant sites and seasons of the year; soil temperatures were significantly ($P < 0.001$) cooler in the forest. In autumn, soil moisture was similar ($P = 0.32$) in all three sites; however, at the beginning of spring, significant differences ($P < 0.001$) were observed with lower moisture in the shrubland compared to the forest and grassland.

On the other hand, the mean air temperature was significantly lower ($P < 0.05$) in the forest and shrubland compared to the grassland (Figure 1). With regard to photosynthetically active radiation (PAR), the values were significantly ($P = 0.05$) higher for grassland, intermediate for shrubland and lower for forest (Figure 2).

Variables de medición

Una semana después del trasplante se midieron la altura y diámetro de cada planta; estos valores se consideraron como el punto de inicio del experimento. Las evaluaciones de supervivencia y crecimiento se repitieron a los 2, 4, 7, 9, 12 y 14 meses posteriores al trasplante. El crecimiento individual se midió a través de la altura máxima y el diámetro basal del tallo. Con estos valores se calcularon las tasas relativas de crecimiento (TRC) de ambas variables mediante la fórmula utilizada por Hunt et al. (2002): $TRC = [\ln \text{ crecimiento final (cm)} - \ln \text{ crecimiento inicial (cm)}] / \text{tiempo de evaluación (meses)}$.

Al término de la última evaluación (septiembre de 2016), la biomasa acumulada en tallos, hojas y raíces se cuantificó en una muestra aleatoria de cinco plantas por especie y repetición (135 plantas en total). Las plantas extraídas se pesaron por componente; hojas, tallo y raíz. Posteriormente, las fracciones se colocaron en estufa a 70 °C durante 72 h para su desecación. Al final de este periodo, las muestras se pesaron nuevamente en una balanza con precisión de 0.01 g, para obtener el peso seco.

Análisis de datos

Se utilizó un diseño completamente al azar con arreglo factorial 3 x 3 (tipo de cobertura y especies). El cumplimiento de los supuestos estadísticos de normalidad, homocedasticidad e independencia se verificó. Las variables ambientales entre condiciones se analizaron mediante la prueba de Kruskal-Wallis; y la comparación entre pares de tipos de cobertura, con la prueba de rangos de Wilcoxon. La proporción de plantas supervivientes en cada condición se analizó con la prueba no paramétrica de rangos logarítmicos de Kaplan-Meier (Crawley, 2013). Las TRC, 14 meses después del trasplante, se analizaron con ANOVA considerando a las especies y la condición como factores principales. Una vez que se mostraron diferencias significativas entre especies ($P < 0.05$), se utilizó otro ANOVA y se evaluó el efecto de la condición en cada especie. Las diferencias en la biomasa acumulada por fracción de cada especie, entre condiciones, también se evaluaron con ANOVA. Todos los análisis se realizaron con el programa R versión 3.2.2 (R Development Core Team, 2015).

Resultados y discusión

Características microclimáticas de los sitios

El Cuadro 1 presenta las condiciones microclimáticas en las tres coberturas de estudio. Las variables difirieron entre los sitios de trasplante y entre

Table 1. Temperature and percentage of soil moisture under three coverage conditions in San Cristóbal de Las Casas, Chiapas.

Cuadro 1. Temperatura y porcentaje de humedad del suelo en tres condiciones de cobertura en San Cristóbal de Las Casas, Chiapas.

Microclimatic variable / Variable microclimática	Period / Período	Coverage / Cobertura			Kruskal- Wallis X ²	P value / Valor P
		Forest / Bosque	Shrubland / Matorral	Grassland / Pastizal		
Soil temperature (°C) / Temperatura del suelo (°C)	October 2015 / Octubre 2015	15.9 ± 0.05 a	16.6 ± 0.12 b	18.8 ± 0.08 c	122.03	P < 0.001
	April 2016 / Abril 2016	18.2 ± 0.18 a	20.2 ± 0.20 b	22 ± 0.24 c	94.53	P < 0.001
Soil moisture (%) / Humedad del suelo (%)	October 2015 / Octubre 2015	64 ± 1.59 a	61 ± 1.83 a	65 ± 1.63 a	2.24	P = 0.32
	April 2016 / Abril 2016	31 ± 1.43 a	23 ± 1.03 b	28 ± 1.47 a	12.93	P < 0.001

Different letters denote significant differences among coverage sites for each evaluation period ($P < 0.001$). $\pm$ standard error of the mean.
Letras diferentes denotan diferencias significativas entre sitios de cobertura para cada periodo de evaluación ($P < 0.001$). $\pm$ error estándar de la media.

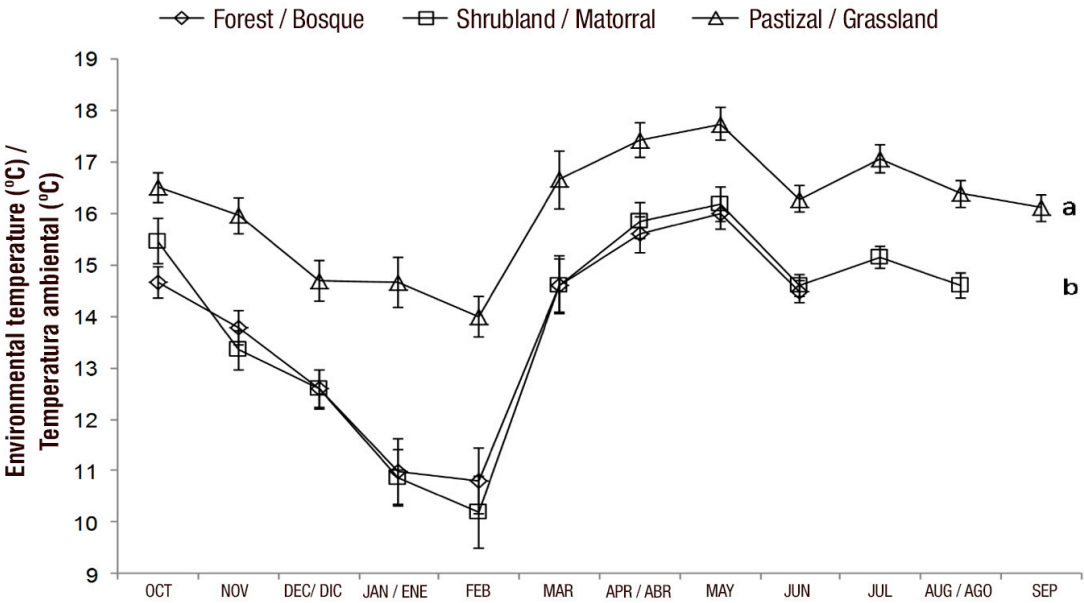


Figure 1. Air temperature recorded at 1 m above ground level (October 2015-September 2016) in San Cristóbal de Las Casas, Chiapas. Each point corresponds to the average monthly value ($\pm$ standard error). Different letters denote significant differences among coverages by means of the Wilcoxon test ($P < 0.05$), after the Kruskal-Wallis analysis.

Figura 1. Temperatura del aire registrada a 1 m sobre el nivel del suelo (octubre 2015-septiembre 2016) en San Cristóbal de Las Casas, Chiapas. Cada punto corresponde al valor medio mensual ($\pm$ error estándar). Letras diferentes denotan diferencias significativas entre coberturas mediante la prueba de Wilcoxon ($P < 0.05$), posterior al análisis de Kruskal-Wallis.

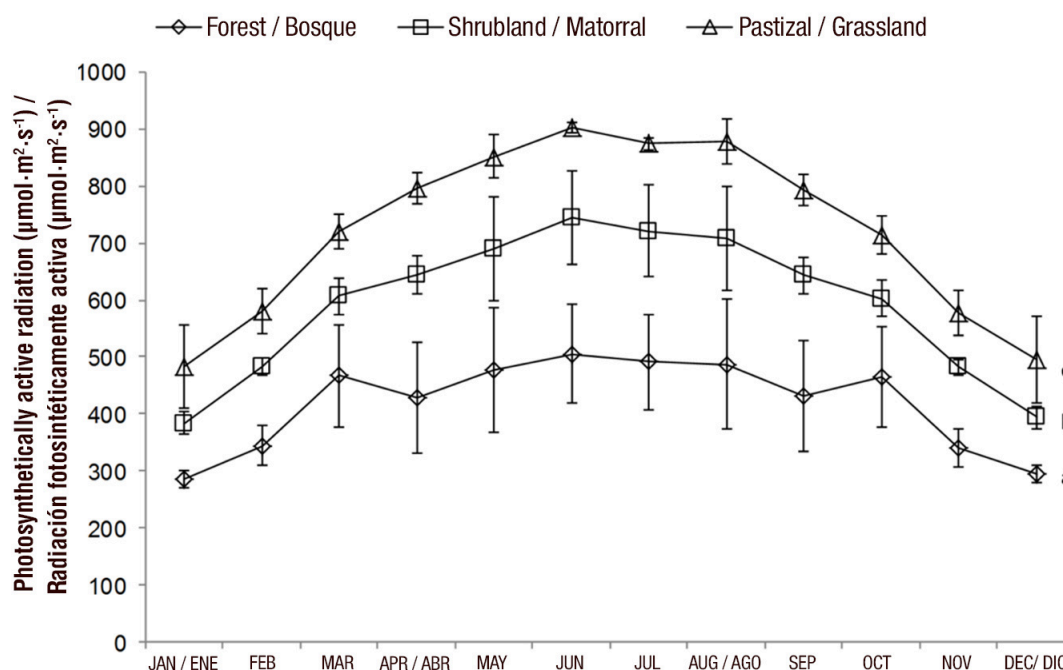


Figure 2. Profile of the monthly distribution of photosynthetically active radiation under three conditions of coverage (January 2016–December 2016) in San Cristóbal de Las Casas, Chiapas. Different letters denote significant differences among coverage by means of the Wilcoxon test ($P < 0.05$). $\pm$ standard error of the mean.

Figura 2. Perfil de la distribución mensual de la radiación fotosintéticamente activa en tres condiciones de cobertura (enero 2016–diciembre 2016) en San Cristóbal de Las Casas, Chiapas. Letras diferentes denotan diferencias significativas entre coberturas mediante la prueba de Wilcoxon ($P < 0.05$). $\pm$ error estándar de la media.

The results indicate that the microclimatic conditions vary according to the type of cover, which can affect the yield of the plants (Dickson, 1990). The absence of canopy is reflected in higher temperature, radiation and evapotranspiration, leading to considerable soil stress and desiccation, and lower plant growth (Arosa, Ceia, Costa, & Freitas, 2015; Ramírez-Marcial et al., 2008).

Survival of *Quercus*

Species survival after 14 months of evaluation was high under all three study conditions ($> 90\%$), except for *Q. ocoteifolia* (88%) under grassland conditions (Figure 3). The follow-up period of the study allows to affirming that *Quercus* species had the ability to establish itself effectively under the three conditions; however, these trends can be modified based on the seasonality or growth stage of the plants used (Alvarez-Aquino & Williams-Linera, 2012; Espelta, Riba, & Retana, 1995).

Short-term studies have shown that survival is influenced by microclimatic conditions created by the presence of trees, shrubs and native species of early succession. Such conditions may modify microbial and microclimatic conditions of the soil (Castro, Zamora,

temporadas del año; las temperaturas del suelo fueron significativamente ($P < 0.001$) más frescas en el bosque. En el otoño, la humedad del suelo fue similar ($P = 0.32$) en los tres sitios; sin embargo, al inicio de la primavera se observaron diferencias significativas ($P < 0.001$) con menor humedad en el matorral que en el bosque y el pastizal.

Por otra parte, la temperatura media del aire fue significativamente más baja ($P < 0.05$) en el bosque y el matorral que en el pastizal (Figura 1). Con respecto a la radiación fotosintéticamente activa (RFA), los valores fueron significativamente ($P = 0.05$) mayores en el pastizal, intermedios en el matorral e inferiores en el bosque (Figura 2).

Los resultados indican que las condiciones microclimáticas varían en función del tipo de cobertura, lo cual puede afectar el desempeño de las plantas (Dickson, 1990). La ausencia de dosel se refleja en temperatura, radiación y evapotranspiración mayor, propiciando considerable estrés y desecación en el suelo, y menor crecimiento de las plantas (Arosa, Ceia, Costa, & Freitas, 2015; Ramírez-Marcial et al., 2008).

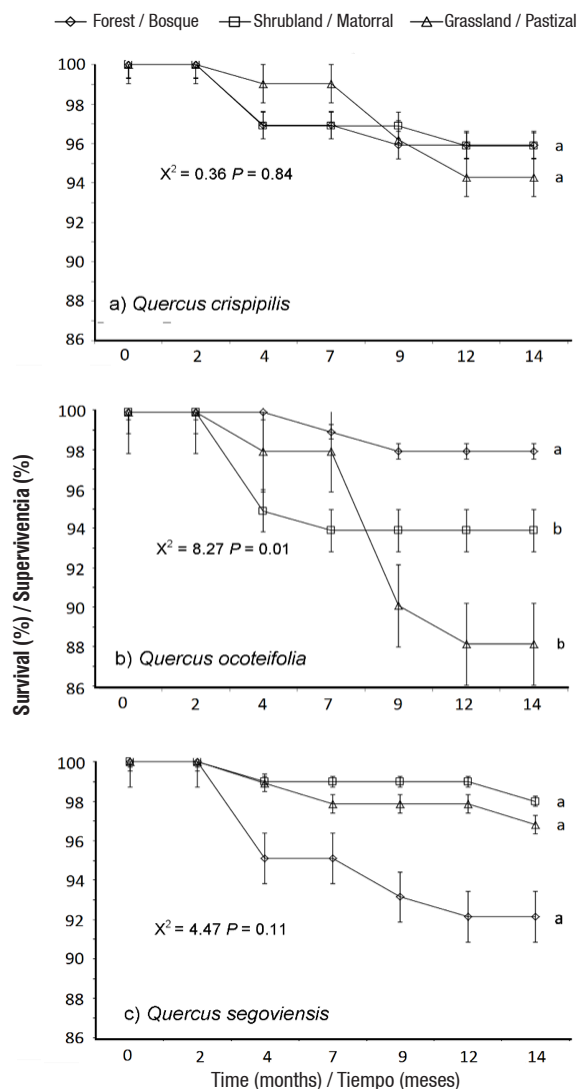


Figure 3. Survival curves of three *Quercus* species during a 14-month period from transplanting under forest, shrubland and grassland conditions in San Cristóbal de Las Casas, Chiapas. Different letters indicate significant differences among survival curves using the nonparametric Kaplan-Meier log rank test ($P < 0.05$).

Figura 3. Curvas de supervivencia de tres especies de *Quercus* durante un periodo de 14 meses a partir del trasplante en condiciones de bosque, matorral y pastizal en San Cristóbal de Las Casas, Chiapas. Letras diferentes indican diferencias significativas entre las curvas de supervivencia mediante la prueba no paramétrica de rangos logarítmicos de Kaplan-Meier ($P < 0.05$).

& Hódar, 2006; Ramírez-Contreras & Rodríguez-Trejo, 2009), improving the yield of plants under canopy conditions (Avendaño-Yáñez, Sánchez-Velázquez, Meave, & Pineda-López, 2014; Bonfil et al., 2000; Camacho-Cruz, González-Espinosa, Wolf, & de Jong, 2000; Castro et al., 2006).

Growth of *Quercus*

RGR and biomass differed significantly ($P < 0.001$) among species and canopy coverage (Table 2), suggesting a differentiated effect of the microenvironmental situations of each condition.

Figure 4 shows the RGR in height and diameter of the three *Quercus* species per coverage. RGR in

Supervivencia de *Quercus*

La supervivencia de las especies después de 14 meses de evaluación fue alta en las tres condiciones de estudio ($> 90\%$), con excepción de *Q. ocoteifolia* (88 %) en el pastizal (Figura 3). El periodo de seguimiento del estudio permite afirmar que las especies de *Quercus* tuvieron la habilidad para establecerse efectivamente en las tres condiciones; sin embargo, estas tendencias pueden modificarse con base en la estacionalidad o la etapa de crecimiento de las plantas utilizadas (Alvarez-Aquino & Williams-Linera, 2012; Espelta, Riba, & Retana, 1995).

En estudios de corto plazo se ha demostrado que la supervivencia está influenciada por las condiciones

Table 2. Analysis of variance of the relative growth rate (RGR) of height and diameter and biomass accumulated of three *Quercus* species (*Q. ocoteifolia*, *Q. crispipilis* and *Q. segoviensis*) established in three sites with different microenvironmental conditions (forest, shrubland and grassland) in San Cristóbal de Las Casas, Chiapas.

Cuadro 2. Análisis de varianza de la tasa relativa de crecimiento (TRC) de altura y diámetro y de la biomasa acumulada de tres especies de *Quercus* (*Q. ocoteifolia*, *Q. crispipilis* y *Q. segoviensis*) establecidas en tres sitios con diferente condición microambiental (bosque, matorral y pastizal) en San Cristóbal de Las Casas, Chiapas.

Factor	Degrees of freedom / Grados de libertad	RGR height / TRC altura		RGR diameter / TRC diámetro		Biomass / Biomasa	
		F	P	F	P	F	P
Species / Especie	2	15.52	<0.001	13.82	<0.001	19.22	<0.001
Site / Sitio	2	11.09	<0.001	71.53	< 0.001	17.85	<0.001
Species*Site / Especie*Sitio	4	1.59	0.17	4.45	< 0.01	1.88	0.11

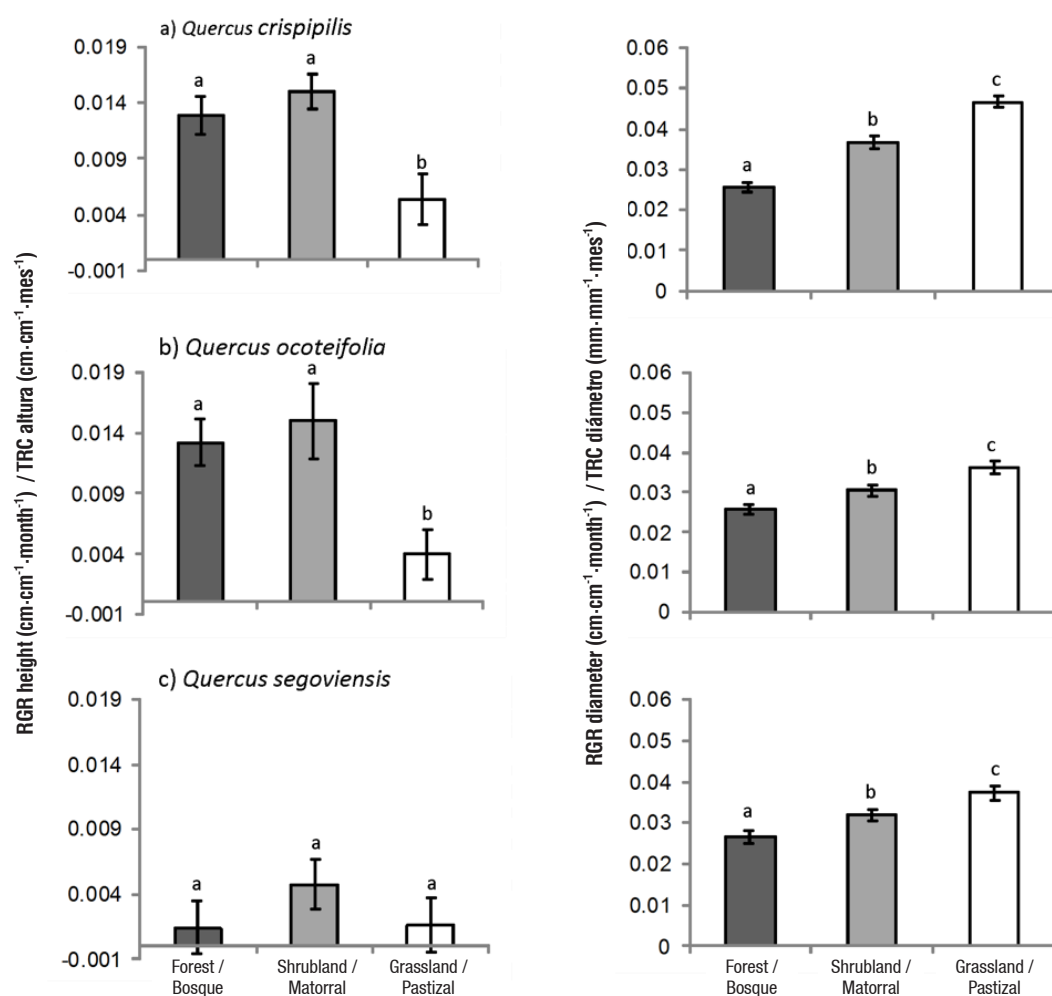


Figure 4. Relative growth rate (RGR) in height and diameter of *Quercus* species after 14 months of field growth in San Cristóbal de Las Casas, Chiapas. Different letters indicate significant differences among sites using the Tukey test ($P < 0.05$). $\pm$ standard error of the mean.

Figura 4. Tasa relativa de crecimiento (TRC) en altura y diámetro de especies de *Quercus* después de 14 meses de crecimiento en campo en San Cristóbal de Las Casas, Chiapas. Letras diferentes indican diferencias significativas entre sitios mediante la prueba de Tukey ($P < 0.05$). $\pm$ error estándar de la media.

height of *Q. crispipilis* and *Q. ocoteifolia* were higher in conditions with radiation and intermediate and low temperature (shrubland and forest). *Quercus segoviensis* had the lowest increase in RGR in height and showed no differences ($P < 0.05$) among sites. In the case of RGR in diameter, the three species increased at the site with the highest radiation (grassland) followed by shrubland and forest. This pattern was repeated in the accumulation of biomass in *Q. crispipilis* and *Q. segoviensis*, mainly in roots (Figure 5).

These results suggest a direct association between increased basal diameter and increased root biomass in *Q. crispipilis* and *Q. segoviensis*, in addition to an inverse relationship among RGR in height and basal diameter

microclimáticas creadas por la presencia de árboles, arbustos y especies nativas de sucesión temprana. Tales circunstancias pueden modificar las condiciones microbianas y microclimáticas del suelo (Castro, Zamora, & Hódar, 2006; Ramírez-Contreras & Rodríguez-Trejo, 2009), mejorando el desempeño de las plantas introducidas bajo el dosel (Avendaño-Yáñez, Sánchez-Velázquez, Meave, & Pineda-López, 2014; Bonfil et al., 2000; Camacho-Cruz, González-Espinosa, Wolf, & de Jong, 2000; Castro et al., 2006).

Crecimiento de *Quercus*

Las TRC y la biomasa difirieron significativamente ($P < 0.001$) entre especies y entre las coberturas del

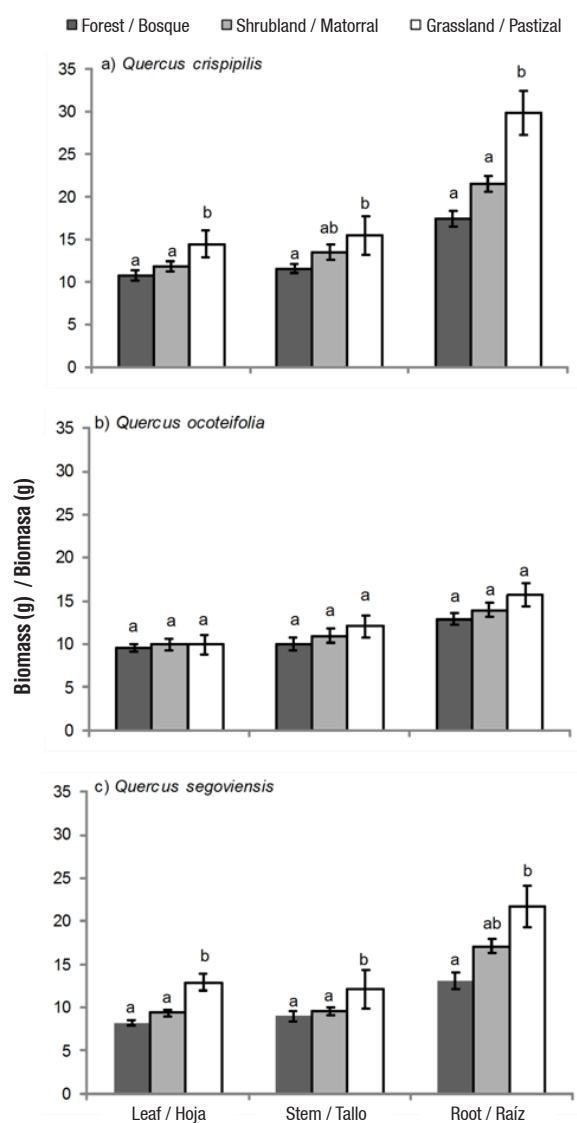


Figure 5. Biomass accumulated of three *Quercus* species grown under three coverage conditions (forest, shrubland and grassland) in San Cristóbal de Las Casas, Chiapas. Different letters indicate significant differences among sites, according to the Tukey test ($P < 0.05$). $\pm$ standard error of the mean ($n = 45$).

Figura 5. Biomasa acumulada de tres especies de *Quercus* plantadas en tres condiciones de cobertura (bosque, matorral y pastizal) en San Cristóbal de Las Casas, Chiapas. Letras diferentes indican diferencias significativas entre sitios, acorde con la prueba de Tukey ($P < 0.05$). $\pm$ error estándar de la media ($n = 45$).

of *Q. crispipilis* and *Q. ocoteifolia*. The highest increases in height, in contrast to diameter, were associated with low and intermediate levels of solar radiation ranging from 5 to 50 % (Cardillo & Bernal 2006; Neufeld, 1983) and low temperature and humidity fluctuations under forest canopy (Padilla & Pugnaire, 2006; Ramírez-Contreras & Rodríguez-Trejo, 2009). Although light is considered a necessary resource for growth, increased radiation does not necessarily mean an increase in plant size (Espelta et al., 1995). The results indicate that, in oaks, the growth in basal diameter, associated with the increase in the radical biomass, is more common than the growth in height, shortly after transplanting, which coincides with that observed by Bonfil and Soberón (1999) and Kabeya and Sakai (2003).

The increase in biomass of each component (leaves, stem and root) of *Q. crispipilis* and *Q. segoviensis* was higher under grassland conditions compared to shrubland and forest conditions (Figure 5). The highest biomass increase in established plants at sites with higher solar radiation can be attributed to the fact that they suffer more stress, stem growth slows down and carbohydrates are distributed to lower parts (Dickson, 1990); in addition, under these conditions, plants reach higher photosynthetic rates (Feltrin et al., 2016; Kabeya & Sakay, 2003; Ramírez-Contreras & Rodríguez-Trejo, 2009). The component that reached the highest biomass was the root; the importance of this organ lies in the ability to store most of the carbohydrates the plant will use during periods of adverse conditions (Arosa et al., 2015; Kabeya & Sakay, 2003). The reserves stored in the roots allow oaks to regrow in case of death or partial removal of the aerial part (Bonfil & Soberón 1999; Cardillo & Bernal, 2006; Vázquez de Castro, Oliet, Puértolas, & Jacobs, 2014).

The three species of *Quercus* had high values of survival under the three experimental situations; although microclimatic variables are different among the studied conditions, it cannot be said that those are the only factors that affect survival, since herbivory and soil fertility can also influence them (Lei et al., 2013). As *Q. crispipilis* and *Q. segoviensis* showed higher biomass increases in the site with greater illumination, the use of these species in the restoration of abandoned grasslands is recommended; while *Q. ocoteifolia* would be more successful in restoring degraded secondary forests, because yield improves in the shade of forest canopy.

Conclusions

The presence of canopy influences the microclimatic variables of the sites; less coverage at the site will receive higher radiation and ambient and soil temperature. Despite the above, the survival of *Q. crispipilis* and *Q. segoviensis* was not affected by canopy coverage. As expected, relative growth rates of height and diameter

dosel (Cuadro 2), lo cual sugiere un efecto diferenciado de las situaciones microambientales de cada condición.

La Figura 4 presenta las TRC en altura y diámetro de las tres especies de *Quercus* por cobertura. Las TRC en altura de *Q. crispipilis* y *Q. ocoteifolia* fueron mayores en condiciones con radiación y temperatura intermedia y baja (matorral y bosque). *Quercus segoviensis* presentó el incremento más bajo de TRC en altura y no mostró diferencias ($P < 0.05$) entre sitios. Con respecto a la TRC en diámetro, las tres especies incrementaron en el sitio con mayor radiación (pastizal) seguido por el matorral y el bosque. Este patrón se repitió en la acumulación de biomasa en *Q. crispipilis* y *Q. segoviensis*, principalmente en las raíces (Figura 5).

Estos resultados sugieren una asociación directa entre el incremento en el diámetro basal y el incremento en la biomasa radical en *Q. crispipilis* y *Q. segoviensis*, además de una relación inversa entre las TRC en altura y diámetro basal de *Q. crispipilis* y *Q. ocoteifolia*. Los mayores incrementos en altura -en contraste con el diámetro- se asociaron con niveles bajos e intermedios de radiación solar que variaron de 5 a 50 % (Cardillo & Bernal 2006; Neufeld, 1983) y bajas fluctuaciones de temperatura y humedad bajo el dosel del bosque (Padilla & Pugnaire, 2006; Ramírez-Contreras & Rodríguez-Trejo, 2009). Aunque se considera que la luz es un recurso necesario para el crecimiento, el incremento de radiación no significa necesariamente incremento en el tamaño de las plantas (Espelta et al., 1995). Los resultados indican que, en los encinos, el crecimiento en diámetro basal -asociado con el incremento en la biomasa radical- es más común que el crecimiento en altura, poco después del trasplante, lo que coincide con lo observado por Bonfil y Soberón (1999) y Kabeya y Sakai (2003).

El incremento en la biomasa de cada componente (hojas, tallo y raíz) de *Q. crispipilis* y *Q. segoviensis* fue mayor en el pastizal que en el matorral y el bosque (Figura 5). El mayor incremento de biomasa en plantas establecidas en sitios con mayor radiación solar puede atribuirse a que éstas sufren más estrés, el crecimiento en el tallo se vuelve más lento y los carbohidratos se distribuyen hacia las partes inferiores (Dickson, 1990); además, en estas condiciones, las plantas alcanzan mayores tasas fotosintéticas (Feltrin et al., 2016; Kabeya & Sakay, 2003; Ramírez-Contreras & Rodríguez-Trejo, 2009). El componente que alcanzó mayor biomasa fue la raíz; la importancia de este órgano radica en la capacidad de almacenar la mayor parte de los carbohidratos que la planta utilizará durante los periodos de condiciones adversas (Arosa et al., 2015; Kabeya & Sakay, 2003). Las reservas almacenadas en las raíces permiten a los encinos rebrotar en caso de muerte o remoción parcial de la parte aérea (Bonfil & Soberón 1999; Cardillo & Bernal, 2006; Vázquez de Castro, Oliet, Puértolas, & Jacobs, 2014).

changed according to the canopy coverage. The height of *Q. crispipilis* and *Q. ocoteifolia* was higher under forest and shrubland conditions; the diameter of the three species and the biomass of each component in *Q. crispipilis* and *Q. segoviensis* were higher under grassland, intermediate under shrubland and lower under the forest conditions. The three species seem to adapt to the different radiation conditions, temperature and humidity of each site. *Quercus crispipilis* and *Q. segoviensis* have better survival and growth responses under shrubland and grassland conditions, while *Q. ocoteifolia* is favored by the presence of forest canopy.

Acknowledgements

The authors wish to thank the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología for the scholarship granted to the first author to carry out his master's studies (No. 574853). To Mr. Noé Beltran, for the facilities and access to the study sites.

End of English version

References / Referencias

- Alba-López, M. P., González-Espinosa, M., Ramírez-Marcial N., & Castillo-Santiago, M. Á. (2003). Determinantes de la distribución de *Pinus* spp. en la Altiplanicie Central de Chiapas, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 73(2), 7–15. Retrieved from <http://www.redalyc.org/pdf/577/57707301.pdf>
- Alvarez-Aquino, C., & Williams-Linera, G. (2012). Seedling survival and growth of tree species: site condition and seasonality in tropical dry forest restoration. *Botanical Sciences*, 90(3), 341–351. doi: 10.17129/botsci.395
- Arosa, M. L., Ceia, R. S., Costa, S. R., & Freitas, H. (2015). Factors affecting cork oak (*Quercus suber*) regeneration: Acorn sowing success and seedling survival under field conditions. *Plant Ecology and Diversity*, 1(4), 1–12. doi: 10.1080/17550874.2015.1051154
- Avendaño-Yáñez, M. L., Sánchez-Velásquez, L. R., Meave J. A., & Pineda-López, M. R. (2014). Is facilitation a promising strategy for cloud forest restoration? *Forest Ecology & Management*, 329(8), 328–333. doi: 10.1016/j.foreco.2014.01.051
- Bonfil, C., & Soberón, J. (1999). *Quercus rugosa* seedling dynamics in relation to its re-introduction in a disturbed Mexican landscape. *Applied Vegetation Science*, 2(2), 189–200. doi: 10.2307/1478982
- Bonfil, C., Rodríguez de la Vega, H., & Peña, R. V. (2000). Evaluación del efecto de las plantas nodriza sobre el establecimiento de una plantación de *Quercus* L. *Revista Ciencia Forestal en México*, 25(1), 59–73. Retrieved from <http://cienciasforestales.inifap.gob.mx/editorial/index.php/Forestales/article/view/18>
- Las tres especies de *Quercus* presentaron valores altos de supervivencia en las tres situaciones experimentales; aunque las variables microclimáticas son distintas entre las condiciones estudiadas, no se puede afirmar que sean los únicos factores que afectan la supervivencia, ya que también pueden influir la herbivoría y la fertilidad de los suelos (Lei et al., 2013). En razón de que *Q. crispipilis* y *Q. segoviensis* presentaron mayores incrementos de biomasa en el sitio con mayor iluminación, se recomienda el uso de estas especies en la restauración de pastizales abandonados; mientras que *Q. ocoteifolia* tendría mayor éxito en la restauración de bosques secundarios degradados, ya que el desempeño mejora a la sombra del dosel forestal.

Conclusiones

La presencia de dosel influye en las variables microclimáticas de los sitios; a menor cobertura en el sitio se recibe mayor radiación y temperatura ambiental y del suelo. A pesar de lo anterior, la supervivencia de *Q. crispipilis* y *Q. segoviensis* no fue afectada por la cobertura del dosel. Tal como se esperaba, las tasas relativas de crecimiento de altura y de diámetro cambiaron en función de la cobertura del dosel. La altura de *Q. crispipilis* y *Q. ocoteifolia* fue mayor en las condiciones bosque y matorral; el diámetro de las tres especies y la biomasa de cada componente en *Q. crispipilis* y *Q. segoviensis* fueron mayores en el pastizal, intermedios en el matorral e inferiores en el bosque. Las tres especies parecen adaptarse a las diferentes condiciones de radiación, temperatura y humedad características de cada sitio. *Quercus crispipilis* y *Q. segoviensis* tienen mejores respuestas de supervivencia y crecimiento en el matorral y pastizal, mientras que *Q. ocoteifolia* resulta favorecida por la presencia de dosel forestal.

Agradecimientos

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por la beca otorgada al primer autor para realizar sus estudios de maestría (núm. 574853). Al Sr. Noé Beltrán, por las facilidades y el acceso a los sitios de estudio.

Fin de la versión en español

- Bustamante, R. O., Badano, E. I., & Pickett, S. T. A. (2012). Impacts of land use change on seed removal patterns of native and exotic species in a forest landscape. *Community Ecology*, 13(2), 171–177. doi: 10.1556/ComEc.13.2012.2.6
- Camacho-Cruz, A., González-Espinosa, M., Wolf, J. H. D., & de Jong, B. H. J. (2000). Germination and survival of tree species in disturbed forests of the highlands of Chiapas, Mexico. *Canadian Journal of Botany*, 78(10), 1309–1318. doi: 10.1139/b00-103

- Cardillo, E., & Bernal, C. J. (2006). Morphological response and growth of cork oak (*Quercus suber* L.) seedlings at different shade levels. *Forest Ecology and Management*, 222(1-3), 296–301. doi: 10.1016/j.foreco.2005.10.026
- Castro, J., Zamora, R., & Hódar, J. A. (2006). Restoring *Quercus pyrenaica* forests using pioneer shrubs as nurse plants. *Applied Vegetation Science*, 9(1), 137–142. doi: 10.1658/1402-2001(2006)9[137:RQPFUP]2.0.CO;2
- Cayuela, L., Rey-Benayas, J. M., & Echeverría, C. (2006). Clearance and fragmentation of tropical montane forests in the highlands of Chiapas, Mexico (1975–2000). *Forest Ecology and Management*, 226(1-3), 208–218. doi: 10.1016/j.foreco.2006.01.047
- Comisión Nacional del Agua (CONAGUA). (2017). Normales climatológicas: Chiapas. Retrieved April 10, 2017 from http://smn1.conagua.gob.mx/index.php?option=com_content&view=article&id=174&tmpl=component
- Crawley, M. J. (2013). *The R Book* (Second edition). West Sussex, United Kingdom: John Wiley & Sons.
- De la Mora-Estrada, L. F., Ruiz-Montoya, L., Ramírez-Marcial, N., Morón-Ríos, A., & Mayorga-Martínez, M. C. (2017). Diversidad de chinches (Hemiptera: Heteroptera) en bosques secundarios de pino-encino de San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 88(1), 86–105. doi: 10.1016/j.rmb.2017.01.016
- Dickson, R. E. (1990). Assimilate distribution and storage. En A. S. Raghavendra (Ed.), *Physiology of trees* (pp. 51–85). New York, USA: Wiley and Sons.
- Espelta, J. M., Riba, M., & Retana, J. (1995). Patterns of seedling recruitment in West-Mediterranean *Quercus ilex* forests influenced by canopy development. *Journal of Vegetation Science*, 6(4), 465–472. doi: 10.2307/3236344
- Feltrin, R. P., Will, R. E., Meek, C. R., Masters, R. E., Waymire, J., & Wilson, D. S. (2016). Relationship between photosynthetically active radiation and understory productivity across a forest-savanna continuum. *Forest Ecology and Management*, 374(1), 51–60. doi: 10.1016/j.foreco.2016.04.049
- Flores-Cano, J., Badano, E. I., & Flores, J. (2012). Effects of burial depth on seed germination and seedling emergence of Mexican oaks: A glasshouse experiment. *Archives of Biological Sciences*, 64(2), 1543–1554. doi: 10.2298/ABS1204543C
- Galindo-Jaimes, L., González-Espinosa, M., Quintana-Ascencio, P., & García-Barrios, L. (2002). Tree composition and structure in disturbed stands with varying dominance by *Pinus* spp. in the highlands of Chiapas, México. *Plant Ecology*, 162(2), 259–272. doi: 10.1023/A:1020309004233
- González-Espinosa, M., Meave, J. A., Lorea-Hernández, F. G., Ibarra-Manríquez, G., & Newton, A. C. (2011). *The red list of Mexican cloud forest trees*. Cambridge: Fauna & Flora International.
- González-Espinosa, M., Meave, J. A., Ramírez-Marcial, N., Toledo-Aceves, T., Lorea-Hernández, F. G., & Ibarra-Manríquez, G. (2012). Los bosques de niebla de México: conservación y restauración de su componente arbóreo. *Ecosistemas*, 21(1), 36–52. Retrieved from <http://www.revistaecosistemas.net/index.php/ecosistemas/article/viewFile/26/20>
- Guo, H., Wang X. A., Zhu, Z. H., Wang, S. X., & Guo, J. C. (2011). Seed and microsite limitation for seedling recruitment of *Quercus wutaishanica* on Mt. Ziwuling, Loess Plateau, China. *New Forests*, 41(1), 127–137.
- Gutiérrez, E., & Trejo, I. (2014). Efecto del cambio climático en la distribución potencial de cinco especies arbóreas de bosque templado en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85(1), 179–188. doi: 10.7550/rmb.37737
- Hunt, R., Causton, D. R., Shipley, B., & Askew, A. P. (2002). A modern tool for classical plant analysis. *Annals of Botany*, 90(4), 485–488. doi: 10.1093/aob/mcf214
- Kabeya, D., & Sakai, S. (2003). The role of roots and cotyledons as storage organs in early stages of establishment in *Quercus crispula*: A quantitative analysis of the nonstructural carbohydrate in cotyledons and roots. *Annals of Botany*, 92(4), 537–45. doi: 10.1093/aob/mcg165
- Lamb, D., Stanturf, J., & Madsen, P. (2012). What is forest landscape restoration? En J. Stanturf, D. Lamb, & M. Palle (Eds.), *Forest landscape restoration* (pp 3–24). Athens, Georgia, USA: Springer.
- Lei, J. P., Xiao, W., Liu, J. F., Xiong, D., Wang, P., Pan L., Jiang Y., & Li, M. H. (2013). Responses of nutrients and mobile carbohydrates in *Quercus variabilis* seedlings to environmental variations using in situ and ex situ experiments. *PLOS ONE*, 8(4), e61192. doi: 10.1371/journal.pone.0061192
- Neufeld, H. S. (1983). Effects of light on growth, morphology, and photosynthesis in Bald cypress (*Taxodium distichum* (L.) Rich.) and Pond cypress (*T. ascendens* Brongn.) seedlings. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 110(1), 43–54. Retrieved from <http://www.appstate.edu/~neufeldhs/publications/neuf1983.pdf>
- Padilla, F. M., & Pugnaire, F. I. (2006). The role of nurse plants in the restoration of degraded environments. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 4(4), 196–202. doi: 10.1890/1540-9295(2006)004[0196:TRONPI]2.0.CO;2
- Pulsford, S. A., Lindenmayer, D. B., & Driscoll, D. A. (2016). A succession of theories: Purging redundancy from disturbance theory. *Biological Reviews*, 91(1), 148–167. doi: 10.1111/brv.12163
- R Development Core Team. (2015). *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. Retrieved from <http://www.R-project.org>
- Ramírez-Contreras, A., & Rodríguez-Trejo, D. A. (2004). Effect of seedling quality, aspect and microsite on a *Quercus rugosa* plantation. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 10(1), 5–11. Retrieved from https://chapingo.mx/revistas/forestales/contenido.php?id_articulo=403&doi=&id_revista=3
- Ramírez-Contreras, A., & Rodríguez-Trejo, D. A. (2009). Nurse plants in the reforestation with *Pinus hartwegii* Lindl. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 15(1), 43–48. Retrieved from <https://>

- chapingo.mx/revistas/forestales/contenido.php?id_articulo=511&doi=&id_revista=3
- Ramírez-Marcial, N., Camacho-Cruz, A., & González-Espinosa, M. (2008). Clasificación de grupos funcionales vegetales para la restauración del bosque mesófilo de montaña. En L. R. Sánchez-Velásquez, J. Galindo-González, & F. Díaz-Fleischer (Eds.), *Ecología, manejo y conservación de los ecosistemas de montaña en México* (pp. 51–72). México: Mundi Prensa.
- Ramírez-Marcial, N., Camacho-Cruz, A., González-Espinosa, M., & López-Barrera, F. (2006). Establishment, survival and growth of tree seedlings under successional montane oak forests in Chiapas, Mexico. In M. Kappelle (Ed.), *Ecology and conservation of neotropical montane oak forests* (pp. 177–189). Berlin: Springer. doi: 10.1007/3-540-28909-7_14
- Ramírez-Marcial, N., Camacho-Cruz, A., Martínez-Icó, M., Luna-Gómez, A., Golicher, D., & González-Espinosa, M. (2010). *Árboles y arbustos de los bosques de montaña en Chiapas*. San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, México: El Colegio de la Frontera Sur.
- Ramírez-Marcial, N., González-Espinosa, M., García-Moya, E. (1996). Establecimiento de *Pinus* spp. y *Quercus* spp. en matorrales y pastizales de Los Altos de Chiapas, México. *Agrociencia*, 30(2), 249–257.
- 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 landscape use changes. *Botanical Sciences*, 92(2), 299–308. doi: 10.17129/botsci.101
- Rich, P. M., Wood, J., Vieglais, D. A., Burek, K., & Webb, N. (1999). HemiView user manual. Retrieved from ftp://ftp.dynamax.com/manuals/HemiView_Manual.pdf
- Sánchez-Velásquez, L. R., Domínguez-Hernández, D., Pineda-López, M. R., & Lara-González, R. (2011). Does *Baccharis conferta* shrub act as a nurse plant to the *Abies religiosa* seedling? *The Open Forest Science Journal*, 4(1), 67–70. doi: 10.2174/1874398601104010067
- Sánchez-Velásquez, L. R., Ramírez-Bamonde, E. S., Andrade-Torres, A., & Rodríguez-Torres, P. (2008). Ecología florística y restauración del bosque mesófilo de montaña. En L. R. Sánchez-Velásquez, J. Galindo-González, & F. Díaz-Fleischer (Eds.), *Ecología, manejo y conservación de los ecosistemas de montaña en México* (pp. 9–50). México: Mundi Prensa.
- Stanturf, J. A., Palik, B. J., Williams, M. I., Dumroese, R. K., & Madsen, P. (2014). Forest restoration paradigms. *Journal of Sustainable Forestry*, 33, S161–S194. doi: 10.1080/10549811.2014.884004
- Torres-Miranda, A., Luna-Vega, I., & Oyama, K. (2011). Conservation biogeography of red oaks (*Quercus*, Section Lobatae) in Mexico and Central America. *American Journal of Botany*, 98(2), 290–305. doi: 10.3732/ajb.1000218
- Vázquez de Castro, A., Olliet, J. A., Puértolas, J., & Jacobs, D. F. (2014). Light transmissivity of tube shelters affects root growth and biomass allocation of *Quercus ilex* L. and *Pinus halepensis* Mill. *Annals of Forest Science*, 71(1), 91–99. doi: 10.1007/s13595-013-0335-3