



# **EL COLEGIO DE LA FRONTERA SUR**

## **Efecto de la calidad de sitio sobre el crecimiento inicial de tres especies de *Quercus* en Los Altos de Chiapas**

**Presentada como requisito parcial para optar por grado de Maestro en  
Ciencias en Recursos Naturales y Desarrollo Rural**

**Con orientación en Manejo y Conservación de Recursos Naturales**

**Por**

**Maximino Bernardo Rivas Rivas**

**2017**



# EL COLEGIO DE LA FRONTERA SUR

San Cristóbal de Las Casas, 10 de Enero de 2017

Las personas abajo firmantes, miembros del jurado examinador de:

Maximino Bernardo Rivas Rivas hacemos constar que hemos revisado y aprobado la tesis titulada

“Efecto de la calidad de sitio sobre el crecimiento inicial de tres especies de *Quercus* en Los Altos de Chiapas”

para obtener el grado de **Maestro en Ciencias en Recursos Naturales y Desarrollo**

## **Rural**

	Nombre	Firma
Director	<u>Dr. Neptalí Ramírez Marcial</u>	_____
Asesor	<u>Dr. Hugo R. Perales Rivera</u>	_____
Asesor	<u>Dr. Samuel I. Levy Tacher</u>	_____
Asesora	<u>Dra. Consuelo Bonfil</u>	_____
Sinodal adicional	<u>Dra. Suria Gisela Vásquez Morales</u>	_____
Sinodal adicional	<u>Dr. Fabien Charbonnier</u>	_____
Sinodal adicional	<u>Dra. Angélica Camacho Cruz</u>	_____

A mi familia consanguínea y no consanguínea por estar en todo momento apoyando y enriqueciendo mi aprendizaje con sus experiencias compartidas.

## Agradecimientos:

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por la beca ofrecida durante el periodo 2015-2016.

A mi tutor por la paciencia y apoyo que manifestó en todo momento.

Al grupo de asesores y sinodales que han ampliado mi panorama en el tema.

Al equipo del vivero forestal de ECOSUR en especial a Henry y Alfonso que siempre están en la disposición de compartir sus conocimientos.

A Don Noé por habernos permitido montar el experimento en su parque.

A los alumnos de los diferentes periodos y estancias del Dr. Neptalí y del Dr. Mario González que aportaron al proyecto.

Al equipo de compañeros del tronco común con los que trabaje, que posteriormente se convirtieron en amigos y a los amigos con los que compartí viajes, comidas experiencias, sueños y proyectos.

A los diferentes amigos externos a ECOSUR que nos han compartido su tiempo y espacio.

Al equipo de SIBE en especial a Milo y Mario que siempre están con actitud de servicio.

A mi esposa y a mis chuchitos que apoyaron en diferentes aspectos en este proceso.

## Índice

<b>Resumen</b> .....	<b>1</b>
<b>Introducción</b> .....	<b>1</b>
Los ecosistemas forestales .....	2
Fragmentación del paisaje, remoción y dispersión de semillas .....	4
Sucesión ecológica.....	5
Conservación y restauración .....	6
El uso de los encinos .....	8
<b>Objetivos</b> .....	<b>9</b>
General.....	9
Particulares.....	9
<b>Hipótesis</b> .....	<b>10</b>
<b>Métodos</b> .....	<b>10</b>
Área de estudio.....	10
Diseño de la plantación .....	11
Remoción de semillas de <i>Quercus crispipilis</i> .....	11
Mediciones de supervivencia y crecimiento .....	12
Medición de biomasa .....	12
Análisis de datos .....	13
<b>Resultados</b> .....	<b>13</b>
Características microclimáticas de los sitios .....	13
Remoción de bellotas de <i>Quercus crispipilis</i> .....	15
Supervivencia de plantas .....	16
Crecimiento y biomasa .....	18
<b>Discusión</b> .....	<b>22</b>
Remoción de semillas .....	22
Supervivencia.....	23

Crecimiento-----	23
<b>Conclusiones-----</b>	<b>25</b>
<b>Supervivencia y crecimiento de tres especies de <i>Quercus</i> bajo condiciones contrastantes de cobertura en Los Altos de Chiapas<sup>1</sup> -----</b>	<b>40</b>

## Resumen

El aprovechamiento intensivo de los ecosistemas forestales de Los Altos de Chiapas modifica la composición y estructura, lo cual limita la repoblación natural de diversas especies de *Quercus*. En dos diferentes periodos del año, ausencia y presencia de fructificación, se evaluó la remoción de semillas de *Quercus crispipilis* en tres diferentes condiciones de dosel: bosque secundario de pino-encino, matorral y pastizal. Además, durante 14 meses se evaluó la supervivencia, el crecimiento y la producción de biomasa de plantas jóvenes de *Quercus crispipilis*, *Q. ocoteifolia* y *Q. segoviensis*, con el objetivo de valorar la factibilidad de ser utilizadas en prácticas de restauración bajo las tres diferentes condiciones de dosel. En la temporada de fructificación, la remoción de semillas fue mayor en el bosque y matorral seguida pastizal, mientras que en la temporada de ausencia de fructificación no se mostró diferencia en la remoción de semillas entre sitios. La supervivencia de las tres especies fue relativamente alta (> 88%) en las tres condiciones. Las tasas relativas de crecimiento (TRC) en altura de *Q. crispipilis* y *Q. ocoteifolia* fueron mayores en las condiciones de bosque y matorral. Las TRC en diámetro de las tres especies fueron mayores en el pastizal, al igual que la biomasa de las raíces de *Q. crispipilis* y *Q. segoviensis*. Estos resultados sugieren que la remoción de bellotas se modifica en función de la temporalidad y del tipo de cobertura vegetal lo que demanda la introducción nuevos individuos. Los resultados demuestran que las tres especies de encinos son aptas para utilizarse en proyectos de restauración; *Quercus crispipilis* y *Q. segoviensis* tienen mejores respuestas de supervivencia en condiciones abiertas, mientras que *Q. ocoteifolia* se favorece de la presencia de cobertura de dosel.

**Palabras clave:** *Baccharis vaccinioides*, Bosque de pino-encino, Pastizal inducido, Rehabilitación forestal.

## Introducción

Uno de los principales problemas a nivel global es el deterioro del entorno natural causado por la deforestación. Aunque en algunas regiones se han reducido las tasas de

deforestación, a nivel mundial se sigue registrando incremento en la fragmentación de hábitats a causa de la deforestación (SCBD 2014). Con la finalidad de contrarrestar los efectos de este problema, incrementar el valor de los sitios dañados y recuperar los servicios ecosistémicos que la vegetación existente ofrecía previo al disturbio, se han propuesto varios métodos de restauración. Una alternativa viable es la reforestación diversificada, la cual puede contribuir al incremento de la biodiversidad (Rey Benayas et al. 2009; Lamb et al. 2012; Stanturf et al. 2014). Con el objetivo de evaluar la factibilidad del uso de especies del género *Quercus* durante el proceso de restauración, en este estudio se evaluó la remoción de semillas de *Quercus crispipilis* y la supervivencia y el crecimiento de tres especies de encinos en Los Altos de Chiapas. En la primera parte de este documento se mencionan algunos conceptos relacionados con los ecosistemas forestales, la fragmentación del paisaje, la sucesión ecológica y las implicaciones que estos procesos ecológicos tienen en la conservación, restauración y rehabilitación forestal. Asimismo, se describen las condiciones generales en las que se encuentran los encinos en la región de Los Altos de Chiapas, México, algunas limitantes que impiden su regeneración natural en estos ecosistemas y las ventajas que podría tener el uso de especies del género *Quercus* en el proceso de restauración. Posteriormente se describen los objetivos, hipótesis de investigación, resultados y conclusiones obtenidas después de evaluar periódicamente, tres especies de encinos durante 14 meses. Adicionalmente encontrara un manuscrito que fue enviado a la Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente para su revisión y publicación.

#### Los ecosistemas forestales

Por milenios, los bosques han ofrecido diferentes servicios ambientales a la humanidad (Stanturf et al. 2014), tales como la protección a las regiones hidrográficas, la retención del suelo, la captura de carbono, la producción de oxígeno, el amortiguamiento del impacto de los fenómenos naturales, la regulación climática, entre otros (Zúñiga et al. 2008; González-Espinosa et al. 2012). Sin embargo, en diferentes regiones de nuestro planeta, los bosques han sufrido algún grado de alteración en sus propiedades estructurales, lo cual ha provocado modificación en su funcionamiento. Las principales causas del disturbio son la intensificación de las actividades productivas humanas que



propician la deforestación, extracción selectiva y el uso intensivo de los hábitats forestales. Estos tipos de aprovechamiento minimizan la capacidad de recuperación de la estructura y función mediante procesos naturales (Cayuela et al. 2006a; Ramírez-Marcial et al. 2008; Bustamante et al. 2012).

La región de Los Altos de Chiapas no está exenta de los disturbios causados por los asentamientos humanos y el aprovechamiento inmoderado de los recursos naturales (González-Espinosa et al. 1991; Álvarez-Moctezuma et al. 1999; González-Espinosa et al. 2012). En esta región, las especies forestales más afectadas por el patrón de aprovechamiento son los encinos, pues son fuente importante de leña, carbón, postes y murillos (Ramírez-Marcial et al. 2010; González-Espinosa et al. 2012).

Los encinos, también conocidos como robles, son árboles de la familia de las Fagáceas, del género *Quercus* que se encuentran en casi todos los bosques templados del hemisferio norte y en algunas regiones tropicales y subtropicales del mismo (CONABIO 2015). Son elementos dominantes e importantes en las zonas montañosas de clima templado y semihúmedo, se distribuyen principalmente en altitudes que van desde los 800 hasta los 2,800 m, aunque hay especies desde el nivel del mar hasta los 3,100 m (Rzedowski 2006). De las 500 especies registradas en todo el mundo (Nixon 1993), en México se ha reportado la presencia de 160-165 (Valencia-A 2004; Nixon 2006) de las cuales al menos 12 se distribuyen en la meseta central de Chiapas y 10 están clasificadas dentro de alguna categoría de riesgo (González-Espinosa et al. 2007; González-Espinosa et al. 2011).

Las comunidades de encinos, además de los servicios ecosistémicos que ofrecen, destacan por el valor cultural que tienen para algunos grupos locales (Luna-José et al. 2003); e influyen en la dinámica y productividad de los bosques en donde se encuentran presentes (Pérez-Suárez et al. 2014); son el hábitat de muchas especies de flora y fauna (CONABIO 2006, González-Espinosa et al. 2012) y sus frutos forman parte de la dieta de una vasta cantidad de insectos, aves y mamíferos pequeños (Villarreal-Espino-Barros et al. 2008).

## Fragmentación del paisaje, remoción y dispersión de semillas

La fragmentación de los ecosistemas terrestres comienza con la formación de parches a causa de algún disturbio. Los cambios causados por la fragmentación modifican la matriz del paisaje y afectan a la biodiversidad y la dinámica de las poblaciones de las especies más sensibles al disturbio (Noss et al. 2006). Además, el proceso de fragmentación altera la conexión e incrementa el aislamiento entre parches y provoca modificaciones abióticas que afectan a los diferentes hábitats dentro del ecosistema (Lienert 2004; Noss et al. 2006). Las poblaciones más pequeñas y aisladas son las más vulnerables a este proceso (Lienert 2004); pues la probabilidad de aparearse entre familiares cercanos aumenta y la variabilidad genética disminuye, resultando por ejemplo; en la pérdida de la capacidad de defenderse de patógenos, lo que incrementa el riesgo de extinción a nivel local (Lienert 2004; Valdés 2011).

La fragmentación afecta los patrones de comportamiento de los dispersores y consumidores de semillas (Orrock et al 2003; Bustamante et al. 2012); los cuales influyen en la composición de las comunidades vegetales y en algunos casos limitan la repoblación, supervivencia y establecimiento de plantas arbóreas (DeMattia et al. 2006). Las modificaciones causadas por la fragmentación provocan la dominancia de ciertas especies sobre otras (Flores-Peredo et al. 2011), además de las preferencias por parte de los roedores hacia semillas de especies nativas sobre las no nativas o invasoras (Flores-Peredo et al. 2011; Bustamante et al. 2012). En el caso de los ecosistemas forestales fragmentados con presencia de encinos, la escasa producción de semillas y la actividad de los dispersores al interior de los parches (López-Barrera et al. 2005; López-Barrera y Newton 2005 Ramos-Palacios y Badano 2014) ocasionan reducción en la cantidad de propágulos (Martínez- Ramos y García-Orth 2007). Como alternativa para restaurar los ecosistemas forestales fragmentados se sugiere la reforestación con especies nativas (Ramos-Palacios et al. 2014). Asimismo, para incrementar el éxito en el establecimiento de plantas introducidas se propone utilizar las condiciones microclimáticas que ofrece la vegetación del interior y de los bordes de cada parche (López-Barrera et al. 2005; López-Barrera y Newton 2005).

## Sucesión ecológica

La sucesión es un proceso de cambio en la estructura arbórea que se presenta posterior a una perturbación, elimina la vegetación de manera parcial o total en una comunidad ecológica y modifica la composición y las funciones ecológicas del sitio (Connell y Slatyer 1977; Platt y Connell 2003; Del Moral et al. 2007). En los ecosistemas forestales, la sucesión se define como un fenómeno de cambio de la estructura y composición en el tiempo y en el espacio (Jardel-Peláez y Sánchez-Velásquez 1989). El proceso de sucesión, inicia con la eliminación parcial o total de la cobertura vegetal a consecuencia de disturbios naturales o actividades humanas. Le sigue la etapa de construcción, en la cual la cobertura del suelo es dominada por plantas de especies heliófilas o pioneras; y finalmente, gracias a la presencia de especies establecidas en la etapa previa, se establece vegetación tolerante a la sombra (Clements 1916; Bergeron 2000; Copenheaver 2008).

Para explicar el proceso de sucesión se han propuesto tres modelos: 1) facilitación, 2) tolerancia, e 3) inhibición (Connell y Slatyer 1977). En el modelo de facilitación, las especies tardías pueden comenzar a establecerse y crecer únicamente después de que las tempranas han modificado sustancialmente las condiciones del suelo. En el modelo de tolerancia, las especies tardías son exitosas independientemente de las tempranas, porque crecen con pocos o bajos niveles de recursos. En el modelo de inhibición, las especies tardías no pueden crecer ni madurar en presencia de las tempranas; cuando las especies tempranas declinan, gradualmente las tardías las reemplazan (Connell y Slatyer 1977; Bergeron 2000; Copenheaver 2008).

El proceso de sucesión y el grado de afectación dentro de una comunidad son influenciados por la intensidad, el tamaño y la frecuencia del disturbio (Johnson y Miyanishi 2007). Por lo que el cumplimiento de los diferentes modelos de sucesión puede verse influido por 1) los eventos de pulso derivados de los cambios rápidos de estado posteriores al disturbio, 2) por la variabilidad genética de la comunidad, 3) la facilitación, 4) la competencia o 5) por la influencia inicial de la composición de la comunidad después del disturbio (Egler 1954; Chen y Taylor 2012; Pulsford et al. 2016).

El entender los procesos de sucesión e identificar los gradientes ambientales a los que mejor se adaptan las especies de interés (Jardel-Peláez y Sánchez-Velásquez 1989; Paine et al. 2015; Pulsford et al. 2016) nos permitirá incrementar el éxito en las plantaciones forestales. Asimismo la evaluación de los rasgos funcionales, a nivel local, ayudara a identificar bajo que condición se desarrolla óptimamente cada especie (Román-Dañobeytia et al. 2012; Paine et al. 2015; Martorell y Freckleton 2014).

### Conservación y restauración

La degradación de un sistema biológico está definida como la pérdida de algún indicador medible de su estructura y función (Stanturf et al. 2014). Las principales causas de la degradación de los ecosistemas son el aprovechamiento forestal, la captura de flora y fauna y los fenómenos estocásticos (Lamb et al. 2012). Algunos disturbios pueden aumentar la vulnerabilidad del sistema natural e influir sobre la permanencia de los procesos biológicos debido a la pérdida de polinizadores, dispersores o ambos (Stanturf et al. 2014). El aprovechamiento de los diferentes ecosistemas, demanda que múltiples actores de la sociedad participen (Cervantes et al. 2008; Ferguson y Golicher 2013) en la evaluación de daños y en el diseño de acciones que permitan la recuperación de los atributos que caracterizaban el suelo, los sistemas hidrológicos y las comunidades de plantas y animales (SER 2004; Fiedler y Groom 2006).

En el proceso de restauración ecológica, al ser de largo plazo, es común que se involucren diferentes conceptos asociados a las actividades específicas realizadas en función del espectro temporal. Aunque varios autores los utilizan como sinónimos, es recomendable diferenciar entre conceptos como restauración, rehabilitación, rescate, recreación y sustitución. Usualmente el término restauración es utilizado en sentido amplio para referirse a las actividades realizadas durante ese proceso. La restauración, tiene como objetivo recuperar las condiciones con base en alguna referencia histórica con la finalidad de conservar las propiedades del ecosistema maduro. Por otro lado, la rehabilitación es una recuperación parcial de los atributos propios del ecosistema maduro con el objetivo de restablecer la productividad del agroecosistema degradado y

aprovecharla en el futuro (Lamb y Gilmour 2003; Fiedler y Groom 2006; Stanturf et al. 2014).

Las actividades de un trabajo de rescate son realizados en tierras que previamente fueron minadas o contaminadas, en este proceso se prioriza la estabilización del terreno, mover o quitar los contaminantes del lugar, garantizar la seguridad pública, mejorar la estética, revegetar o alguna combinación de esas actividades. El objetivo de la recreación es el regreso de las condiciones particulares del hábitat a una condición histórica referida. En tanto que la sustitución es el reemplazo de especies que estuvieron en el sitio previas al disturbio por otras que no han estado y son invasoras. El objetivo de la sustitución es reemplazar especies invasoras por nativas. Cada tipo de función refleja diferentes prioridades y oportunidades, por lo tanto se utilizan dependiendo del objetivo inicial que se plantee (Fiedler y Groom 2006; Stanturf et al. 2014).

En una concepción más reciente de la restauración se reconocen cuatro conceptos relacionados: la revegetación, restauración ecológica, restauración funcional, y restauración del paisaje forestal. La revegetación está destinada a evitar mayor erosión y mejorar las condiciones del suelo; la restauración ecológica además de mejorar las condiciones del suelo incluye objetivos como composición y estructura del ecosistema. En el proceso de la restauración funcional están implicados los procesos bióticos y abióticos, la manipulación de las interacciones entre los procesos, la estructura y composición del ecosistema degradado, teniendo como meta de largo plazo la mejora en el funcionamiento y estructura del ecosistema. Finalmente, la restauración del paisaje forestal trabaja a nivel del paisaje y se define como "un proceso que tiene como objetivo recuperar la integridad ecológica y mejorar el bienestar humano, tomando en cuenta las condiciones socioeconómicas de los usuarios y dueños de las parcelas a restaurar" (Lamb y Gilmour 2003; Stanturf et al. 2014).

Como alternativa para contrarrestar los efectos de la degradación se propone restablecer la estructura y conexión de los hábitats fragmentados; así como las funciones propias de la vegetación madura (Fiedler y Groom 2006; Lamb y Gilmour 2003; Laurance 2010; Stanturf et al. 2014). Una propuesta viable es iniciar con la

revegetación diversificada, con el objetivo de crear cobertura arbórea y reconstruir la estructura y función de la diversidad de la flora leñosa como generadora de condiciones de hábitat necesarias para el arribo de otras especies (Ramírez-Marcial et al. 2008; Román-Dañobeytia et al. 2012).

#### El uso de los encinos

En el estado de Chiapas los encinos se encuentran en bosques de encino, de pino-encino, de pino-encino y liquidámbar (Ramírez-Marcial et al. 2006). Se localizan por arriba de 1,500 m snm, en terrenos con temperatura media anual que oscila entre 14 y 25 °C con altas variaciones diurnas y anuales, precipitación anual variable entre 900-3,700 mm y estación seca de 0 a 6 meses (González-Espinosa et al. 2006). Sin embargo, los patrones de aprovechamiento de los encinos ha provocado una reducción en su dominancia dentro de los bosques, en favor de un incremento alto en la abundancia y dominancia de *Pinus* (Galindo-Jaimes et al. 2002, Alba-López et al. 2003; Cayuela et al. 2006a; González-Espinosa y Ramírez-Marcial 2006).

La ausencia de progenitores y el grado de aprovechamiento (Ramírez-Marcial et al. 2008), la herbivoría, el estrés hídrico, la clase de disturbio, las condiciones edáficas del sitio (Bonfil 1998; Bonfil y Soberón 1999), el tamaño y vigor del material biológico utilizado, son algunos factores que limitan el éxito de una plantación de encinos (Bonfil et al. 2000; Ramírez-Contreras y Rodríguez-Trejo 2004). Si el objetivo es conservar o restaurar los atributos de los bosques remanentes (González-Espinosa et al. 2008; Ramírez-Marcial et al. 2008; González-Espinosa et al. 2009; Torres-Miranda et al. 2011) se sugiere promover políticas y acciones de revegetación (Cayuela et al. 2006b).

Una acción económica y ecológicamente viable es la reforestación con árboles de especies nativas, entre ellas los encinos (Pedraza y Williams-Linera 2003). Algunas especies de este género se destacan por la capacidad que tienen para adaptarse a diferentes condiciones (Ramírez-Bamonde et al. 2005; Cardillo y Bernal 2006) de dosel (Cayuela et al. 2006a; Ramírez-Marcial et al. 2006; Sánchez-Velásquez et al. 2008) de luz (Sánchez-Velásquez et al. 2008) y edáficas (González-Espinosa et al. 2012). El éxito en una plantación puede aumentar si el trasplante se realiza cerca de arbustos o

especies nativas de sucesión temprana. Algunas especies como *Baccharis vaccinioides*, pueden aminorar las fluctuaciones de la temperatura, reducir la desecación excesiva del suelo e interferir en el pisoteo y consumo de las plántulas por animales en sitios con pastoreo y fungir como especie nodriza (Ramírez-Marcial et al. 1996; Bonfil y Soberón 1999; González-Rodríguez et al. 2011).

En este trabajo se evaluó la supervivencia y crecimiento de tres especies de encinos que se encuentran en alguna categoría de riesgo: *Quercus ocoteifolia* Liebm., *Q. crispipilis* Trel. y *Q. segoviensis* Liebm. Los individuos adultos de *Quercus ocoteifolia* a diferencia de *Q. crispipilis* y *Q. segoviensis* son perennifolios y su distribución potencial se restringe a zonas con condiciones de cobertura de dosel, temperaturas frescas y mayor humedad (González-Espinosa et al. 2011; Gutiérrez y Trejo, 2014; Ramírez-Marcial et al., 2010). Con la finalidad de determinar las condiciones en las que mejor se desempeñan las especies de interés se sugiere evaluar la respuesta de crecimiento y supervivencia de cada especie en diferentes gradientes ambientales (Ramírez-Marcial et al. 2008; Camacho-Cruz et al. 2000) ya que el desempeño de cada especie se puede modificar en función del tipo de cobertura del dosel y de la etapa de la planta (Espelta et al. 1995; Ramírez-Bamonde et al. 2005).

## Objetivos

### General

Evaluar la remoción de semillas de *Quercus crispipilis* y la supervivencia y crecimiento de tres especies de encinos introducidas en tres diferentes condiciones de dosel.

### Particulares

- Evaluar la remoción de semillas de *Quercus crispipilis* colocadas en las tres diferentes condiciones de dosel durante los periodos de escasas y disponibilidad de bellotas.
- Analizar la supervivencia, crecimiento y producción de biomasa de *Quercus crispipilis*, *Q. ocoteifolia* y *Q. segoviensis* en función de las condiciones ecológicas

de bosque secundario de pino-encino, matorral de *Baccharis vaccinioides* y pastizal inducido.

- Evaluar la capacidad de los encinos como agentes promotores de la restauración de sitios deforestados en Los Altos de Chiapas.

### **Hipótesis**

- Sí la densidad de los depredadores de bellotas se modifica en función de la temporalidad, se espera una mayor remoción de semillas en bosque y matorral en la temporada de fructificación, y no habrá diferencia significativa entre cada sitio en época de escasez de bellotas.
- Sí la distribución potencial de *Quercus ocoteifolia* se limita a condiciones de dosel, se espera que la supervivencia de esta especie sea mayor en el bosque; mientras que las otras dos especies no muestren diferencia significativa de supervivencia entre todos los sitios.
- Sí los niveles de radiación son mayores en pastizal, se espera que en este sitio las tres especies de *Quercus* tengan menor incremento de altura y mayor en el diámetro y la biomasa.

### **Métodos**

#### Área de estudio

El estudio fue realizado en el Parque Ecológico El Encuentro (PEE) ubicado en la porción noreste de San Cristóbal de Las Casas, Chiapas ( $16^{\circ} 43' 54.72''$  y  $16^{\circ} 44' 08.38''$  latitud N y entre los  $92^{\circ} 38' 52.59''$  y  $92^{\circ} 38' 24.52''$  longitud W), a una altura promedio de 2,270 m snm. La precipitación promedio anual es 1,141 mm y la temperatura media anual  $13.8^{\circ}\text{C}$  (ECOSUR, 2016). El PEE estuvo bajo aprovechamiento forestal de *Pinus* para madera, *Quercus* spp. y otras especies de latifoliadas para leña y pastoreo de ovinos hasta el año 2010. El suelo es moderadamente profundo, de tipo rendzina y luvisol derivado de rocas calcáreas. La vegetación actual comprende de bosques secundarios dominados por *Pinus*



*pseudostrobus* Lindl., *P. tecunumanii* F.Schwerdtf. ex Eguluz & J.P. Perry, *Quercus segoviensis*, *Q. crispipilis* y *Q. rugosa* Née (De La Mora Estada 2015). Con base en la composición y estructura, el PEE se ha clasificado con niveles intermedios de disturbio (De La Mora Estada 2015).

En tres condiciones contrastantes de cobertura de dosel, 1) bosque de pino-encino, 2) matorral de *Baccharis vaccinioides* y 3) pastizal, se establecieron un total de nueve parcelas de 100-150 m<sup>2</sup> (n=3 por condición). En cada una se caracterizaron las condiciones de cobertura del dosel, el contenido de humedad y la temperatura del suelo y aire. La proporción de cobertura de dosel se obtuvo del análisis de seis fotografías hemisféricas por parcela tomadas a 1 m de altura con un lente ojo de pescado y procesadas en el programa Hemiview (Rich, Wood, Vieglais, Burek, & Webb, 1999). La humedad y temperatura del suelo fueron registradas 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<sup>®</sup> modelo HH1 y la temperatura del suelo con un termómetro digital de doble salida tipo J/K Extech Instruments<sup>®</sup> modelo 421502. La temperatura del aire de cada condición de dosel se registró a un metro de altura del suelo con un sensor HOBO TM<sup>®</sup>.

#### Diseño de la plantación

Se utilizaron plantas de *Quercus crispipilis*, *Q. ocoteifolia* y *Q. segoviensis* que provenían de semillas colectadas en noviembre y diciembre de 2013 en localidades cercanas al PEE y germinadas en los viveros forestales de ECOSUR, San Cristóbal de Las Casas, Chiapas. Las plantas se mantuvieron durante 15 meses en el vivero y dos meses al exterior para su endurecimiento. El trasplante de las tres especies se realizó durante la última semana de julio de 2015. En cada parcela se colocaron 33 plantas de cada especie, distribuidas aleatoriamente a 1 m de equidistancia.

#### Remoción de semillas de *Quercus crispipilis*

En noviembre de 2015 se colectaron semillas de *Quercus crispipilis* en la Reserva Huitepec, a 4.5 km de los sitios de plantación. No fue posible obtener la suficiente

cantidad de semillas de las otras dos especies. Las semillas fueron seleccionadas por tamaño, se utilizaron las de la moda del tamaño y sin daño aparente, identificado mediante la prueba de flotación en agua. Los dos lotes de semillas sanas se almacenaron en bolsas de plástico y se mantuvieron en refrigeración a 4°C hasta su utilización en campo. El grado de remoción de bellotas se registró en dos diferentes periodos del año (otoño-invierno y primavera). En cinco parcelas de cada condición de dosel (bosque, matorral y pastizal) del PEE, incluidas las tres de la plantación por condición, se colocaron de manera aleatoria y equidistante entre sí, tres grupos de 20 semillas de *Quercus crispipilis*. La cantidad de semillas remanentes en cada parcela se monitoreo cada 48 horas durante 20 días entre noviembre y diciembre de 2015 (otoño-invierno) y en abril de 2016 (primavera).

#### Mediciones de supervivencia y crecimiento

Una semana después del trasplante se midió la altura y el diámetro de cada planta y se consideraron estos valores 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 con 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 siguiente fórmula (Poorter 1989; Hunt et al. 2002):  $TRC = [\ln(\text{tamaño final}) - \ln(\text{tamaño inicial})] / \text{tiempo de evaluación (meses)}$ .

#### Medición de biomasa

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

## Análisis de datos

Los datos obtenidos de las variables ambientales de cada sitio y los de remoción de bellotas se analizaron mediante la prueba de Kruskal Wallis. La proporción de plantas supervivientes en cada condición se analizó con la prueba no paramétrica de rangos logarítmicos de Kaplan-Meier (Crawley 2013). Los datos de las TRC y de la biomasa acumulada después de 14 meses del trasplante se analizaron con ANOVA con comparación múltiple de Tukey HSD, considerando a las especies y la condición como factores principales. Una vez que se mostraron las diferencias significativas entre especies, se realizó otro ANOVA con su respectiva prueba de Tukey HSD con la finalidad de evaluar el efecto de la condición en cada especie sobre las TRC. En el caso de la biomasa se evaluó el efecto de la condición en el incremento de la biomasa de cada componente de la planta (hojas, tallo y raíz). Todos los análisis se realizaron con el programa R versión 3.2.2 (R Core Team 2015).

## Resultados

### Características microclimáticas de los sitios

Las condiciones microclimáticas evaluadas difirieron entre los tipos de cobertura y entre las temporadas del año. Las temperaturas del suelo fueron significativamente más frescas en el bosque (Cuadro 1). El porcentaje de humedad del suelo en el otoño fue similar en los tres sitios; sin embargo, al inicio de la primavera se observaron diferencias significativas entre sitios, con una menor humedad en el matorral que en el bosque y el pastizal (Cuadro 1). La temperatura del aire promedio fue significativamente más baja en el bosque y el matorral que en el pastizal (Figura 1). Los valores de la radiación fotosintéticamente activa (RFA) fueron significativamente diferentes entre los sitios (Figura 2); mayor radiación se registró en el pastizal y la menor en el bosque.

Cuadro 1. Temperatura y porcentaje de humedad del suelo en dos periodos del año (promedio  $\pm$  error estándar). Letras diferentes denotan diferencias significativas entre sitios para cada periodo de evaluación ( $p < 0.05$ , mediante prueba de Wilcoxon).

Periodo	Bosque	Matorral	Pastizal	Kruskal-Wallis $\chi^2$	p
Temperatura del suelo ( $^{\circ}$ C)					
Octubre 2015	15.9 $\pm$ 0.05 <sup>a</sup>	16.6 $\pm$ 0.12 <sup>b</sup>	18.8 $\pm$ 0.08 <sup>c</sup>	122.03	0.001
Abril 2016	18.2 $\pm$ 0.18 <sup>a</sup>	20.2 $\pm$ 0.20 <sup>b</sup>	22 $\pm$ 0.24 <sup>c</sup>	94.53	0.001
Porcentaje de humedad del suelo					
Octubre 2015	64 $\pm$ 1.59 <sup>a</sup>	61 $\pm$ 1.83 <sup>a</sup>	65 $\pm$ 1.63 <sup>a</sup>	2.24	0.32
Abril 2016	31 $\pm$ 1.43 <sup>a</sup>	23 $\pm$ 1.03 <sup>b</sup>	28 $\pm$ 1.47 <sup>a</sup>	12.93	0.001

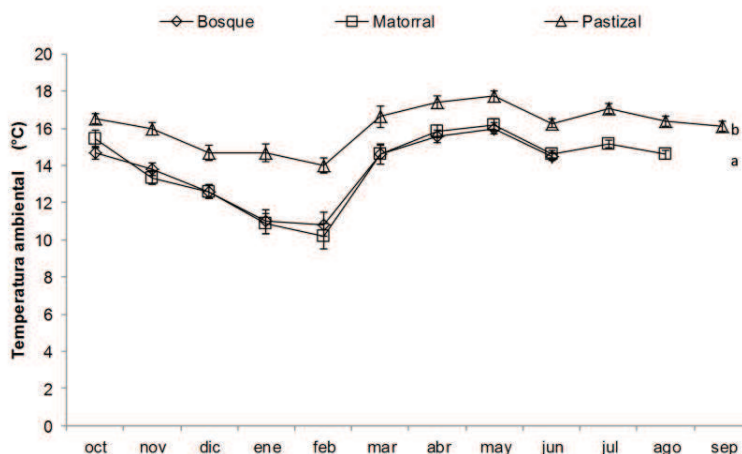


Figura 1. Temperatura del aire (media  $\pm$  error estándar) registrada a 1 m sobre el nivel del suelo (octubre 2015-septiembre 2016), cada punto en la figura corresponde al valor promedio mensual. Letras diferentes denotan diferencias significativas entre sitios de evaluación ( $p < 0.05$ , mediante prueba de Wilcoxon).

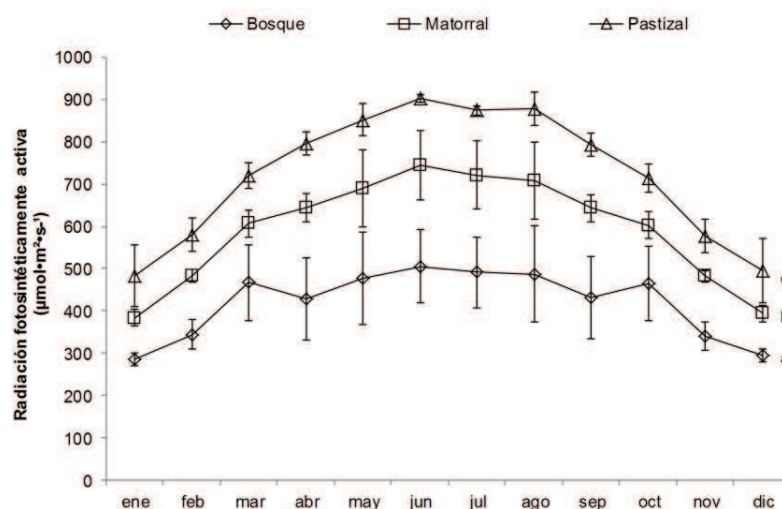


Figura 2. Perfil de la distribución mensual de la radiación fotosintéticamente activa (media  $\pm$  error estándar) en las tres condiciones de cobertura (octubre 2015-septiembre 2016). Letras diferentes denotan diferencias significativas entre sitios de evaluación ( $p < 0.05$ , mediante prueba de Wilcoxon).

#### Remoción de bellotas de *Quercus crispipilis*

La remoción de bellotas de *Quercus crispipilis* en la temporada de mayor disponibilidad (noviembre-diciembre) varió significativamente entre las condiciones; la mayor remoción ocurrió en el bosque seguida de matorral y pastizal. En la primavera, la remoción entre condiciones no varió significativamente (Cuadro 2).

Cuadro 2. Porcentaje de remoción de bellotas registrado durante 20 días consecutivos en periodo de disponibilidad y ausencia de bellotas. Las letras diferentes entre columnas denotan diferencias significativas  $p < 0.05$ .

Periodo	Bosque %	Matorral %	Pastizal %	Kruskal-Wallis $\chi^2$	p
Noviembre 2015	54 $\pm$ 37.2 <sup>a</sup>	29.6 $\pm$ 28.8 <sup>ab</sup>	0.41 $\pm$ 0.8 <sup>b</sup>	6.85	0.03
Abril 2016	24.66 $\pm$ 23 <sup>a</sup>	28.3 $\pm$ 43.5 <sup>a</sup>	7.08 $\pm$ 11 <sup>a</sup>	0.83	0.65

## Supervivencia de plantas

La supervivencia de todas las especies después de 14 meses de evaluación fue superior a 90 % en todas las condiciones de estudio, a excepción de *Quercus ocoteifolia* en el pastizal (Cuadro 3; Figura 3). Esta temporalidad del estudio nos permite suponer que todas las especies tuvieron la habilidad para establecerse efectivamente en las tres condiciones.

Cuadro 3. Supervivencia porcentual de tres especies de *Quercus* plantadas en tres diferentes condiciones de cobertura. Letras diferentes indican diferencias significativas,  $p < 0.05$ , prueba no paramétrica de rangos logarítmicos de Kaplan-Meier.

	Bosque (%)	Matorral (%)	Pastizal (%)
<i>Quercus crispipilis</i>	95.9 <sup>a</sup>	95.8 <sup>a</sup>	94.2 <sup>a</sup>
<i>Quercus ocoteifolia</i>	98 <sup>a</sup>	94 <sup>a</sup>	88.2 <sup>b</sup>
<i>Quercus segoviensis</i>	92.1 <sup>a</sup>	98 <sup>a</sup>	96.8 <sup>a</sup>

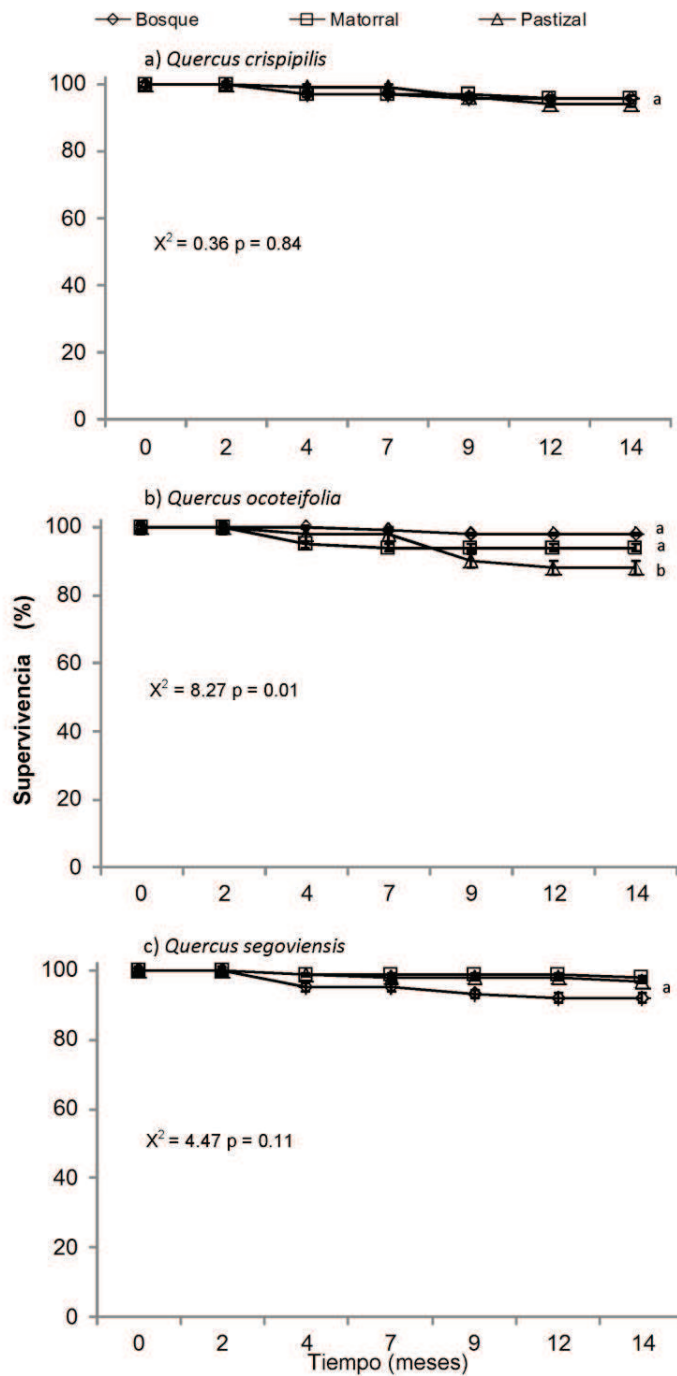


Figura 3. Curvas de supervivencia de tres especies de *Quercus* registradas durante 14 meses. El trasplante se realizó en condiciones de bosque, matorral y pastizal. Letras diferentes indican diferencia significativa de supervivencia entre sitio,  $p < 0.05$ , prueba no paramétrica de rangos logarítmicos de Kaplan-Meier.

## Crecimiento y biomasa

Las TRC en altura y diámetro, y la biomasa fueron estadísticamente diferentes entre especies y entre las condiciones de cobertura (Cuadro 4). Las TRC en altura de *Quercus crispipilis* y *Q. ocoteifolia* ( $0.012-0.015 \text{ cm}\cdot\text{cm}^{-1}\cdot\text{mes}^{-1}$ ) fueron mayores en condiciones de bosque y matorral con respecto al pastizal ( $0.004-0.005 \text{ cm}\cdot\text{cm}^{-1}\cdot\text{mes}^{-1}$ ); *Q. segoviensis* no mostró diferencias significativas entre las condiciones y fue la especie que presentó menor incremento de crecimiento en altura ( $0.001-0.004 \text{ cm}\cdot\text{cm}^{-1}\cdot\text{mes}^{-1}$ ; Figura 4). La TRC en diámetro de las tres especies fue mayor en el pastizal ( $0.036-0.046 \text{ mm}\cdot\text{mm}^{-1}\cdot\text{mes}^{-1}$ ), mientras que el menor incremento fue registrado en el bosque ( $0.025-0.026 \text{ mm}\cdot\text{mm}^{-1}\cdot\text{mes}^{-1}$ ; Figura 4).

Cuadro 4. Análisis de varianza de las TRC de altura y diámetro y de la cantidad biomasa acumulada de tres especies de *Quercus* establecidas en tres sitios con diferentes condiciones microambientales. Las plantas que se registraron como muertas no se incluyeron en el análisis.

Factor	df	TRC altura		TRC diámetro		Biomasa total	
		F	P	F	P	F	p
Especie	2	15.52	<0.001	13.82	<0.001	19.22	<0.001
Sitio	2	11.09	<0.001	71.53	<0.001	17.85	=0.052
Especie * Sitio	4	1.59	=0.17	4.45	<0.01	1.88	=0.11

La acumulación de biomasa total varió entre especies pero no entre sitios (Cuadro 4; Figura 4). Sin embargo, en *Quercus crispipilis* y *Q. segoviensis* se registró diferencia estadística de cada componente (hojas, tallo, raíz) entre sitios. Independientemente de la especie, todas las plantas acumularon mayor cantidad de materia seca en el pastizal (37.7 – 59.7 g), seguido de el matorral (34.8 – 46.8 g) y bosque (30.2 – 39.6 g). Asimismo, la mayor asignación de biomasa se registró en la raíz (15.66 – 29.89 g), seguidas de tallo (9.0 – 15.4 g) y hojas (8.1 – 14.4 g; Figura 5).



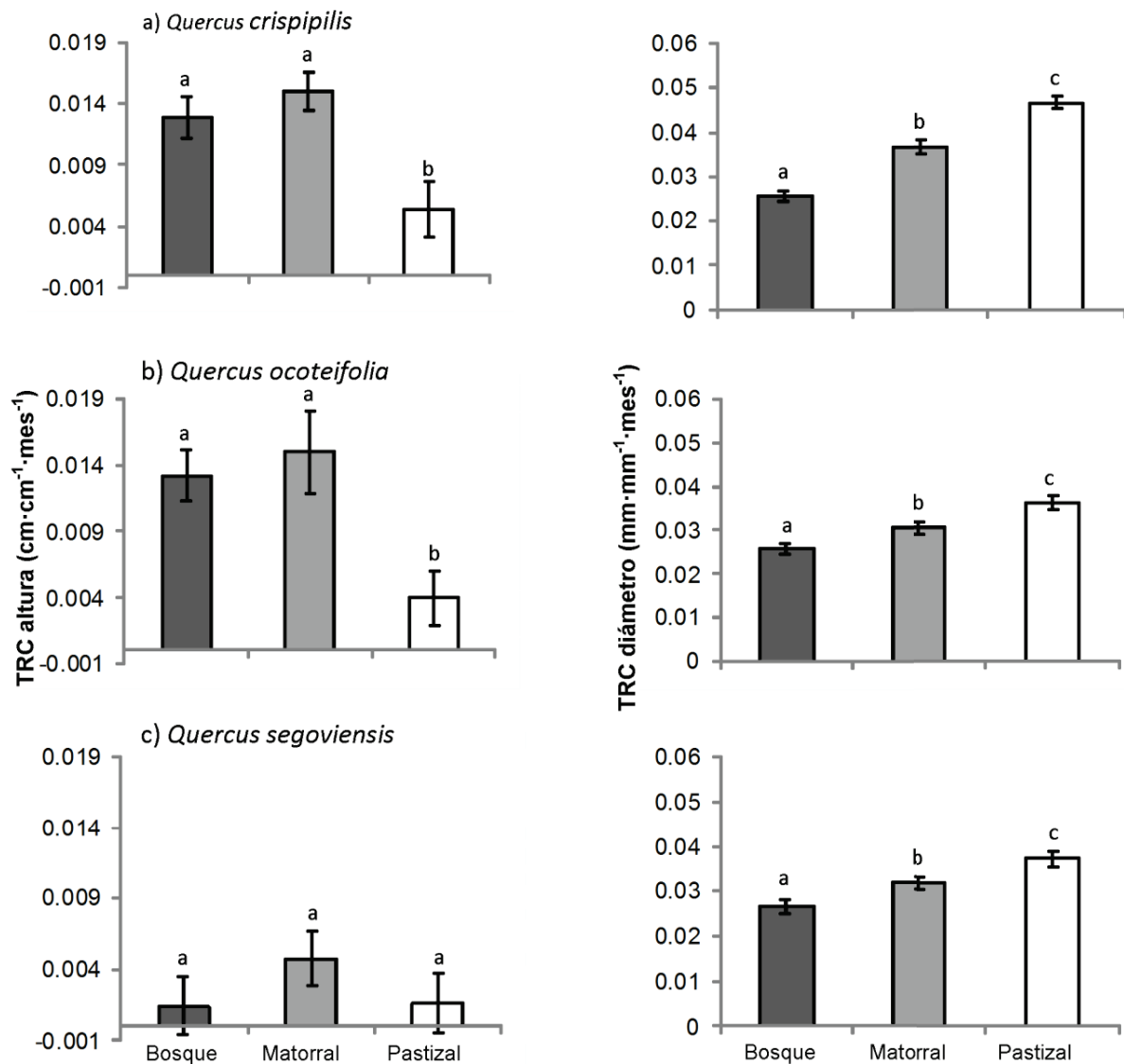


Figura 4. Tasa relativa de crecimiento (promedio  $\pm$  error estándar) de la altura (paneles de la izquierda) y diámetro (paneles de la derecha) después de 14 meses de evaluación. Letras diferentes indican diferencia significativa entre cada sitio,  $p < 0.05$  con la prueba de Tukey HSD.

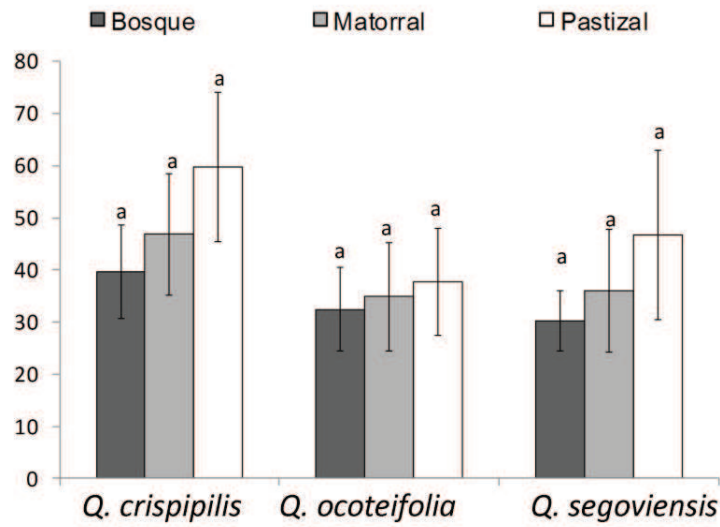


Figura 5. Biomasa total acumulada (promedio  $\pm$  error estándar) de tres especies de *Quercus* plantados en tres diferentes condiciones de cobertura. Letras diferentes indican diferencia significativa entre cada sitio,  $p < 0.05$ , con la prueba de Tukey HSD. N= 135.

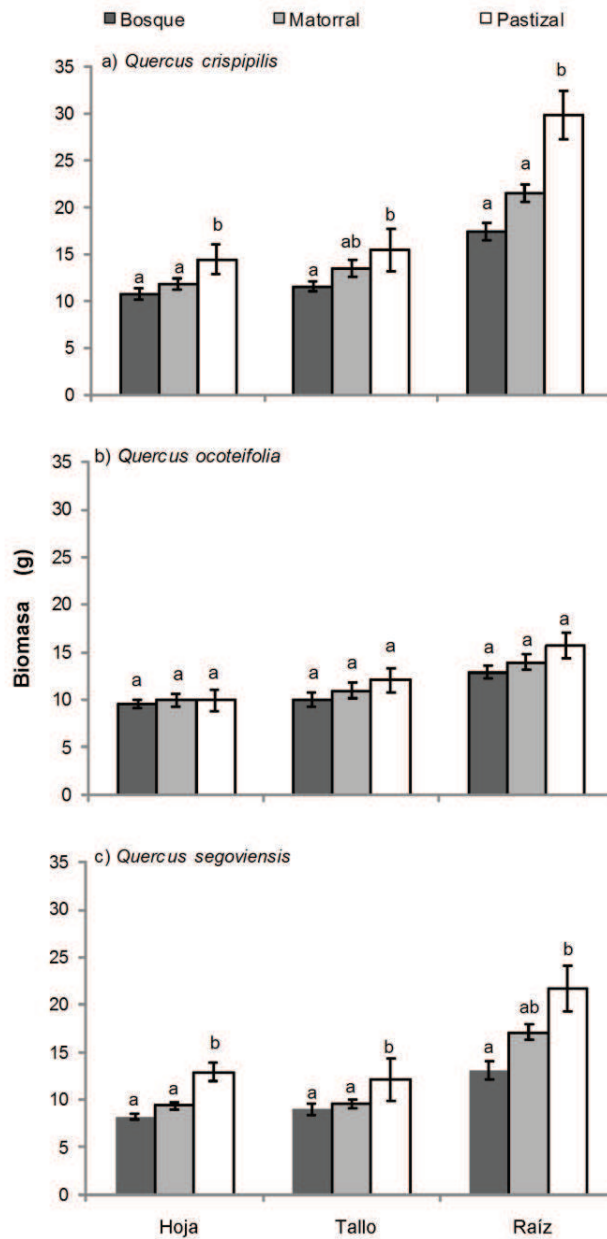


Figura 6. Biomasa acumulada (promedio  $\pm$  error estándar) de cada componente (hoja, tallo, raíz) de tres especies de *Quercus* plantados en tres diferentes condiciones de cobertura. Letras diferentes indican diferencia significativa entre cada sitio,  $p < 0.05$ , con la prueba de Tukey HSD.

## Discusión

Los tres tipos de dosel en donde se trasplantaron nuestras especies representan un claro gradiente de características microclimáticas en términos de temperatura y humedad del suelo, temperatura del aire y RFA. Estas características pueden afectar el desempeño de las plantas (Dickson, 1990) ya que la ausencia del dosel provoca un incremento en la temperatura, evapotranspiración y radiación (Ramírez-Marcial et al. 2008; Arosa et al. 2015). Por lo tanto, en prácticas de revegetación y con la finalidad de disminuir las fluctuaciones de temperatura que puedan afectar los rasgos funcionales de nuestra especie de interés (Moles et al. 2014), se sugiere utilizar plantas nodrizas (Duponnois et al. 2011; Castro et al. 2004; Padilla y Paganire 2006).

### Remoción de semillas

Los resultados de remoción de semillas del experimento, nos permiten inferir que el patrón de remoción de bellotas, posterior a la fructificación, es directamente afectado por las condiciones microambientales que ofrece el dosel (Quintana Ascencio 1992; Hong-Jun y Zhi-Bin 2003; García-Hernández et al. 2016). Las diferencias en los patrones de remoción de bellotas es atribuida a la capacidad que tienen los roedores de cambiar sus hábitos en función de la temporalidad y tipo de vegetación del paisaje (López-Barrera et al. 2005; López-Barrera y Newton 2005; Martínez- Ramos y García-Orth 2007; Puerta-Piñero 2010; Ramos-Palacios y Badano 2014; Ramos-Palacios et al. 2014). Estos cambios pueden ser ligeros y pasar desapercibidos, o por el contrario modificar la composición de las comunidades vegetales (Szymura et al 2015) y limitar las tasas de establecimiento de plántulas (DeMattia et al. 2006; Flores-Peredo et al. 2011; Bustamante et al. 2012; Velho et al. 2012). En los ecosistemas en donde la remoción de bellotas afecta la regeneración natural de los encinos se sugiere la introducción de nuevos individuos o plántulas mediante el proceso de reforestación con el objetivo de restaurar las funciones ecológicas (Ramos-Palacios et al. 2014).

## Supervivencia

El incremento de supervivencia de algunas especies propias de la vegetación madura en bosques secundarios (Camacho-Cruz et al. 2000), o en condiciones de baja radiación solar es atribuido a las condiciones microclimáticas que ofrece el dosel (Galindo-Jaimes 2013). La mejora en las condiciones microbianas del suelo (Ramírez-Contreras y Rodríguez-Trejo 2009; Duponnois et al. 2011), la protección contra el estrés hídrico (Duponnois et al. 2011) y contra la radiación solar (Castro et al. 2004) son algunos beneficios ofrecidos por parte de algunos árboles, arbustos y especies nativas de sucesión temprana sobre el establecimiento de algunas especies arbóreas (Castro et al. 2002; 2006; Padilla y Pugnaire 2006; Avendaño-Yáñez et al. 2014).

En diferentes regiones se ha documentado una asociación positiva entre la cobertura del dosel y la supervivencia en *Quercus crispipilis* (Quintana Ascencio et al. 1992), *Q. crassifolia* Bonpl. y *Q. rugosa* (Ramírez-Marcial et al., 1996), *Q. rugosa* y *Q. castanea* Née (Bonfil et al., 2000) y *Quercus pyrenaica* (Castro et al., 2006). Sin embargo, en algunos ecosistemas, las condiciones del dosel pueden no influir sobre la supervivencia (Ramírez-Bamonde et al. 2005); o influir negativamente, pues en condiciones de dosel la disponibilidad de agua suele ser limitada (Gilliam et al. 1987; Zou et al. 2015). Estas tendencias pueden modificarse con base en la estacionalidad o etapa de crecimiento de la planta (Espelta et al. 1995; Alvarez-Aquino y Williams-Linera, 2012; Gibert et al. 2016). En nuestro estudio *Quercus crispipilis* y *Q. segoviensis* no mostraron vulnerabilidad a los cambios en las condiciones de dosel, esto puede ser atribuido al cambio genético de un ancestro perennifolio a un caducifolio. Las especies caducifolias maximizan su rendimiento fotosintético en los periodos favorables del año y tienen a almacenar nutrientes, lo cual les da una ventaja en situaciones de sequía o escasez de nutrientes. (Poorter y Bergkotte 1992; Cornelissen et al 1996).

## Crecimiento

Las tasas de crecimiento pueden variar a lo largo de gradientes ambientales relacionadas con el entorno local (Paine et al. 2015) y con la etapa de la planta (Espelta et al. 1995; Welander y Ottosson 1998). En general, nuestros resultados nos 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 con respecto a las de diámetro en *Quercus crispipilis* y *Q. ocoteifolia*. Los mayores incrementos en altura -en contraste con el diámetro-, se asocian a niveles bajos e intermedios de radiación solar (5 – 50 %, Cardillo y Bernal 2006; Neufeld 1983) y a bajas fluctuaciones de temperatura y humedad presentes en condiciones de dosel (Padilla y Pugnaire 2006; Ramírez-Contreras y Rodríguez-Trejo 2009). En condiciones con cobertura de dosel se ha registrado una mejor calidad del suelo, menor RFA (Sonesson 1994) y una mayor área foliar, lo cual se refleja en el incremento de altura (Load, 1970). Sin embargo en estas condiciones las plantas presentan una menor asimilación de carbono expresado en menores incrementos de biomasa y de diámetro basal (Welander y Ottosson 1998). En general, nuestros resultados de crecimiento están acordes con la evidencia en favor de que en los encinos, es común el crecimiento en diámetro basal -asociado con el incremento en la biomasa radical-, más que el crecimiento en altura, poco después del trasplante (Bonfil y Soberón, 1999; Kabeya y Satoki 2003).

El incremento de la biomasa de cada componente (hoja, tallo, raíz) se modifica en función de las condiciones de luz y temperatura (Poorter et al. 2009). Mayores condiciones de luz provocan un incremento en las tasas fotosintéticas (Jensen et al. 2011) y en la temperatura y en consecuencia se frena el crecimiento del tallo y los carbohidratos se distribuyen hacia las partes bajas de la planta (Dickson, 1990). Por otro lado, las diferencias en la cantidad de biomasa entre componentes de *Quercus crispipilis* y *Q. segoviensis*, en comparación con *Q. ocoteifolia*, puede atribuirse a que estas especies, por ser caducifolias, tienen una mayor tasa fotosintética y mayor concentración de nitrógeno en las hojas (Cornelissen et al 1996; Kabeya y Sakay, 2003; Poorter et al. 2009).

La raíz fue el componente que obtuvo mayor cantidad de biomasa; la importancia de este órgano radica en la capacidad de almacenar la mayor parte de los carbohidratos que la planta utilizará durante los períodos de condiciones adversas (Arosa et al., 2015; Kabeya y Sakay, 2003). Las reservas almacenadas, principalmente en las raíces,

permiten a los encinos rebrotar en caso de muerte o remoción parcial de la parte aérea (Bonfil, 1998; Bonfil y Soberón 1999, Cardillo y Bernal, 2006; Vázquez de Castro et al. 2014). Con base en 14 meses de evaluación suponemos que la tolerancia a la radiación directa y la capacidad que tienen las plantas de almacenar mayor cantidad de reservas en pastizal permitió a las tres especies mantener altos valores de supervivencia (> 88%). Por lo tanto, los periodos de máxima radiación y menor disponibilidad de humedad en el suelo, aún en el pastizal, no parecen afectar la supervivencia de las tres especies.

## Conclusiones

El tipo de dosel influye sobre los valores microclimáticos de los sitios, menor cobertura provoca mayores valores de RFA, temperatura ambiental y del suelo. Tal como se planteó en la hipótesis, las condiciones microclimáticas que propicia el dosel y la temporalidad influyen en la actividad de los dispersores de semillas. La supervivencia de *Quercus crispipilis* y *Q. segoviensis* no fue afectada por el tipo de cobertura del dosel, lo que nos permite afirmar que estas especies pueden adaptarse a diferentes gradientes ambientales; sin embargo, *Quercus ocoteifolia* fue más vulnerable a las condiciones microclimáticas características del pastizal. Para el establecimiento de *Quercus crispipilis* y *Q. segoviensis* la presencia de vegetación arbórea o arbustiva no es imprescindible; pero las TRC en altura (*Q. crispipilis* y *Q. ocoteifolia*), las TRC en diámetro de las tres especies y la biomasa de raíces (*Q. crispipilis* y *Q. segoviensis*) cambiaron en función de la cobertura del dosel. Inferimos que el mayor incremento de biomasa en las raíces de las plantas de *Quercus crispipilis* y *Q. segoviensis* les permito a estas especies guardar más reservas que utilizaron durante los periodos de sequía reflejado en similares porcentajes de supervivencia en las tres condiciones de dosel. Estos resultados sugieren que las tres especies de encinos son útiles para proyectos de restauración; *Quercus crispipilis* y *Q. segoviensis* tienen mejores respuestas de supervivencia en condiciones abiertas, mientras que *Q. ocoteifolia* se favorece de la presencia de cobertura de dosel.

## Literatura citada

- Alba-López MP, González-Espinosa M, Ramírez-Marcial N, Castillo-Santiago MÁ. 2003. Determinantes de la distribución de *Pinus* spp. en la Altiplanicie Central de Chiapas, México. Boletín de la Sociedad Botánica de México 73: 7-15.
- Arosa ML, Ceia RS, Costa SR, Freitas H. 2015. Factors affecting cork oak (*Quercus suber*) regeneration: acorn sowing success and seedling survival under field conditions. Plant Ecology and Diversity 1: 1-12.
- Álvarez-Moctezuma JG, Ochoa-Gaona S, J. de Jong BH, Soto-Pinto ML. 1999. Hábitat y distribución de cinco especies de *Quercus* (Fagaceae) en la meseta central de Chiapas, México. Revista de Biología Tropical 47: 351-358.
- Avendaño-Yáñez M de L, Sánchez-Velásquez LR, Meave JA, Pineda-López M del R. 2014. Is facilitation a promising strategy for cloud forest restoration? Forest Ecology Management 329: 328–333.
- Bergeron Y. 2000. Species and stand dynamics in the mixed woods of Quebec's Southern boreal forest. Ecology 81: 1500–1516.
- Bonfil C, 1998. The effects of seed size, cotyledon reserves, and herbivory on seedling survival and growth in *Quercus rugosa* and *Q. laurina* (Fagaceae). American Journal of Botany 85: 79-87.
- Bonfil C, Soberón J. 1999. *Quercus rugosa* seedling dynamics in relation to its re-introduction in a disturbed Mexican landscape. Applied Vegetation Science 2: 189-200.
- Bonfil C, Rodríguez de la Vega H, Peña-Ramírez V. 2000. Evaluación del efecto de las plantas nodriza sobre el establecimiento de una plantación de *Quercus* L. Revista Ciencia Forestal en México 25: 59–73.



- Bustamante RO, Badano EI, Pickett STA. 2012. Impacts of land use change on seed removal patterns of native and exotic species in a forest landscape. *Community Ecology* 13: 171-177.
- Camacho-Cruz A, González-Espinosa M, Wolf JHD, de Jong BHJ. 2000. Germination and survival of tree species in disturbed forests of the Highlands of Chiapas, Mexico. *Canadian Journal of Botany* 78: 1309-1318.
- Castro J, Zamora R, Hódar JA. 2006. Restoring *Quercus pyrenaica* forests using pioneer shrubs as nurse plants. *Applied Vegetation Science* 9: 137–142.
- Castro J, Zamora R, Hódar JA, Gómez JM, Gómez-Aparicio L. 2004. Benefits of using shrubs as nurse plants for reforestation in Mediterranean mountains: a 4-year study. *Restoration Ecology*, 12, 352–358.
- Castro J, Zamora R, Hódar JA, Gómez JM. 2002. Use of shrubs as nurse plants: a new technique for reforestation in Mediterranean mountains. *Restoration Ecology* 10: 297–305.
- Cardillo E, Bernal CJ. 2006. Morphological response and growth of cork oak (*Quercus suber* L.) seedlings at different shade levels. *Forest Ecology and Management* 222: 296-301.
- Cayuela L, Golicher DJ, Benayas JMR, González-Espinosa M, Ramírez-Marcial N. 2006a. Fragmentation, disturbance and tree diversity conservation in tropical montane forests. *Journal of Applied Ecology* 43: 1172-1181.
- Cayuela L, Rey Benayas JM, Echeverría C. 2006b. Clearance and fragmentation of tropical montane forests in the Highlands of Chiapas, Mexico (1975-2000). *Forest Ecology and Management* 226: 208-218.
- Cervantes V, Carabias J, Arriaga V. 2008. Evolución de las políticas públicas de restauración ambiental. En: CONABIO, ed., *Capital Natural de México*. México: CONABIO, p. 155-226.

Chen HYH, Taylor AR. 2012. A test of ecological succession hypotheses using 55-year time-series data for 361 boreal forest stands. *Global Ecology Biogeography* 21:441–454.

Clements F E. 1916. *Plant Succession: An Analysis of the Development of Vegetation*. Washington: Carnegie Institute of Washington,

[CONABIO] Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. 2006. Bosque de *Quercus*. En CONABIO ed. *Vegetación de México*. [Consultada 2015 feb.9].  
<http://www.biodiversidad.gob.mx/publicaciones/librosDig/pdf/VegetacionMxC16.pdf>.

[CONABIO] Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. 2015. Encinos o Robles (Fagaceas). *Biodiversidad Mexicana*. [Consultada 2015 feb.7].  
[http://www.biodiversidad.gob.mx/especies/gran\\_familia/plantas/magnoliayMarg/Encinos/encinos.html](http://www.biodiversidad.gob.mx/especies/gran_familia/plantas/magnoliayMarg/Encinos/encinos.html)

Connell JH, Slatyer RO, 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist* 111: 1119-1144.

Copenheaver CA. 2008. Old-field succession in western New York: the progression of forbs and woody species from abandonment to mature forest. *Rhodora* 110: 157–170.

Cornelissen JHC, Castro Diez P, Hunt R. 1996. Seedling growth, allocation and leaf attributes in a wide range of woody plant species and types. *Journal of Ecology* 84: 755-765.

Crawley MJ. 2013. *The Book*. Second. West Sussex United Kingdom: John Wiley & Sons.

- De La Mora Estada LF, 2015. Diversidad de chinches (Hemiptera: Heteroptera) en bosques secundarios de Pino-Encino en Chiapas, México. [Tesis de Maestría]. El Colegio de Frontera Sur, 98 p.
- Del Moral R, Walker LR, Bakker JP. 2007. Insights gained from succession for the restoration of landscape structure and function. En: Walker LR, Walker J, Hobbs RJ, eds. Linking restoration and Ecological Succession. New York: Springer, p. 19–44.
- DeMattia EA, Rathcke BJ, Curran LM, Aguilar R, Vargas O. 2006. Effects of small rodent and large mammal exclusion on seedling recruitment in Costa Rica. *Biotropica* 38: 196–202.
- Duponnois R, Ouahmane L, Kane A, Thioulouse J, Hafidi M, Boumezzough A, Dreyfus B. 2011. Nurse shrubs increased the early growth of *Cupressus* seedlings by enhancing belowground mutualism and soil microbial activity. *Soil Biology and Biochemistry* 43: 2160–2168.
- [ECOSUR] El Colegio de la Frontera Sur. REDDEAM: Riesgo de Extinción Determinado por Distribución de Árboles Mexicanos. 2016. [Consultada el 8 de octubre de 2016].<http://geoserv.ecosur.mx/apps/climatediagram.html>
- Egler FE. 1954. Vegetation science concepts I. Initial floristic composition, a factor in old-field vegetation development with 2 figs. *Vegetatio Acta Geobotanica* 4: 412-417.
- Espelta JM, Riba M, Retana J. 1995. Patterns of seedling recruitment in West-Mediterranean *Quercus ilex* forests influenced by canopy development. *Journal of Vegetation Science*. 6: 465-472.
- Feltrin RP, Will RE, Meek CR, Masters RE, Waymire J, Wilson DS. 2016. Relationship between photosynthetically active radiation and understory productivity across a forest-savanna continuum. *Forest Ecology and Management* 374: 51-60.

- Ferguson BG, Golicher DJ. 2013. Restauración ecológica a la chiapaneca. En: Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad (CONABIO) y Gobierno del Estado de Chiapas eds. La biodiversidad en Chiapas: estudio de caso. México: CONABIO y Gobierno del Estado de Chiapas, p. 497-505.
- Fiedler PL, Groom MJ. 2006. Restoration of damaged ecosystems and endangered populations. En: Groom MJ, Meffe GK, Carroll CR. eds. Principles of Conservation Biology. Massachusetts U.S.A.: Sinauer Associates, Inc., p. 553-590.
- Flores-Peredo R, Sánchez-Velásquez LR, Galindo-González J, Morales-Mávila JE. 2011. Post-dispersed pine seed removal and its effect on seedling establishment in a Mexican temperate forest. *Plant Ecology* 212: 1037–1046.
- 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: 259-272.
- Galindo-Jaimes L. 2013. Dinámica de los bosques neotropicales de *Pinus-Quercus*: importancia de la luz y el agua en el desempeño de plántulas y juveniles de especies arbóreas. [Tesis de Doctorado]. Universidad Complutense de Madrid, 119 p.
- García-Hernández M de los Á, López-Barrera F, Vásquez-Reyes VM. 2016. Microhabitat affects acorn removal in three sympatric and endangered Neotropical oak species. *Ecological Research* 31: 343–351.
- Gilliam FS, Seastedt TR, Knapp AK. 1987. Canopy rainfall interception and throughfall in burned and unburned tallgrass prairie. *The Southwest Naturalist* 32: 267-271.
- Gómez JM. 2004. Importance of microhabitat and acorn burial on *Quercus ilex* early recruitment: non-additive effects on multiple demographic processes. *Plant Ecology* 172: 287-297.

- González-Espinosa M, Meave JA, Lorea-Hernández FG, Ibarra-Manríquez G, Newton AC. 2011. The Red List of Mexican Cloud Forest Trees. Cambridge: Fauna & Flora International.
- González-Espinosa M, Meave JA, Ramírez-Marcial N, Toledo-Aceves T, Lorea-Hernández FG, Ibarra-Manríquez G, 2012. Los bosques de niebla de México: conservación y restauración de su componente arbóreo. *Ecosistemas* 21: 36-52.
- González-Espinosa M, Ramírez-Marcial N, 2006. Ecología y restauración de los bosques de *Quercus* de Chiapas, sur de México. En: Solano C, Vargas N. eds, I Simposio Internacional del Roble y Ecosistemas Asociados. Bogotá: Fundación Natura-Pontificia Universidad Javeriana, 203-213.
- González-Espinosa M, Ramírez-Marcial N, Camacho-Cruz A, Holz SC, Rey-Benayas JM, Parra-Vázquez MR. 2007. Restauración de bosques en territorios indígenas de Chiapas: modelos ecológicos y estrategias de acción. *Boletín la Sociedad Botánica México* 80:11-23.
- González-Espinosa M, Ramírez-Marcial N, Galindo-Jaimes L. 2006. Secondary succession in montane pine-oak forests of Chiapas, Mexico. En: Kappelle M. ed. *Ecological Studies*. Berlin: Springer, p. 209-222.
- González-Espinosa M, Ramírez-Marcial N, Galindo-Jaimes L., Camacho-Cruz A, Golicher D, Cayuela L. 2009. Tendencias y proyecciones del uso del suelo y la diversidad florística en Los Altos de Chiapas, México. *Investigación ambiental Ciencia y política pública* 1: 40-53.
- González-Espinosa M, Ramírez-Marcial N, Rey-Benayas JM. 2008. Variación espacial de la diversidad arbórea de Chiapas: patrones regionales y jerarquía de factores determinantes. En: Sánchez-Velásquez LR, Galindo-González J, Díaz-Fleischer F. eds. *Ecología, manejo y conservación de los ecosistemas de montaña en México*. México: Mundi Prensa, p. 147-166.

- González-Espinosa M, Quintana-Ascencio PF, Ramírez-Marcial N, Gaytán-Guzmán P. 1991. Secondary succession in disturbed *Pinus-Quercus* forests in The Highlands of Chiapas, México. *Journal of Vegetation Science* 2: 351-360.
- González-Rodríguez V, Villar R, Casado R, Suárez-Bonnet E, Quero JL, Navarro-Cerrillo R. 2011. Spatio-temporal heterogeneity effects on seedling growth and establishment in four *Quercus* species. *Annals of Forest Science* 68: 1217-1232.
- 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: 179-188.
- Hong-Jun L, Zhi-Bin Z. 2003. Effect of rodents on acorn dispersal and survival of the Liaodong oak (*Quercus liaotungensis* Koidz). *Forest Ecology and Management* 176: 387–396.
- Hunt R, Causton DR, Shipley B, Askew AP. 2002. A modern tool for classical plant growth analysis. *Annals of Botany* 90: 485-488.
- Jardel-Peláez E, Sánchez-Velásquez LR, 1989. La sucesión forestal: fundamento ecológico de la vida silvestre. *Ciencia y Desarrollo*, 84: 33-43.
- Jensen AM, Löf M, Gardiner ES. 2011. Effects of above- and below-ground competition from shrubs on photosynthesis, transpiration and growth in *Quercus robur* L. seedlings. *Environment Exp. Bot.* 71:367-375.
- Johnson EA, Miyanishi K. 2007. Disturbance and succession. En: Johnson EA, Miyanishi K. eds. *Plant Disturbance Ecology*. Burlington, USA: Elsevier Inc., p. 1–14.
- Kabeya D, Satoki 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: 537-45.

- Lamb D, Gilmour D. 2003. Rehabilitation and Restoration of Degraded Forests. IUCN. Gland, Switzerland and Cambridge, UK and WWF, Gland, Switzerland: SADAG Imprimerie, Bellegarde-sur-Valserine Cedex, France.
- Lamb D, Stanturf J, Madsen P. 2012. What is forest landscape restoration? En: Stanturf J, Lamb D, Palle M. eds. Forest landscape restoration. U.S.A.: Springer, 3-24.
- Laurance WF. 2010. Habitat destruction: death by a thousand cuts. En: Sodhi S, Ehrlich PR. eds. Conservation Biology for All. New York: Oxford University Press, 73-87.
- Lienert J. 2004. Habitat fragmentation effects of fitness of plant populations - a review. *Journal for Nature Conservation* 12:53-72.
- Loach K. 1970. Shade tolerance in tree seedlings. II. Growth analysis of plants raised under artificial shade. *New Phytologist* 69: 273-286.
- López-Barrera F, Newton AC. 2005. Edge type effect on germination of oak tree species in the Highlands of Chiapas, Mexico. *Forest Ecology and Management* 217(1): 67-79.
- López-Barrera F, Newton AC, Manson RH. 2005. Edge effects in a tropical montane forest mosaic: experimental tests of post-dispersal acorn removal. *Ecological Restoration* 20: 31-40.
- Luna-José ADL, Montalvo-Espinosa L, Rendón-Aguilar B. 2003. Los usos no leñosos de los encinos en México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 72: 107-117.
- Martínez-Ramos M, García-Orth X. 2007. Sucesión ecológica y restauración de las selvas húmedas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 80: 69-84.
- Martorell C, Freckleton RP. 2014. Testing the roles of competition, facilitation and stochasticity on community structure in a species-rich assemblage. *Journal of Ecology* 102: 74–85.

- Moles AT, Perkins SE, Laffan SW, Flores-Moreno H, Awasthy M, Tindall ML, Sack L, Pitman A, Kattge J, Aarssen LW, et al. 2014. Which is a better predictor of plant traits: Temperature or precipitation? *Journal of Vegetation Science* 25: 1167-1180.
- Neufeld, Howard S. 1983. Effects of light on growth, morphology, and photosynthesis in Baldcypress (*Taxodium distichum* (L.) Rich .) and Pondcypress (*T. ascendens* Brongn.) seedlings. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 110: 43-54.
- Nixon K. 1993. Infrageneric classification of *Quercus* (Fagaceae) and typification of sectional names. *Annals of Forest Science* 50:24-34.
- Nixon KC. 2006. Global and Neotropical distribution and diversity of Oak (genus *Quercus*) and Oak forests. En: M Kappelle, ed. *Ecology and Conservation of Neotropical Montane Oak Forests*. Berlin: Springer, p. 3-13.
- Noss R, Csuti B, Groom MJ. 2006. Habitat fragmentation. In: Groom MJ, Meffe GK, Carroll RC, eds. *Principles of Conservation Biology*. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates, Inc. p., 213–252.
- Orrock JL, Danielson BJ, Burns MJ, Levey JD. 2003. Spatial ecology of predator-prey interactions: corridors and patch shape influence seed predation. *Ecology* 84: 2589–2599.
- Padilla FM, Pugnaire FI. 2006. The role of nurse plants in the restoration of degraded environments. *Frontiers in Ecology and the Environment* 4: 196–202.
- Paine CET, Amissah L, Auge H, Baraloto C, Baruffol M, Bourland N, Bruelheide H, Daïnou K, de Gouvenain RC, Doucet J-L, et al. 2015. Globally, functional traits are weak predictors of juvenile tree growth, and we do not know why. *Journal of Ecology* 103: 978-989.
- Platt WJ, Connell JH. 2003. Natural disturbances and directional replacement of species. *Ecological Monographs* 73: 507–52.



- Pedraza RA, Williams-Linera. 2003. Evaluation of native tree species for the rehabilitation of deforested areas in a Mexican cloud forest. *New Forest* 26: 83-99.
- Pérez-Suárez M, Arredondo-Moreno JT, Huber-Sannwald E, Serna-Pérez A. 2014. Forest structure, species traits and rain characteristics influences on horizontal and vertical rainfall partitioning in a semiarid pine–oak forest from central Mexico. *Ecohydrology* 7: 532-543.
- Poorter H, Bergkotte M. 1992. Chemical composition of 24 wild species differing in relative growth rate. *Plant, Cell and Environment*. 15: 221-229.
- Poorter H. 1989. Plant growth analysis: towards a synthesis of the classical and the functional approach. *Physiologia Plantarum* 75: 237-244.
- Poorter H, Niinemets Ü, Poorter L, Wright IJ, Villar R, Niinemets Ü, Poorter L, Wright IJ, Villar R. 2009. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): A Meta-Analysis. *New Phytologist* 182: 565-588.
- Puerta-Piñero C. 2010. Intermediate spatial variations on acorn predation shapes Holm oak establishment within a Mediterranean landscape context. *Plant Ecology* 210: 213–224.
- Pulsford SA, Lindenmayer DB, Driscoll DA. 2016. A succession of theories: purging redundancy from disturbance theory. *Biological Reviews* 91:148–167.
- Quintana-Ascencio PF, González-Espinosa M, Ramírez-Marcial N. 1992. Acorn removal, seedling survivorship, and seedlings growth of *Quercus crispipilis* in successional forest of the Highlands of Chiapas, Mexico. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 119: 6-18.
- R Core Team. 2015. R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing, ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.

- Ramírez-Bamonde ES, Sánchez-Velásquez LR, Andrade-Torres A. 2005. Seedling survival and growth of three species of mountain cloud forest in Mexico, under different canopy treatments. *New Forest* 30: 95-101.
- Ramírez-Contreras A, Rodríguez-Trejo DA. 2009. Nurse plants in the reforestation with *Pinus hartwegii* Lindl. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* 15: 43-48.
- Ramírez-Marcial N, Camacho-Cruz A, González-Espinosa M. 2008. Clasificación de grupos funcionales vegetales para la restauración del bosque mesófilo de montaña. En: Sánchez-Velásquez LR, Galindo-González J, Díaz-Fleischer F. eds. *Ecología, manejo y conservación de los ecosistemas de montaña en México*. México: Mundi Prensa México, p. 51-72.
- 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. En: M. Kappelle, ed. *Ecology and Conservation of Neotropical Montane Oak Forests*. Berlin: Springer, p. 177-189.
- 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*. Chiapas, México: El Colegio de la Frontera Sur.
- Ramírez-Marcial N, González-Espinosa M, García-Maya E. 1996. Establecimiento de *Pinus* spp. y *Quercus* spp. en matorrales y pastizales de Los Altos de Chiapas, México. *Agrociencia* 30: 249-257.
- Ramírez-Marcial N, Luna-Gómez A, Castañeda-Ocaña HE, Martínez-Icó M, Holz SC, Camacho-Cruz A, González-Espinosa M. 2012. *Guía de propagación de árboles nativos para la recuperación de bosques*. Segunda ed. México, D.F.: ECOSUR.
- Ramos-Palacios CR, Badano EI. 2014. The relevance of burial to evade acorn predation in an oak forest affected by habitat loss and landscape use changes. *Botanical Sciences* 92: 299-308.

- Ramos-Palacios CR, Badano EI, Flores J, Flores-Cano JA, Flores-Flores JL. 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.
- Rey Benayas JM, Newton AC, Diaz A, Bullock JM. 2009. Enhancement of biodiversity and ecosystem services by ecological restoration: a meta-analysis. *Science* 325: 1121-1124.
- Rich PM, Wood J, Vieglais D a, Burek K, Webb N. 1999. Hemiview user manual. Lawrens, Kansas, E.U.A.: Delta-T devices.
- Román-Dañobeyta FJ, Castellanos-Albores J, Levy-Tacher SI, Aronson J, Ramírez-Marcial N, Ribeiro-Rodrigues R. 2012. Responses of transplanted native tree species to invasive alien grass removals in an abandoned cattle pasture in the Lacandon region, Mexico. *Tropical Conservation Science* 5: 192-207.
- Rzedowski J. 2006. Bosque de *Quercus*. En: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). ed. *Vegetación de México*. Primera edición digital. México: CONABIO, p. 274–294.
- Sánchez-Velásquez LR, Ramírez-Bamonde ES, Andrade-Torres A, Rodríguez-Torres P. 2008. Ecología florística y restauración del bosque mesófilo de montaña. En: Sánchez-Velásquez LR, Galindo-González J, Díaz-Fleischer F. eds. *Ecología, manejo y conservación de los ecosistemas de montaña en México*. México: Mundi Prensa México, p. 9-50.
- [SCBD] Secretaria del Convenio sobre la Diversidad Biológica. 2014. *Perspectiva mundial sobre la diversidad biológica 4. Evaluación a mitad de período sobre los avances en la implementación del Plan Estratégico para la Diversidad Biológica*. Montreal, Quebec, Canadá.

- [SER] Society for Ecological Restoration International. Grupo de trabajo sobre ciencia y políticas. 2004. Principios de SER International sobre la restauración ecológica. [www.ser](http://www.ser)
- Sonesson L. K. 1994. Growth and survival after cotyledon removal in *Quercus robur* seedlings, grown in different natural soil types. *Nordic Society Oikos* 69: 65-70.
- Stanturf JA, Palik BJ, Williams MI, Dumroese RK, Madsen P. 2014. Forest restoration paradigms. *Journal of Sustainable Forestry* 33: 161-194.
- Szymura TH, Szymura M, Maciol A. 2015. The effect of ecological niche and spatial pattern on the diversity of oak forest vegetation. *Plant Ecology & Diversity* 8: 505-518.
- 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: 290-305.
- Valdés A. 2011. Modelos de paisaje y análisis de fragmentación: de la biogeografía de islas a la aproximación de paisaje continuo. *Ecosistemas Revista Científica y Técnica de Ecología y Medio Ambiente* 20: 11-20.
- Valencia-A S. 2004. Diversidad del género *Quercus* (Fagaceae) en México. *Boletín la Sociedad Botánica México* 75:33-53.
- Vázquez de Castro A, Oliet JA, Puértolas J, Jacobs DF. 2014. Light transmissivity of tube shelters affects root growth and biomass allocation of *Quercus ilex* L. and *Pinus halepensis* Mill *Annals of Forest Science* 71:91-99.
- Velho N, Isvaran K, Datta A. 2012. Rodent seed predation : effects on seed survival, recruitment, abundance, and dispersion of bird-dispersed tropical trees. *Oecologia* 169: 995–1004.

Villarreal-Espino-Barros O, Campos-Armendia L, Castillo-Martínez TA, Cortes-Mena I, Plata-Pérez FX, Mendoza-Martínez G. 2008. Botanical composition of the red brocket (*Mazama temama*) diet, in the northeastern mountains of the state of Puebla. *Trópico Húmedo* 24: 183-188.

Welander NT, Ottosson B. 1998. The influence of shading on growth and morphology in seedlings of *Quercus robur* L. and *Fagus sylvatica* L. *Forest Ecology Management* 107: 117-126.

Zou CB, Caterina GL, Will RE, Stebler E, Turton D. 2015. Canopy interception for a tallgrass prairie under Juniper encroachment, *Plos One* 10: 1-19.

Zuñiga JL, Pineda-López M del R, Becerra J. 2008. Las sesenta montañas prioritarias: una estrategia de gestión forestal en México. En: Sánchez-Velásquez LR, Galindo-González J, Díaz-Fleischer F. eds. *Ecología, manejo y conservación de los ecosistemas de montaña en México*. México: Mundi Prensa México, p. 94-104.

**Supervivencia y crecimiento de tres especies de *Quercus* bajo condiciones contrastantes de cobertura en Los Altos de Chiapas<sup>1</sup>**

<sup>1</sup> Manuscrito enviado a la Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente

Ver normas editoriales (<https://chapingo.mx/revistas/forestales/>)



**Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente**  
**SUPERVIVENCIA Y CRECIMIENTO DE TRES ESPECIES DE QUERCUS BAJO**  
**CONDICIONES CONTRASTANTES DE COBERTURA EN LOS ALTOS DE CHIAPAS**  
 --Manuscript Draft--

<b>Manuscript Number:</b>	105154rrchscfa2017.01.001
<b>Full Title:</b>	SUPERVIVENCIA Y CRECIMIENTO DE TRES ESPECIES DE QUERCUS BAJO CONDICIONES CONTRASTANTES DE COBERTURA EN LOS ALTOS DE CHIAPAS
<b>Short Title:</b>	Supervivencia y crecimiento de Quercus en Chiapas
<b>Article Type:</b>	Original study/Estudio original
<b>Section/Category:</b>	Silvicultura y manejo forestal / Forestry and forest management
<b>Keywords:</b>	Baccharis vaccinioides; Bosque de pino-encino; Pastizal inducido; Restauración forestal
<b>Corresponding Author:</b>	Neptali Ramírez Marcial, Dr. El Colegio de la Frontera Sur San Cristóbal de Las Casas, Chiapas MEXICO
<b>Corresponding Author Secondary Information:</b>	
<b>Corresponding Author's Institution:</b>	El Colegio de la Frontera Sur
<b>Corresponding Author's Secondary Institution:</b>	
<b>First Author:</b>	Maximino B. Rivas-Rivas, M. en C.
<b>First Author Secondary Information:</b>	
<b>Order of Authors:</b>	Maximino B. Rivas-Rivas, M. en C. Neptali Ramírez Marcial, Dr. Hugo Perales, PhD Samuel I. Levy-Tacher, PhD Consuelo Bonfil, PhD
<b>Order of Authors Secondary Information:</b>	
<b>Abstract:</b>	El aprovechamiento intensivo de los bosques de Los Altos de Chiapas modifica su composición y estructura, lo cual limita la repoblación natural de diversas especies de Quercus. En este trabajo se evaluó la supervivencia, el crecimiento y la producción de biomasa de plantas jóvenes de Quercus crispipilis, Q. ocoteifolia y Q. segoviensis en tres condiciones diferentes, con tres repeticiones cada una, durante 14 meses. El objetivo del estudio fue evaluar la factibilidad de utilizar estas especies en la restauración bajo diferentes condiciones de dosel: bosque secundario de pino-encino, matorral y pastizal. Se trasplantaron 33 individuos de cada especie por repetición. La supervivencia fue relativamente alta (> 88%) en las tres condiciones. Las tasas relativas de crecimiento (TRC) en altura de Q. crispipilis y Q. ocoteifolia fueron mayores en las condiciones de bosque y matorral. Las TRC en diámetro basal fueron mayores en el pastizal, al igual que la biomasa de las raíces de Q. crispipilis y Q. segoviensis. Estos resultados sugieren que estas dos especies tienen mejores respuestas de supervivencia y crecimiento en condiciones abiertas, mientras que el establecimiento de Q. ocoteifolia se favorece con la presencia de cobertura boscosa.
<b>Suggested Reviewers:</b>	Eduardo Alanís Rodríguez, PhD Universidad Autónoma de Nuevo León eduardo.alanisrd@uanl.edu.mx Experto en la ecología de bosques  Arturo Sánchez González, PhD Investigador, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo



	<p>arturos@uaeh.edu.mx Experto en ecología de plantas en bosques húmedos de montaña</p>
	<p>Silvia Castillo Argüero, PhD Profesora de tiempo completo, Universidad Nacional Autónoma de México silcas@ciencias.unam.mx Experta en ecología de comunidades forestales y conocedora de los bosques de pino-encino del centro de México.</p>
<b>Opposed Reviewers:</b>	

**SUPERVIVENCIA Y CRECIMIENTO DE TRES ESPECIES DE *QUERCUS* BAJO  
CONDICIONES CONTRASTANTES DE COBERTURA EN LOS ALTOS DE CHIAPAS**

Título corto: Supervivencia y crecimiento de *Quercus* en Chiapas

Maximino B. Rivas-Rivas<sup>1</sup>, Neptalí Ramírez-Marcial<sup>1,\*</sup>, Hugo Perales<sup>1</sup>, Samuel I. Levy-Tacher<sup>1</sup> y Consuelo Bonfil<sup>2</sup>

<sup>1</sup> El Colegio de la Frontera Sur. Carretera Panamericana y Periférico Sur s/n, C.P.

29290, San Cristóbal de Las Casas, Chiapas. Correo-e: nramirezm@ecosur.mx.

Teléfono: +52 9676749000, ext. 1321.

\* (Autor para correspondencia)

<sup>2</sup> Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Circuito Exterior s/n, Coyoacán, Cd. Universitaria, C.P. 04510, Ciudad de México.



San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, a 30 de noviembre de 2016

**Dra. Ma. Amparo Maxima Borja de la Rosa**

Editor de la Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente.

Universidad Autónoma Chapingo

Presente

El que suscribe y en representación de mis coautores (*Maximino B. Rivas-Rivas, Hugo Perales, Samuel I. Levy-Tacher y Consuelo Bonfil*) remito para su posible publicación en la Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente, editada por la Universidad Autónoma Chapingo a través de la Coordinación de Revistas Institucionales (CORI), el trabajo titulado (*Supervivencia y crecimiento de tres especies de Quercus bajo condiciones contrastantes de cobertura en Los Altos de Chiapas/Survial and growth of three Quercus species under contrasting cover conditions in the Highlands of Chiapas*) para que de forma exclusiva lo edite, reproduzca, distribuya y transmita públicamente en cualquier forma o medio impreso y electrónico existente y por existir e incluir el artículo en índices nacionales e internacionales y/o bases de datos que correspondan.

Para efectos de lo anterior (*Maximino B. Rivas-Rivas, Neptalí Ramírez-Marcial, Hugo Perales, Samuel I. Levy-Tacher y Consuelo Bonfil*) declaramos bajo protesta de decir verdad lo siguiente:

Que el trabajo de investigación mencionado es un trabajo totalmente original y de nuestra autoría.

Que no se está sometiendo total o parcialmente, en forma paralela a otras revistas y/o eventos científicos.

Que no ha sido previamente publicado de manera íntegra o parcial por ningún otro medio (electrónico o impreso), en revistas y/o eventos científicos.

Que una vez aprobada la publicación del artículo referido, transferimos con la firma de este documento los derechos patrimoniales de autor correspondientes a su utilización para las diversas formas de publicación de la Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente editada por la Universidad Autónoma Chapingo, sin cuyo permiso expreso no podrá reproducirse ninguno de los materiales publicados en la misma.

Asumimos la responsabilidad total del contenido y opiniones incluidas en el trabajo remitido, así como de las consecuencias derivadas de la publicación del mismo.

**EL COLEGIO DE LA FRONTERA SUR**

San Cristóbal • Tapachula • Chetumal • Villahermosa • Campeche  
Carretera Panamericana y Periférico Sur s/n • Barrio de María Auxiliadora • Apdo. Postal 63

C.P. 29290 San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, México

Tel.: (01)(967) 674 90 00; Fax (967) 674 90 21

[www.ecosur.mx](http://www.ecosur.mx)



En virtud de lo anterior, manifestamos expresamente que **NO** nos reservamos el ejercicio de derecho alguno, en contra de la Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente editada por la Universidad Autónoma Chapingo, sus representantes o la Universidad misma.

Aceptamos de forma definitiva, el pago en especie por la aportación del artículo a la Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente, el cual consta de un ejemplar del número publicado impreso donde se incluya el artículo, para cada uno de los autores.

Atentamente

Dr. Neptalí Ramírez Marcial  
Investigador Titular  
Departamento de Conservación de la Biodiversidad

**EL COLEGIO DE LA FRONTERA SUR**

San Cristóbal • Tapachula • Chetumal • Villahermosa • Campeche  
Carretera Panamericana y Periférico Sur s/n • Barrio de María Auxiliadora • Apdo. Postal 63  
C.P. 29290 San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, México  
Tel.: (01)(967) 674 90 00; Fax (967) 674 90 21  
[www.ecosur.mx](http://www.ecosur.mx)

1           **SUPERVIVENCIA Y CRECIMIENTO DE TRES ESPECIES DE QUERCUS**  
2           **BAJO CONDICIONES CONTRASTANTES DE COBERTURA EN LOS ALTOS DE**  
3           **CHIAPAS**

4

5           **Ideas destacadas (Highlights)**

6           ● Saplings of three *Quercus* species showed high survival under three  
7           cover conditions.

8           ● All *Quercus* species had higher height growth rates under the forest  
9           canopy.

10          ● Higher diameter increments and biomass were recorded in open  
11          conditions.

12          ● *Q. crispipilis* and *Q. segoviensis* were more tolerant to the harsh  
13          conditions of open sites than *Q. ocoteifolia*.

14

15           **RESUMEN**

16   El aprovechamiento intensivo de los bosques de Los Altos de Chiapas modifica su  
17   composición y estructura, lo cual limita la repoblación natural de diversas especies  
18   de *Quercus*. En este trabajo se evaluó la supervivencia, el crecimiento y la  
19   producción de biomasa de plantas jóvenes de *Quercus crispipilis*, *Q. ocoteifolia* y  
20   *Q. segoviensis* en tres condiciones diferentes, con tres repeticiones cada una,  
21   durante 14 meses. El objetivo del estudio fue evaluar la factibilidad de utilizar estas  
22   especies en en la restauración bajo diferentes condiciones de dosel: bosque  
23   secundario de pino-encino, matorral y pastizal. Se trasplantaron 33 individuos de

24 cada especie por repetición. La supervivencia fue relativamente alta (> 88%) en  
25 las tres condiciones. Las tasas relativas de crecimiento (TRC) en altura de *Q.*  
26 *crispipilis* y *Q. ocoteifolia* fueron mayores en las condiciones de bosque y matorral.  
27 Las TRC en diámetro basal fueron mayores en el pastizal, al igual que la biomasa  
28 de las raíces de *Q. crispipilis* y *Q. segoviensis*. Estos resultados sugieren que  
29 estas dos especies tienen mejores respuestas de supervivencia y crecimiento en  
30 condiciones abiertas, mientras que el establecimiento de *Q. ocoteifolia* se favorece  
31 con la presencia de cobertura boscosa.

32 **Palabras clave:** *Baccharis vaccinioides*, Bosque de pino-encino, Pastizal inducido,  
33 Restauración forestal.

34

### 35 **ABSTRACT**

36 The intensive use of forests in the Highlands of Chiapas modifies their composition  
37 and structure, and restricts the natural regeneration of several species of *Quercus*.  
38 In this study survival, growth and biomass production of saplings of *Q. crispipilis*,  
39 *Q. segoviensis*, and *Q. ocoteifolia* were evaluated in three different conditions, with  
40 three replicates each, during 14 months. The goal of this study was to assess the  
41 feasibility of using these species for restoration under three canopy conditions:  
42 pine-oak secondary forest, shrubland and grassland. In each replicate 33 saplings  
43 of each species were transplanted. Survival was high (> 88%) in all conditions. The  
44 relative growth rate (RGR) in height of *Q. crispipilis* and *Q. ocoteifolia* was higher in  
45 the secondary forest and shrubland conditions. The relative growth rates (RGR) in

46 basal stem diameter were higher in the grassland, as was the biomass of the roots  
47 of *Q. crispipilis* and *Q. segoviensis*. These results suggest that the later species  
48 have better survival and growth responses in open conditions, while establishment  
49 of *Q. ocoteifolia* is favored by the presence of forest canopy.

50 **Key words:** *Baccharis vaccinioides*, Pine-oak forest, Induced grassland, Forest  
51 restoration.

52

### 53 **INTRODUCCIÓN**

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

67 Espinosa, Ramírez-Marcial, & Castillo-Santiago, 2003; Galindo-Jaimes, González-  
68 Espinosa, Quintana-Ascencio, & García-Barrios, 2002).

69 La restauración de los ecosistemas forestales degradados tiene como intención  
70 recuperar su estructura, función y productividad y restablecer los procesos  
71 ecológicos y los servicios ecosistémicos que ofrecían (Lamb, Stanturf, & Madsen,  
72 2012; Stanturf, Palik, Williams, Dumroese, & Madsen, 2014; Torres-Miranda, Luna-  
73 Vega, & Oyama, 2011). La reforestación con múltiples especies es una opción  
74 viable cuando las especies leñosas no pueden establecerse de manera natural;  
75 este proceso permite reconstruir la estructura de la flora leñosa (Ramírez-Marcial  
76 et al., 2008). Algunos factores que pueden limitar el establecimiento de nuevas  
77 especies son la densidad de la vegetación, las condiciones del medio abiótico  
78 local y el régimen de disturbio existente (Harper, 1977). Para fines de restauración  
79 es necesario entender el efecto de las condiciones climáticas, edáficas y bióticas  
80 del sitio en la supervivencia y el crecimiento de las especies que se desea utilizar  
81 (Cardillo & Bernal, 2006; Pulsford, Lindenmayer, & Driscoll, 2016).

82 La plasticidad fenotípica de algunas especies de *Quercus* (Cardillo & Bernal, 2006;  
83 Ramírez-Bamonde, Sánchez-Velásquez, & Andrade-Torres, 2005) les confiere el  
84 potencial de ser utilizadas en proyectos de restauración forestal bajo diferentes  
85 condiciones edáficas (González-Espinosa et al., 2012) y de dosel (Ramírez-  
86 Marcial, Camacho-Cruz, González-Espinosa, & López-Barrera, 2006; Sánchez-  
87 Velásquez, Ramírez-Bamonde, Andrade-Torres, & Rodríguez-Torres, 2008). Sin  
88 embargo, se ha identificado que los daños físicos causados por el pastoreo



89 (Ramírez-Marcial, González-Espinosa, & García-Maya, 1996; Sánchez-Velásquez,  
90 Domínguez-Hernández, Pineda López, & Lara-González, 2011), el estrés hídrico,  
91 el grado de perturbación ambiental, las condiciones del sustrato ( Bonfil &  
92 Soberón, 1999; Flores-Cano, Badano, & Flores, 2012) y el tamaño y vigor de las  
93 plántulas (Bonfil, Rodríguez de la Vega, & Peña Ramírez, 2000; Ramírez-  
94 Contreras & Rodríguez-Trejo, 2004) son factores que afectan su supervivencia y  
95 crecimiento.

96 Una alternativa que facilita el establecimiento de las plantas es la utilización de  
97 arbustos o árboles como nodrizas, pues mejoran las condiciones microclimáticas y  
98 favorecen su establecimiento y crecimiento inicial (Bonfil & Soberón, 1999;  
99 Ramírez-Contreras & Rodríguez-Trejo, 2009; Ramírez-Marcial et al., 1996). Por lo  
100 tanto, el análisis del desempeño de plantas a lo largo de un gradiente ambiental  
101 asociado al disturbio humano puede permitir identificar algunas barreras que  
102 impiden su establecimiento en sitios con limitada disponibilidad de propágulos  
103 (Ramírez-Marcial et al., 2008; Ramos-Palacios et al., 2014).

104 El objetivo de esta investigación fue evaluar la supervivencia y el crecimiento de  
105 plantas de tres especies de encinos introducidas en tres diferentes condiciones de  
106 dosel: bosque, matorral y pastizal. Las tres especies son características de los  
107 ecosistemas de montaña del sur del México y Guatemala y se encuentran en  
108 alguna categoría de riesgo de extinción (González-Espinosa, Meave, Lorea-  
109 Hernández, Ibarra-Manríquez, & Newton, 2011; Ramírez-Marcial et al., 2010).  
110 *Quercus ocoteifolia* Liebm., a diferencia de *Q. crispipilis* Trel. y *Q. segoviensis*

111 Liebmann, es perennifolia y se ha propuesto que requiere de condiciones de cobertura  
112 de dosel, temperaturas frescas y mayor humedad para establecerse (González-  
113 Espinosa, Meave, Lorea-Hernández, Ibarra-Manríquez, & Newton, 2011; Gutiérrez  
114 & Trejo, 2014; Ramírez-Marcial et al., 2010). Por lo anterior esperamos que la  
115 supervivencia de *Quercus ocoteifolia* sea mayor bajo el dosel del bosque, mientras  
116 que la de *Q. crispipilis* y *Q. segoviensis* lo sea en condiciones más abiertas, sin  
117 dosel.

118

## 119 **MATERIALES Y MÉTODOS**

### 120 **Área de estudio**

121 El estudio fue realizado en el Parque Ecológico El Encuentro (PEE) ubicado en la  
122 porción noreste de San Cristóbal de Las Casas, Chiapas (16° 43' 54.72" - 16° 44'  
123 08.38" latitud N y 92° 38' 52.59" - 92° 38' 24.52" longitud W), a una altitud  
124 promedio de 2,270 msnm. La precipitación promedio anual es 1,141mm y la  
125 temperatura media anual 13.8 °C (ECOSUR, 2016). El PEE estuvo bajo  
126 aprovechamiento forestal de *Pinus* para madera, *Quercus* spp. y otras especies de  
127 latifoliadas para leña y pastoreo de ovinos hasta el año 2010. El suelo es  
128 moderadamente profundo, de tipo rendzina y luvisol, derivado de rocas calcáreas.  
129 La vegetación actual comprende bosques secundarios dominados por *Pinus*  
130 *pseudostrobus* Lindl., *P. tecunumanii* F.Schwerdtf. ex Eguluz & J.P. Perry,  
131 *Quercus segoviensis*, *Q. crispipilis* y *Q. rugosa* Née (de La Mora Estada, 2015).

132 Se eligieron tres condiciones contrastantes de cobertura de dosel: 1) bosque de  
133 pino-encino, 2) matorral de *Baccharis vaccinioides* y 3) pastizal. En cada condición  
134 se establecieron tres parcelas experimentales de 100-150 m<sup>2</sup>. En cada una se  
135 caracterizaron las condiciones de cobertura del dosel, el contenido de humedad  
136 del suelo y la temperatura del suelo y aire. La cobertura de dosel se obtuvo del  
137 análisis de seis fotografías hemisféricas por parcela, tomadas a 1 m de altura con  
138 un lente ojo de pescado y procesadas con el programa Hemiview (Rich, Wood,  
139 Vieglais, Burek, & Webb, 1999). La humedad y temperatura del suelo fueron  
140 registradas con 20 lecturas por parcela en la temporada de lluvias (octubre 2015) y  
141 20 en la temporada de sequía (abril 2016). La humedad se midió con el Theta  
142 Meter<sup>®</sup> modelo HH1 y la temperatura con un termómetro digital de doble salida  
143 tipo J/K Extech Instruments<sup>®</sup> modelo 421502. La temperatura del aire de cada  
144 condición se registró continuamente a un metro de altura del suelo con un sensor  
145 HOBO TM<sup>®</sup>.

146

#### 147 **Diseño de la plantación**

148 Se utilizaron plantas de *Quercus crispipilis*, *Q. ocoteifolia* y *Q. segoviensis* que  
149 provenían de semillas colectadas en noviembre y diciembre de 2013 en  
150 localidades cercanas al PEE y germinadas en los viveros forestales de ECOSUR,  
151 San Cristóbal de Las Casas. Las plantas se mantuvieron durante 15 meses en el  
152 vivero y dos meses al exterior para su endurecimiento. El trasplante de las tres  
153 especies se realizó con cepellón durante la última semana de julio de 2015. En

154 cada parcela se colocaron 33 plantas de cada especie, distribuidas aleatoriamente  
155 a 1 m de equidistancia.

156

## 157 **Mediciones**

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

166 Al término de la última evaluación (septiembre de 2016) se cuantificó la biomasa  
167 acumulada en tallos, hojas y raíces en una muestra aleatoria de cinco plantas por  
168 especie y repetición (135 plantas en total). Las plantas extraídas enteras, se  
169 pesaron en fresco por componente; hojas, tallo y raíz; posteriormente las  
170 fracciones fueron colocadas en estufa a 70 °C durante 72 horas para su  
171 desecación. Al final de este periodo las muestras fueron pesadas nuevamente con  
172 la intención de obtener el peso seco. Se usó una balanza con precisión de 0.01g.

173

## 174 **Análisis de datos**

175 Los datos obtenidos de las variables ambientales entre condiciones se analizaron  
176 mediante la prueba de Kruskal Wallis. La proporción de plantas supervivientes en  
177 cada condición se analizó con la prueba no paramétrica de rangos logarítmicos de  
178 Kaplan-Meier (Crawley, 2013). Las TRC 14 meses después del trasplante se  
179 analizaron con ANOVA, considerando a las especies y la condición como factores  
180 principales. Una vez que se mostraron diferencias significativas entre especies, se  
181 utilizó otro ANOVA y se evaluó el efecto de la condición en cada especie. Las  
182 diferencias entre condiciones en la biomasa acumulada por fracción de cada  
183 especie también se evaluaron con ANOVA. Todos los análisis se realizaron con el  
184 programa R versión 3.2.2 (R Core Team, 2015).

185

## 186 **RESULTADOS Y DISCUSIÓN**

187

### 188 **Características microclimáticas de los sitios**

189 Las condiciones microclimáticas evaluadas difirieron entre los sitios de trasplante y  
190 entre temporadas del año; las temperaturas del suelo fueron significativamente  
191 más frescas en el bosque (Cuadro 1). El porcentaje de humedad del suelo en el  
192 otoño fue similar en los tres sitios; sin embargo, al inicio de la primavera se  
193 observaron diferencias significativas entre sitios, con una menor humedad en el  
194 matorral que en el bosque y el pastizal (Cuadro 1). La temperatura del aire  
195 promedio fue significativamente más baja en el bosque y el matorral que en el  
196 pastizal (Figura 1). Los valores de la radiación fotosintéticamente activa (RFA)

197 fueron significativamente mayores en el pastizal, intermedios en el matorral e  
198 inferiores en el bosque (Figura 2).

199 Estos resultados indican que las condiciones microclimáticas varían en función del  
200 tipo de cobertura, lo cual puede afectar el desempeño de las plantas (Dickson,  
201 1990), ya que la ausencia de un dosel se refleja en altas temperaturas, mayor  
202 radiación y alta evapotranspiración; lo que propicia mayor desecación en el suelo,  
203 mayor estrés y menor crecimiento de las plantas (Ramírez-Marcial et al.2008;  
204 Arosa, Ceia, Costa, & Freitas, 2015).

205

## 206 **Supervivencia**

207 La supervivencia de todas las especies después de 14 meses de evaluación fue  
208 alta en todas las condiciones de estudio (90 %), con excepción de *Quercus*  
209 *ocoteifolia* en el pastizal (88%; Cuadro 2; Figura 3). El periodo de seguimiento del  
210 estudio nos permite afirmar que todas las especies tuvieron la habilidad para  
211 establecerse efectivamente en las tres condiciones. Sin embargo, estas  
212 tendencias pueden modificarse con base en la estacionalidad o la etapa de  
213 crecimiento de las plantas utilizadas (Alvarez-Aquino & Williams-Linera, 2012;  
214 Espelta et al., 1995).

215 En estudios de corto plazo, realizados en diferentes regiones, se ha demostrado  
216 que la supervivencia está influenciada por las condiciones microclimáticas creadas  
217 por la presencia de árboles, arbustos y especies nativas de sucesión temprana,

218 los cuales pueden modificar las condiciones microbianas y microclimáticas del  
219 suelo (Castro, Zamora & Hódar, 2006; Ramírez-Contreras & Rodríguez–Trejo,  
220 2009), mejorando el desempeño de las plantas introducidas bajo el dosel  
221 (Avendaño-Yáñez, Sánchez-Velázquez, Meave, & Pineda-López, 2014; Bonfil &  
222 Soberón, 1999; Camacho-Cruz, González-Espinosa, Wolf, & de Jong, 2000; Bonfil,  
223 Rodríguez de la Vega, & Peña Ramírez, 2000; Castro, Zamora & Hódar, 2006;  
224 Ramírez-Marcial et al., 1996).

225

## 226 **Crecimiento**

227 Las TRC en altura y diámetro y la biomasa difirieron significativamente entre  
228 especies y entre las condiciones de cobertura del dosel (Cuadro 3), lo cual sugiere  
229 un efecto diferenciado de las condiciones microambientales de cada condición.  
230 Aunque se considera que la luz es un recurso necesario para el crecimiento de las  
231 plantas, un incremento de esta variable no necesariamente significa un incremento  
232 en el tamaño de las plantas (Espelta et al., 1995). Las TRC en altura de *Quercus*  
233 *crispipilis* y *Q. ocoteifolia* fueron mayores en condiciones con radiación y  
234 temperatura intermedia y baja (matorral y bosque). *Q. segoviensis*, además de no  
235 mostrar diferencias en las TRC en altura entre sitios, presentó el incremento más  
236 bajo en esta variable (Figura 4). En las tres especies se observó un mayor  
237 incremento en el diámetro en sitios con mayor radiación (pastizal) seguido por el  
238 matorral y el bosque. Este patrón se repitió en *Quercus crispipilis* y *Q. segoviensis*  
239 en la acumulación de la biomasa, principalmente en las raíces (Figuras 4 y 5).

240 Estos resultados nos sugieren una asociación directa entre el incremento en el  
241 diámetro basal y el incremento en la biomasa radical en *Q. crispipilis* y *Q.*  
242 *segoviensis*, además de una relación inversa entre las TRC en altura y a las de  
243 diámetro basal en *Quercus crispipilis* y *Q. ocoteifolia*. Los mayores incrementos en  
244 altura -en contraste con el diámetro-, se asociaron con niveles bajos e intermedios  
245 de radiación solar (5 – 50 %, Cardillo & Bernal 2006; Neufeld, 1983) y bajas  
246 fluctuaciones de temperatura y humedad presentes bajo el dosel del bosque  
247 (Padilla & Pugnaire, 2006; Ramírez-Contreras & Rodríguez-Trejo, 2009). Nuestros  
248 resultados de crecimiento coinciden con la evidencia que muestra que en los  
249 encinos es común el crecimiento en diámetro basal -asociado con el incremento  
250 en la biomasa radical-, más que el crecimiento en altura, poco después del  
251 trasplante (Bonfil & Soberón, 1999; Kabeya & Satoki 2003).

252 El incremento en la biomasa de cada componente (hojas, tallo y raíz) de *Quercus*  
253 *crispipilis* y *Q. segoviensis* fue mayor en el pastizal que en el matorral y el bosque  
254 (Figura 5). El mayor incremento de biomasa en plantas establecidas en  
255 condiciones de mayor radiación solar puede atribuirse a que en estos sitios las  
256 plantas reciben más estrés, el crecimiento en el tallo se vuelve más lento y los  
257 carbohidratos se distribuyen hacia las partes inferiores de la planta (Dickson,  
258 1990); además, en estas condiciones, las plantas alcanzan mayores tasas  
259 fotosintéticas (Feltrin et al., 2016; Kabeya & Sakay, 2003; Ramírez-Contreras &  
260 Rodríguez-Trejo, 2009).



261 El componente que alcanzó una mayor biomasa fue la raíz; la importancia de este  
262 órgano radica en la capacidad de almacenar la mayor parte de los carbohidratos  
263 que la planta utilizará durante los períodos de condiciones adversas (Arosa et al.,  
264 2015; Kabeya & Sakay, 2003). Las reservas almacenadas en las raíces permiten a  
265 los encinos rebrotar en caso de muerte o remoción parcial de la parte aérea  
266 (Bonfil, 1998; Bonfil & Soberón 1999, Cardillo & Bernal, 2006; Vázquez de Castro,  
267 Oliet, Puértolas, & Jacobs, 2014).

268 Las tres especies de *Quercus* presentaron altos valores de supervivencia final en  
269 las tres condiciones experimentales; aunque las variables micro climáticas son  
270 distintas entre las condiciones estudiadas, no podemos afirmar que éstas sean los  
271 únicos factores que afectan la supervivencia de las plantas como la herbivoría o  
272 fertilidad de los suelos (Lei et al. 2013). Sin embargo, *Q. crispipilis* y *Q.*  
273 *segoviensis* presentaron mayores incrementos de biomasa en el sitio abierto, por  
274 lo que se recomienda su uso en la restauración de pastizales abandonados,  
275 mientras que *Q. ocoteifolia* puede usarse con mayor éxito en la restauración de  
276 bosques secundarios degradados.

277

## 278 **CONCLUSIONES**

279 El tipo de dosel influye en las variables microclimáticas de los sitios; una menor  
280 cobertura provoca mayores valores de RFA, temperatura ambiental y del suelo. A  
281 pesar de lo anterior, la supervivencia de *Quercus crispipilis* y *Q. segoviensis* no fue  
282 afectada por la cobertura del dosel. Tal como se esperaba, las TRC de altura y de

283 diámetro cambiaron en función de la cobertura del dosel. Las TRC de altura de *Q.*  
284 *crispipilis* y *Q. ocoteifolia* fueron mayores en las condiciones bosque y matorral; las  
285 TRC de diámetro de las tres especies y la biomasa de cada componente en *Q.*  
286 *crispipilis* y *Q. segoviensis* fueron mayores en el pastizal, intermedias en el  
287 matorral e inferiores en el bosque. Las tres especies parecen adaptarse a las  
288 diferentes condiciones de radiación, temperatura y humedad características de  
289 cada sitio. *Quercus crispipilis* y *Q. segoviensis* tienen mejores respuestas de  
290 supervivencia y crecimiento en condiciones abiertas, mientras que *Q. ocoteifolia*  
291 resulta favorecida por la presencia de cobertura de dosel.

292

### 293 **REFERENCIAS**

- 294 Alba-López, M.P., González-Espinosa, M., Ramírez-Marcial N., & Castillo-  
295 Santiago, M.Á. (2003). Determinantes de la distribución de *Pinus* spp. en la  
296 Altiplanicie Central de Chiapas, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de*  
297 *México*, 73, 7-15.<http://www.redalyc.org/pdf/577/57707301.pdf>
- 298 Alvarez-Aquino, C., & Williams-Linera, G. (2012). Seedling survival and growth of  
299 tree species: site condition and seasonality in tropical dry forest restoration.  
300 *Botanical Sciences*, 90, 341-351.doi: 10.17129/botsci.395
- 301 Arosa, M.L., Ceia, R.S., Costa, S.R., & Freitas, H. (2015). Factors affecting cork  
302 oak (*Quercus suber*) regeneration: acorn sowing success and seedling survival  
303 under field conditions. *Plant Ecology and Diversity*, 1, 1-12. doi:  
304 10.1080/17550874.2015.1051154

305 Avendaño-Yáñez, M. de L., Sánchez-Velásquez, L.R., Meave J.A., & Pineda-  
306 López, M. del R. (2014). Is facilitation a promising strategy for cloud forest  
307 restoration? *Forest Ecology & Management* 329: 328–333. doi:  
308 10.1016/j.foreco.2014.01.051

309 Bonfil, C. (1998). The effects of seed size, cotyledon reserves, and herbivory on  
310 seedling survival and growth in *Quercus rugosa* and *Q. laurina* (Fagaceae).  
311 *American Journal of Botany* 85: 79-87.doi:10.2307/2446557

312 Bonfil, C., & Soberón, J. (1999). *Quercus rugosa* seedling dynamics in relation to its  
313 re-introduction in a disturbed Mexican landscape. *Applied Vegetation Science*, 2,  
314 189-200.doi: 10.2307/1478982

315 Bonfil, C., Rodríguez de la Vega, H., & Peña-Ramírez, V. (2000). Evaluación del  
316 efecto de las plantas nodriza sobre el establecimiento de una plantación de  
317 *Quercus* L. *Revista Ciencia Forestal en México*, 25, 59–73.  
318 file:///C:/Users/MaxRivas/Downloads/57\_CFM\_art\_3CFM\_vol25\_no88\_108%20(2).  
319 pdf

320 Bustamante, R.O., Badano, E.I., & Pickett, S.T.A. (2012). Impacts of land use  
321 change on seed removal patterns of native and exotic species in a forest  
322 landscape. *Community Ecology*, 13, 171-177. doi: 10.1556/ComEc.13.2012.2.6

323 Camacho-Cruz, A., González-Espinosa, M., Wolf, J.H.D., & de Jong, B.H.J. (2000).  
324 Germination and survival of tree species in disturbed forests of the Highlands of  
325 Chiapas, Mexico. *Canadian Journal of Botany*, 78, 1309-1318.  
326 [http://www.nrcresearchpress.com/doi/abs/10.1139/b00-103#.WA6oo\\_nhC00](http://www.nrcresearchpress.com/doi/abs/10.1139/b00-103#.WA6oo_nhC00)

327 Cardillo, E., & Bernal, C.J. (2006). Morphological response and growth of cork oak  
328 (*Quercus suber* L.) seedlings at different shade levels. *Forest Ecology and*  
329 *Management*, 222, 296-301. doi: 10.1016/j.foreco.2005.10.026

330 Castro, J., Zamora, R., & Hódar, J.A. (2006). Restoring *Quercus pyrenaica* forests  
331 using pioneer shrubs as nurse plants. *Applied Vegetation Science*, 9, 137–142. doi:  
332 10.1658/1402-2001(2006)9[137:RQPFUP]2.0.CO;2

333 Cayuela L., Golicher, D.J., Benayas, J.M.R., González-Espinosa, M., & Ramírez-  
334 Marcial, N. (2006). Fragmentation, disturbance and tree diversity conservation in  
335 tropical montane forests. *Journal of Applied Ecology*, 43, 1172-1181. doi:  
336 10.1111/j.1365-2664.2006.01217.x.

337 Crawley, M.J. (2013). *The R Book*. (Second edition). West Sussex United Kingdom:  
338 John Wiley & Sons.

339 Dickson, R. E. (1990). Assimilate distribution and storage. En A. S. Raghavendra J  
340 (Ed.), *Physiology of Trees* (pp. 51-85). New York: Wiley and Sons.

341 El Colegio de la Frontera Sur. (ECOSUR). (2016). *Proyecto REDDEAM Riesgo de*  
342 *Extinción Determinado por Distribución de Árboles Mexicanos*. Recuperado 8 de  
343 octubre de 2016, a partir de <http://geoserv.ecosur.mx/apps/climatediagram.html>

344 Espelta, J. M., Riba, M., & Retana, J. (1995). Patterns of seedling recruitment in  
345 West-Mediterranean *Quercus ilex* forests influenced by canopy development.  
346 *Journal of Vegetation Science*, 6, 465-472. doi: 10.2307/3236344

347 Feltrin, R.P., Will, R.E., Meek C.R., Masters, R.E., Waymire, J., & Wilson, D.S.  
348 (2016). Relationship between photosynthetically active radiation and understory

349 productivity across a forest-savanna continuum. *Forest Ecology and Management*,  
350 374, 51-60. doi: 10.1016/j.foreco.2016.04.049

351 Flores-Cano, J., Badano, E. I., & Flores, J. (2012). Effects of burial depth on seed  
352 germination and seedling emergence of Mexican oaks: A glasshouse experiment.  
353 *Archives of Biological Sciences*, 64, 1543-1554. doi 10.2298/ABS1204543C

354 Galindo-Jaimes, L., González-Espinosa, M., Quintana-Ascencio, P., & García-  
355 Barrios, L. (2002). Tree composition and structure in disturbed stands with varying  
356 dominance by *Pinus* spp. in The Highlands of Chiapas, México. *Plant Ecology*,  
357 162, 259-272. doi: 10.1023/A:1020309004233

358 González-Espinosa, M., Meave, J. A., Lorea-Hernández, F. G., Ibarra-Manríquez,  
359 G., & Newton, A. C. (2011). *The Red List of Mexican Cloud Forest Trees*.  
360 Cambridge: Fauna & Flora International.

361 González-Espinosa, M., Meave, J.A., Ramírez-Marcial, N., Toledo-Aceves, T.,  
362 Lorea-Hernández, F.G., & Ibarra-Manríquez, G. (2012). Los bosques de niebla de  
363 México: conservación y restauración de su componente arbóreo. *Ecosistemas*, 21,  
364 36-52.  
365 <http://www.revistaecosistemas.net/index.php/ecosistemas/article/viewFile/26/20>

366 Gutiérrez, E., & Trejo, I. (2014). Efecto del cambio climático en la distribución  
367 potencial de cinco especies arbóreas de bosque templado en México. *Revista*  
368 *Mexicana de Biodiversidad*, 85, 179-188. doi: 10.7550/rmb.37737

369 Harper, J.L. (1977). *Population Biology of Plants*. Academic Press, United  
370 Kingdom.

371 Hunt, R., Causton, D. R., Shipley, B. & Askew, A. P. (2002). A modern tool for  
372 classical plant analysis. *Annals of Botany*, 90, 485-488. doi: 10.1093/aob/mcf214

373 Kabeya, D., & Satoki, S. (2003). The role of roots and cotyledons as storage  
374 organs in early stages of establishment in *Quercus crispula*: A quantitative analysis  
375 of the nonstructural carbohydrate in cotyledons and roots. *Annals of Botany*, 92,  
376 537-45. doi: 10.1093/aob/mcg165

377 de La Mora Estada, L.F. (2015). *Diversidad de chinches (Hemiptera: Heteroptera)*  
378 *en bosques secundarios de Pino-Encino en Chiapas, México*. San Cristóbal de Las  
379 Casas, Chipas. El Colegio de Frontera Sur. doi: 10.13140/RG.2.1.2180.8080

380 Lamb, D., Stanturf, J. & Madsen, P. (2012). What is forest landscape restoration?  
381 En J. Stanturf, D. Lamb, & M. Palle (Eds.), *Forest landscape restoration* (pp 3-24).  
382 Athens, Georgia, E.U.A.: Springer.

383 Lei, J.-P., Xiao, W., Liu, J.-F., Xiong, D., Wang, P., Pan L., Jiang Y., & Li, M.-H.  
384 (2013). Responses of nutrients and mobile carbohydrates in *Quercus variabilis*  
385 seedlings to environmental variations using in situ and ex situ experiments. PLoS  
386 ONE 8(4): e61192. doi:10.1371/journal.pone.0061192

387 Neufeld, H. S. (1983). Effects of light on growth, morphology, and photosynthesis  
388 in Bald cypress (*Taxodium distichum* (L.)Rich.) and Pond cypress (*T. ascendens*  
389 Brongn.) seedlings. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 110, 43-54.  
390 <http://www.appstate.edu/~neufeldhs/publications/neuf1983.pdf>

391 Padilla, F.M., & Pugnaire, F.I. (2006). The role of nurse plants in the restoration of  
392 degraded environments. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 4, 196–202.  
393 doi: 10.1890/1540-9295(2006)004[0196:TRONPI]2.0.CO;2

394 Pulsford, S.A., Lindenmayer, D.B., & Driscoll, D.A. (2016). A succession of  
395 theories: purging redundancy from disturbance theory. *Biological Reviews*, 91,148–  
396 167.doi: 10.1111/brv.12163

397 R Core Team. (2015). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*.  
398 Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing, ISBN 3-900051-07-0, URL  
399 <http://www.R-project.org>.

400 Ramírez-Bamonde, E.S., Sánchez-Velásquez, L.R., & Andrade-Torres, A. (2005).  
401 Seedling survival and growth of three species of mountain cloud forest in Mexico,  
402 under different canopy treatments. *New Forests*, 30, 95-101. doi: 10.1007/s11056-  
403 004-5397-5

404 Ramírez-Contreras, A., & Rodríguez-Trejo, D.A. (2004). Effect of seedling quality,  
405 aspect and microsite on a *Quercus rugosa* plantation. *Revista Chapingo Serie*  
406 *Ciencias Forestales y del Ambiente*, 10, 5-11.  
407 <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=62910101>

408 Ramírez-Contreras, A., & Rodríguez-Trejo, D.A. 2009. Nurse plants in the  
409 reforestation with *Pinus hartwegii* Lindl. *Revista Chapingo Serie Ciencias*  
410 *Forestales y del Ambiente*, 15, 43-48.  
411 [http://www.scielo.org.mx/scielo.php?pid=S0186-  
412 32312009000100005&script=sci\\_arttext&tlng=en](http://www.scielo.org.mx/scielo.php?pid=S0186-32312009000100005&script=sci_arttext&tlng=en)

413 Ramírez-Marcial, N., Camacho-Cruz, A., & González-Espinosa, M. (2008).  
414 Clasificación de grupos funcionales vegetales para la restauración del bosque  
415 mesófilo de montaña. En L.R. Sánchez-Velásquez, J. Galindo-González, & F.

416 Díaz-Fleischer (Eds.), *Ecología, manejo y conservación de los ecosistemas de*  
417 *montaña en México* (pp. 51-72). México: Mundi Prensa México.

418 Ramírez-Marcial, N., Camacho-Cruz, A., González-Espinosa, M., & López-Barrera,  
419 F. (2006). Establishment, survival and growth of tree seedlings under successional  
420 montane oak forests in Chiapas, Mexico. En M. Kappelle, (Eds.), *Ecology and*  
421 *Conservation of Neotropical Montane Oak Forests* (pp. 177-189). Berlin:  
422 Springer.doi: 10.1007/3-540-28909-7\_14

423 Ramírez-Marcial, N., Camacho-Cruz, A., Martínez-Icó, M., Luna-Gómez, A.,  
424 Golicher, D., & González-Espinosa, M. (2010). *Árboles y arbustos de los bosques*  
425 *de montaña en Chiapas*. San Cristóbal de Las Casas, Chiapas: El Colegio de la  
426 Frontera Sur.

427 Ramírez-Marcial, N., González-Espinosa, M., García-Maya, E. (1996).  
428 Establecimiento de *Pinus* spp. y *Quercus* spp. en matorrales y pastizales de Los  
429 Altos de Chiapas, México. *Agrociencia* 30: 249-257. [http://agris.fao.org/agris-](http://agris.fao.org/agris-search/search.do?request_locale=es&recordID=MX19970050321&sourceQuery=&query=&sortField=&sortOrder=&agrovocString=&advQuery=&centerString=&enableField=)  
430 [search/search.do?request\\_locale=es&recordID=MX19970050321&sourceQuery=&](http://agris.fao.org/agris-search/search.do?request_locale=es&recordID=MX19970050321&sourceQuery=&query=&sortField=&sortOrder=&agrovocString=&advQuery=&centerString=&enableField=)  
431 [query=&sortField=&sortOrder=&agrovocString=&advQuery=&centerString=&enabl](http://agris.fao.org/agris-search/search.do?request_locale=es&recordID=MX19970050321&sourceQuery=&query=&sortField=&sortOrder=&agrovocString=&advQuery=&centerString=&enableField=)  
432 [eField=](http://agris.fao.org/agris-search/search.do?request_locale=es&recordID=MX19970050321&sourceQuery=&query=&sortField=&sortOrder=&agrovocString=&advQuery=&centerString=&enableField=)

433 Ramos-Palacios, C.R., Badano, E.I. (2014). The relevance of burial to evade acorn  
434 predation in an oak forest affected by habitat loss and landscape use changes.  
435 *Botanical Sciences* 92: 299-308. doi: 10.17129/botsci.101

436 Rich, P. M., Wood, J., Vieglais, D. A., Burek, K., & Webb, N. (1999). *Hemiview*  
437 *user manual*. Lawrens, Kansas, E.U.A.: Delta-T devices.  
438 [ftp://ftp.dynamax.com/manuals/HemiView\\_Manual.pdf](ftp://ftp.dynamax.com/manuals/HemiView_Manual.pdf)



439 Sánchez-Velásquez, L.R., Domínguez-Hernández, D., Pineda-López, M. del R., &  
440 Lara-González, R. (2011). Does *Baccharis conferta* shrub act as a nurse plant to  
441 the *Abies religiosa* seedling? *The Open Forest Science Journal*, 4, 67–70. doi:  
442 10.2174/1874398601104010067

443 Sánchez-Velásquez, L.R., Ramírez-Bamonde, E.S., Andrade-Torres, A., &  
444 Rodríguez-Torres, P. (2008). Ecología florística y restauración del bosque mesófilo  
445 de montaña. En: L.R. Sánchez-Velásquez, J. Galindo-González, & F. Díaz-  
446 Fleischer (Eds.), *Ecología, manejo y conservación de los ecosistemas de montaña*  
447 *en México*. (pp. 9-50) México: Mundi Prensa México.

448 Stanturf, J.A., Palik, B.J., Williams, M.I., Dumroese, R.K., & Madsen, P. (2014).  
449 Forest restoration paradigms. *Journal of Sustainable Forestry*, 33, 161-194. doi:  
450 10.1080/10549811.2014.884004

451 Torres-Miranda, A., Luna-Vega, I., & Oyama, K. (2011). Conservation biogeography  
452 of red oaks (*Quercus*, Section Lobatae) in Mexico and Central America. *American*  
453 *Journal of Botany*, 98, 290-305. doi: 10.3732/ajb.1000218

454 Vázquez de Castro, A., Oliet, J.A., Puértolas, J., & Jacobs, D.F. (2014). Light  
455 transmissivity of tube shelters affects root growth and biomass allocation of  
456 *Quercus ilex* L. and *Pinus halepensis* Mill. *Annals of Forest Science*, 71, 91:99. doi:  
457 10.1007/s13595-013-0335-3

458

459

460

461

462 **CUADROS**

463 Cuadro 1. Temperatura y porcentaje de humedad del suelo (promedio  $\pm$  error estándar) en dos  
 464 periodos. Letras diferentes denotan diferencias significativas entre sitios para cada periodo de  
 465 evaluación.

Periodo	Bosque	Matorral	Pastizal	Kruskal-Wallis X <sup>2</sup>
Temperatura del suelo (°C)				
Octubre 2015	15.9 $\pm$ 0.05 <sup>a</sup>	16.6 $\pm$ 0.12 <sup>b</sup>	18.8 $\pm$ 0.08 <sup>c</sup>	122.03, p < 0.001
Abril 2016	18.2 $\pm$ 0.18 <sup>a</sup>	20.2 $\pm$ 0.20 <sup>b</sup>	22 $\pm$ 0.24 <sup>c</sup>	94.53, p < 0.001
Porcentaje de humedad del suelo				
Octubre 2015	64 $\pm$ 1.59 <sup>a</sup>	61 $\pm$ 1.83 <sup>a</sup>	65 $\pm$ 1.63 <sup>a</sup>	2.24, p = 0.32
Abril 2016	31 $\pm$ 1.43 <sup>a</sup>	23 $\pm$ 1.03 <sup>b</sup>	28 $\pm$ 1.47 <sup>a</sup>	12.93, p < 0.001

466

467 Cuadro 2. Supervivencia porcentual de tres especies de *Quercus* plantadas en tres diferentes  
 468 condiciones de cobertura. Letras diferentes indican diferencias significativas p < 0.05.

	Bosque	Matorral	Pastizal
	(%)	(%)	(%)
<i>Quercus crispipilis</i>	95.9 <sup>a</sup>	95.8 <sup>a</sup>	94.2 <sup>a</sup>
<i>Quercus ocoteifolia</i>	98 <sup>a</sup>	94 <sup>a</sup>	88.2 <sup>b</sup>
<i>Quercus segoviensis</i>	92.1 <sup>a</sup>	98 <sup>a</sup>	96.8 <sup>a</sup>

469

470

471

472

473

474 Cuadro 3. Análisis de varianza de las TRC de altura y diámetro y de la biomasa acumulada de tres  
 475 especies de *Quercus* establecidas en tres sitios con diferentes condiciones microambientales.

Factor	TRC altura			TRC diámetro		Biomasa	
	gl	F	p	F	p	F	p
Especie	2	15.52	<0.001	13.82	<0.001	19.22	<0.001
Sitio	2	11.09	<0.001	71.53	< 0.001	17.85	<0.001
Especie * Sitio	4	1.59	0.17	4.45	< 0.01	1.88	0.11

476

477 **FIGURAS**

478

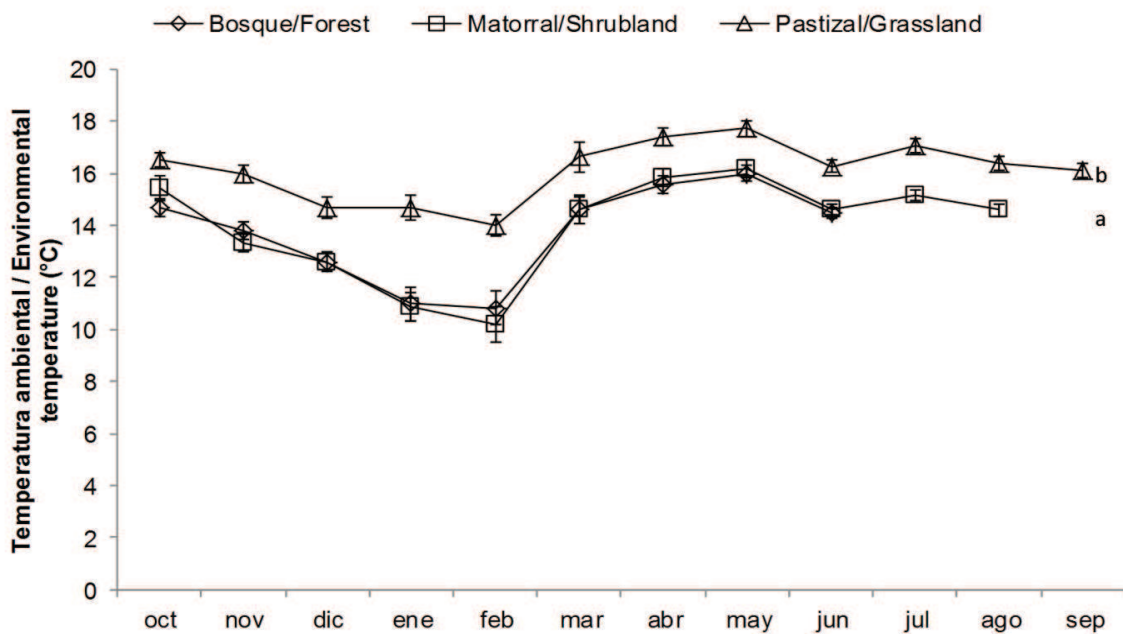


Figura 1. Temperatura del aire (media  $\pm$  error estándar) registrada a 1 m sobre el nivel del suelo (octubre 2015-septiembre 2016), cada punto en la figura corresponde al valor promedio mensual. Letras diferentes denotan diferencias significativas entre sitios ( $p < 0.05$ , mediante prueba de Wilcoxon) posterior al análisis de Kruskal-Wallis.

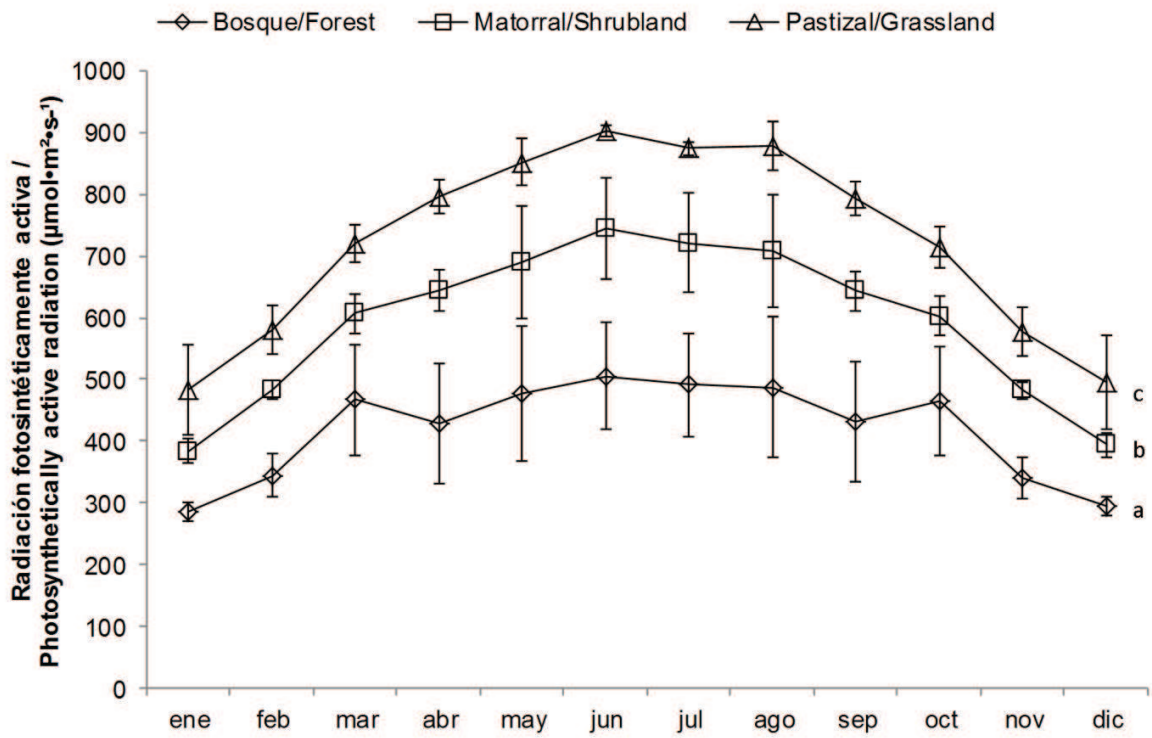


Figura 2. Perfil de la distribución mensual (media  $\pm$  error estándar) de la radiación fotosintéticamente activa en las tres condiciones de cobertura (octubre 2015-septiembre 2016). Letras diferentes denotan diferencias significativas entre sitios ( $p < 0.05$ ).

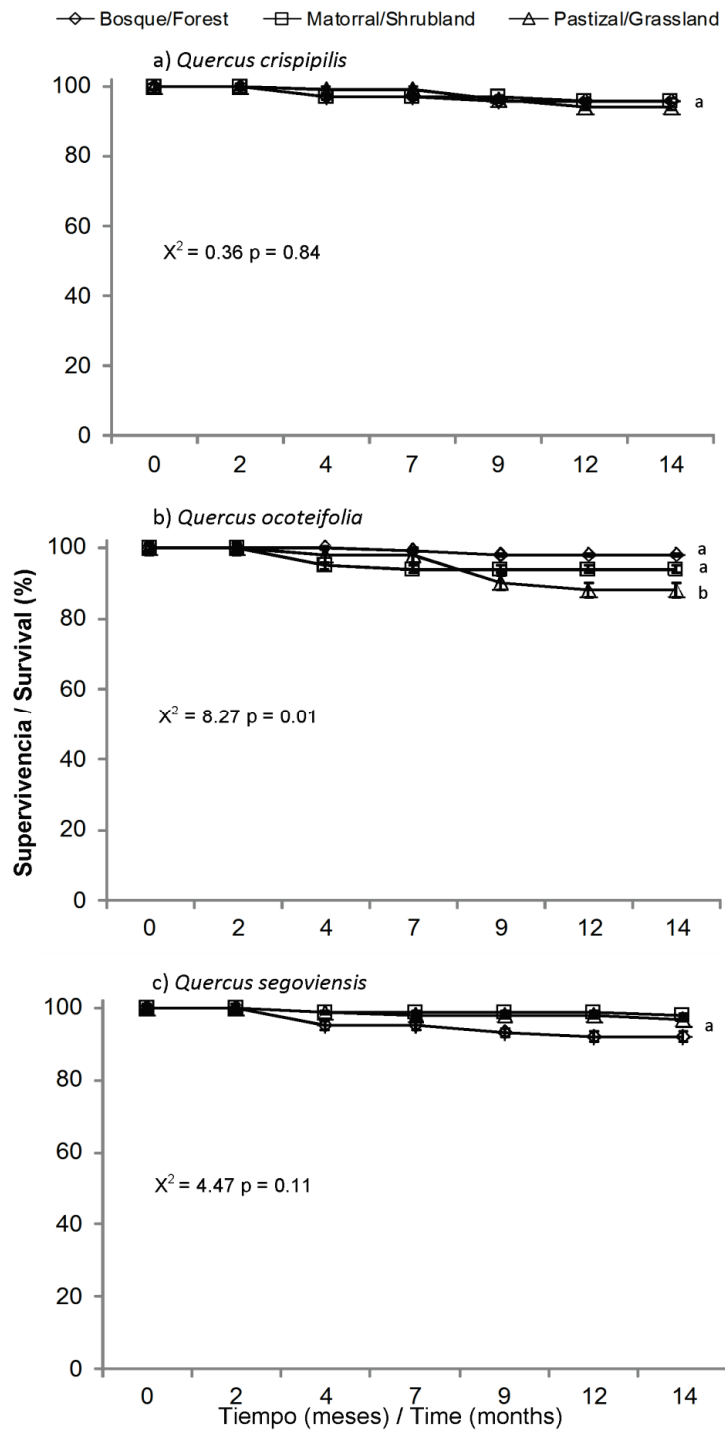


Figura 3. Curvas de supervivencia de tres especies de *Quercus* durante un periodo de 14 meses a partir del trasplante en condiciones de bosque, matorral y pastizal. Letras diferentes indican diferencias significativas entre las curvas de supervivencia.

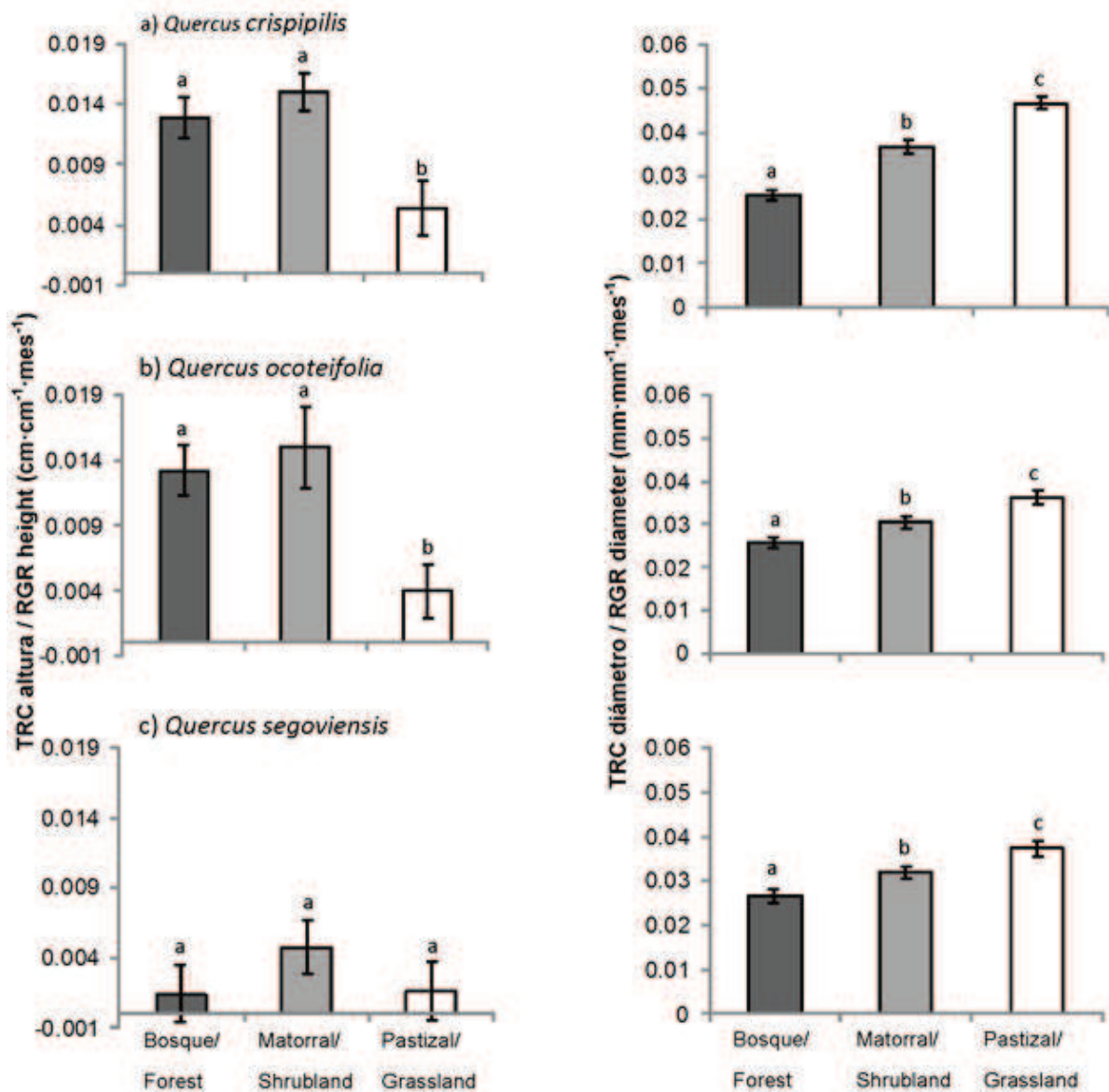


Figura 4. Tasa relativa de crecimiento (promedio  $\pm$  error estándar) en altura (paneles de la izquierda) y diámetro (paneles de la derecha) después de 14 meses de crecimiento en campo. Letras diferentes indican diferencias significativas entre sitios,  $p < 0.05$  con la prueba de Tukey.

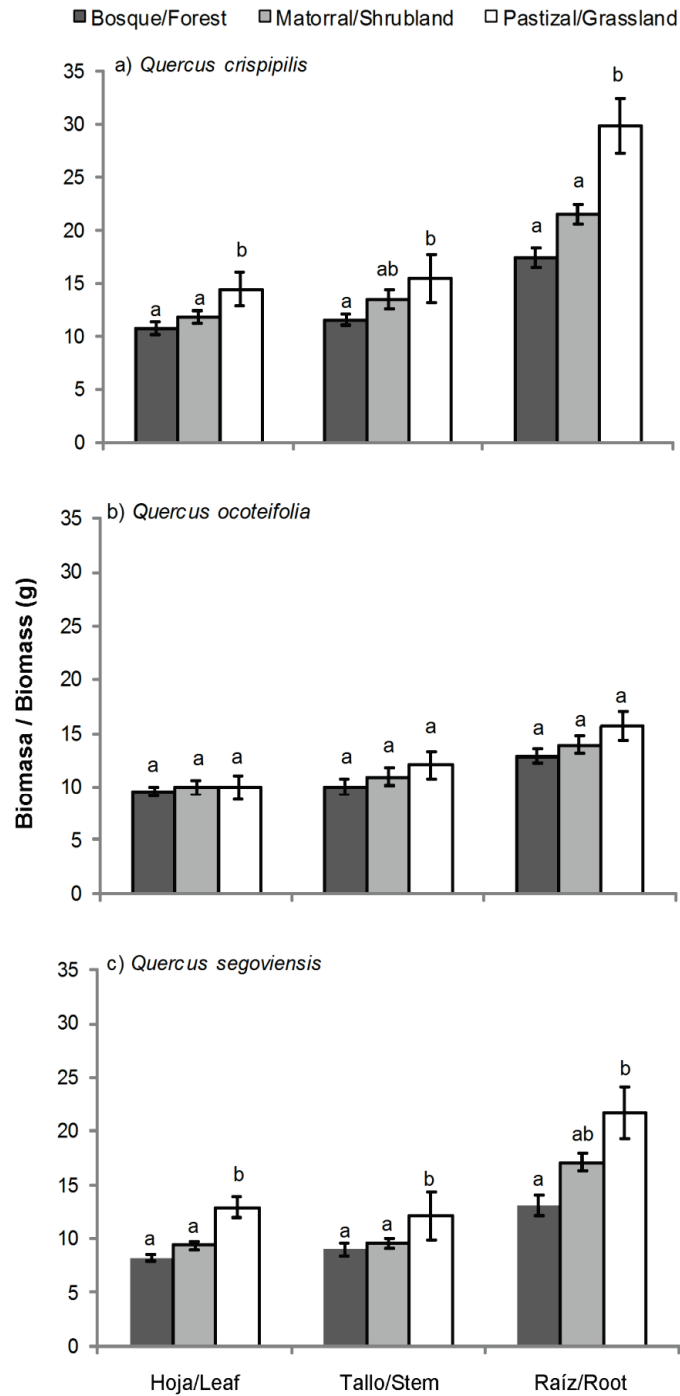


Figura 5. Biomasa acumulada (promedio  $\pm$  error estándar) de juveniles de tres especies de *Quercus* plantadas en tres condiciones de cobertura (N= 45). Letras diferentes indican diferencias significativas entre sitios,  $p < 0.05$ , con la prueba de Tukey.