



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE GEOLOGÍA

ESTADO DE CONSERVACIÓN Y CAPACIDAD DE RESPUESTA DE LAS
COMUNIDADES ARBÓREAS ANTE DISTURBIOS AMBIENTALES

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

DOCTOR EN CIENCIAS

PRESENTA:

ERICK EDUARDO GUTIÉRREZ ESTRADA

TUTORA PRINCIPAL: DRA. ROSA IRMA TREJO VÁZQUEZ
INSTITUTO DE GEOGRAFÍA, UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. DANIEL IGNACIO PIÑERO DALMAU
INSTITUTO DE ECOLOGÍA, UNAM
DR. CARLOS DÍAZ AVALOS
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN
MATEMÁTICAS APLICADAS Y EN SISTEMAS, UNAM

CIUDAD UNIVERSITARIA, CD.MX.

JUNIO, 2023

COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

ENTIDAD INSTITUTO DE GEOLOGÍA

OFICIO CPCB/342/2023

ASUNTO: Oficio de Jurado

M. en C. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
P r e s e n t e

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria (Virtual) del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **28 de noviembre de 2022**, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **DOCTOR EN CIENCIAS** del estudiante **GUTIÉRREZ ESTRADA ERICK EDUARDO** con número de cuenta **303248749** con la tesis titulada **“ESTADO DE CONSERVACIÓN Y CAPACIDAD DE RESPUESTA DE LAS COMUNIDADES ARBÓREAS ANTE DISTURBIOS AMBIENTALES”**, realizada bajo la dirección de la **DRA. ROSA IRMA TREJO VÁZQUEZ**, quedando integrado de la siguiente manera:

Presidente: DRA. ANA CECILIA CONDE ÁLVAREZ
Vocal: DR. DAVID SEBASTIÁN GERNANDT
Vocal: DRA. MERCEDES ISOLDA LUNA VEGA
Vocal: DRA. SUSANA VALENCIA AVALOS
Secretario: DR. DANIEL IGNACIO PIÑERO DALMAU

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE
“POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU”
Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 20 de abril de 2023

COORDINADOR DEL PROGRAMA



DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA



Agradecimientos institucionales

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México por todo el apoyo otorgado para mi desarrollo académico.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca otorgada para la realización de mis estudios (CVU: 412691).

Al Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT) (IN300515) por el financiamiento recibido para la realización del trabajo de campo y por el apoyo por término de estudios.

Al Programa de Apoyo a los Estudios de Posgrado (PAEP) por el apoyo recibido para la asistencia a congresos para presentar resultados de este trabajo.

A la Dra. Irma Trejo por la dirección del presente trabajo.

Al Comité Tutor, al Dr. Daniel Piñero y al Dr. Carlos Díaz por sus contribuciones durante el desarrollo de este estudio.

Agradecimientos a título personal

A la Dra. Irma Trejo por todas las enseñanzas académicas y personales.

Al Dr. Daniel Piñero y al Dr. Carlos Díaz por sus aportaciones al trabajo.

A los miembros del jurado del examen de grado por sus comentarios al trabajo.

A los miembros del jurado del examen de candidatura por sus aportaciones en mi formación académica.

A las comunidades de Santa Catarina Lachatato y Santa María Yavesía por todas las atenciones brindadas para la realización de la investigación.

A todos mis alumnos que ayudaron en el campo.

A Mildrette y Paula por estar siempre en los buenos y malos momentos.

A toda mi familia por la ayuda proporcionada.

A Nihai por ser el motor en mi vida, por toda tu paciencia y enseñanzas, por apoyarme en todas mis locuras, porque día a día haces que sea una mejor persona.

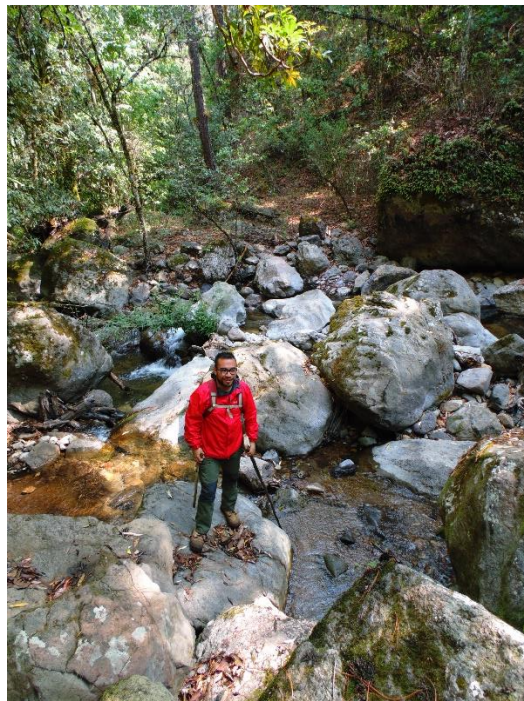
Este trabajo está dedicado a:

Mis abuelos Susana y Rafael porque a base de mucho esfuerzo me apoyaron siempre.

Nihaib Flores Galicia por su apoyo incondicional y porque sabes que mi vida sin ti sería muy aburrida.

A todas aquellas personas que han dedicado su vida a la lucha por el cuidado de los bosques.

A todas las personas luchadoras sociales, activistas y minorías que buscan un mundo de inclusión.



Índice

Resumen.....	1
Abstract	2
Introducción	3
Procesos ecológicos en la dinámica forestal	4
Disturbios ambientales	5
Bosques y disturbios ambientales	7
Objetivo general	9
Objetivos particulares.....	9
Hipótesis.....	9
Estructura de la tesis.....	10
Capítulo I. Tree and shrub recruitment under environmental disturbances in temperate forests in the south of Mexico.....	11
Capítulo II. The importance of environmental and disturbance conditions in different growth stages of plants of temperate forest in the Sierra Norte of Oaxaca, Mexico.....	25
Capítulo III. Producción de hojarasca y su relación con las condiciones ambientales en bosques templados de la Sierra Norte de Oaxaca, México	47
Capítulo IV. La respuesta de <i>Abies hickelii</i> a los factores ambientales en el sur de México.....	70
Capítulo V. Estaciones meteorológicas y estudios dendroclimáticos en México: ¿Qué estación elegir?.....	95
Discusión y conclusiones	113
Discusión.....	114
Conclusiones	116
Literatura citada	117

Resumen

Las condiciones ambientales influyen en los diferentes procesos ecológicos y etapas de crecimiento de las especies vegetales. El objetivo principal de este estudio fue determinar la relación existente entre procesos ecológicos como la dispersión de semillas, la germinación, producción de hojarasca y la regeneración natural de las comunidades arbóreas con las condiciones ambientales, biológicas y de disturbio en bosques templados de la parte alta de la Sierra Norte de Oaxaca, México. Para cumplir con ese objetivo se realizaron muestreos de vegetación para obtener los datos de los individuos adultos y por reclutamiento. Se colocaron trampas para la lluvia de semillas y para la hojarasca. A las semillas colectadas se les evaluó la germinación. Se consideraron factores ambientales como los climáticos, edáficos, topográficos, lumínicos y de disturbio, que fueron medidos en campo. Se observó que la dispersión de las semillas, la germinación, la producción de hojarasca, la regeneración natural y la abundancia de adultos se ven influenciadas por las condiciones ambientales, biológicas y de disturbio. Pero no se obtuvo lo que esperaba, ya que las variables climáticas y el disturbio presentaron una influencia tanto positiva como negativa sobre los procesos ecológicos evaluados. Las condiciones ambientales como la precipitación influyen en el reclutamiento de coníferas, mientras que la temperatura está relacionada con la abundancia de plántulas de los encinos. Los disturbios tuvieron una influencia positiva en la regeneración de los encinos al aumentar el número de plántulas, y una influencia negativa en la regeneración de coníferas al disminuir el reclutamiento. Las coníferas en todas las etapas de crecimiento analizadas (adultos, dispersión y germinación) se vieron influenciadas positivamente por los disturbios ambientales. En el caso de los encinos fueron las variables climáticas como la temperatura y la precipitación las que presentaron una influencia en esas etapas. La producción de hojarasca en los encinos se relacionó con la temperatura y con la intensidad de la precipitación, mientras que para las coníferas fue la intensidad del disturbio (número de tocones) la que mayor relación tuvo con la producción de hojarasca. El conocimiento de cómo los sistemas biológicos son influenciados por las condiciones del medio así como por los disturbios ambientales es la base para plantear exitosos planes de conservación de los bosques a nivel local. Estudios como el presente trabajo son esenciales para conocer como las actividades antrópicas muestran una influencia sobre las dinámicas de las comunidades vegetales.

Palabras clave: Aprovechamiento forestal, coníferas, encinos, régimen de disturbio, saneamiento forestal.

Abstract

Environmental conditions influence the different ecological processes and growth stages of plant species. The main objective of this study was to determine the association between ecological processes such as seed dispersal, germination, Litterfall production, and natural regeneration of tree communities with environmental, biological, and disturbance conditions in temperate forests of the highlands of the Sierra Norte de Oaxaca, Mexico. To fulfill this objective, we performed vegetation sampling to obtain data on adult individuals and recruitment data. We placed traps for seed rain and litterfall. We evaluated the germination of seeds. We considered environmental factors such as climatic, edaphic, topographic, light, and disturbance and measured them in the field. We observed that seed dispersal, germination, litter production, natural regeneration, and adult abundance are influenced by environmental, biological, and disturbance conditions. But we did not obtain what was expected, since climatic variables and disturbance presented both positive and negative influences on the ecological processes evaluated. Environmental conditions such as precipitation influence conifer recruitment, while the temperature is related to oak seedling abundance. The disturbance had a positive influence on oak regeneration by increasing the number of seedlings, and a negative influence on conifer regeneration by decreasing recruitment. Conifers in all growth stages analyzed (adults, dispersal, and germination) were positively influenced by environmental disturbances. In the case of oaks, climatic variables such as temperature and precipitation influenced these stages. Litterfall production in oaks was related to temperature and precipitation intensity, while for conifers it was the intensity of the disturbance (number of stumps) that had the strongest relationship with litterfall production. Knowledge of how biological systems are influenced by environmental conditions as well as by disturbances is the basis for successful forest conservation plans at the local level. Studies such as the present work are essential to understanding how anthropogenic activities influence the dynamics of plant communities.

Keywords: Forest harvesting, conifers, oaks, disturbance regime, forest pest management.

Introducción



Procesos ecológicos en la dinámica forestal

En las comunidades vegetales existen diversos procesos ecológicos que influyen de manera directa sobre su dinámica y permanencia. Algunos de esos procesos son la dispersión, germinación o la regeneración natural. Si bien dichos procesos se llevan a cabo de acuerdo a las características propias de cada especie que compone a la comunidad, estos procesos cobran mayor relevancia después de ocurrir algún disturbio (Bonte et al., 2012; Martínez-Villegas et al., 2018; Pearson et al., 2002; Nathan y Muller-Landau, 2000; Quiroz et al., 2019).

La dispersión de semillas se refiere al movimiento unidireccional de los propágulos provenientes de la planta madre hasta su deposición en el suelo (Levin et al., 2003; Nathan et al., 2008). La dispersión puede controlar la respuesta de la vegetación ante diferentes cambios, pues las semillas dispersadas potencialmente podrían colonizar espacios abiertos, siempre y cuando dichos lugares cumplan con los requerimientos germinativos (Clark et al., 1999; Howe y Miriti, 2004; Levin et al., 2003; Vandellook et al., 2008). El término de banco de semillas se refiere a las semillas maduras y viables almacenadas en el suelo. Los bancos de semillas están determinadas principalmente por la dispersión, la depredación, preservación y germinación. Por eso son considerados como la fuerza principal regenerativa, de estructura y sucesional de la vegetación (Dalling et al., 2002; Du et al., 2007; Erfanzadeh et al., 2013; Zhang y Chu 2013).

Los mecanismos regenerativos son aquellos que aportan organismos vivos capaces de llevar a cabo los procesos de regeneración. En las comunidades vegetales ese aporte puede provenir de diversas formas (Figura 1): por regeneración avanzada, que se refiere a todas aquellas plántulas que no fueron afectadas por el disturbio previo (Del Cacho y Lloret, 2012); por la reproducción vegetativa, que se refiere a la expansión de los individuos circundantes (Wang et al., 2015); por la lluvia de semillas, que hace referencia a la dispersión natural de propágulos (Zhang et al., 2008); y por el banco de semillas en el suelo, que se refiere a todas aquellas semillas maduras y viables almacenadas en el suelo y que potencialmente tienen la capacidad de germinar cuando se cumplan las condiciones necesarias (Erfanzadeh et al., 2013; Zhang y Chu, 2013).

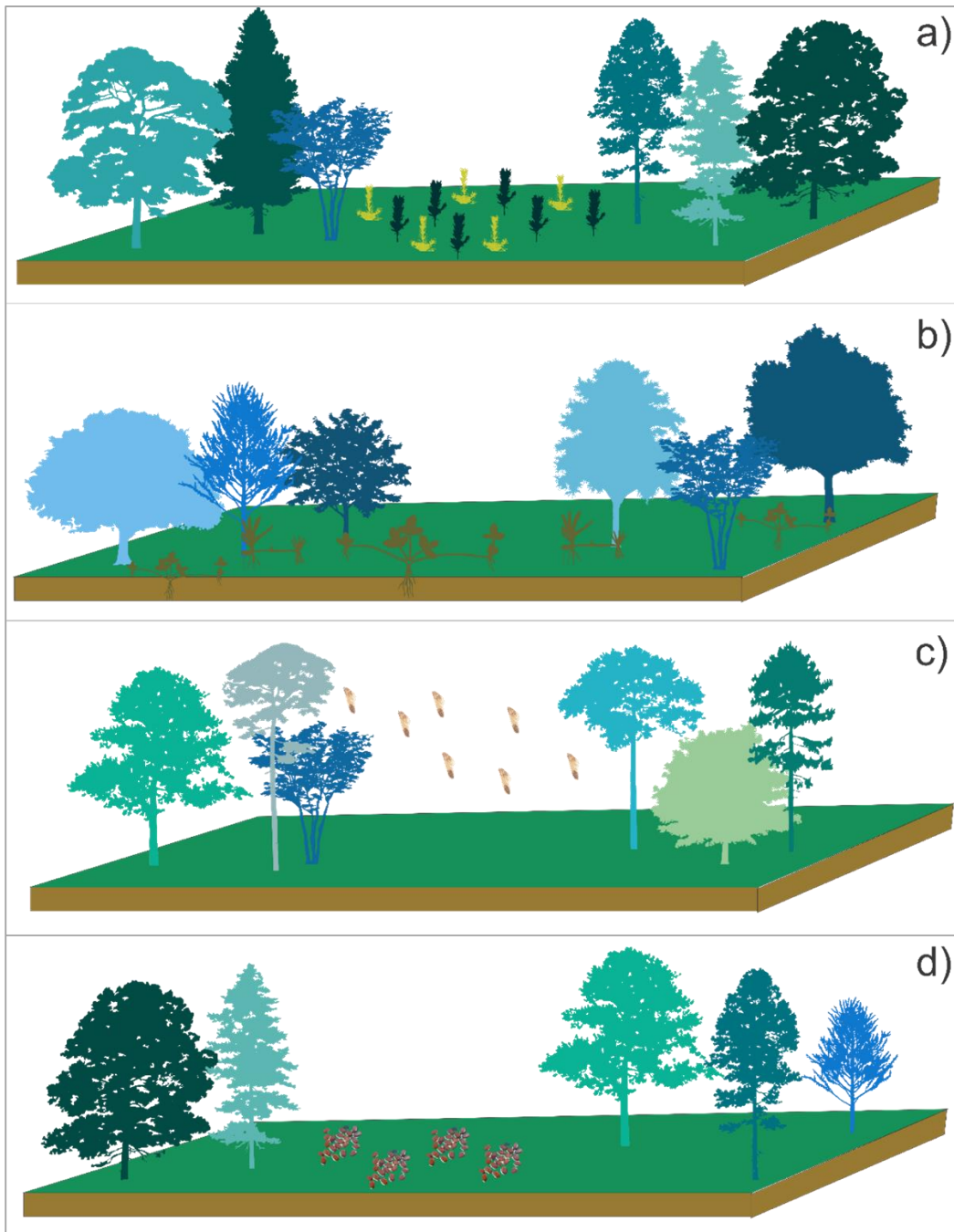


Figura 1. Esquema general de los mecanismos biológicos regenerativos que actúan después de un disturbio: a) regeneración avanzada, b) expansión, c) dispersión de propágulos y d) banco de semillas.

Disturbios ambientales

Los disturbios son eventos capaces de destruir parcial o totalmente la biomasa vegetal y por lo tanto alterar las condiciones ambientales (Grime, 1977; Łaska, 2001; Pickett y White, 1985). Estos espacios sin cobertura vegetal potencialmente pueden ser ocupados por individuos que son capaces

de establecerse y desarrollarse bajo esas nuevas condiciones. La llegada de esos individuos dependerá de los mecanismos regenerativos que se estén llevando a cabo en el sitio.

Asumiendo que en cualquier lugar pueden ocurrir diversos disturbios, esto conlleva a otro término que es el de “régimen de disturbio”, que se refiere a las dinámicas temporales y espaciales de los disturbios en un periodo de tiempo y lugar determinado (Pausas et al., 2006; Pickett et al., 1999; Turner, 2010). Un régimen de disturbio se puede describir en función de varios atributos (Figura 2): como el tipo (agente que provocó el evento), las sinergias (efecto de un disturbio sobre algún otro evento), el intervalo de tiempo entre la ocurrencia de los disturbios, la frecuencia (número de eventos en un periodo de tiempo establecido), la duración (periodo de tiempo en el que actuó el evento), la intensidad (fuerza física del evento), la distribución (área donde sucedió el disturbio), el tamaño y la forma del área donde ocurrió el evento, y la severidad (impacto que tuvo el evento en un sitio determinado) (Łaska, 2001; Pickett y White, 1985; Pickett et al., 1999).

Es fundamental contar con información referente al papel de los disturbios sobre los diferentes ambientes del planeta, por lo que los trabajos que consideran al régimen de disturbio son indispensables, pero a pesar de eso no existen muchos estudios relativos a este tópico. Una posible explicación para este déficit es que, hasta ahora, pocos regímenes de disturbios están bien caracterizados debido a la falta de información, sobre todo en cuanto a las características del disturbio, tales como la intensidad, duración o la fecha exacta cuando ocurrió el evento, por mencionar algunos. Sin embargo es importante señalar que es un gran avance tan solo el considerar al régimen de disturbio en los estudios ecológicos (Pickett et al., 1999).

El régimen de disturbio puede explicarse a partir de varios descriptores, por lo que sería ideal que en los estudios de este tema se tomaran en consideración todos los parámetros que definen al régimen, pero llevarlo a cabo es muy complejo debido a la falta de información. Adicionalmente es importante saber que los regímenes de disturbio no son estáticos (Pickett et al., 1999) y que se modifican al cambiar el tiempo de observación, así como la extensión del área de estudio.

En cuanto al periodo de tiempo válido para caracterizar un régimen de disturbio no hay un consenso científico, pero entre más tiempo de historia de disturbio que abarque la descripción será mejor. Un punto interesante sería definir el tiempo necesario que tendría que abarcar cualquier estudio, pero el periodo de tiempo que se establezca dependerá de la historia del lugar que se esté evaluando, es decir, los procesos y eventos característicos cada sitio.

Es esencial el conocimiento de la influencia de los disturbios naturales sobre los sistemas forestales, sobre todo para conocer cuáles son los efectos de los disturbios antropogénicos y cómo

responden los sistemas biológicos a ellos. En relación a los regímenes de disturbio, esto cobra relevancia si consideramos que existen factores que pueden alterarlos, tal es el caso de la presencia y actividad de los humanos (Pickett et al., 1999; Turner, 2010).

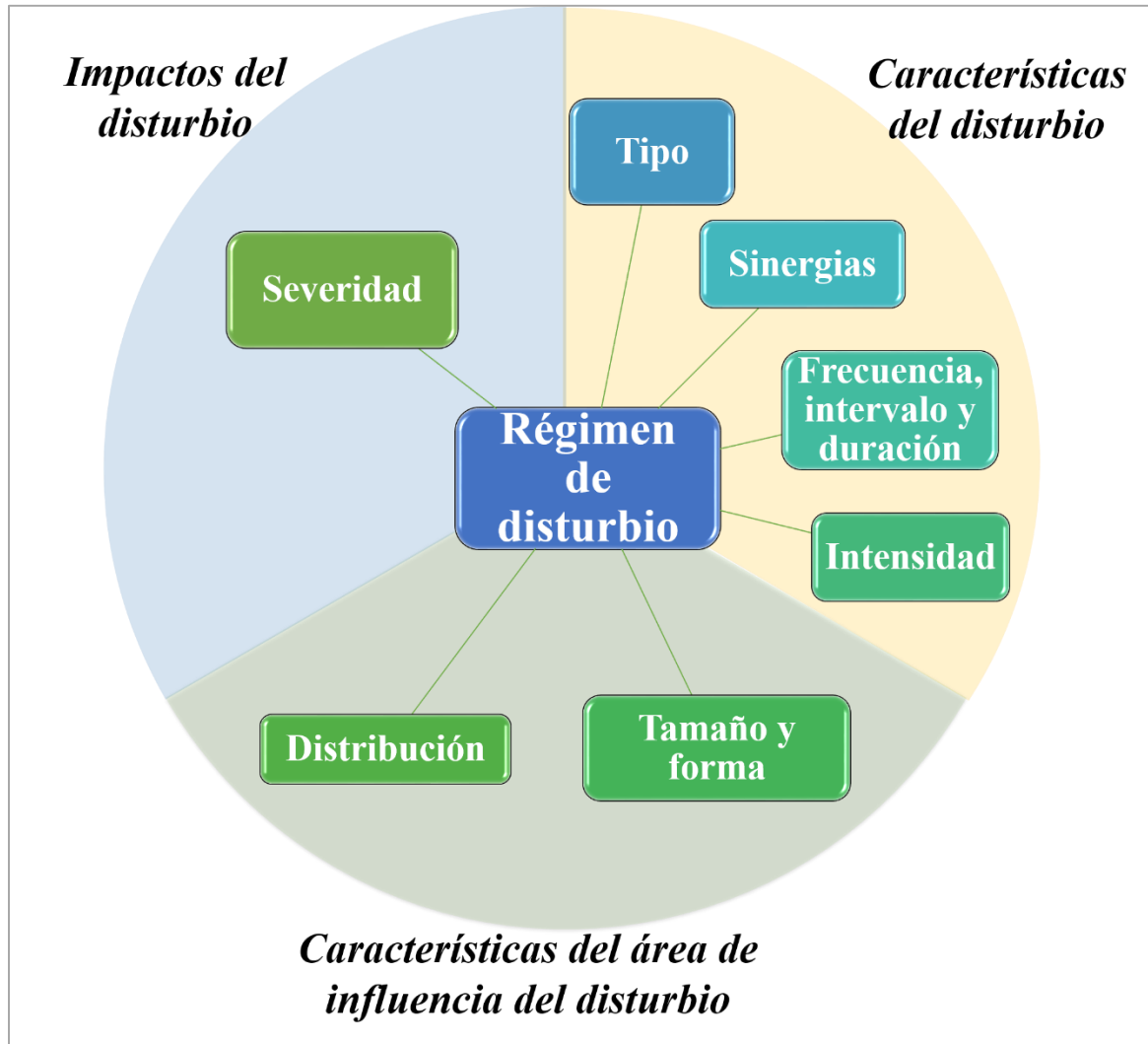


Figura 2. Descriptores de un régimen de disturbio.

Bosques y disturbios ambientales

Después de ocurrir un disturbio las condiciones ambientales se ven modificadas. Estas alteraciones son de importancia pues el nuevo entorno puede que no sea el adecuado para los diversos procesos ecológicos que ocurren en los bosques, o por el contrario, esos nuevos ambientes pueden representar las condiciones óptimas para el desarrollo de los procesos ecológicos, como es el caso de las especies que requieren de grandes cantidades de luz para germinar y crecer (Derroire et al., 2016; Klopčič et

al., 2015). Las respuestas que presentan las comunidades vegetales después del disturbio dependerán de las especies cercanas al área afectada, pues los requerimientos ecológicos, las tolerancias ambientales, así como las estrategias reproductivas son únicas para cada especie (Catorci et al., 2012).

La regeneración de cualquier especie está confinada a un intervalo específico de condiciones de hábitat (Grubb, 1977; Singh et al., 2016). Acorde a este panorama se puede esperar que ante los disturbios se presenten respuestas diferenciales por parte de los sistemas biológicos. Esto se debe a que los disturbios pueden beneficiar a algunos organismos, ya que las condiciones que se generan son las ideales para su propagación o por el contrario, esas nuevas condiciones evitan su establecimiento. Esta respuesta ambivalente que presentan los organismos ante los disturbios promueve la coexistencia de especies con diferentes requerimientos ambientales, por lo que se originan ambientes heterogéneos.

Se ha reportado que los disturbios que pueden beneficiar la regeneración natural en algunos ecosistemas. Esto se debe a que esos eventos provocan grandes cambios en el ambiente físico, ya que modifican las condiciones microclimáticas del lugar donde ocurrieron, debido a que por la falta de cobertura vegetal se altera la temperatura, la humedad y la cantidad de luz, además reducen la competencia entre las plantas y aumentan los nutrientes en el suelo (Mallik, 1994; Nyamai et al., 2014; Terradas, 2001). Lo anterior podría deberse a que la dinámica de regeneración se ve favorecida por la caída de los árboles, ya que se generan espacios sin cobertura vegetal que pueden ser ocupados por otros individuos (Kuuluvainen y Juntunen, 1998).

Lo que es un hecho es que los disturbios influyen los patrones regenerativos de las plantas así como a otras características de la vegetación. Esta influencia puede ser de una forma positiva como se mencionó en los párrafos anteriores, pero también puede ser negativa. Ejemplo de esto es lo reportado para eventos de disturbio por viento donde se ha observado que especies como *Abies alba* presenta una baja regeneración en sitios abiertos, ya que tiene una preferencia ambiental hacia sitios que cuentan con una cobertura del dosel cerrada (Nagel et al., 2006).

Las actividades humanas también modifican los patrones regenerativos, como es el caso de la explotación forestal (Ilisson et al., 2007) o podas y pastoreo, donde se ha observado una baja regeneración natural de especies arbóreas (Thadani y Ashton, 1995), caso contrario a lo reportado para algunas especies exóticas donde han observado que algunas actividades antrópicas benefician su propagación (Pausas et al., 2006).

Debido a esto, es fundamental identificar los disturbios que son de importancia en cada región así como los impactos y modificaciones en los sistemas biológicos que generan. Eso es esencial, ya que existen disturbios relativamente nuevos en donde no se sabe con certeza cuál es la respuesta de los sistemas biológicos a dichos eventos, tal es el caso de las prácticas de manejo, aprovechamiento y explotación forestal.

Objetivo general

El objetivo principal de este estudio fue determinar la relación existente entre procesos ecológicos como la dispersión de semillas, la germinación, producción de hojarasca y la regeneración natural de las comunidades arbóreas con las condiciones ambientales, biológicas y de disturbio en bosques templados de la parte alta de la Sierra Norte de Oaxaca, México.

Objetivos particulares

- i. Evaluar la relación de la regeneración natural con las condiciones ambientales y de disturbio.
- ii. Analizar la relación entre la abundancia de individuos adultos, la abundancia de semillas dispersas y la abundancia de semillas germinadas con las condiciones ambientales y de disturbio.
- iii. Determinar el aporte de hojarasca al suelo de las coníferas y los encinos y su relación con las condiciones ambientales, biológicas y de disturbio.
- iv. Analizar si existe una relación entre los individuos adultos y por reclutamiento, la lluvia de semillas, la germinación y la supervivencia de individuos de *Abies hickelii* con las condiciones ambientales.
- v. Determinar la importancia de la información ambiental en el estudio de los sistemas biológicos.

Hipótesis

Este estudio puso a prueba la hipótesis de que los procesos y características ecológicas como la dispersión de las semillas, la germinación, la producción de hojarasca, la regeneración natural y la abundancia de adultos de organismos arbóreos en bosques templados se verán influenciadas por las condiciones ambientales, biológicas y de disturbio. Esperando obtener una influencia negativa de

los disturbios antropogénicos sobre los procesos y características ecológicas analizados y una influencia positiva por parte de las variables climáticas.

Estructura de la tesis

Un proceso que puede ocurrir después de haber acontecido un disturbio es la regeneración natural, la cual depende principalmente de las condiciones ambientales prevalecientes. Por esta razón en el capítulo I se presenta un estudio enfocado en la evaluación de la regeneración natural ante diversos regímenes de disturbio (Capítulo I. Tree and shrub recruitment under environmental disturbances in temperate forests in the south of Mexico).

La dispersión y la germinación son algunos de los factores que controlan la dinámica y persistencia de una comunidad vegetal. En el capítulo II se abordará el tema de dispersión y germinación y su relación con las ambientales y de disturbio (Capítulo II. The importance of environmental and disturbance conditions in different growth stages of plants of temperate forest in the Sierra Norte of Oaxaca, Mexico). En el capítulo III (Producción de hojarasca y su relación con las condiciones ambientales en bosques templados de la Sierra Norte de Oaxaca, México) se analizará la producción de hojarasca en la zona de estudio.

Una de las especies presentes en la región de la Sierra Norte de Oaxaca y que se ha estudiado muy poco es *Abies hickelii*. Por esta razón en el capítulo IV se analiza la relación que tiene esta especie con los factores ambientales (La respuesta de *Abies hickelii* a los factores ambientales en el sur de México). Es sumamente importante tener información ambiental para poderse utilizar en el estudio de los sistemas biológicos, por ello se analizó en el capítulo V la importancia de la cercanía de las estaciones meteorológicas (Estaciones meteorológicas y estudios dendroclimáticos en México: ¿Qué estación elegir?). Finalmente se presenta la discusión y conclusiones de la tesis.

Capítulo I. Tree and shrub recruitment under environmental disturbances in temperate forests in the south of Mexico



Gutiérrez, E. y Trejo, I. 2022. Tree and shrub recruitment under environmental disturbances in temperate forests in the south of Mexico. *Botanical Studies*, 63, 11. <https://doi.org/10.1186/s40529-022-00341-0>

ORIGINAL ARTICLE

Open Access



Tree and shrub recruitment under environmental disturbances in temperate forests in the south of Mexico

Erick Gutiérrez^{1*}  and Irma Trejo² 

Abstract

Background: Recruitment after disturbance events depends on many factors including the environmental conditions of the affected area and the vegetation that could potentially grow in such affected areas. To understand the regeneration characteristics that occurs in temperate forests, we evaluated differences in the number of seedlings from trees and shrubs along an altitudinal gradient in Sierra Norte of Oaxaca, Mexico in different biological, climatic, edaphic, light, topographic, and disturbance regimes. Here, we aimed to test the hypothesis that the environmental disturbances influence on recruitment (positive or adverse influence). We sampled the vegetation to obtain recruitment and adult data, and species composition.

Results: We identified three disturbance regimes: areas affected by forest harvesting, areas exposed to pest management, and undisturbed areas. We identified 29 species of trees and shrubs (9 species of the genus *Pinus*, 1 species of the genus *Abies*, 10 species of the genus *Quercus*, and 9 of other species of broadleaf). We found that both environmental conditions and disturbances influence the recruitment of vegetation in the study area. In particular, disturbances had a positive influence on the regeneration of oak and other broadleaf species by increasing the number of seedlings, and a negative influence on the regeneration of conifers by decreasing the recruitment. Because the recruitment of conifers is more likely in undisturbed areas (sites over 3050 m).

Conclusions: Environmental factors and anthropogenic disturbances can alter the recruitment of forests. Consequently, knowing which factors are key for the recruitment of vegetation is fundamental for decision-making processes. This is particularly relevant in areas as the one in this study because it provides knowledge to local people on vegetation recovery for a proper management of their biological resources.

Keywords: Forest harvesting, Forest pest management, Regeneration, Conifer, Oak, Disturbances, Forest

Background

Environmental disturbance is defined as any event of natural or anthropic origin, which occurs in a specific time and space, can destroy total or partially plant biomass, and alter environmental conditions, as well as resources availability (Grime 1977; Łaska 2001; Pickett and White

1985). Every disturbance event is unique because it depends on attributes such as intensity, the place where it acts, type of disturbance, and the time in which it occurs (Łaska 2001; Pickett and White 1985). When various disturbances occur in one place, this leads to “disturbance regimes”, which refer to the temporal and spatial dynamics of disturbances in a specific time and place (Pickett et al. 1999; Turner 2010).

Disturbances are recognized as a natural part of the dynamics of ecosystems (Janda et al. 2016), and some are even considered necessary for the functioning of certain biological systems (Andersen 1991; Bunnell 1995).

*Correspondence: erick_eduardo@ciencias.unam.mx

¹ Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, Unidad de Posgrado, Circuito de Posgrados, Ciudad Universitaria, Coyoacán, 04510 Mexico City, Mexico

Full list of author information is available at the end of the article

Therefore, natural disturbances are essential since they directly or indirectly influence the world's ecosystems. However, anthropic disturbances are those that could greatly affect forests negatively, most often due to forest management (Nakagawa and Kurahashi 2005; Toledo-Aceves et al. 2009), or logging practices (Karsten et al. 2013; Rheenen et al. 2004; Soriano et al. 2012).

Recruitment in forestry communities after disturbances is a process that depends on the prevailing physical-environmental conditions and regenerative biological mechanisms involved in specific sites. Physical-environmental factors are important because depending on the type and intensity of disturbance, conditions that thrive on the site may not be suitable for recruitment of some species or represent the optimal conditions for others, as is the case for organisms that require a lot of light to germinate and grow (Derroire et al. 2016; Klopčič et al. 2015; Yang et al. 2015).

Regenerative biological mechanisms are those that provide living organisms opportunities to carry out the regeneration process. For instance, in plant communities the supply of plant organisms can originate by the recruitment of seedlings that were not affected by the disturbance (advanced regeneration) (Del Cacho and Lloret 2012; Eriksson and Eriksson 1997; Kuuluvainen and Juntunen 1998), by vegetative reproduction of surrounding individuals (Kanno and Seiwa 2004; Wang et al. 2015), by seed dispersal (Martínez-Ramos and Soto-Castro 1993; Martini and dos Santos 2007; Zhang et al. 2008), and by the seed bank in the soil (Amiaud and Touzard 2004; Dalling et al. 2002; Erfanzadeh et al. 2013; Plue et al. 2010; Zhang and Chu 2013).

Recruitment will depend on the species of the site or near the place where the disturbance occurred because the tolerances and ecological requirements and reproductive strategies of the species are unique (Catorci et al. 2012; Oda et al. 2016). Species may respond to disturbances in three ways: favorably, adversely, or neutrally. Favorable responses are those that benefit regeneration by showing a higher abundance (Nakagawa and Kurahashi 2005; Qi et al. 2016). In contrast, adverse responses are those where species show less regeneration after disturbance (Noguchi and Yoshida 2007). Finally, neutral responses are those where the disturbance does not affect or benefit regeneration (Noguchi and Yoshida 2007).

Sierra Norte in Oaxaca, Mexico is a region that presents a high richness of species attributed to the great heterogeneity of habitats, stemming from a complex geological history (Gómez-Mendoza et al. 2008; Ramírez-Ponce et al. 2009; Zacarias-Eslava and Castillo 2010). Various disturbances in its forests have been associated with forest pests or human activities such as forest harvesting. For instance, Sierra Norte was affected from

2004–2009 by the bark beetle *Dendroctonus adjunctus* Blandford, which mainly affects conifers (Gasca 2014). Forest harvesting practices in the communal territories in Mexico date from 1940, when the Forestry Law was established (Gasca 2014). In the Sierra Norte region, it was in the 1950s when the Federal Government granted forest use concessions to forestry companies (Carrasco and Morales 2012; Gasca 2014; Mathews 2009). However, it was from 1983 onwards that most of the community forest companies in the region were created, and these companies still operate in some parts of the region (Carrasco and Morales 2012).

Recruitment after disturbance depends on multiple factors including, for this reason the present study aimed to evaluate the recruitment from trees and shrubs in Sierra Norte of Oaxaca, Mexico concerning biological, climatic, edaphic, light, topographic, and disturbance factors. We then assessed whether forest harvesting or forest pest management had a positive or adverse influence on recruitment in the region, because we tested the hypothesis that the environmental disturbances influence on regeneration.

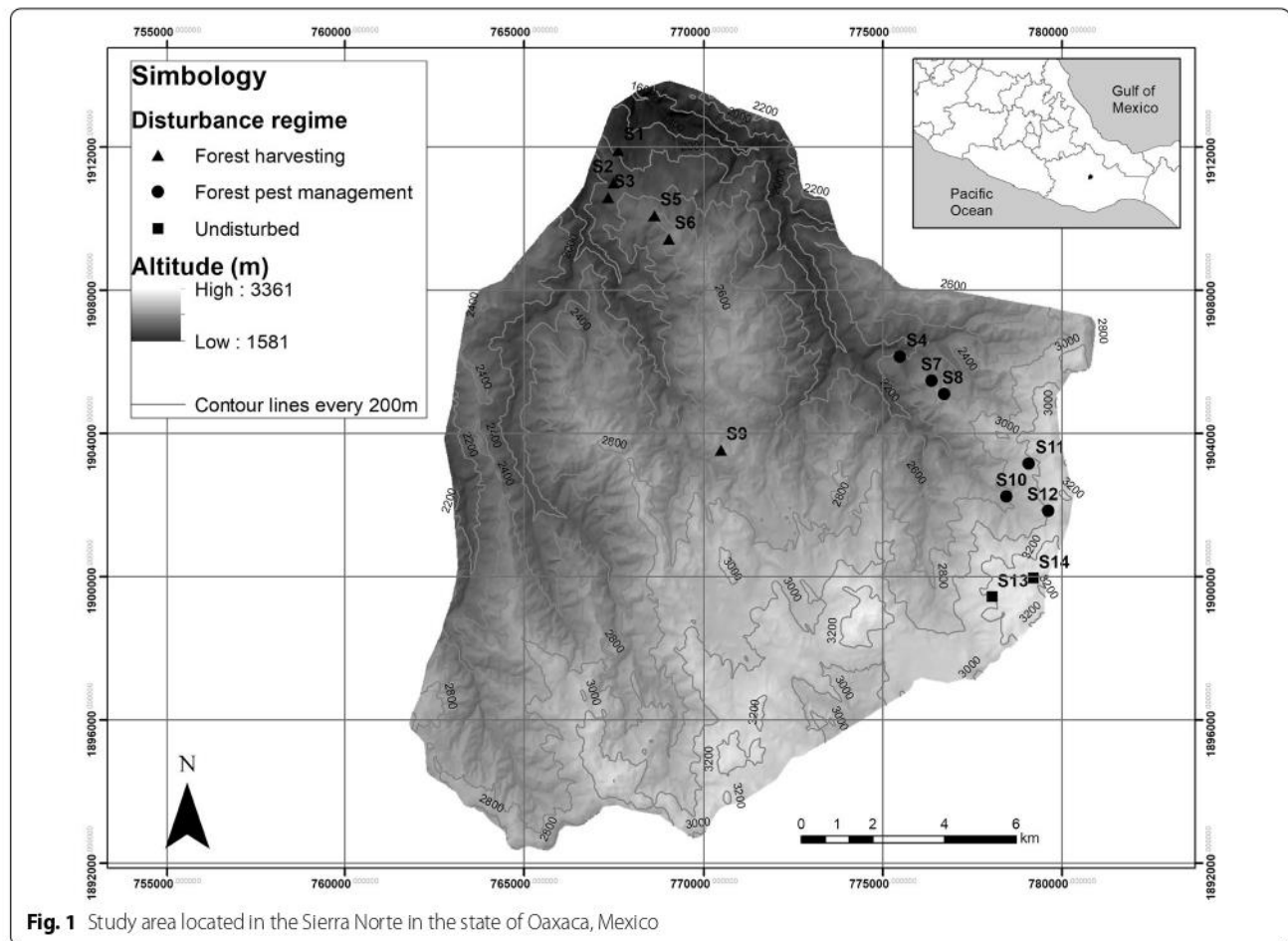
Materials and methods

Study area

This study was conducted in “Pueblos mancomunados” (Joint Towns) territories, which is a type of land ownership and it is comprised of three municipalities (San Miguel Amatlán (SMA), latitude 17.27, longitude -96.48° ; Santa Catarina Lachatao (SCL), latitude 17.26° , longitude -96.47° ; and Santa María Yavesía (SMY), latitude 17.23° , longitude -96.43°) located in the Sierra Norte in the state of Oaxaca, Mexico (Fig. 1). The study area has an altitudinal range of 1581 to 3361 m above sea level (m a. s. l.). In the highlands of the region, there are three general types of vegetation: coniferous forest, oak forest, and mixed forest. Temperate and sub-humid climates predominate, with the highest annual rainfall of 1030 mm and temperatures ranging from 9.9 to 16.7°C (Piña and Trejo 2014). According to the data of the land use and vegetation map (INEGI 2019), the study zone presents a total area of 26,416 hectares (ha), where 87% corresponds to forest areas (45% of mixed forests, 11908 ha; 33% of coniferous forests, 8771 ha; 9% of oak forests, 2171 ha), 10% to agricultural areas (2743 ha), and the remaining 3% corresponds to areas with relicts of dry forest (1%), with pastures (1%) and urban areas (1%).

Data collection

An along to altitudinal gradient from 1950 to 3258 m, we placed a total of 14 sampling sites (every 100 m of altitude). The fieldwork was made from January 2015 to March 2016 and we considered the following:



Recruitment

We established circular plots of 100 m² (5.6 m radius) in January 2015 to measure the regenerative responses of tree and shrub communities. We censused all individuals with a normalized diameter (ND) of less than 2.5 cm or with less than 1.30 m high. We considered three biological groups to conduct the analyses (conifers, oaks, and other broadleaf species).

Biological, climatic, disturbance, edaphic, light, and topographic factors

Biological information (adult individuals)

We sampled in circular plots of 1000 m² in the same places where the recruitment data was taken. We censused in January 2015 all individuals ≥ 2.5 cm of ND and measured their ND and height. We collected and identified plants in every site to determine the species composition.

Climatic information

We placed one data logger (HOBO[®]) for temperature and humidity and other for precipitation in the center of each sampling site. Data loggers recorded meteorological

conditions every hour for temperature (°C) and relative humidity (%), while precipitation (mm) was measured by each event. We placed the sensors from February 2015 to March 2016, and we downloaded the data and verified their correct functioning monthly. We calculated average annual temperature, average annual humidity, and annual precipitation.

Disturbance information

We determined the type of disturbance that occurred at each sampling site based on information provided by people who live in the study area (landowners “comuneros”). We identified three disturbance regimes: areas affected by forest harvesting, H (site 1, 2, 3, 5, 6, and 9); areas exposed to pest management, P (site 4, 7, 8, 10, 11, and 12); and undisturbed areas, U (site 13 and 14) (Table 1).

Forest harvesting was related to the extraction of trees with timber diameter for commercial purposes (≥ 30 cm ND), which caused a decrease in the density and an increase in the canopy opening. In the study area, this type of practice is based on selective extraction, since

Table 1 Type and dates of the disturbance for each plot

Site	Altitude (m asl)	Type of disturbance	Dates of the disturbance
S1	1950	Forest harvesting (H)	1950–2009
S2	2050	Forest harvesting (H)	1950–2009
S3	2150	Forest harvesting (H)	1950–2009
S4	2250	Forest pest management (P)	2004–2009
S5	2350	Forest harvesting (H)	1950–2009
S6	2450	Forest harvesting (H)	1950–2009
S7	2550	Forest pest management (P)	2004–2009
S8	2650	Forest pest management (P)	2004–2009
S9	2750	Forest harvesting (H)	1950–2009
S10	2850	Forest pest management (P)	2004–2009
S11	2950	Forest pest management (P)	2004–2009
S12	3050	Forest pest management (P)	2004–2009
S13	3150	Undisturbed (U)	Not applicable
S14	3250	Undisturbed (U)	Not applicable

trees of the genus *Pinus* spp. are felled and cut in situ and then extracted with chain saws (Mathews 2009). The forests of the municipalities of SMA and SCL have been affected by this type of practice since the 1950s. However, only in SMA territory are extraction practices for commercial purposes currently carried out, while in the forests of SCL these practices stopped after 2009 when they opted for the conservation of their forests, allowing only forestry activities for domestic use. Only SMY's forests have been conserved due to the resistance of their inhabitants to carry out wood extraction activities that affect their forests (Mathews 2009; Mitchell 2008).

Forest pest management refers to knockdown, drag, cutting, and extraction techniques of arboreal individuals with evidence of forest pest. In this specific case, it was caused by *D. adjunctus*, a parasite of the pines (*Pinus* spp.) in the study area, which has one generation per year. Infested trees often have a diameter of more than 10 cm and show reddish colored lumps of resin in their stems and change their foliage color from green to yellowish–reddish. In the study area, SMY's forests were the most affected by the pest from 2004 to 2009.

Finally, undisturbed areas referred to forests that did not register any kind of evident disturbance, correspond to the higher parts of the SMY territory, and covering a total of 524 ha (2% of the study area). In addition to the type of disturbance, we considered the intensity according to the number of tree stumps present at each site.

Edaphic information

We recorded the temperature (°C), moisture (%), conductivity (mS/cm, milliSiemens per centimeter), infiltration rate (mm/s, millimetres per second), and humus depth

(cm) at each site. We measured soil variables at each sampling site every month from February 2015 to March 2016. Temperature and conductivity were measured with a HANNA® brand conductivity meter and soil thermometer at a depth of 5 cm. We recorded the percentage of humidity with an EXTECH® brand soil moisture meter at a depth of 5 cm. We measured infiltration with a Turf-Tec® brand infiltrometer and humus depth with a ruler.

Light information

We analyzed hemispheric photographs taken with a digital camera attached to a “fisheye” type lens to calculate the canopy opening (% opening). We analyzed six photos per site, three for the rainy season, and three for the dry season. In the study area, the rainy season is from May to October, and the dry season is from November to April. We took photos in October for the rainy season, and in February for the dry season. We analyzed the photos with the Gap Light Analyzer program (Frazer et al. 1999).

Topographic information

We recorded altitude, slope, and orientation for each site. Altitudes (m) were measured using a GARMIN® brand GPS, and slopes (°) and orientations (°) with a clinometer and a compass. These variables were measured at the center of each sampling site.

Data analysis

We conducted a Chi-square (χ^2) test of independence to evaluate the association between the abundance of recruitment trees (conifers, oaks, and other broadleaf species) and the three possible disturbance regimes (forest harvesting, forest pest management, and

undisturbed). Values of significance higher than $p > 0.05$ indicated that variables were independent, suggesting a lack of association between disturbance regimes and recruitment. On the other hand, significant values lower than $p < 0.05$ suggested an association between the disturbance regimes and the recruitment. For such cases, we performed Haberman's adjusted residues post-hoc tests (Haberman 1973) which provide positive and negative values. Values close to zero reflected a null association. Adjusted residues values higher than +1.96 indicate a greater recruitment according to the regime of disturbance, and values lower than -1.96 indicate a lower recruitment due to disturbances (Santolaria et al. 2011). These statistical analyses was performed using *chisq.test()* function of R project software version 3.6.1 (R Core Team 2019).

We calculated Pearson correlation coefficients (r) between different variables to avoid collinearity and to select variables. We selected only one variable among pairs of variables that showed significant correlations ($p \leq 0.05$) and r -values ≤ -0.5 or $\geq +0.5$. These statistical analyses were performed using the *cor()* function of the R project software version 3.6.1 (R Core Team 2019). We performed a principal component analysis (PCA) with selected variables to determine which environmental variables had the greatest influence on sampling sites, and then selected the variables that contributed most to the first components. With those variables, we performed a canonical correspondence analysis (CCA). This analysis determines the associations between multiple independent variables and multiple dependent variables. In our case, we evaluated the association between environmental variables (determined by the PCA) and biological variables (number of adults and number of seedlings). PCA and CCA were performed using R-package *vegan* (Oksanen et al. 2013).

Results

Species composition and vegetation structure

Conifers

We identified nine species of the genus *Pinus* and one species of the genus *Abies*. Conifers were distributed along the entire altitudinal gradient (1950–3250 m). We found altitudinal preferences for different species. For instance, *Pinus lawsonii* was recorded at altitudes lower than 2450 m. On the other hand, species like *Abies hickelii*, *Pinus ayacahuite*, and *Pinus hartwegii* were distributed at higher altitudes, >2850 m (Table 2).

In terms of structure data, we recorded at S10 (2850 m) the conifers with the lowest diameters (7.5 cm on average), in contrast to the S8 site (2650 m) which presented average diameters of 64.2 cm. With respect to heights, we recorded the tallest conifers at S8 site (33.7 m on

average), while at S1 site we observed the shortest conifers (5.7 m on average) (Table 3).

Oaks

We identified ten species of the genus *Quercus* and we did not register oaks at altitudes higher than 3150 m, while at altitudes lower than 2450 m we found a high species richness of oaks. We also found altitudinal preferences in oaks, for example *Quercus ocoteifolia* was distributed at altitudes higher than 2850 m, or *Quercus conzattii* was recorded at altitudes lower than 2450 m (Table 2).

We recorded at site S12 (3050 m) the oaks with the largest diameters (28.9 cm), while in the sites S2 (2050 m) and S10 (2580 m) we recorded the lowest diameters (8.9 cm and 8.8 cm respectively). In terms of heights, we recorded in the sites S2 (2050 m) and S5 (2350 m) the oaks with the shortest heights (<5 m), in contrast to site S12 (3050 m) where we observed oaks with an average height >25 m (Table 3).

Other broadleaf species

We identified nine species of other species of broadleaf. We found two species that distributed in the majority of the studied gradient, *Arbutus xalapensis* which occurred from 2250 to 3250 m and *Comarostaphylis discolor* which occurred from 2050 to 3050 m (Table 2).

We recorded at site S14 (3250 m) the individuals with the lowest diameters (2.5 cm on average), in contrast to site S13 (3150 m) which presented average diameters of 43.1 cm. With respect to heights, we recorded at site S13 the tallest individuals (13 m on average), while in S2 we observed the shortest individuals (2 m on average) (Table 3).

Adults and recruitment

Conifers

We observed adult individuals (≥ 2.5 cm of ND) of conifers along the entire altitudinal gradient (1950–3250 m), but this was not registered for recruitment of conifers, given seedling were not present in some sites, S1, S2 and S9. We recorded more adult individuals at site S10, and we recorded more individuals by recruitment at site S13 (Fig. 2a).

Oaks

We recorded adult oaks from sites 1 to 12 (1950–3050 m), and individuals by recruitment were at altitudes lower than 2950 m (sites 1 to 11). We observed more adult individuals at site S1 and S2, and we recorded more individuals by recruitment at site S7 and S8 (Fig. 2b).

Table 2 Species of conifers, oaks and other broadleaf present at each of the sampling sites

Site	Altitude (m asl)	Species		
		Conifers	Oaks	Other broadleaf
S1	1950	<i>Pinus lawsonii</i>	<i>Quercus calophylla</i> , <i>Quercus castanea</i> , <i>Quercus conzatii</i>	
S2	2050	<i>Pinus teocote</i>	<i>Quercus conzatii</i> , <i>Quercus laeta</i> ,	<i>Comarostaphylis discolor</i>
S3	2150	<i>Pinus lawsonii</i>	<i>Quercus conzatii</i>	
S4	2250	<i>Pinus lawsonii</i> , <i>Pinus patula</i> var. <i>longipedunculata</i> <i>Pinus pseudostrobus</i> var. <i>apulcensis</i> , <i>Pinus pseudostrobus</i> var. <i>pseudostrobus</i>	<i>Quercus crassifolia</i> , <i>Quercus glabrescens</i> , <i>Quercus obtusata</i>	<i>Alnus jorullensis</i> , <i>Arbutus xalapensis</i>
S5	2350	<i>Pinus lawsonii</i> , <i>Pinus pseudostrobus</i> var. <i>apulcensis</i>	<i>Quercus castanea</i> , <i>Quercus crassifolia</i> , <i>Quercus glabrescens</i> , <i>Quercus obtusata</i>	<i>Arbutus xalapensis</i>
S6	2450	<i>Pinus lawsonii</i> , <i>Pinus pseudostrobus</i> var. <i>apulcensis</i>	<i>Quercus castanea</i> , <i>Quercus conzatii</i> , <i>Quercus obtusata</i>	<i>Arbutus xalapensis</i> , <i>Baccharis heterophylla</i>
S7	2550	<i>Pinus patula</i> var. <i>longipedunculata</i> , <i>Pinus pseudostrobus</i> var. <i>apulcensis</i>	<i>Quercus crassifolia</i> , <i>Quercus rugosa</i>	<i>Alnus jorullensis</i> , <i>Arbutus xalapensis</i> , <i>Litsea glaucescens</i> , <i>Prunus serotina</i>
S8	2650	<i>Pinus herrerae</i> , <i>Pinus maximinoi</i> , <i>Pinus patula</i> var. <i>longipedunculata</i>		<i>Alnus jorullensis</i> , <i>Arbutus xalapensis</i> , <i>Baccharis heterophylla</i> , <i>Prunus serotina</i>
S9	2750	<i>Pinus douglasiana</i> , <i>Pinus patula</i> var. <i>longipedunculata</i> , <i>Pinus pseudostrobus</i> var. <i>apulcensis</i>	<i>Quercus crassifolia</i> , <i>Quercus rugosa</i>	<i>Arbutus xalapensis</i> , <i>Prunus serotina</i>
S10	2850	<i>Abies hickelii</i> , <i>Pinus ayacahuite</i> , <i>Pinus patula</i> var. <i>longipedunculata</i> , <i>Pinus pseudostrobus</i> var. <i>pseudostrobus</i>	<i>Quercus crassifolia</i> , <i>Quercus ocoteifolia</i>	<i>Comarostaphylis discolor</i>
S11	2950	<i>Abies hickelii</i> , <i>Pinus ayacahuite</i> , <i>Pinus pseudostrobus</i> var. <i>pseudostrobus</i>	<i>Quercus crassifolia</i> , <i>Quercus glabrescens</i>	<i>Comarostaphylis discolor</i> , <i>Litsea glaucescens</i> , <i>Lonicera mexicana</i> , <i>Oreopanax xalapensis</i> , <i>Prunus serotina</i> , <i>Telanthophora andrieuxii</i>
S12	3050	<i>Abies hickelii</i> , <i>Pinus ayacahuite</i>	<i>Quercus laurina</i> , <i>Quercus ocoteifolia</i>	<i>Comarostaphylis discolor</i> , <i>Telanthophora andrieuxii</i>
S13	3150	<i>Abies hickelii</i> , <i>Pinus ayacahuite</i>		<i>Arbutus xalapensis</i>
S14	3250	<i>Pinus hartwegii</i>		<i>Arbutus xalapensis</i>

Other broadleaf species

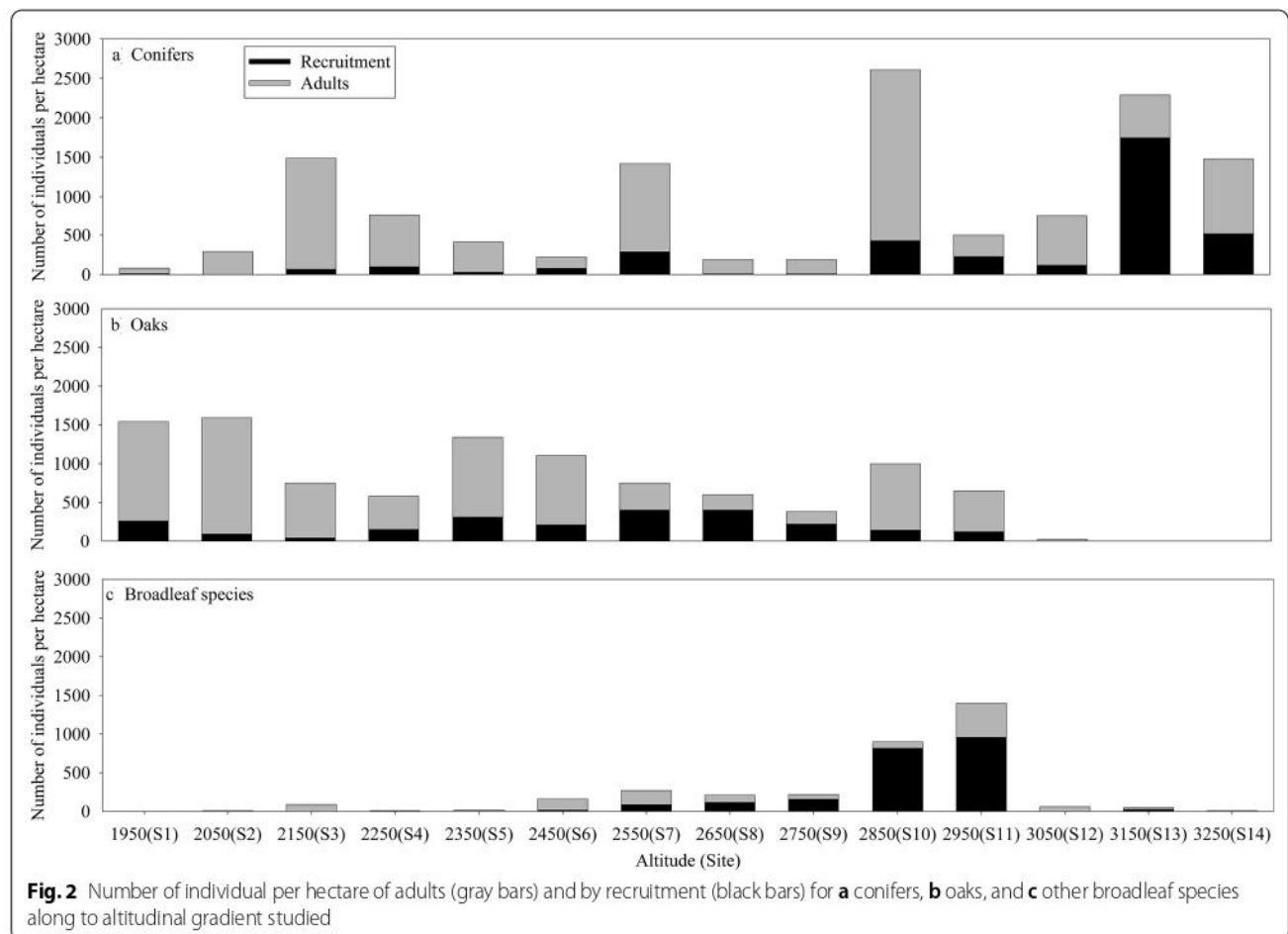
We observed a higher abundance of individuals by recruitment of other broadleaf species from site S7 to site S11 (2550–2950 m), sites S10 and S11 presented more recruitment. We recorded more adult individuals at site S11 (Fig. 2c).

Biological variables-environmental conditions and disturbances

We found an association between disturbance regimens and recruitment ($\chi^2 = 519.9$, $df = 4$, $p < 0.05$). According to the PCA, the first four components explained 85% of the variance (component 1 = 32%; component 2 = 26%;

Table 3 Normalized diameters and average heights of conifers, oaks and other broadleaf at each of the sampling sites

Site	Altitude	Conifers		Oaks		Other broadleaf	
		Normalized diameter (cm)	Height (m)	Normalized diameter (cm)	Height (m)	Normalized diameter (cm)	Height (m)
S1	1950	16.2±23.6	5.7±5.2	13.9±11.0	5.2±1.8	0±0	0±0
S2	2050	21.9±13.7	12.0±6.3	8.9±5.9	4.4±1.9	3±1.3	2±1.5
S3	2150	12.7±8.0	9.0±3.8	14.7±10.5	5.1±1.8	0±0	0±0
S4	2250	16.6±17.2	12.8±10.6	10.0±5.9	6.0±4.2	10.5±5.7	4.2±1.4
S5	2350	24.8±11.3	15.0±4.3	11.0±7.6	4.9±2.5	21.4±0.22	6±1.4
S6	2450	27.7±21.1	12.3±5.9	13.1±7.8	7.2±3.2	14.6±5.3	7±3.8
S7	2550	11.0±14.1	8.7±8.0	14.0±8.2	8.4±5.4	12.4±9.9	5.3±4.5
S8	2650	64.2±18.3	33.7±3.2	0±0	0±0	6.8±4.4	3.4±1.4
S9	2750	37.8±22.7	23.0±11.6	27.6±14.4	10.0±4.0	15.3±12.1	4.8±2.4
S10	2850	7.5±10.4	8.0±5.9	8.8±9.7	7.9±5.6	4.8±2.2	4.2±1
S11	2950	34.1±21.3	26.8±10.1	15.6±18.4	10.9±9.0	10.6±7.9	5.7±4.2
S12	3050	25.5±16.5	22.2±12.7	28.9±0.9	25.5±0.7	7.2±4.3	3.5±1
S13	3150	27.4±19.2	20.3±12.9	0±0	0±0	43.1±6.5	13±5.6
S14	3250	14.5±11.3	6.8±4.7	0±0	0±0	2.5±0.3	6.5±0.2



component 3=18%; component 4=9%) and the variables with the greater contribution were annual precipitation, disturbance intensity, moisture, canopy opening average, orientation, relative humidity, slope, soil temperature, and temperature. The CCA explained up to 0.64 of the proportion of variation in the first two axes (axis 1 = 0.43, axis 2 = 0.21).

Conifers

Regarding adults, we observed a greater number of conifer individuals in undisturbed areas, followed by the areas with forest pest management disturbance, and forest harvesting (Fig. 3a). Conifers showed more recruitment in undisturbed areas (Fig. 3a) as shown by the adjusted residue values where we found values greater than +1.96 for undisturbed areas and values less than -1.96 for disturbed sites (Fig. 4).

The recruitment of conifers was more notable in higher altitude sites (over 3050 m, sites S13 and S14), which are the undisturbed areas. Both the number of adults and the number of individuals by recruitment were more related to annual precipitation than to any of the other variables (Fig. 5).

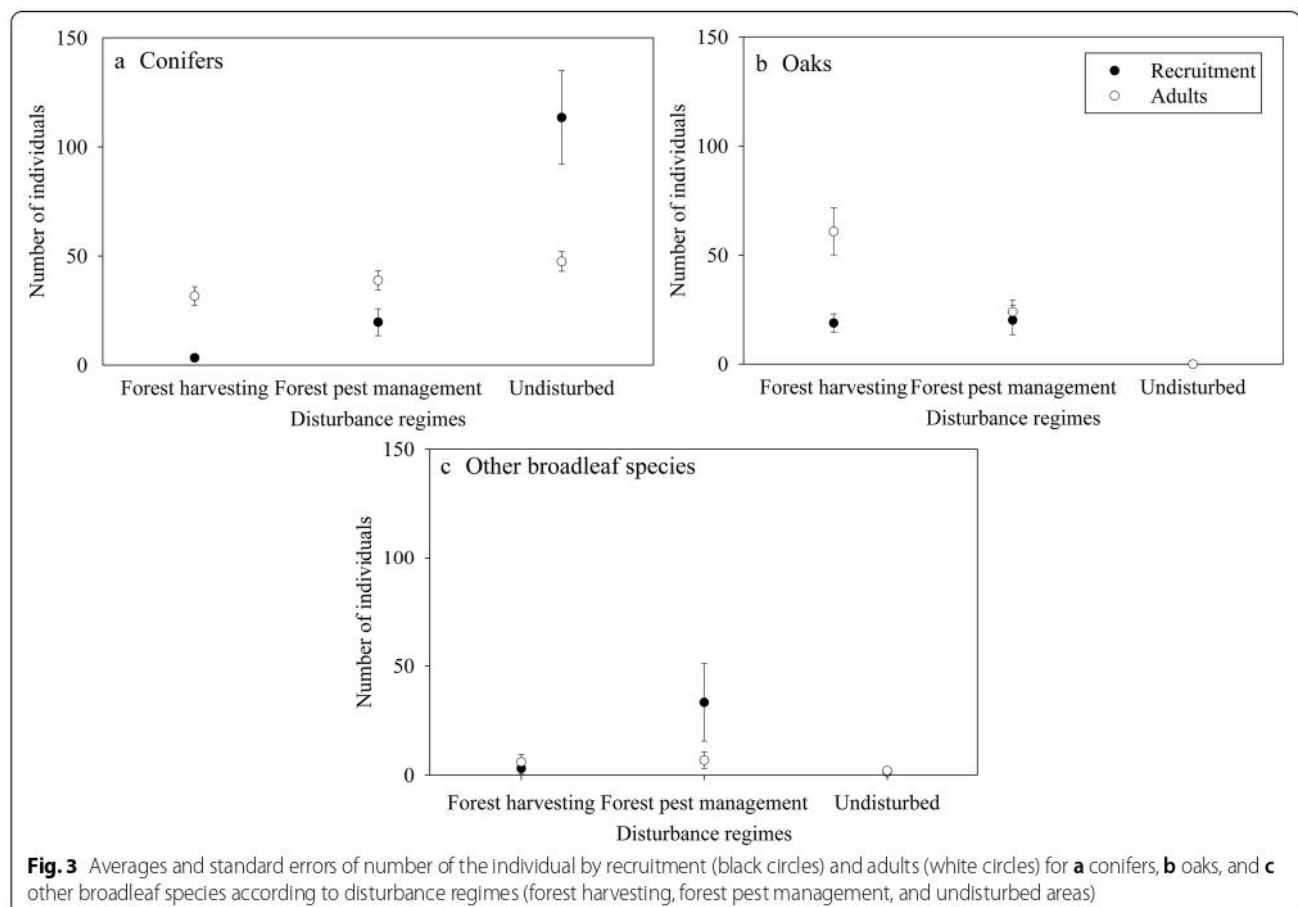
Oaks

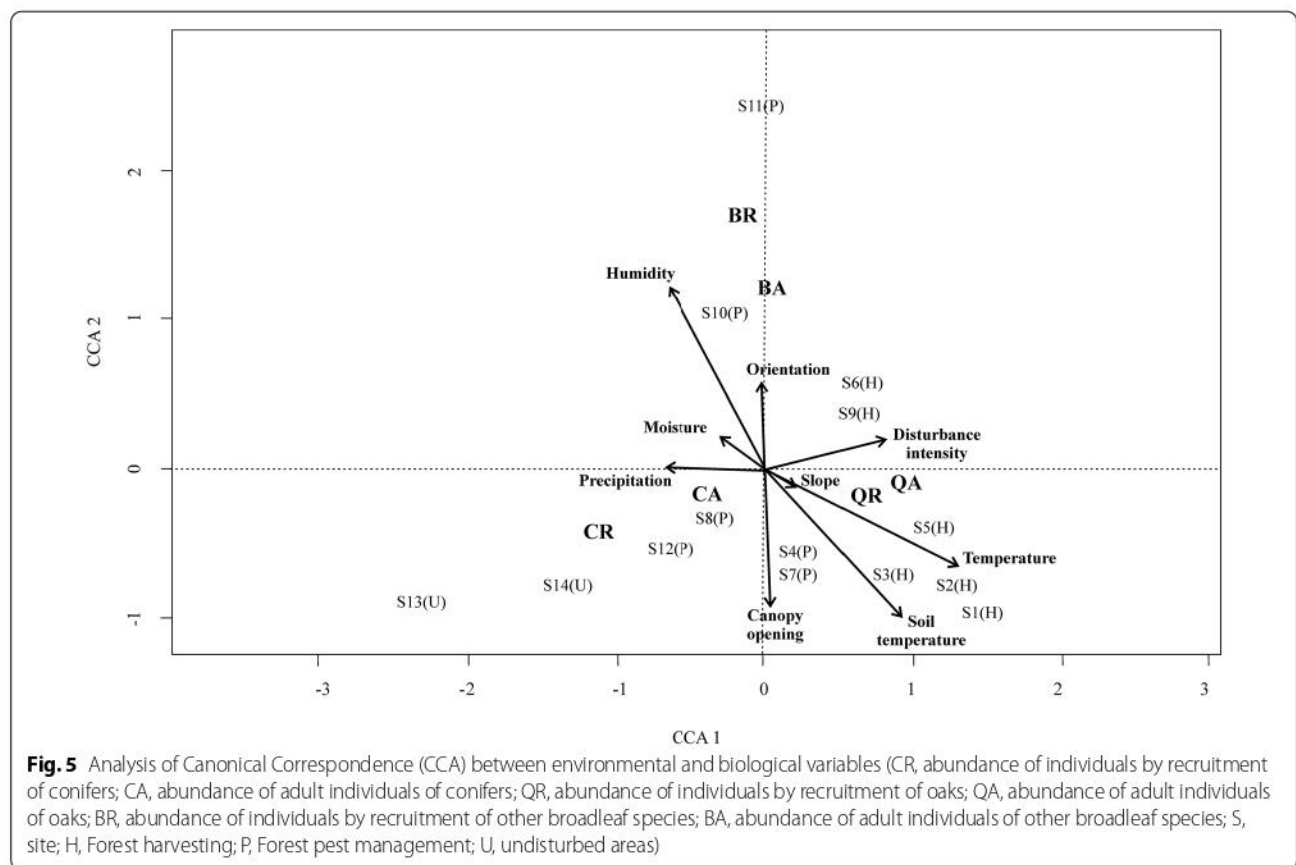
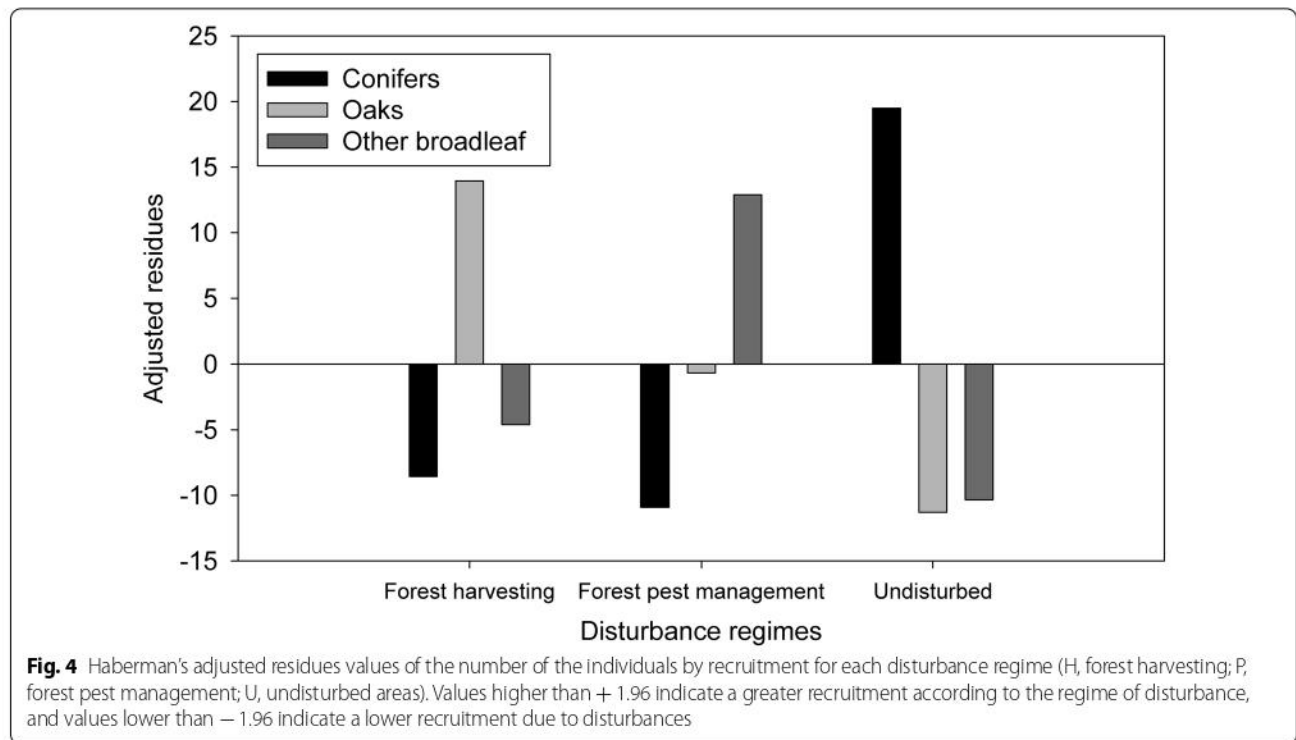
For this biological group the number of adults and the number of individuals by recruitment were associated with forest harvesting (Fig. 3b), according to the adjusted residues values (Fig. 4).

The recruitment of oak trees was related to environmental temperature, while the number of adults was related to disturbance intensity. We observed that in sites with more elevated temperatures and where the disturbance was more intense there was a higher density of adult and recruitment oak trees (Fig. 5).

Other broadleaf species

We observed more recruitment in sites with forest pest management (Figs. 3c and 4). The same was found for the adults (Fig. 3c), since we observed a higher number of adults in areas with this disturbance. For this biological group, no apparent relationship was found between environmental variables and the number of adults and recruitment (Fig. 5).





Environmental variables

We observed a relationship between the disturbance regime of forest harvesting with variables like environmental temperature, soil temperature, slope, and disturbance intensity (S1, S2, S3, S5, S6 and S9). Forest pest management disturbance regime (P) was related to the canopy opening, humidity, and precipitation (S4, S7, S8, S10 and S12). While the undisturbed areas were not related to any variable, S13 and S14 (Fig. 5).

Discussion

The recruitment of any species is confined to a specific range of habitat conditions (Grubb 1977; Singh et al. 2016). In the face of ongoing and often unpredictable disturbances, differential responses will arise from biological systems. Disturbances could benefit some organisms since novel conditions could be ideal for their propagation, or on the contrary, could avoid their establishment. This ambivalent response in the face of disturbances promotes the coexistence of species with different environmental requirements, as is the case of shade-tolerant species and light-demanding species (Omelko et al. 2016). This explains why we found both positive and negative influences of disturbances on recruitment.

We found more regeneration under forest harvesting disturbance for oaks, and for other broadleaf species we registered more regeneration under forest pest management disturbance. This is in line with previous studies that have observed that disturbances such as forest harvesting increase the recruitment of some organisms (Nakagawa and Kurahashi 2005; Qi et al. 2016). In our study area these results may be due to forest harvesting practices being focused on selective extraction of conifers, favoring oaks by being able to regenerate without competing for resources with conifers.

We recorded negative effects for conifers associated with disturbance given we found a reduced number of seedlings in sites with forest harvesting and forest pest management. This is consistent with previous studies that suggest the presence of forest harvesting as well as some forest techniques could affect recruitment (Noguchi and Yoshida 2007; Park 2001), but not consistent with other studies which have shown that forest harvesting increases regeneration in conifers (Nakagawa and Kurahashi 2005). This supports the idea of the need of determining the factors that influence recruitment of vegetation in specific areas.

Environmental conditions influence various aspects of forest dynamics. It has been reported that the amount of light, soil temperature and moisture, and the amount of available organic matter (Utsugi et al. 2006) or topographic conditions such as elevation,

orientation, or slope (Cai et al. 2013; Caldeira et al. 2014) are important factors for the establishment of plant species. Some of these environmental factors agree with what was reported in the present study, since we observed that the variables with the greatest contribution were annual precipitation, disturbance intensity, moisture, canopy opening average, orientation, relative humidity, slope, soil temperature, and temperature. Future studies should focus on how the combination of these environmental factors influence the dynamics of forest ecosystems (Caldeira et al. 2014; Valladares and Niinemets 2008).

As observed in the present study, the biological groups analyzed were associated with different environmental and disturbance variables. The next step would be to study environmental preferences but at the species level. A good example would be the relationship of canopy opening with forest processes, as in the case of recruitment analyzed in this study. Some studies report that there are tree species that have a preference for sites with a closed canopy cover since in open canopy areas they show low natural regeneration, this has been reported for species such as *Abies alba* (Nagel et al. 2006) or *Beilschmiedia tawa* (Forbes et al. 2016). On the contrary, species such as *Quercus ilex* (Barreda and Doménech 2013) or *Podocarpus totara* (Forbes et al. 2016) show higher growth in open canopy areas.

In terms of the number of seedlings of conifers, we recorded >1500 individuals per hectare in some sites, which is consistent with species like *Pinus durangensis* (Park 2001) or *Abies sachalinensis* (Noguchi and Yoshida 2007), which present similar values of regeneration. However, for oaks, we registered a maximum of 400 individuals per hectare, which contrasts reports of regeneration of about 600 seedlings per hectare in *Quercus sideroxylla* (Park 2001) or *Quercus crispula* (Noguchi and Yoshida 2007). For both adults of conifers and oaks, we found a more reduced density compared to previous studies (Park 2001).

We did not find a relationship between the number of adults and the number of seedlings for conifers and oaks. Low recruitment may be due to unsuitable post-disturbance conditions for regenerative processes (Gautam et al. 2016). Another reason for the lack of relationship between the number of adults and the number of seedlings may be due to regenerative mechanisms, such seed bank in the soil, which has been suggested as the main regenerative mechanism of the vegetation (Erfanzadeh et al. 2013; Zhang and Chu 2013). Another explanation could be associated with the dispersal of propagules and how this may not be sufficient because some tree species may consist of reproductive cycles of between 3 and 8.5 years (McDonald 1992).

Conclusions

We found that environmental conditions like precipitation influence the recruitment of conifers, while the temperature is related to the abundance of seedlings of oaks. Disturbances had a positive influence on the regeneration of oak and other broadleaf species by increasing the number of seedlings, and a negative influence on the regeneration of conifers by decreasing the recruitment. Therefore, the initial hypothesis that environmental disturbances have an influence on regeneration is proved.

It is necessary to know the environmental processes that act in different areas to be able to implement specific actions. We have identified specific actions such the conservation of the forests, preventing extractive practices of wood with commercial purposes to avoid populations of conifers being undiminished, and conduct reforestation activities in the most degraded sites where local plants should be distributed according to their altitudinal preferences. It is also highly relevant to perform continuous monitoring of forest pests to conduct urgent action as soon as new pest outbreaks are located. If these actions are unimplemented, the region's forests could suffer significant reductions shortly.

Acknowledgements

This work fulfills as publication requirement for obtaining the Ph.D. degree of Erick Gutiérrez (EG) in the program "Doctorado en Ciencias Biológicas, de la Universidad Nacional Autónoma de México". EG thanks to CONACYT for the scholarship to his Ph.D. studies. We thank Regina Vega for reviews and comments on the manuscript. We thank M. en C. Rosa María Fonseca Juárez (Facultad de Ciencias, UNAM) for the taxonomic determinations of the pines and Dr. Susana Valencia Ávalos (Facultad de Ciencias, UNAM) for the taxonomic determinations of the oaks. We thank the Zapotec people in Santa Catarina Lachatao and Santa María Yavesía for their support and their permission to study their territory. Field work was assisted by Nihai Flores, Monica Vázquez, Tania Fernandez, and Eribel Bello.

Authors' contributions

Conceptualization: EG and IT; Methodology: EG and IT; Statistic analysis: EG; Writing—original draft: EG; Writing—review and editing: EG and IT; Funding acquisition: IT. All authors read and approved the final manuscript.

Funding

This work was funded by PAPIIT project (IN300515).

Availability of data and materials

The datasets generated during and/or analysed during the current study are available from the corresponding author on reasonable request.

Declarations

Ethics approval and consent to participate

Not applicable.

Consent for publication

Not applicable.

Competing interests

The authors declare that they have no competing interests.

Author details

¹Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, Unidad de Posgrado, Circuito de Posgrados, Ciudad Universitaria, Coyoacán, 04510 Mexico City, Mexico. ²Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México, Circuito de la Investigación Científica, Ciudad Universitaria, Coyoacán, 04510 Mexico City, Mexico.

Received: 25 November 2021 Accepted: 21 March 2022

Published online: 06 April 2022

References

- Amiaud B, Touzard B (2004) The relationships between soil seed bank, aboveground vegetation and disturbances in old embanked marshlands of Western France. *Flora* 199:25–35. <https://doi.org/10.1078/0367-2530-00129>
- Andersen AN (1991) Responses of ground-foraging ant communities to three experimental fire regimes in a savanna forest of tropical Australia. *Biotropica* 23:575–585. <https://doi.org/10.2307/2388395>
- Barreda SG, Doménech SR (2013) Short-term dynamics of *Quercus ilex* advance regeneration in a *Pinus nigra* plantation after the creation of small canopy gaps. *For Syst* 22:179–188. <https://doi.org/10.5424/fs/2013222-03553>
- Bunnell FL (1995) Forest-dwelling vertebrate faunas and natural fire regimes in British Columbia: patterns and implications for conservation. *Conserv Biol* 9:636–644. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1995.09030636.x>
- Cai W, Yang J, Liu Z, Hu Y, Weisberg PJ (2013) Post-fire tree recruitment of a boreal larch forest in Northeast China. *For Ecol Manage* 307:20–29. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.06.056>
- Caldeira MC, Ibáñez I, Nogueira C, Bugalho MN, Lecomte X, Moreira A, Pereira JS (2014) Direct and indirect effects of tree canopy facilitation in the recruitment of Mediterranean oaks. *J Appl Ecol* 51:349–358. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12189>
- Carrasco MEF, Morales MFR (2012) El ecoturismo comunitario en la Sierra Juárez-Oaxaca, México: entre el patrimonio y la mercancía. *Otra Econ* 7:66–79 (In Spanish)
- Catorci A, Vitanzi A, Tardella FM, Hršak V (2012) Trait variations along a regenerative chronosequence in the herb layer of submediterranean forests. *Acta Oecol* 43:29–41. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2012.05.007>
- Dalling J, Muller-Landau H, Wright S, Hubbell S (2002) Role of dispersal in the recruitment limitation of neotropical pioneer species. *J Ecol* 90:714–727. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2002.00706.x>
- Del Cacho M, Lloret F (2012) Resilience of Mediterranean shrubland to a severe drought episode: the role of seed bank and seedling emergence. *Plant Biol* 14:458–466. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2011.00523.x>
- Derroire G, Tigabu M, Odén PC, Healey JR (2016) The effects of established trees on woody regeneration during secondary succession in tropical dry forests. *Biotropica* 48:290–300. <https://doi.org/10.1111/btp.12287>
- Erfanzadeh R, Kahnui S, Azarnivand H, Pétillon J (2013) Comparison of soil seed banks of habitats distributed along an altitudinal gradient in northern Iran. *Flora* 208:312–320. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2013.04.004>
- Eriksson Å, Eriksson O (1997) Seedling recruitment in semi-natural pastures: the effects of disturbance, seed size, phenology and seed bank. *Nord J Bot* 17:469–482. <https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.1997.tb00344.x>
- Forbes AS, Norton DA, Carswell FE (2016) Artificial canopy gaps accelerate restoration within an exotic *Pinus radiata* plantation. *Restor Ecol* 24:336–345. <https://doi.org/10.1111/rec.12313>
- Frazer GW, Canham C, Lertzman K (1999) Gap Light Analyzer (GLA), Version 2.0: imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs, user's manual and program documentation. Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia, and the Institute of Ecosystem Studies, Burnaby
- Gasca J (2014) Gobernanza y gestión comunitaria de recursos naturales en la Sierra Norte de Oaxaca. *Región y Sociedad* 26:89–120 (In Spanish)
- Gautam MK, Manhas RK, Tripathi AK (2016) Patterns of diversity and regeneration in unmanaged moist deciduous forests in response to disturbance in Shiwalik Himalayas, India. *J Asia-Pac Biodivers* 9:144–151. <https://doi.org/10.1016/j.jpapb.2016.01.004>

- Gómez-Mendoza L, Galicia L, Aguilar-Santelises R (2008) Sensibilidad de grupos funcionales al cambio climático en la Sierra Norte de Oaxaca, México. *Investigaciones Geográficas* 67:76–100 (In Spanish)
- Grime JP (1977) Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *Ann Nat* 111:1169–1194. <https://doi.org/10.1086/283244>
- Grubb PJ (1977) The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biol Rev* 52:107–145. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1977.tb01347.x>
- Haberman SJ (1973) The analysis of residuals in cross-classified tables. *Biometrics*. <https://doi.org/10.2307/2529686>
- INEGI (2019) Conjunto de datos vectoriales de la carta de Uso del suelo y vegetación. Escala 1:250 000. Serie I. Continuo Nacional. <https://www.inegi.org.mx/app/biblioteca/ficha.html?upc=702825007020>. Accessed 25 June 2019. (In Spanish)
- Janda P, Trotsiuk V, Mikoláš M, Bače R, Nagel TA, Seidl R, Seedre M, Morrissey RC, Kucbel S, Jaloviar P, Jasik M, Vysoký J, Šamonil P, Čada V, Mrhalová H, Lábusová J, Nováková MH, Rydval M, Matějů L, Svoboda M (2016) The historical disturbance regime of mountain Norway spruce forests in the Western Carpathians and its influence on current forest structure and composition. *For Ecol Manage* 388:67–78. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.08.014>
- Kanno H, Seiwa K (2004) Sexual vs. vegetative reproduction in relation to forest dynamics in the understorey shrub, *Hydrangea paniculata* (Saxifragaceae). *Plant Ecol* 170:43–53. <https://doi.org/10.1023/B:VEGE.0000019027.88318.54>
- Karsten RJ, Jovanovic M, Meilby H, Perales E, Reynel C (2013) Regeneration in canopy gaps of tierra-firme forest in the Peruvian Amazon: comparing reduced impact logging and natural, unmanaged forests. *For Ecol Manage* 310:663–671. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.09.006>
- Klopčič M, Simončič T, Bončina A (2015) Comparison of regeneration and recruitment of shade-tolerant and light-demanding tree species in mixed uneven-aged forests: experiences from the Dinaric region. *Forestry* 88:552–563. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpv021>
- Kuuluvainen T, Juntunen P (1998) Seedling establishment in relation to micro-habitat variation in a windthrow gap in a boreal *Pinus sylvestris* forest. *J Veg Sci* 9:551–562. <https://doi.org/10.2307/3237271>
- Łaska G (2001) The disturbance and vegetation dynamics: a review and an alternative framework. *Plant Ecol* 157:77–99. <https://doi.org/10.1023/A:1013760320805>
- Martínez-Ramos M, Soto-Castro A (1993) Seed rain and advanced regeneration in a tropical rain forest. In: Fleming TH, Estrada A (eds) *Frugivory and seed dispersal: ecological and evolutionary aspects*, vol 15. *Advances in vegetation science*. Springer, Dordrecht, pp 299–318. https://doi.org/10.1007/978-94-011-1749-4_21
- Martini AMZ, dos Santos FAM (2007) Effects of distinct types of disturbance on seed rain in the Atlantic forest of NE Brazil. *Plant Ecol* 190:81–95. <https://doi.org/10.1007/s11258-006-9192-6>
- Mathews AS (2009) Unlikely alliances: encounters between State Science, Nature Spirits, and Indigenous Industrial Forestry in Mexico, 1926–2008. *Curr Anthropol* 50(1):75–101. <https://doi.org/10.1086/595003>
- McDonald PM (1992) Estimating seed crops of conifer and hardwood species. *Can J for Res* 22:832–838. <https://doi.org/10.1139/x92-112>
- Mitchell RE (2008) El ejercicio de la democracia en dos comunidades forestales de la Sierra Norte de Oaxaca, México. *Desacatos* 27:149–168 (In Spanish)
- Nagel TA, Svoboda M, Diaci J (2006) Regeneration patterns after intermediate wind disturbance in an old-growth *Fagus-Abies* forest in southeastern Slovenia. *For Ecol Manage* 226:268–278. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2006.01.039>
- Nakagawa M, Kurahashi A (2005) Factors affecting soil-based natural regeneration of *Abies sachalinensis* following timber harvesting in a sub-boreal forest in Japan. *New for* 29:199–205. <https://doi.org/10.1007/s11056-005-0273-5>
- Noguchi M, Yoshida T (2007) Regeneration responses influenced by single-tree selection harvesting in a mixed-species tree community in northern Japan. *Can J for Res* 37:1554–1562. <https://doi.org/10.1139/X07-103>
- Oda GAM, Braz MIG, Portela RdCQ (2016) Does regenerative strategy vary between populations? A test using a narrowly distributed Atlantic Rainforest palm species. *Plant Ecol* 217:869–881. <https://doi.org/10.1007/s11258-016-0612-y>
- Oksanen J, Blanchet F, Kindt R, Legendre P, Minchin P, O'Hara R, Simpson G, Solymos P, Stevens M, Wagner H (2013) Package 'vegan'. 2(9):1–295
- Omelko A, Ukhvatkina O, Zhmerenetsky A (2016) Disturbance history and natural regeneration of an old-growth Korean pine-broadleaved forest in the Sikhote-Alin mountain range, Southeastern Russia. *For Ecol Manage* 360:221–234. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.10.036>
- Park AD (2001) Environmental influences on post-harvest natural regeneration in Mexican pine-oak forests. *For Ecol Manage* 144:213–228. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(00\)00372-8](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00372-8)
- Pickett STA, White PS (1985) The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press, Cambridge
- Pickett STA, Wu J, Cadenasso M (1999) Patch dynamics and the ecology of disturbed ground: a framework for synthesis. In: Walker LR (ed) *Ecosystems of disturbed ground*. Elsevier, Amsterdam, pp 707–722
- Piña E, Trejo I (2014) Densidad poblacional y caracterización de hábitat del venado cola blanca en un bosque templado de Oaxaca, México. *Acta Zool Mexicana* 30:114–134
- Plue J, Van Gils B, Peppler-Lisbach C, De Schrijver A, Verheyen K, Hermy M (2010) Seed-bank convergence under different tree species during forest development. *Prospect Plant Ecol Evol Syst* 12:211–218. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2010.03.001>
- Qi L, Yang J, Yu D, Dai L, Contreras M (2016) Responses of regeneration and species coexistence to single-tree selective logging for a temperate mixed forest in eastern Eurasia. *Ann for Sci* 73:449–460. <https://doi.org/10.1007/s13595-016-0537-6>
- R Core Team (2019) R: a language and environment for statistical computing. Vienna, R Foundation for Statistical Computing. <http://www.R-project.org/>
- Ramírez-Ponce A, Allende-Canseco J, Morón MA (2009) Fauna de coleópteros lamelicornios de Santiago Xiacui, Sierra Norte, Oaxaca, México. *Acta Zool Mexicana* 25(2):323–343 (In Spanish)
- Rheenen HMPJB, Boot RG, Werger MJ, Ulloa MU (2004) Regeneration of timber trees in a logged tropical forest in North Bolivia. *For Ecol Manage* 200:39–48. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.06.024>
- Santolaria M, Oliver-Solà J, Gasol CM, Morales-Pinzón T, Rieradevall J (2011) Eco-design in innovation driven companies: perception, predictions and the main drivers of integration. The Spanish example. *J Clean Prod* 19:1315–1323. <https://doi.org/10.1016/j.jclepro.2011.03.009>
- Singh S, Malik ZA, Sharma CM (2016) Tree species richness, diversity and regeneration status in different oak (*Quercus* spp.) dominated forests of Garhwal Himalaya, India. *J Asia-Pac Biodivers* 9:293–300. <https://doi.org/10.1016/j.japb.2016.06.002>
- Soriano M, Kainr KA, Staudhammer CL, Soriano E (2012) Implementing multiple forest management in Brazil nut-rich community forests: effects of logging on natural regeneration and forest disturbance. *For Ecol Manage* 268:92–102. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.05.010>
- Toledo-Aceves T, Purata-Velarde S, Peters CM (2009) Regeneration of commercial tree species in a logged forest in the Selva Maya, Mexico. *For Ecol Manage* 258:2481–2489. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.08.033>
- Turner MG (2010) Disturbance and landscape dynamics in a changing world. *Ecology* 91:2833–2849. <https://doi.org/10.1890/10-0097.1>
- Utsugi E, Kanno H, Ueno N, Tomita M, Saitoh T, Kimura M, Kanou K, Seiwa K (2006) Hardwood recruitment into conifer plantations in Japan: effects of thinning and distance from neighboring hardwood forests. *For Ecol Manage* 237:15–28. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2006.09.011>
- Valladares F, Niinemets Ü (2008) Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. *Annu Rev Ecol Syst* 39:237–257. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173506>
- Wang J, Zhang C, Gadow KV, Cheng Y, Zhao X (2015) Reproduction and vegetative growth in the dioecious shrub *Acer barbinerve* in temperate forests of Northeast China. *Plant Reprod* 28:111–119. <https://doi.org/10.1007/s00497-015-0260-8>
- Yang J, Zhang G, Liu W, Liu Q (2015) Effect of forest composition and dynamics of light on seedlings and saplings of Korean pine (*Pinus koraiensis*) in Northeastern China. *Nat Environ Pollut Technol* 14:785–790
- Zacarias-Eslava Y, Castillo Rfd (2010) Comunidades vegetales templadas de la Sierra Juárez, Oaxaca: pisos altitudinales y sus posibles implicaciones ante el cambio climático. *Boletín De La Sociedad Botánica De México* 87:13–28 (In Spanish)

- Zhang H, Chu L (2013) Changes in soil seed bank composition during early succession of rehabilitated quarries. *Ecol Eng* 55:43–50. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2013.02.002>
- Zhang J, Hao Z, Li B, Ye J, Wang X, Yao X (2008) Composition and seasonal dynamics of seed rain in broad-leaved Korean pine (*Pinus koraiensis*) mixed forest in Changbai Mountain, China. *Acta Ecol Sin* 28:2445–2454. [https://doi.org/10.1016/S1872-2032\(08\)60056-6](https://doi.org/10.1016/S1872-2032(08)60056-6)

Publisher's Note

Springer Nature remains neutral with regard to jurisdictional claims in published maps and institutional affiliations.

Submit your manuscript to a SpringerOpen[®] journal and benefit from:

- ▶ Convenient online submission
- ▶ Rigorous peer review
- ▶ Open access: articles freely available online
- ▶ High visibility within the field
- ▶ Retaining the copyright to your article

Submit your next manuscript at ▶ [springeropen.com](https://www.springeropen.com)

Capítulo II. The importance of environmental and disturbance conditions in different growth stages of plants of temperate forest in the Sierra Norte of Oaxaca, Mexico



Enviado a la revista *Nordic Journal of Botany* el 09 de febrero de 2023 (Bajo revisión)

The importance of environmental and disturbance conditions in different growth stages of plants of temperate forest in the Sierra Norte of Oaxaca, Mexico

Erick Gutiérrez ^{a,*}, Nihai Flores-Galicia ^b and Irma Trejo ^c

^a. Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, Unidad de Posgrado, Circuito de Posgrados, Ciudad Universitaria, Coyoacán, 04510, Mexico City, Mexico. ORCID: 0000-0002-7431-2934

* Corresponding author: erick_eduardo@ciencias.unam.mx

^b Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, Unidad de Posgrado, Circuito de Posgrados, Ciudad Universitaria, Coyoacán, 04510, Mexico City, Mexico ORCID: 0000-0001-6472-5180. .nihai floresg@gmail.com

^c Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México, Circuito de la Investigación Científica, Ciudad Universitaria, Coyoacán, 04510, Mexico City, Mexico. ORCID: 0000-0002-3199-6328. itrejo@geografia.unam.mx

Abstract. Environmental conditions and disturbances are important factors that could influence ecological processes. For this reason, it is essential to know the relationship between them. The objective of this study was to analyze the effect of environmental conditions and disturbance on three growth stages (adults, germinated individuals, and seeds) of conifers, oaks, and other broadleaf species that compose the temperate forests of the highlands of the Sierra Norte of Oaxaca, Mexico. For this purpose, we established 0.1 ha plots along an altitudinal gradient ranging from 1950 m to 3250 m asl where we sampled vegetation, placed traps for seed rain, and quantified seed germination. We recorded climatic, edaphic, topographic, light, and disturbance conditions. We recorded a positive influence of anthropogenic disturbances on conifers in all their growth stages analyzed. For oaks and other broadleaf species, climatic variables such as temperature and precipitation showed a negative effect on adults and seeds, while disturbance showed no effect. Our results indicate that environmental conditions and anthropogenic disturbances have a differential effect on the biological groups that compose these forests and depending on the growth stage of the biological groups.

Keywords: Broadleaves, humidity, *Pinus*, precipitation, *Quercus*, temperature.

Introduction

All organisms have unique ecological requirements in which they can carry out their life cycle (Bewley and Krochko 1982). It is essential to understand each aspect of the life cycle, as they may present particular ecological strategies (Bonte et al. 2012) such as dispersal (Nathan and Muller-Landau 2000), germination (Pearson et al. 2002; Martínez-Villegas et al. 2018), regeneration (Quiroz et al. 2019), or distribution (Gómez et al. 2011). Knowledge of environmental preferences in the different stages of plant growth becomes relevant if this information applies to conservation, restoration, or resource management issues (Wahid et al. 2007).

One of the ecological processes that is fundamental for the natural regeneration of plants is dispersal, which refers to the unidirectional movement of propagules from the mother plant to their deposition on the soil (Levin et al. 2003; Nathan et al. 2008). It is one of the growth stages that control the dynamics and persistence of a plant community and can control the response of vegetation to different changes, since dispersed seeds could potentially colonize open spaces, as long as these places fulfill the germination requirements (Clark et al. 1999; Levin et al. 2003; Howe and Miriti 2004). This is because plants germinate in places that have specific environmental conditions of temperature, humidity and light (Vandelook et al. 2008).

In addition to environmental conditions, disturbances are important factors that may influence ecological processes. Disturbance is considered to be any event occurring in a defined time and space, which is capable of partially or totally destroying plant biomass and altering environmental conditions (Grime 1977; Pickett and White 1985; Łaska 2001). If the history of disturbances that have occurred at any site is considered, it leads to the term "disturbance regime" which refers to the temporal and spatial dynamics of disturbances in a given period of time (Pickett et al. 1999; Turner 2010). The disturbance regime can be described from several attributes such as its type, intensity and frequency (Pickett and White 1985; Pickett et al. 1999; Łaska 2001). It has been reported that disturbances influence the process of plant regeneration, being those of anthropogenic origin such as management practices or harvesting practices that can negatively affect forests (Nakagawa and Kurahashi 2005; Toledo-Aceves et al. 2009; Soriano et al. 2012; Karsten et al. 2013).

The Sierra Norte of Oaxaca is part of the biogeographic province of the Sierra Madre del Sur, characterized by a very rugged mountainous terrain (Ortiz-Martínez et al. 2005; Álvarez-Arteaga et al. 2013). The vegetation of the highlands of Sierra Norte is composed of coniferous

forests, oak forests, mixed forests, mountain mesophyll forests, and riparian vegetation (Ortiz-Martínez et al. 2005; Ramírez-Ponce et al. 2009; Piña and Trejo 2014). This region is of great relevance from a floristic point of view, as it presents a high species richness attributed to its heterogeneity of habitats, coming from a complex geological history (Gómez-Mendoza et al. 2008; Ramírez-Ponce et al. 2009; Zacarías-Eslava and Castillo 2010).

Most of the human populations that inhabit the Sierra Norte of Oaxaca depend on the forests. Through ecotourism activities or the use of forest resources (Zacarías-Eslava and Castillo 2010). It is essential to have data on the ecological requirements of the plants that inhabit each region, information that is fundamental to implementing successful forest management, restoration, or conservation practices (Guitérrez and Trejo 2014; Fournier et al. 2015).

The current study is based on Hutchinson's ecological niche hypothesis, which establishes that organisms have a series of thresholds of environmental conditions where they can carry out their life cycle (Hutchinson 1957). For this reason, it is fundamental to know the essential conditions in the different stages of growth of organisms. Considering the above, the main objective of this study was to analyze the relationship between the abundance of adult individuals, the abundance of dispersed seeds and the abundance of germinated seeds of the arboreal and shrub component (conifers, oaks and other broadleaf species) with the environmental and disturbance conditions in temperate forests established in the highlands of the Sierra Norte of Oaxaca, Mexico.

This study tested the hypothesis that environmental and disturbance conditions have a differential influence on the abundance of individuals in various growth stages (adults, seeds, and germinated individuals) of arboreal and shrubby organisms. Therefore, we expect that climatic variables have a greater influence than the rest of the environmental variables and that disturbance shows a negative relationship with the different growth stages of different plant groups.

Materials and Method

Study area

The study was conducted in the municipalities of Santa Catarina Lachatao (latitude 17.26°, longitude -96.47°) and Santa María Yavesía (latitude 17.23°, longitude -96.43°) located in the highlands of the Sierra Norte in the state of Oaxaca, Mexico (Fig. 1). The area is located in an altitudinal range from 1581-3361 m asl (meters above sea level) and has temperate and sub-humid climates (Piña and Trejo 2014).

Several environmental disturbances have occurred in the region, the ones that have affected the most are harvesting practices and forest pest management. Harvesting practices in the Sierra Norte region increased in the 1950's when the federal government granted concessions for forest harvesting to forestry companies. Forest harvesting was related to the extraction of trees with wood diameter for commercial purposes (≥ 30 cm normal diameter, ND). In the study area, this type of practice is based on selective extraction, as trees of the *Pinus* genus are felled and cut in situ and then extracted (Gasca 2014).

Between 2004 and 2009, the area's forests were affected by the bark beetle *Dendroctonus adjunctus* Blandford, which mainly attacks conifers and has one generation per year. Forest pest management refers to the techniques of felling, dragging, cutting, and removal of trees with evidence of forest pests. Infested trees are usually more than 10 cm in diameter and show reddish resin clumps on their stems, and change the color of their foliage from green to yellowish-reddish. In the study area, two of the pest control methods stipulated in Mexican legislation were performed, the method of felling, cutting, and abandonment, and the method of felling, cutting, and immediate extraction (Mathews et al. 2009; Carrasco and Morales 2012; Gasca 2014; Diario Oficial de la Federación 2018).

Data collection

We established 14 sampling sites in the study area along the altitudinal gradient from 1950 m to 3250 m asl (Fig. 1), we focused on this altitudinal range because these were the lowest and highest altitude areas to which we could have access. We conducted the fieldwork from January 2015 to March 2016.

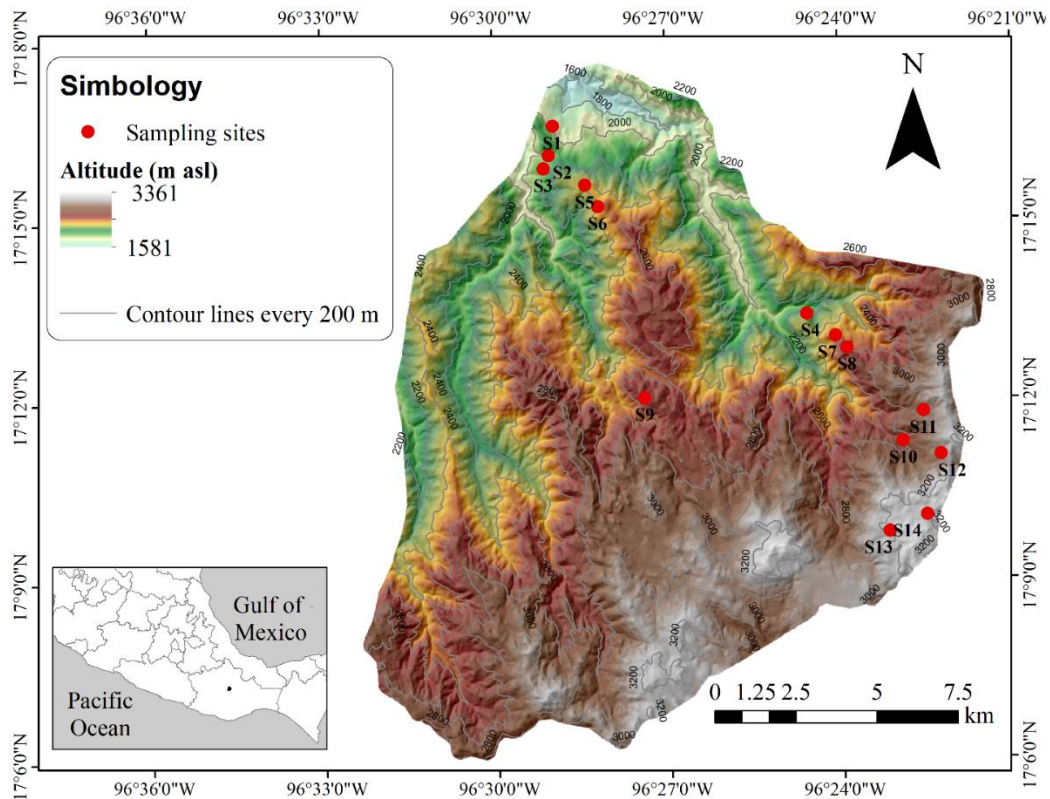


Fig. 1 Location of the study area within the Sierra Norte de Oaxaca, Mexico and location of sampling sites

Abundance of adults and species composition

To know the number of adult individuals, as well as the species composition at each site, we considered a circular plot of 0.1 ha (1 000 m²) in which we recorded the data of all arboreal or shrubby individuals ≥ 2.5 cm of normalized diameter (ND). We made plant collections for subsequent determination, which we conducted by comparison with specimens from the National Herbarium of Mexico (MEXU) and with the help of experts of each taxonomic group. We grouped the species into conifers, oaks, and other broadleaves for statistical analysis.

Dispersal

We placed three 1.85 m \times 1.85 m plastic meshes with a 35% opening (< 1.5 mm) at a height of 1 m from the ground in each sampling plot in January 2015, this opening allowed retaining seeds of tree and shrub communities. At each of the sites, the meshes were positioned at a distance of 8.7 meters from the center of the sampling site and with a separation width of 60 degrees between each mesh.

From January 2015 to March 2016 (425 days in total), we collected all seeds deposited in each mesh for subsequent identification and counting. The collection we conducted in six time periods: from January to February 2015 (t1), from March to April 2015 (t2), from May to July 2015 (t3), from August to October 2015 (t4), from November 2015 to January 2016 (t5), and from February to March 2016 (t6). We grouped seeds into three categories: seeds of conifers, oaks, and other broadleaf species.

Germination

To determine whether dispersed seeds can potentially germinate and whether germination is related to environmental conditions and disturbances, we first determined the germination percentage of the biological groups analyzed (conifers, oaks and other broadleaf species). We placed the seeds collected in the time period t1 (January-February 2015) and t2 (March-April 2015) in germination trays of 5 cm x 5 cm with a depth of 10 cm, without any germination treatment. The substrate used was collected at each of the sites where the seeds came from and was filtered through a sieve with an opening of 1.3 mm before being used, to ensure that it did not contain other seeds. We collected the substrate in April 2015 (t2). The seeds were under constant irrigation every third day in a greenhouse where the temperature was dependent on the environmental conditions of the site and located at an altitude of 2200 m asl in the municipality of Santa Catarina Lachatao. We performed two records of germinated individuals, the first one in July 2015 (50 days after planting) and the second one in October 2015 (146 days after planting). The germinated seeds are those that could potentially germinate in each of the sites under natural conditions.

Environmental and disturbance conditions

Topography variables: we recorded altitude, slope, and slope orientation in January 2015. We recorded the altitude with a GARMIN® GPS model GPSMAP 64s. We measured the slope with a clinometer and the orientation with a compass.

Climatic variables: we consider temperature, relative humidity and precipitation. For temperature and relative humidity we use HOBO® Pro V2 model sensors, for precipitation we use HOBO® Data Logger rain gauges of 200 cm² of collection surface. We placed one sensor and one data logger in the center of each sampling site. The sensors collected data from January 2015 to March 2016. We calculated their average values, in the case of precipitation we determined the amount of precipitation (in mm per day) and calculated the intensity of precipitation events in millimeters per hour (mm h⁻¹).

Edaphic variables: we considered humus depth, soil temperature and soil moisture. We measured these variables on seven occasions (January 2015, February 2015, April 2015, July 2015, October 2015, January 2016, and March 2016). We measured humus depth with a flexometer, recorded temperature with a HANNA® brand soil thermometer model HI 98331, and used an EXTECH® brand soil moisture meter model Mo750 for moisture soil. We recorded data at a depth of 5 cm for temperature and moisture, with three replicates at each sampling site at random locations within each plot.

Light variables: we calculated canopy openness (% openness) and solar radiation (mols/m²/d) from the analysis of hemispheric photographs taken with a digital camera coupled to a fisheye lens. We took six photographs per site, three photos representing the dry season taken in April 2015, and three photos representing the rainy season taken in October 2015. In the study area, the rainy season runs from May to October, and the dry season runs from November to April. We took the photographs at the same position of the seed collecting nets at the sampling sites. We analyzed the photographs with the Gap Light Analyzer program (Frazer et al. 1999) that calculates average canopy openness and solar radiation.

Disturbance variables: we considered the intensity of disturbance according to the number of tree stumps present at each sampling site. We counted the number of stumps in January 2015. Stumps are evidence of disturbance at each site, so a higher number of stumps represents a higher disturbance intensity, the opposite case with a lower number of stumps representing a lower disturbance intensity.

Statistical analysis

We performed Generalized Linear Models (GLM) to evaluate the importance of environmental and disturbance variables on the abundance of different growth stages of conifers, oaks, and other broadleaves. The variables used showed collinearity, so we performed a selection of the variables to be used later in the GLM analysis. We calculated the VIF (Variance inflation factor) with the *vif.cca* function of the *vegan* package of R (Oksanen et al. 2013). The variables selected were disturbance intensity (Din), orientation (Ori), slope (Slo), canopy openness (Cop), humus depth (Hde), soil moisture (Mois), soil temperature (Ste), ambient temperature (Tem), relative humidity (Hum), precipitation (Pre) and precipitation intensity (Pin).

In the GLM analysis we developed different models with the selected environmental variables to test the importance of each parameter, we used the *glmulti* function of the *glmulti*

package of R (Calcagno and de Mazancourt 2010). We selected the best model using the Aikake information corrected criterion (AICc). Finally, we evaluated the best models with the *glm* function of the *vegan* package (Oksanen et al. 2013).

We performed Pearson's correlation analysis (*r*) in R program (R Core Team 2019) to determine whether the abundance of seeds of each biological group was related to the abundance of adults (abundance of adult individuals of conifers, oaks and other broadleaves).

Finally, we performed a PCA ordination analysis to characterize changes in environmental variables between sampling sites. PCA is an unconstrained ordination technique that allows representing the information of a multivariate data matrix in a reduced space of orthogonal axes in which the main trends in the variation of the database are synthesized (Borcard et al. 2011). We elaborate a matrix with the selected environmental variables (matrix of explanatory variables). We performed the PCA using the *rda* function of the *vegan* package (Oksanen et al. 2013).

Results

Abundance of adults and species composition

We recorded the lowest number of adult individuals at Site 9 at an altitude of 2750 m, while site 10 (at an altitude of 2850 m) was where we observed the highest number of individuals. Conifer abundance values were higher at altitudes above 3050 m (S12, S13, S14), while the abundance of oak individuals was higher at altitudes below 2050 m (S1 and S2). The other broadleaf species presented a higher abundance at site 11 (2950 m), on the other hand we did not obtain records of the presence of this type of plants at site 1 (1950 m) (Fig. 2).

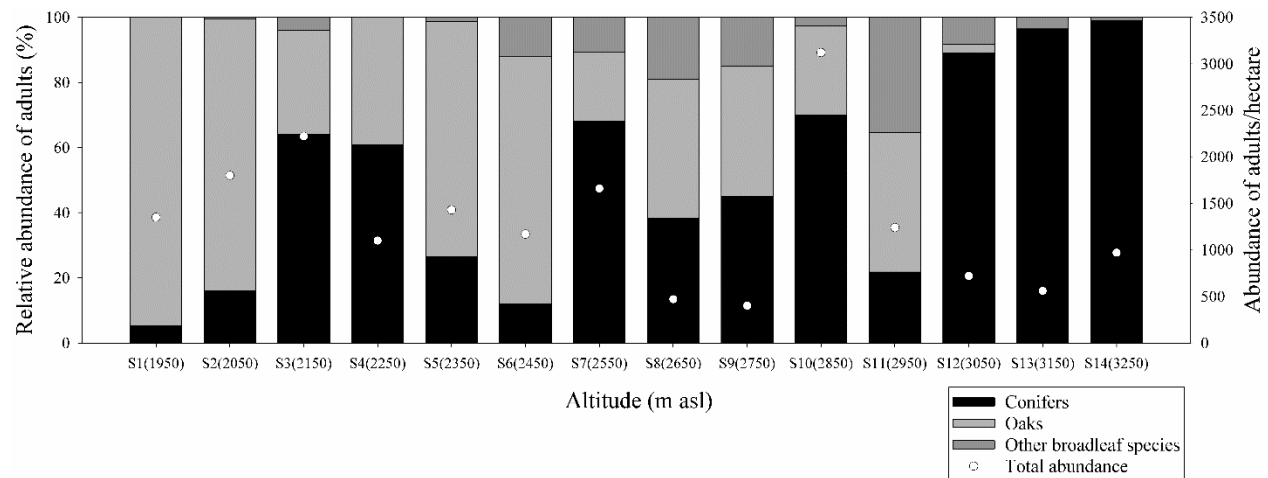


Fig. 2 Relative and total abundance of adult individuals (≥ 2.5 cm ND) per hectare according to altitudinal gradient

We recorded 29 species of trees and shrubs (nine species of the genus *Pinus*, one species of the genus *Abies*, ten species of the genus *Quercus* and nine species of other broadleaf species). Conifers distributed along the entire altitudinal gradient (1950-3250 m asl). We did not record oaks at altitudes above 3150 m, while at altitudes below 2450 m we observed a high species richness of oaks. We identified altitudinal preferences for the different species, for example *Pinus lawsonii* Roehl ex Gordon and *Quercus conzattii* Trel. recorded at altitudes lower than 2450 m. On the other hand, species such as *Abies hickelii* Flous & Gaussen, *Pinus ayacahuite* Ehrenb. ex Schldtl. and *Pinus hartwegii* Lindl. distributed at altitudes above 2850 m. We found only one species that occurred in most of the altitudinal gradient studied, *Arbutus xalapensis* Kunth distributed from 2250 m to 3250 m (Table 1).

Table 1 Tree and shrub species recorded in the study area

Site	Altitude (m asl)	Species		
		Conifers	Oaks	Other broadleaf species
S1	1950	<i>Pinus lawsonii</i> Roehl ex Gordon	<i>Quercus calophylla</i> Schldtl. & Cham., <i>Quercus castanea</i> Née, <i>Quercus conzattii</i> Trel.	
S2	2050	<i>Pinus teocote</i> Schied. ex Schldtl. & Cham.	<i>Quercus conzattii</i> Trel., <i>Quercus laeta</i> Liebm.	<i>Comarostaphylis discolor</i> (Hook.) Diggs
S3	2150	<i>Pinus lawsonii</i> Roehl ex Gordon	<i>Quercus conzattii</i> Trel.	
S4	2250	<i>Pinus lawsonii</i> Roehl ex Gordon, <i>Pinus patula</i> var. <i>longipedunculata</i> Loock ex Martínez, <i>Pinus pseudostrobus</i> var. <i>apulcensis</i> (Lindl.) Shaw, <i>Pinus pseudostrobus</i> Lindl.	<i>Quercus crassifolia</i> Bonpl., <i>Quercus glabrescens</i> Benth., <i>Quercus obtusata</i> Bonpl.	<i>Alnus jorullensis</i> Kunth, <i>Arbutus xalapensis</i> Kunth
S5	2350	<i>Pinus lawsonii</i> Roehl ex Gordon, <i>Pinus pseudostrobus</i> var. <i>apulcensis</i> (Lindl.) Shaw,	<i>Quercus castanea</i> Née, <i>Quercus crassifolia</i> Bonpl., <i>Quercus glabrescens</i> Benth., <i>Quercus obtusata</i> Bonpl.	<i>Arbutus xalapensis</i> Kunth
S6	2450	<i>Pinus lawsonii</i> Roehl ex Gordon, <i>Pinus pseudostrobus</i> var. <i>apulcensis</i> (Lindl.) Shaw	<i>Quercus castanea</i> Née, <i>Quercus conzattii</i> Trel., <i>Quercus obtusata</i> Bonpl.	<i>Arbutus xalapensis</i> Kunth, <i>Baccharis heterophylla</i> Kunth
S7	2550	<i>Pinus patula</i> var. <i>longipedunculata</i> Loock ex Martínez, <i>Pinus pseudostrobus</i> var. <i>apulcensis</i> (Lindl.) Shaw	<i>Quercus crassifolia</i> Bonpl., <i>Quercus rugosa</i> Née	<i>Alnus jorullensis</i> Kunth, <i>Arbutus xalapensis</i> Kunth, <i>Litsea glaucenscens</i> Kunth, <i>Prunus serotina</i> Ehrh.

S8	2650	<i>Pinus herrerae</i> Martínez, <i>Pinus maximinoi</i> H. E. Moore, <i>Pinus patula</i> var. <i>longipedunculata</i> Loock ex Martínez		<i>Alnus jorullensis</i> Kunth, <i>Arbutus xalapensis</i> Kunth, <i>Baccharis heterophylla</i> Kunth, <i>Prunus serotina</i> Ehrh.
S9	2750	<i>Pinus douglasiana</i> Martínez, <i>Pinus patula</i> var. <i>longipedunculata</i> Loock ex Martínez, <i>Pinus pseudostrobus</i> var. <i>apulcensis</i> (Lindl.) Shaw	<i>Quercus crassifolia</i> Bonpl., <i>Quercus rugosa</i> Née	<i>Arbutus xalapensis</i> Kunth, <i>Prunus serotina</i> Ehrh.
S10	2850	<i>Abies hickelii</i> Flous & Gaussen, <i>Pinus ayacahuite</i> Ehrenb. ex Schltld., <i>Pinus</i> <i>patula</i> var. <i>longipedunculata</i> Loock ex Martínez, <i>Pinus</i> <i>pseudostrobus</i> Lindl.	<i>Quercus crassifolia</i> Bonpl., <i>Quercus ocoteifolia</i> Liebm.	<i>Comarostaphylis discolor</i> (Hook.) Diggs
S11	2950	<i>Abies hickelii</i> Flous & Gaussen, <i>Pinus ayacahuite</i> Ehrenb. ex Schltld., <i>Pinus</i> <i>pseudostrobus</i> Lindl.	<i>Quercus crassifolia</i> Bonpl., <i>Quercus glabrescens</i> Benth.	<i>Comarostaphylis discolor</i> (Hook.) Diggs, <i>Litsea</i> <i>glaucenscens</i> Kunth, <i>Lonicera mexicana</i> (Kunth) Rehder, <i>Oreopanax</i> <i>xalapensis</i> (Kunth) Decne. & Planch., <i>Prunus serotina</i> Ehrh., <i>Senecio andrieuxii</i> DC.
S12	3050	<i>Abies hickelii</i> Flous & Gaussen, <i>Pinus ayacahuite</i> Ehrenb. ex Schltld.	<i>Quercus laurina</i> Bonpl., <i>Quercus ocoteifolia</i> Liebm.	<i>Comarostaphylis discolor</i> (Hook.) Diggs, <i>Senecio</i> <i>andrieuxii</i> DC.
S13	3150	<i>Abies hickelii</i> Flous & Gaussen, <i>Pinus ayacahuite</i> Ehrenb. ex Schltld.		<i>Arbutus xalapensis</i> Kunth
S14	3250	<i>Pinus hartwegii</i> Lindl.		<i>Arbutus xalapensis</i> Kunth

According to the GLM (Table 2) for conifer abundance, precipitation intensity (Pin) had a negative effect and disturbance intensity (Din) a positive effect. On the other hand, for oaks relative humidity (Hum) and precipitation (Pre) had a negative effect. Something similar occurred with the abundance of the other broadleaf species, which also showed negative effects of the climatic variables, in this case temperature (Tem) and precipitation (Pre).

Table 2 Results of generalized linear models of the association of the different developmental stages of plant groups with environmental variables. (*) Significant effects, S.E. = standard error, Est. = estimated value of the effect of the environmental variable (slope of the curve), z= statistical value

Stage	Environmental variable	Est.	S. E.	z	p
Conifer seeds	Din	0.14	<0.01	15.16	<0.01*
	Hde	0.16	<0.01	22.23	<0.01*
Oaks seeds	Mois	-0.11	0.01	-8.36	<0.01*
	Pin	0.11	<0.01	13.88	<0.01*
Other broadleaf species seeds	Tem	-0.27	0.05	-5.78	<0.01*
	Pre	-0.02	<0.01	-5.96	<0.01*
Conifer germination	Din	3.58	1.43	2.50	0.03*
	Ste	-2.58	1.44	-1.78	0.10
Conifer adults	Din	0.30	0.02	17.84	<0.01*
	Pin	-0.12	<0.01	-16	<0.01*
Oaks adults	Hum	-0.02	<0.01	-8.84	<0.01*
	Pre	< -0.01	<0.01	-12.54	<0.01*
Other broadleaf species adults	Tem	-0.23	0.03	-7	<0.01*
	Pre	< -0.01	<0.01	-6.35	<0.01*

Dispersal

At the altitude of 2550 m (site 7) we recorded the highest number of seeds (4760 seeds/ha), while at the highest altitude studied (site 14, 3250 m) we observed a total of 190 seeds/ha, being the site with the lowest number of seeds recorded. Regarding the biological groups, the abundance of conifer seeds was higher with 23 070 seeds/ha being the most abundant group, followed by oaks with 2840 seeds/ha which was most abundant at altitudes lower than 2050 m (site 1 and 2), and finally the other broadleaves with 610 seeds/ha (Fig. 3).

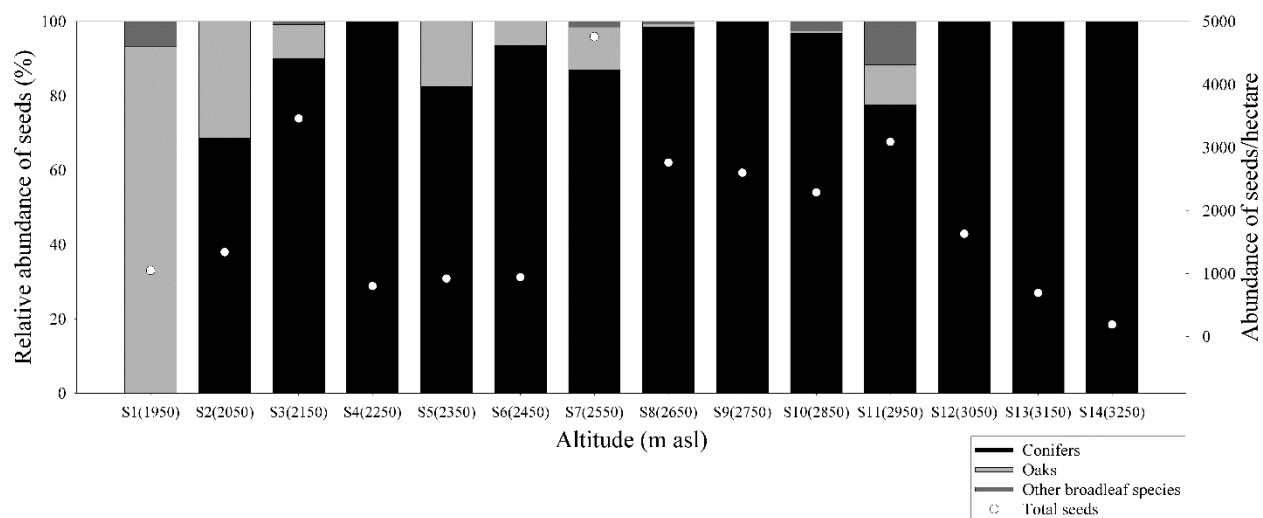


Fig. 3 Relative abundance and seed production totals per hectare according to altitudinal gradient

The analyses indicated that for conifers, the intensity of disturbance (Din) had a positive effect on the abundance of dispersed seeds, as did the humus depth (Hde). For oaks, soil moisture (Mois) had a negative effect while precipitation intensity (Pin) had a positive effect. Finally, for the other hardwoods, temperature (Tem) and precipitation (Pre) had a negative effect (Table 2).

We recorded positive and significant correlations ($p < 0.05$) between seed abundance and abundance of adult individuals for oaks ($r = 0.6$) and for the other hardwoods (0.9). The correlation between seed abundance and conifer adults was low ($r = 0.3$) and not significant ($p > 0.05$).

Germination

Only some seeds of the conifers germinated; we did not record germination of the other biological groups evaluated. For the altitude of 3150 m (site 13) there was a germination percentage of 50%, followed by site 3 with an altitude of 2150 m with 45% germination, both from the period t2 corresponding to the period March-April. While the January-February period obtained lower germination percentages (Fig. 4). According to the GLM (Table 2) for conifers, disturbance intensity (Din) had a positive effect on germination while soil temperature (Ste) had a negative but not significant effect ($p = 0.10$).

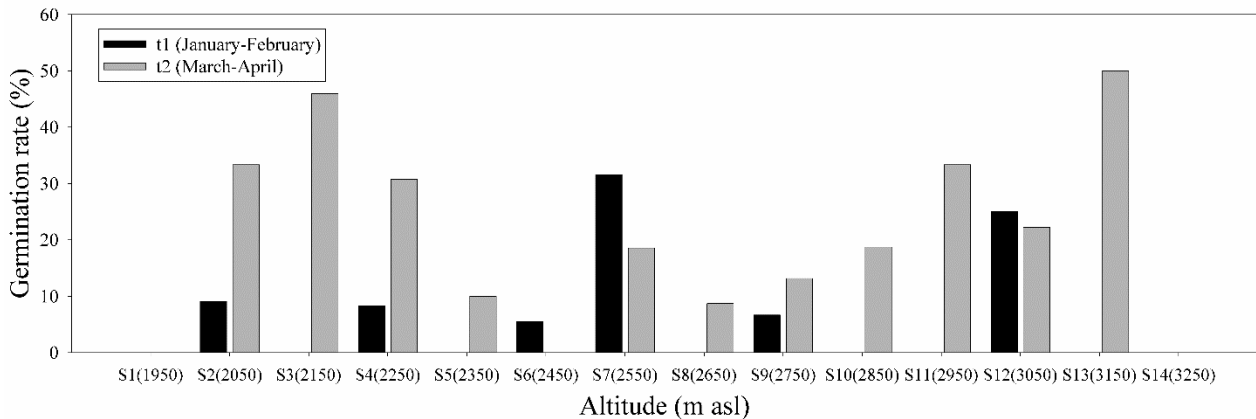


Fig. 4 Germination rate of conifers

Variation in environmental conditions

According to the analyses (Fig. 5) first two ordination axes explained 59.1% of the environmental variation in the sampling sites. The first axis was positively correlated with ambient temperature (Tem, $r = 0.93$) and rainfall intensity (Pin, $r = 0.82$), negatively related to atmospheric humidity (Hum, $r = -0.91$). The second ordination axis was positively correlated with canopy openness (Cop,

$r = 0.64$) and negatively correlated with orientation (Ori, $r = -0.87$). Sites at lower altitudes (sites 1 to 6 lying between 1950-2450 m asl) had the highest temperatures (Tem and Ste) and the highest rainfall intensity (Pin) but lower precipitation (Pre). Sites 1 and 3 differed from the rest of the sites in this altitudinal range (1950-2450 m asl) by having the lowest values of atmospheric humidity (Hum). The higher altitude sites (sites 7 to 14 between 2550-3250 m asl) had lower atmospheric temperatures (Tem) than the lower altitude sites. However, for the rest of the environmental variables that were important for the ordination (Pin, Hum, Cop and Ori) they show more variation than the sites of lower altitudes.

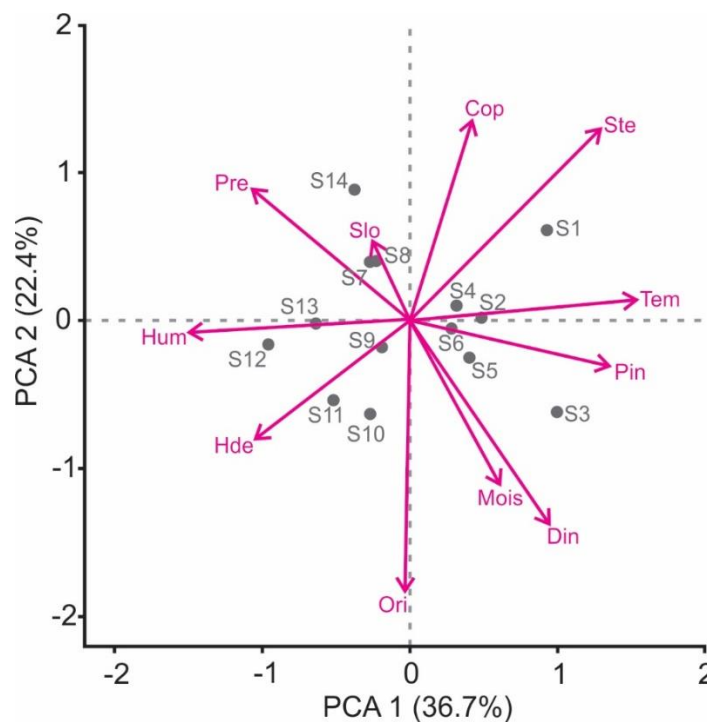


Fig. 5 Ordering based on principal component analysis of the different environmental variables in the altitudinal gradient (Din, disturbance intensity; Ori, orientation; Slo, slope; Cop, canopy opening; Hde, humus depth; Mois, moisture; Ste, soil temperature; Tem, temperature; Hum, humidity; Pre, precipitation; Pin, precipitation intensity)

Discussion

We observed that there is an altitudinal distribution preference for tree species, an example of this is what we recorded for *P. ayacahuite* and *P. hartwegii*, which in the study area commonly occur at altitudes above 2850 m, or the case of *Q. conzattii*, which occurs at altitudes below 2450 m. This is

in agreement with other studies where altitudinal preferences of tree species are recorded (Valencia 2004).

Regarding the relationship between environmental and disturbance conditions on the abundance of adult individuals, we observed that the abundance of conifers registered a positive effect of the intensity of the disturbance, because the sites with the highest number of stumps were those that registered the highest abundance of adult individuals (sites 3 and 10). This makes sense considering that disturbances can generate spaces with greater incidence of light, which can favor the growth of other plants (Zhou et al. 2023). Regarding the abundance of adult oaks, relative humidity and precipitation had a negative effect, because most of the oaks distributed in the lowlands thrive in low humidity conditions (Sabás-Rosales et al. 2015).

According to the results obtained for oaks and other broadleaf species, we observed that the abundance of seeds was related to the abundance of adult individuals, so that for these biological groups, the number of seeds is proportional to the number of adult individuals present. In the case of conifers, we did not observe this relationship, so the abundance of seeds does not depend on the abundance of adults for this biological group. This may be due to the fact that conifer seeds are smaller and their dispersal is favored by the wind, so they can reach greater distances, > 33 km (Williams et al. 2006). Contrary to the case of oak seeds, which due to their morphology do not disperse over long distances, < 1 km (Gómez 2003).

We recorded that disturbance intensity and humus depth showed a positive effect on seed abundance of conifers, this may be due to the fact that disturbances can cause stress on organisms by producing changes in environmental conditions, so when stressed plants produce a greater number of seeds (Lauder et al. 2019). Regarding oak trees, we observed that humidity had a negative effect on seed abundance, as already mentioned, most of the oak trees present in the study area show an affinity for low humidity conditions, on the other hand precipitation intensity showed a positive effect, this may be due to the fact that precipitation causes a higher seed fall in situ (Li et al. 2012).

In the case of germination of conifers, we recorded that the intensity of the disturbance has a positive effect, this may be because at the sites where intense disturbances occurred canopy opening is greater, so that the entry of light and water by precipitation increases (Fernández and Trejo 2020), since sites that showed precipitation intervals of 435-530 mm presented a higher percentage of germination. This agrees with previous studies where they report that water availability is a determining factor in germination, as has been recorded for species such as *Pinus*

nigra J.F. Arnold (Topacoglu et al. 2016), or what reported for *Pinus sylvestris* where they observed that the years with the highest germination corresponded to the years with the most precipitation (Castro et al. 2005). Although in this study, ambient temperature did not influence the germination of conifers, previous studies report that for species such as *Pinus douglasiana* Martinez and *Pinus maximinoi* H. E. Moore, temperature plays a significant role in germination, showing ideal temperatures from 9.4°C to 10°C (Ordoñez-Salanueva et al. 2021).

The biological group of conifers was the only one for which the intensity of the disturbance was an important variable in all growth stages. This is due to the fact that the environmental conditions after the disturbance occurred were optimal for the growth stages analyzed, since the disturbances caused spaces with loss of canopy cover where temperatures and the amount of water from precipitation was higher than in places with greater canopy cover (Fernández and Trejo 2020). This is in agreement with previous studies that also report an influence of environmental conditions on dispersal, such as that obtained for *Pinus pinaster* Aiton and *Pinus sylvestris* in which precipitation and high temperatures promote seed dispersal (Hannerz et al. 2002; Juez et al. 2014).

Environmental conditions are fundamental to analyze, since according to the type or intensity of the disturbance, the conditions prevailing at the site after the event may not be suitable for the ecological processes that were taking place. On the contrary, they may generate new conditions that are optimal for plants, as in the case of organisms that require large amounts of light to germinate and grow (Klopčič et al. 2015; Derroire et al. 2016), or in the best scenario may have no effect on biological systems. Particularly in the study region, more research focused on determining how disturbances modify environmental conditions is needed so that such information can be used in ecological studies.

According to the results obtained and the hypothesis initially proposed, we observed that the abundance of adult individuals, seed dispersal, and germination of arboreal and shrub organisms are influenced differentially by environmental and disturbance conditions. We find that climatic variables are more related to the abundances of the analyzed plants. On the other hand, we did not observe the assumption that environmental disturbances negatively affect growth stages since we recorded a positive impact on conifers (adults, seeds, and germination) and a null effect on the other biological groups.

Conclusions

Conifers in all growth stages analyzed (adults, dispersal, and germination) were positively influenced by environmental disturbances. In the case of oaks and other broadleaf species evaluated, climatic variables such as temperature and precipitation influenced these biological groups.

We found that environmental conditions and anthropogenic disturbances are fundamental factors influencing the different growth stages such as dispersal, germination, and the abundance of adults of the biological groups analyzed.

The information obtained from this study can be applied by the inhabitants of the study area in making decisions regarding the conservation and management of their forests. An example of this is in the collection of conifer seeds, since in the sites where the intensity of the disturbance was greater, it would be expected to obtain a greater number of seeds, and thus propagate local plants that can be used to reforest disturbed areas. This is especially relevant given the current scenario of accelerated loss of vegetation cover.

Significance statement

We believe this manuscript is appropriate for publication in *Nordic Journal of Botany*. This study expands knowledge about the relationship between environmental and disturbance conditions at different stages of plant growth. In addition, it offers novel data on a region little explored so far and provides new paradigms to explore within temperate forest studies.

Data archiving statement

We will deposit the data supporting the results in the paper in figshare.

Conflict of interest statement

The authors declare that they have no conflict of interest.

Ethics statement

Not applicable

Funding statement

This study was supported by the Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica, PAPIIT project (IN300515).

Acknowledgments

This study is part of the article required to obtain Erick Gutiérrez's doctoral degree in the program “Doctorado en Ciencias Biológicas, de la Universidad Nacional Autónoma de México”. Erick Gutiérrez thanks CONACyT for the scholarship for his doctoral studies. We thank Rosa María Fonseca Juárez (Facultad de Ciencias, UNAM) for the taxonomic determinations of the pines and Susana Valencia Ávalos (Facultad de Ciencias, UNAM) for the taxonomic determinations of the oaks. We thank the community of Santa Catarina Lachatao and Santa María Yavesía for their support and permission to study their territory. Field work was assisted by Mónica Vázquez, Tania Fernández and Eribel Bello. This study was supported by the Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica, PAPIIT project (IN300515).

Author Contributions

All authors contributed to the conceptualization of the study, data acquisition (field work), writing and revision of the manuscript. Nihaib Flores-Galicia performed the statistical analysis and interpretation of the data. Erick Gutiérrez edited the document. Irma Trejo was in charge of acquiring funds to conduct the study. All authors read and approved the final manuscript.

References

- Álvarez-Arteaga G, García-Calderón NE, Krasilnikov P, García-Oliva F (2013) Almacenes de carbono en bosques montanos de niebla de la sierra norte de Oaxaca, México. *Agrociencia* 47: 171-180.
- Bewley J, Krochko J (1982) Desiccation-tolerance. In: Lange OL, Nobel PS, Osmond CB, Ziegler H (eds.) *Physiological plant ecology II*. Springer, Berlin, Germany, pp. 325-378. https://doi.org/10.1007/978-3-642-68150-9_11
- Bonte D, Van Dyck H, Bullock JM, Coulon A, Delgado M, Gibbs M, Lehouck V, Matthysen E, Mustin K, Saastamoinen M, Schtickzelle N, Stevens VM, Vandewoestijne S, Baguette M, Barton K, Benton TG, Chaput-Bardy A, Clobert J, Dytham C, Hovestadt T, Meier CM, Palmer SC, Turlure C, Travis JM (2012) Costs of dispersal. *Biological Reviews* 87(2): 290-312. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2011.00201.x>
- Borcard D, Gillet F, Legendre P (2011) Canonical Ordination BT - Numerical Ecology with R. In: Borcard D, Gillet F, Legendre P (eds.) Springer New York, pp. 153–225. https://doi.org/10.1007/978-1-4419-7976-6_6
- Calcagno V, de Mazancourt C (2010) glmulti: an R package for easy automated model selection with (generalized) linear models. *Journal of Statistical Software*, 34(12), 1–29. <https://doi.org/10.18637/jss.v034.i12>

- Carrasco ME, Morales MF (2012) El ecoturismo comunitario en la Sierra Juárez-Oaxaca, México: entre el patrimonio y la mercancía. *Otra Economía* 7: 66-79. <https://doi.org/10.4013/otra.2013.712.04>
- Castro J, Zamora R, Hodar JA, Gómez J (2005) Ecology of seed germination of *Pinus sylvestris* L. at its southern, Mediterranean distribution range. *Investigación Agraria. Sistemas y Recursos Forestales* 14: 143-152.
- Clark J S, Silman M, Kern R, Macklin E, HilleRisLambers J (1999) Seed dispersal near and far: patterns across temperate and tropical forests. *Ecology* 80: 1475-1494. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1999\)080\[1475:SDNAFP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1999)080[1475:SDNAFP]2.0.CO;2)
- Derroire G, Tigabu M, Odén PC, Healey JR (2016) The effects of established trees on woody regeneration during secondary succession in tropical dry forests. *Biotropica* 48(3): 290-300. <https://doi.org/10.1111/btp.12287>
- Diario Oficial de la Federación. 2018. Norma Oficial Mexicana NOM-019-SEMARNAT-2017. Que establece los lineamientos técnicos para la prevención, combate y control de insectos descortezadores.
- Fernández T, Trejo I (2020) Rainfall Interception Based on Indirect Methods: A Case Study in Temperate Forests in Oaxaca, Mexico. *JAWRA Journal of the American Water Resources Association*, 56: 712-723. <https://doi.org/10.1111/1752-1688.12844>
- Fournier B, Gillet F, Le Bayon RC, Mitchell EA, Moretti M (2015) Functional responses of multitaxa communities to disturbance and stress gradients in a restored floodplain. *Journal of Applied Ecology* 52: 1364-1373. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12493>
- Frazer GW, Canham C, Lertzman K (1999) Gap Light Analyzer (GLA), Version 2.0: Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs, users manual and program documentation. Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia, and the Institute of Ecosystem Studies, Millbrook, New York.
- Gasca J (2014) Gobernanza y gestión comunitaria de recursos naturales en la Sierra Norte de Oaxaca. *Región y Sociedad* 26: 89-120.
- Gómez JM (2003) Spatial patterns in long-distance dispersal of *Quercus ilex* acorns by jays in a heterogeneous landscape. *Ecography* 26(5): 573-584. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0587.2003.03586.x>
- Gómez-Mendoza L, Galicia L, Aguilar-Santelises R (2008) Sensibilidad de grupos funcionales al cambio climático en la Sierra Norte de Oaxaca, México. *Investigaciones Geográficas* 67: 76-100.
- Gómez JD, Monterroso AI, Tinoco JA, Toledo M, Conde C, Gay C (2011) Assessing current and potential patterns of 16 forest species driven by climate change scenarios in México. *Atmósfera* 24: 31-52.
- Grime JP (1977) Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist* 111: 1169-1194. <https://doi.org/10.1086/283244>
- Guitérrez 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. <https://doi.org/10.7550/rmb.37737>
- Hannerz M, Almqvist C, Hornfeldt R (2002) Timing of seed dispersal in *Pinus sylvestris* stands in central Sweden. *Silva Fennica* 36: 757-765.
- Howe HF, Miriti MN (2004) When seed dispersal matters. *BioScience* 54: 651-660. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2004\)054\[0651:WSDM\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2004)054[0651:WSDM]2.0.CO;2)

- Hutchinson GE (1957) Concluding remarks. Cold Springs Harbor Symposi on Quantitative Biology. 22: 415-427.
- Juez L, González-Martínez SC, Nanos N, de-Lucas AI, Ordóñez C, del Peso C, Bravo F (2014) Can seed production and restricted dispersal limit recruitment in *Pinus pinaster* Aiton from the Spanish Northern Plateau?. Forest Ecology and Management 313: 329-339. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.10.033>
- Karsten RJ, Jovanovic M, Meilby H, Perales E, Reynel C (2013) Regeneration in canopy gaps of tierra-firme forest in the Peruvian Amazon: Comparing reduced impact logging and natural, unmanaged forests. Forest Ecology and Management 310: 663-671. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.09.006>
- Klopčič M, Simončič T, Bončina A (2015) Comparison of regeneration and recruitment of shade-tolerant and light-demanding tree species in mixed uneven-aged forests: experiences from the Dinaric region. Forestry: An International Journal of Forest Research 88(5): 552-563. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.03.027>
- Lauder J, Moran E, Hart S (2019) Fight or flight? Potential tradeoffs between drought defense and reproduction in conifers. Tree physiology, 39:1071-1085. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpz031>
- Łaska G (2001) The disturbance and vegetation dynamics: a review and an alternative framework. Plant Ecology 157: 77-99. <https://doi.org/10.1023/A:1013760320805>
- Levin SA, Muller-Landau HC, Nathan R, Chave J (2003) The ecology and evolution of seed dispersal: a theoretical perspective. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics 34: 575-604. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132428>
- Li B, Hao Z, Bin Y, Zhang J, Wang M (2012). Seed rain dynamics reveals strong dispersal limitation, different reproductive strategies and responses to climate in a temperate forest in northeast China. Journal of Vegetation Science 23: 271-279. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2011.01344.x>
- Martínez-Villegas J, Castillo-Argüero S, Márquez-Guzmán J, Orozco-Segovia A (2018) Plant attributes and their relationship to the germination response to different temperatures of 18 species from central Mexico. Plant Biology 20: 1042-1052. <https://doi.org/10.1111/plb.12882>
- Mathews AS, Choy TK, Dove MR, Forsyth T, Kaimowitz D, Kull CA, Walker A (2009) Unlikely alliances: Encounters between state science, nature spirits, and indigenous industrial forestry in Mexico, 1926–2008. Current Anthropology 50: 75-101. <https://doi.org/10.1086/595003>
- Nathan R, Muller-Landau HC (2000) Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. Trends in Ecology & Evolution 15: 278-285. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(00\)01874-7](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)01874-7)
- Nathan R, Schurr FM, Spiegel O, Steinitz O, Trakhtenbrot A, Tsoar A (2008) Mechanisms of long-distance seed dispersal. Trends in Ecology & Evolution 23: 638-647. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.08.003>
- Nakagawa M, Kurahashi A (2005) Factors affecting soil-based natural regeneration of *Abies sachalinensis* following timber harvesting in a sub-boreal forest in Japan. New Forests 29: 199-205. <https://doi.org/10.1007/s11056-005-0273-5>
- Oksanen J, Simpsom GL, Blanchet FG, Kindt R, Legendre P, Minchin PR, O'Hara R, Solymos P, Stevens MH, Szoecs M, Wagner H, Barbour M, Bedward M, Bolker B, Borcard D, Carvalho G, Chirico M, Caceres M, Durand S, Evangelista H, FitzJohn R, Friendly M, Furneaux B, Hannigan G, Mark O, Hill M, Lahti L, McGlenn D, Ouellette M, Ribeiro E,

- Smith T, Stier A, Ter C, Weedon J (2013) Package ‘Vegan’. Community Ecology Package. <https://cran.r-project.org/package=vegan>
- Ordoñez-Salanueva CA, Orozco-Segovia A, Mattana E, Castillo-Lorenzo E, Davila-Aranda P, Pritchard HW, Tiziana U, Flores-Ortiz CM (2021) Thermal niche for germination and early seedling establishment at the leading edge of two pine species, under a changing climate. *Environmental and Experimental Botany* 181: 104288. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2020.104288>
- Ortiz-Martínez T, Gallina S, Briones-Salas M, González G, (2005) Densidad poblacional y caracterización del hábitat del venado cola blanca (*Odocoileus virginianus oaxacensis*, Goldman y Kellog, 1940) en un bosque templado de la sierra norte de Oaxaca, México. *Acta Zoológica Mexicana* 21: 65-78.
- Pearson TR, Burslem DF, Mullins CE, Dalling JW (2002) Germination ecology of neotropical pioneers: interacting effects of environmental conditions and seed size. *Ecology* 83: 2798-2807. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[2798:GEONPI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[2798:GEONPI]2.0.CO;2)
- Pickett S, White P (1985) Ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press.
- Pickett S, Wu J, Cadenasso M (1999) Patch dynamics and the ecology of disturbed ground: a framework for synthesis. In: Walker LR (ed.) *Ecosystems of the World* Elsevier, Amsterdam, Denmark, pp. 707-722.
- Piña E, Trejo I (2014) Densidad poblacional y caracterización de hábitat del venado cola blanca en un bosque templado de Oaxaca, México. *Acta Zoológica Mexicana* 30: 114-134.
- Quiroz C, Marín F, Arias R, Crespo P, Weber M, Palomeque X (2019) Comparison of natural regeneration in natural grassland and pine plantations across an elevational gradient in the páramo ecosystem of southern Ecuador. *Forests* 10: 745. <https://doi.org/10.3390/f10090745>
- R Core Team (2019) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/>
- Ramírez-Ponce A, Allende-Canseco J, Morón MA (2009) Fauna de coleópteros lamelicornios de Santiago Xiacui, Sierra Norte, Oaxaca, México. *Acta Zoológica Mexicana* 25: 323-343.
- Sabás-Rosales J, Sosa-Ramírez J, Luna-Ruiz J (2015) Diversidad, distribución y caracterización básica del hábitat de los encinos (*Quercus*: Fagaceae) del estado de San Luis Potosí, México. *Botanical Sciences*, 93: 881-897. <https://doi.org/10.17129/botsci.205>
- Soriano M, Kainr KA, Staudhammer CL, Soriano E (2012) Implementing multiple forest management in Brazil nut-rich community forests: effects of logging on natural regeneration and forest disturbance. *Forest Ecology and Management* 268: 92-102. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.05.010>
- Toledo-Aceves T, Purata-Velarde S, Peters CM (2009) Regeneration of commercial tree species in a logged forest in the Selva Maya, Mexico. *Forest Ecology and Management* 258: 2481-2489. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.08.033>
- Topacoglu O, Sevik H, Akkuzu E (2016) Effects of water stress on germination of *Pinus nigra* Arnold. *Pakistan Journal of Botany* 48: 447-453.
- Turner MG (2010) Disturbance and landscape dynamics in a changing world. *Ecology* 91: 2833-2849. <https://doi.org/10.1890/10-0097.1>
- Valencia S (2004) Diversidad del género *Quercus* (Fagaceae) en México. *Botanical sciences* 75: 33-53. <https://doi.org/10.17129/botsci.1692>
- Vandelook F, Van de Moer D, Van Assche J (2008) Environmental signals for seed germination reflect habitat adaptations in four temperate Caryophyllaceae. *Functional Ecology* 22: 470-478. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2008.01385.x>

- Wahid A, Gelani S, Ashraf M, Foolad MR (2007) Heat tolerance in plants: an overview. *Environmental and Experimental Botany* 61:199-223. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2007.05.011>
- Williams CG, LaDeau SL, Oren R, Katul GG (2006) Modeling seed dispersal distances: implications for transgenic *Pinus taeda*. *Ecological Applications* 16(1): 117-124. <https://doi.org/10.1890/04-1901>
- Zacarías-Eslava Y, Castillo RF (2010) Comunidades vegetales templadas de la Sierra Juárez, Oaxaca: pisos altitudinales y sus posibles implicaciones ante el cambio climático. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 87: 13-28.
- Zhou L, Thakur MP, Jia Z, Hong Y, Yang W, An S, Zhou X (2023) Light effects on seedling growth in simulated forest canopy gaps vary across species from different successional stages. *Frontiers in Forests and Global Change*, 5, 292. <https://doi.org/10.3389/ffgc.2022.1088291>

Capítulo III. Producción de hojarasca y su relación con las condiciones ambientales en bosques templados de la Sierra Norte de Oaxaca, México



Enviado a la revista *Bosque* el 08 de marzo de 2023 (Bajo revisión):

Producción de hojarasca y su relación con las condiciones ambientales en bosques templados de la Sierra Norte de Oaxaca, México

Litterfall production and its association with environmental conditions in temperate forests of the Sierra Norte de Oaxaca, Mexico

Erick Gutiérrez^{a*}, Nihaib Flores-Galicia^b e Irma Trejo^c

* Autor de correspondencia: ^a Universidad Nacional Autónoma de México, Posgrado en Ciencias Biológicas, Unidad de Posgrado, Circuito de Posgrados, Ciudad Universitaria, Coyoacán, 04510, Ciudad de México, México. ORCID: 0000-0002-7431-2934. erick_eduardo@ciencias.unam.mx

^b Universidad Nacional Autónoma de México, Posgrado en Ciencias Biológicas, Unidad de Posgrado, Circuito de Posgrados, Ciudad Universitaria, Coyoacán, 04510, Ciudad de México, México. ORCID: 0000-0001-6472-5180. nihaibfloresg@gmail.com

^c Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geografía, Circuito de la Investigación Científica, Ciudad Universitaria, Coyoacán, 04510, Ciudad de México, México. ORCID: 0000-0002-3199-6328. itrejo@geografia.unam.mx

RESUMEN

La hojarasca que se acumula en el suelo es considerada como la fuente principal de materia orgánica, por esta razón es fundamental dilucidar los patrones de producción de hojarasca en cada región y sobre todo con qué factores se relaciona. El objetivo principal del presente estudio fue determinar el aporte de hojarasca al suelo de las coníferas y los encinos y su relación con las condiciones ambientales, biológicas y de disturbio en bosques templados de la parte alta de la Sierra Norte de Oaxaca, México. Se establecieron sitios de muestreo a lo largo del gradiente altitudinal de 1.950 a 3.250 m. En cada sitio se realizaron muestreos de vegetación, se colectó hojarasca y se midieron las variables ambientales, biológicas y de disturbio. Los bosques de la zona de estudio presentan valores de producción de hojarasca más elevados que lo reportado para otros bosques del mundo (bosque mixto: 7,06 mg ha⁻¹ año⁻¹, bosque de encino: 6,33 mg ha⁻¹ año⁻¹ y bosque de coníferas: 4,03 mg ha⁻¹ año⁻¹). La producción de hojarasca se relacionó con las condiciones ambientales, presentando una mayor influencia en los encinos (temperatura e intensidad de la precipitación), mientras que para las coníferas fue la intensidad del disturbio (número de tocones) la variable más relevante. Las coníferas presentaron un mayor aporte de hojarasca al suelo, registrando picos de producción en

ciertas épocas del año, en tanto que los encinos de la zona de estudio no presentaron producción de hojarasca en la época de lluvias.

Palabras clave: acículas, altitud, disturbio, precipitación, temperatura.

SUMMARY

The litterfall that accumulates in the soil is considered as the main source of organic matter, for this reason, it is essential to elucidate the patterns of litterfall production in each region and especially with which factors it is related. The main objective of the present study was to determine the contribution of litterfall to the soil of conifers and oaks and its association with environmental, biological, and disturbance conditions in temperate forests in the highlands part of the Sierra Norte de Oaxaca, Mexico. We established sampling sites along the 1.950 to 3.250 m altitudinal gradient. At each sampling site, we sampled vegetation, collected leaf litter, and measured environmental, biological, and disturbance variables. The forests in the study area have higher litterfall production values than those reported for other world forests (mixed forest: 7,06 mg ha⁻¹ year⁻¹, oak forest: 6,33 mg ha⁻¹ year⁻¹, and coniferous forest: 4,03 mg ha⁻¹ year⁻¹). Litterfall production was related to environmental conditions, with a more significant influence on oaks (temperature and precipitation intensity). In contrast, for conifers, the intensity of disturbance (number of stumps) was the most relevant variable. Conifers presented a greater contribution of litterfall to the soil, registering production peaks at certain times of the year, while the oak trees in the study area did not present litterfall production during the rainy season.

Keywords: needles, elevation, disturbance, precipitation, temperature.

INTRODUCCIÓN

El término hojarasca se refiere a las hojas de las plantas que se desprenden, caen y se acumulan en el suelo. Este proceso de desprendimiento, caída y acumulación de material es importante para el mantenimiento de ecosistemas boscosos e incluso para algunos ecosistemas acuáticos, ya que de esta manera se facilita el transporte de materia orgánica al suelo y así los nutrientes que poseen las hojas puedan ser reincorporados de nuevo al ecosistema (Bray y Gorham 1964, Vitousek *et al.* 1995, Pérez-Suárez *et al.* 2009, Gaspar-Santos *et al.* 2015, Marks 2019).

En los diversos bosques del mundo la hojarasca que se acumula en el suelo es considerada como la fuente principal de materia orgánica, por esta razón puede ser utilizada como una medida de la

productividad primaria neta (López-López *et al.* 2013, Reyes-Carrera *et al.* 2013). Es fundamental dilucidar los patrones de producción de hojarasca en cada región y sobre todo con que factores se relaciona, ya que dicho conocimiento es la base para el entendimiento de diversos procesos como son los ciclos de los nutrientes o el crecimiento arbóreo (Zhou *et al.* 2007, Bigelow y Canham 2015).

Las coníferas y los encinos dominan las comunidades de los bosques templados del planeta, por lo que su aporte de materia orgánica a los suelos forestales es en grandes cantidades. Existen muchos estudios que se han enfocado en evaluar la producción de hojarasca de coníferas (Kouki y Hokkanen 1992, Pausas 1997, Guerrero-Campo *et al.* 1998, Berg y Meentemeyer 2001, Liu *et al.* 2004, Roig *et al.* 2005, Gutiérrez *et al.* 2012, Portillo-Estrada *et al.* 2013, Reyes-Carrera *et al.* 2013, Zhou *et al.* 2014, Quichimbo *et al.* 2016) y en menor cantidad han sido los estudios enfocados en los encinos (Rapp *et al.* 1999, Andivia *et al.* 2010, Shin *et al.* 2011) o en la comparación en producción de hojarasca entre esos dos grupos biológicos (Pérez-Suárez *et al.* 2009, Rocha-Loredo y Ramírez-Marcial 2009, An *et al.* 2017).

La Sierra Norte de Oaxaca proviene de una historia geológica compleja, por lo que en la zona se pueden encontrar una gran variedad de hábitats que se ve reflejado en una alta riqueza de especies (Ortiz-Martínez *et al.* 2005, Gómez-Mendoza *et al.* 2008, Ramírez-Ponce *et al.* 2009, Zacarías-Eslava y Castillo 2010, Álvarez-Arteaga *et al.* 2013). En la parte alta de la Sierra Norte de Oaxaca se pueden encontrar diferentes tipos de bosques templados, como los bosques de coníferas, los bosques de encino y los bosques mixtos (Ortiz-Martínez *et al.* 2005, Ramírez-Ponce *et al.* 2009, Piña y Trejo 2014). Las comunidades humanas que habitan en esta zona dependen directa o indirectamente de dichos bosques, ya que realizan aprovechamiento de los recursos forestales o llevan a cabo actividades relacionadas con el turismo ecológico (Zacarías-Eslava y Castillo 2010).

Las coníferas y los encinos al ser grupos biológicos distintos presentan una fenología y características ecológicas diferentes, por lo que se espera que estos dos grupos muestren diferencias en la producción de hojarasca. A partir de esta premisa y de acuerdo a estudios previos, el presente estudio puso a prueba las siguientes hipótesis: 1) los encinos de la zona de estudio al ser organismos caducifolios producirán una mayor cantidad de hojarasca en comparación con las coníferas que son organismos perennifolios; y 2) de los factores evaluados, las condiciones climáticas serán las que presentarán una mayor influencia en la producción de hojarasca. Por esta razón el objetivo principal del presente estudio fue determinar el aporte de hojarasca al suelo de las coníferas y los encinos y

su relación con las condiciones climáticas, lumínicas, de relieve, biológicas y de disturbio en bosques templados en la parte alta de la Sierra Norte de Oaxaca, México.

MÉTODOS

Área de estudio. El presente estudio se realizó en los municipios de Santa Catarina Lachatao (latitud 17,26 °, longitud -96,47 °) y Santa María Yavesía (latitud 17,23 °, longitud -96,43 °) localizados en la parte alta de la Sierra Norte en el estado de Oaxaca, México (Figura 1). El área de estudio presenta un intervalo altitudinal que va de los 1.581 a los 3.361 metros sobre el nivel del mar (m s.n.m.). Encontrando bosques de coníferas, bosques de encino y bosques mixtos. En la zona se pueden encontrar climas templados y semifríos subhúmedos, con una precipitación anual mayor a 1.030 mm y con temperaturas medias que van de 9,9-16,7 °C (Piña y Trejo 2014).

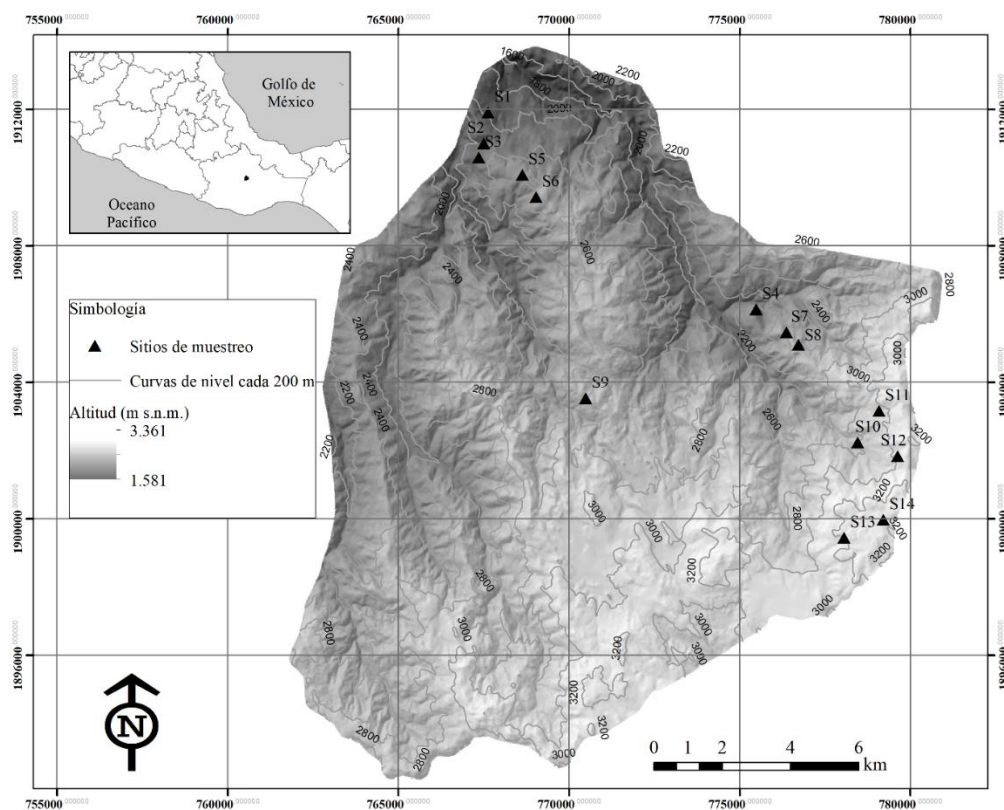


Figura 1. Ubicación de los sitios de muestreo en un gradiente altitudinal en la Sierra Norte de Oaxaca, México.

Recolección de datos. Se establecieron 14 sitios de muestreo en la zona de estudio a lo largo del gradiente altitudinal de 1.950 a 3.250 m s.n.m., se trabajó en ese intervalo altitudinal ya que fueron las zonas de menor y de mayor altitud a las cuales se pudo tener acceso en la zona de estudio. El trabajo de campo se llevó a cabo de enero a octubre del 2015 y se realizó lo siguiente:

Muestreos de vegetación. Para conocer el número de individuos (abundancia), así como la composición de especies en cada sitio de muestreo se estableció una parcela circular de 0,1 ha (1.000 m²) en la cual se registraron los datos de diámetro normalizado (DN, 1,30 metros) y la altura de todos los encinos y coníferas $\geq 2,5$ cm de DN. Se realizaron colectas para su posterior determinación, la cual se realizó por medio de comparaciones con ejemplares de herbario y con la ayuda de los expertos de cada grupo taxonómico. El muestreo de vegetación se realizó en enero de 2015.

Colecta de materia orgánica. Dentro de cada una de las parcelas de muestreo se colocaron tres mallas de plástico de 1,85 m \times 1,85 m con 35 % (< 1,5 mm) de apertura y a una altura de 1 m del suelo. Las mallas se colocaron a una distancia de 8,7 metros del centro del sitio de muestreo y con una separación de 60 grados entre cada malla. Las mallas se colocaron en enero de 2015, teniendo un total de 42 mallas. Durante el periodo de enero a octubre de 2015 (250 días), se realizaron cuatro salidas al campo donde en cada salida se recogió toda la materia orgánica contenida en cada malla (temporada 1, enero (28 días de colecta de material); temporada 2, febrero-marzo (44 días de colecta de material); temporada 3, abril (30 días de colecta de material); temporada 4, mayo-octubre (148 días de colecta de material). El material se colocó en una cámara de secado y se separó en hojas de coníferas (acículas) y hojas de encino, para finalmente pesar el material en una báscula analítica.

Condiciones ambientales y de disturbio. Se consideraron las siguientes variables climáticas, lumínicas, de relieve y de disturbio:

Variables climáticas. Para este tipo de variables se registró la temperatura y la precipitación. Para la temperatura se utilizaron sensores HOBO® modelo Pro V2 y para la precipitación se utilizaron pluviómetros Data Logger marca HOBO® Modelo Normalizado de 200 cm² de superficie de recogida. Un sensor y un pluviómetro se colocaron en el centro de cada sitio de muestreo en enero y fueron recogidos en octubre de 2015. Los sensores estuvieron recabando información a cada hora de en este periodo de tiempo. Para ambas variables se calcularon sus valores promedio y sus valores máximos y mínimos, además, para la precipitación se determinó la cantidad de lluvia (en mm por día) y se calculó la intensidad de los eventos de lluvia en milímetros por hora (mm h⁻¹).

VARIABLES LUMÍNICAS. Se calculó la apertura del dosel (% de apertura) y la radiación solar ($\text{mols/m}^2/\text{d}$), estas variables se obtuvieron a partir del análisis de fotografías hemisféricas tomadas con una cámara digital acoplada a un lente tipo “ojo de pescado”. Se tomaron tres fotografías por sitio en octubre de 2015. Las fotografías se tomaron en la misma posición donde se colocaron cada una de las mallas colectoras de material en los sitios de muestro. Las fotografías se analizaron con el programa Gap Light Analyzer (Frazer *et al.* 1999) que calcula la apertura del dosel y la radiación solar.

VARIABLES DEL RELIEVE. En enero de 2015 registró en campo la altitud, la pendiente y la orientación de la ladera. La altitud (m s.n.m.) se registró con un GPS marca GARMIN® modelo GPSMAP 64s, la pendiente ($^{\circ}$) se midió con un clinómetro y la orientación de la ladera ($^{\circ}$) con una brújula.

VARIABLES DE DISTURBIO. Para esta variable se estimó la intensidad de disturbio con el número de tocones de árboles presentes en cada sitio de muestreo. El número de tocones se contabilizaron en enero de 2015. Los tocones son evidencia de disturbio en cada sitio, por lo que a mayor número de tocones la intensidad de disturbio fue mayor. En la zona de estudio han ocurrido dos tipos de disturbios antrópicos: (1) actividades de saneamiento forestal debido a una plaga por *Dendroctonus adjunctus* Blandford ocurrido entre el 2004 y el 2009 y (2) actividades de aprovechamiento forestal realizadas a partir de las concesiones otorgadas después de 1950.

ANÁLISIS ESTADÍSTICO. Antes de efectuar cualquier análisis estadístico se realizó una transformación logarítmica de todos los datos ($\log x+1$). Debido a que el periodo de tiempo entre las temporadas de recolecta de material fue distinto (diferente número de días) se calculó la cantidad de materia orgánica promedio por día, para después calcular los miligramos de hojarasca por hectárea al año ($\text{mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$). Los análisis se realizaron para: (1) evaluar la producción de hojarasca por grupo biológico (coníferas y encinos), (2) determinar si existen diferencias entre ellos y (3) evaluar si existe una relación entre la producción de hojarasca con las variables ambientales (climáticas, lumínicas, del relieve y de disturbio) y biológicas (número de individuos, área basal). Estos análisis se describen a continuación.

(1) *Producción de hojarasca por grupo biológico (coníferas y encinos).* Para cada grupo se realizaron análisis de covarianza (ANCOVA) para identificar diferencias entre los sitios de muestreo (altitud) así como entre las temporadas de recolección de material. Para descartar que la cantidad de materia orgánica obtenida dependiera del número de días de colecta de material se realizó una

prueba de correlación. Esta misma prueba se realizó para determinar si el número de individuos arbóreos influyen en la cantidad de hojarasca producida.

(2) *Comparación en la producción de hojarasca entre coníferas y encinos.* Se realizaron pruebas de Levene y de t de Student para determinar diferencias entre los grupos biológicos en la cantidad de hojarasca producida para cada temporada y para la cantidad total de material colectado. Estas mismas pruebas estadísticas se realizaron para comparar la abundancia de individuos y el área basal promedio entre las coníferas y encinos. Se realizó una comparación por tipos de vegetación (bosque de coníferas, bosque de encinos y bosque mixto) para determinar en qué tipo se presenta mayor producción de hojarasca, para ello se realizó un análisis de varianza (ANDeVA) de un factor y posteriormente una prueba post hoc Tukey para determinar en qué tipo de vegetación se registró la mayor producción.

(3) *Relación de la producción de hojarasca con las variables ambientales-biológicas.* Para conocer la relación entre la cantidad de hojarasca producida por las coníferas y los encinos con las variables ambientales (temperatura promedio, temperatura mínima promedio, temperatura máxima promedio, precipitación, intensidad de la precipitación promedio, intensidad de la precipitación máxima, intensidad de la precipitación mínima, altitud, pendiente, orientación de la ladera, apertura del dosel, radicación solar, disturbio) y biológicas (abundancia de individuos, alturas y área basal de coníferas y encinos) se realizaron modelos lineales generalizados (MLG). Para ello, primero se realizó una selección de las variables para evitar problemas de colinealidad al obtener los valores de correlación entre cada una de las variables y los factores de inflación de la varianza (VIF). Para los VIF se usó la función *vif.cca* del paquete *vegan* de R (Oksanen *et al.* 2013). Las variables seleccionadas fueron: temperatura mínima promedio, precipitación, intensidad de la precipitación, intensidad de la precipitación máxima, intensidad de la precipitación mínima, altitud, pendiente, orientación de la ladera, radicación solar, intensidad del disturbio, abundancia de individuos y área basal de coníferas y encinos.

Posteriormente, para cada temporada y para todo el periodo de muestreo se realizaron los MLG utilizando como variables explicativas las variables ambientales y biológicas seleccionadas y como variable respuesta la cantidad de hojarasca. Para poner a prueba la importancia de cada parámetro se usó la función *glmulti* del paquete *glmulti* de R (Calcagno y de Mazancourt 2010). Se seleccionó el mejor modelo usando el criterio de información Aikake corregido (AICc). Cuando diferentes modelos tenían valores de AICc similares (diferencias en su valor menor a 2), se seleccionó el

modelo con el valor más alto de devianza residual. Finalmente, se evaluaron los mejores modelos con la función *glm* del paquete *vegan* (Oksanen *et al.* 2013).

RESULTADOS

Vegetación. Se muestrearon un total de 1,4 ha (14.000 m²) y se registraron un total de 1.674 individuos de coníferas y encinos. El sitio 8 (S8) con la altitud de 2.650 m s.n.m. fue en el que registró un menor número de individuos (18 árboles), mientras que en el sitio 10 (S10) a una altitud de 2.850 m s.n.m. fue donde se observó un mayor número de individuos (304 árboles). Para las coníferas, el sitio con mayor abundancia fue el sitio S10 (2.850 m s. n. m.) con 218 coníferas, mientras que para los encinos fue el sitio S2 (2.050 m s.n.m.) con 150 encinos. Se observó un mayor número de individuos totales de coníferas que de encinos, al igual que los valores promedio de las alturas y las áreas basales fueron mayores para las coníferas (Cuadro 1). Se registraron un total de 10 especies de coníferas y 10 especies de encinos. Todas las especies de coníferas son perennifolias mientras que la mayoría de las especies de encinos son caducifolias, excepto por *Quercus rugosa* Née que es semicaducifolia (Cuadro 1).

Cuadro 1. Abundancia de individuos, altura promedio, área basal promedio y especies presentes en cada sitio de muestreo a lo largo del gradiente altitudinal.

Altitud (m s.n.m.) (sitio)	Grupo biológico	Abundancia de individuos	Altura (m)	Área basal (cm ²)	Especies
1.950 (S1)	Coníferas	7	5,7 ± 1,9	584,2 ± 516,5	<i>Pinus lawsonii</i> Roezl ex Gordon
	Encinos	127	5,2 ± 0,1	249,9 ± 42,2	<i>Quercus calophylla</i> Schltdl. & Cham., <i>Quercus castanea</i> Née, <i>Quercus conzattii</i> Trel.
2.050 (S2)	Coníferas	29	12 ± 1,1	522,5 ± 103,6	<i>Pinus teocote</i> Schied. ex Schltdl. & Cham.
	Encinos	150	4,4 ± 0,1	89,8 ± 18	<i>Quercus conzattii</i> Trel., <i>Quercus laeta</i> Liebm.
2.150 (S3)	Coníferas	142	9 ± 0,3	178,8 ± 20,6	<i>Pinus lawsonii</i> Roezl ex Gordon
	Encinos	71	5,1 ± 0,2	256,4 ± 44,9	<i>Quercus conzattii</i> Trel.
2.250 (S4)	Coníferas	67	12,8 ± 1,3	447,1 ± 96,7	<i>Pinus lawsonii</i> Roezl ex Gordon, <i>Pinus patula</i> var. <i>longipedunculata</i> Loock ex Martínez, <i>Pinus pseudostrobus</i> var. <i>apulcensis</i> (Lindl.) Shaw, <i>Pinus pseudostrobus</i> Lindl.
	Encinos	43	6 ± 0,6	106,6 ± 19,2	<i>Quercus crassifolia</i> Bonpl., <i>Quercus glabrescens</i> Benth., <i>Quercus obtusata</i> Bonpl.

2.350 (S5)	Coníferas	38	15 ± 0,7	583,6 ± 75,9	<i>Pinus lawsonii</i> Roezl ex Gordon, <i>Pinus pseudostrobus</i> var. <i>apulcensis</i> (Lindl.) Shaw
	Encinos	103	4,9 ± 0,2	141,5 ± 22	<i>Quercus castanea</i> Née, <i>Quercus crassifolia</i> Bonpl., <i>Quercus glabrescens</i> Benth., <i>Quercus obtusata</i> Bonpl.
2.450 (S6)	Coníferas	14	12,3 ± 1,5	932,3 ± 312,5	<i>Pinus lawsonii</i> Roezl ex Gordon, <i>Pinus pseudostrobus</i> var. <i>apulcensis</i> (Lindl.) Shaw
	Encinos	89	7,2 ± 0,3	183,6 ± 28,7	<i>Quercus castanea</i> Née, <i>Quercus conzattii</i> Trel., <i>Quercus obtusata</i> Bonpl.
2.550 (S7)	Coníferas	113	8,7 ± 0,7	252,3 ± 53,7	<i>Pinus patula</i> var. <i>longipedunculata</i> Loock ex Martínez, <i>Pinus pseudostrobus</i> var. <i>apulcensis</i> (Lindl.) Shaw
	Encinos	35	8,4 ± 0,9	206,8 ± 40,3	<i>Quercus crassifolia</i> Bonpl., <i>Quercus rugosa</i> Née
2.650 (S8)	Coníferas	18	33,7 ± 0,7	3.489 ± 500,9	<i>Pinus herrerae</i> Martínez, <i>Pinus maximinoi</i> H. E. Moore, <i>Pinus patula</i> var. <i>longipedunculata</i> Loock ex Martínez
	Encinos	0	0	0	-
2.750 (S9)	Coníferas	18	23 ± 2,7	1.508,6 ± 296,1	<i>Pinus douglasiana</i> Martínez, <i>Pinus patula</i> var. <i>longipedunculata</i> Loock ex Martínez, <i>Pinus pseudostrobus</i> var. <i>apulcensis</i> (Lindl.) Shaw
	Encinos	16	10 ± 1	755 ± 189,6	<i>Quercus crassifolia</i> Bonpl., <i>Quercus rugosa</i> Née
2.850 (S10)	Coníferas	218	8 ± 0,4	129,7 ± 51	<i>Abies hickelii</i> Flous & Gaussen, <i>Pinus ayacahuite</i> Ehrenb. ex Schltld., <i>Pinus patula</i> var. <i>longipedunculata</i> Loock ex Martínez, <i>Pinus pseudostrobus</i> Lindl.
	Encinos	86	7,9 ± 0,6	136,6 ± 55,6	<i>Quercus crassifolia</i> Bonpl., <i>Quercus ocoteifolia</i> Liebm.
2.950 (S11)	Coníferas	27	26,8 ± 1,9	1.261 ± 292,6	<i>Abies hickelii</i> Flous & Gaussen, <i>Pinus ayacahuite</i> Ehrenb. ex Schltld., <i>Pinus pseudostrobus</i> Lindl.
	Encinos	53	10,9 ± 1,2	453,4 ± 211,3	<i>Quercus crassifolia</i> Bonpl., <i>Quercus glabrescens</i> Benth.
3.050 (S12)	Coníferas	64	22,2 ± 1,5	724,5 ± 99,6	<i>Abies hickelii</i> Flous & Gaussen, <i>Pinus ayacahuite</i> Ehrenb. ex Schltld.
	Encinos	2	25,5 ± 0,5	658,9 ± 0,4	<i>Quercus laurina</i> Bonpl., <i>Quercus ocoteifolia</i> Liebm.
3.150 (S13)	Coníferas	48	18,8 ± 1,8	737,6 ± 137,2	<i>Abies hickelii</i> Flous & Gaussen, <i>Pinus ayacahuite</i> Ehrenb. ex Schltld.
	Encinos	0	0	0	-
3.250 (S14)	Coníferas	96	6,8 ± 0,4	265,3 ± 36,4	<i>Pinus hartwegii</i> Lindl.
	Encinos	0	0	0	-

Producción de hojarasca por grupo biológico (coníferas y encinos). Se registraron diferencias significativas ($P < 0,05$) en la producción de hojarasca entre las temporadas de colecta de material y a lo largo del gradiente altitudinal en los dos grupos biológicos analizados (Cuadro 2). En las coníferas las diferencias fueron en las primeras dos temporadas (temporada 1, enero y temporada 2, febrero-marzo) así como en altitudes menores a los 2.450 m, que fue donde se presentaron la mayor caída de acículas (Figura 2A). En el caso de los encinos se registró un patrón similar en cuanto a la temporalidad, ya que fue en las temporadas de enero-marzo (temporada 1-temporada 2) cuando se observó la mayor caída de hojarasca, hasta llegar a la temporada 4 (mayo-octubre) donde se obtuvieron valores cercanos a cero (Figura 2B).

Cuadro 2. ANCOVA para las diferencias en la producción de hojarasca entre temporadas y a lo largo del gradiente altitudinal para las coníferas y los encinos. * = $P < 0,05$; ** = $P < 0,01$; ns = no significativo.

Grupo biológico	Variable	gl	F	P
Coníferas	Temporada	3	2,951	<0,05*
	Altitud	1	3,996	<0,05*
	Temporada × Altitud	3	2,307	ns
Encinos	Temporada	3	4,274	<0,05*
	Altitud	1	7,178	<0,05*
	Temporada × Altitud	3	3,319	<0,05*

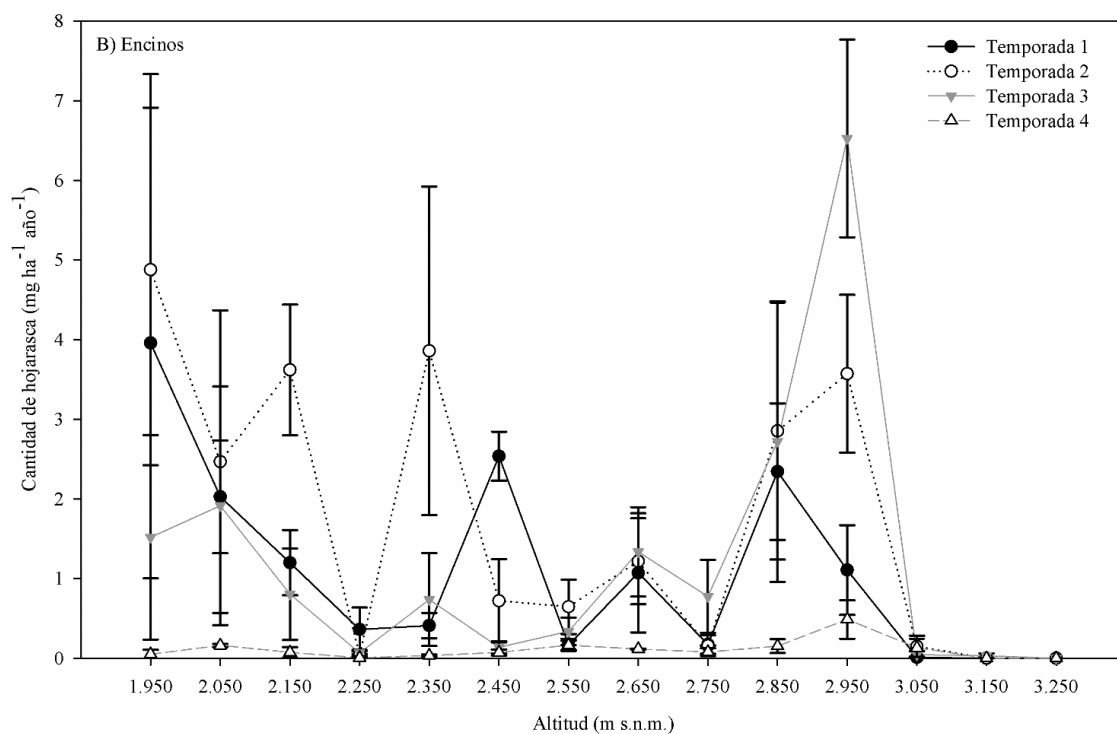
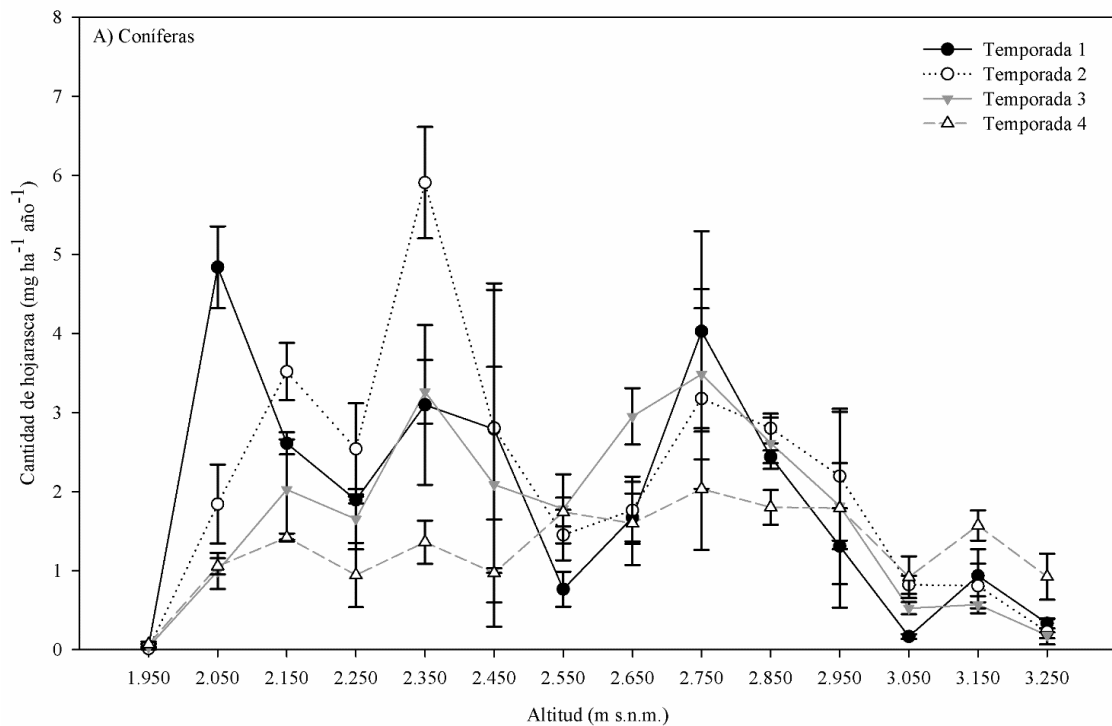


Figura 2. Cantidad de hojarasca ($\text{mg ha}^{-1} \text{año}^{-1}$) producida a lo largo del gradiente altitudinal y en las diferentes temporadas de colecta de material (temporada 1, enero; temporada 2, febrero-marzo; temporada 3, abril; temporada 4, mayo-octubre) para A) coníferas y B) encinos. Las barras representan a la desviación estándar.

En las coníferas no se observó correlación entre la cantidad de hojarasca y el número de días de colecta de material ($r_S = -0,21$, $P = 0,13$) o el número de individuos ($r_S = -0,35$, $P = 0,08$). En el caso de los encinos la correlación entre la cantidad de hojarasca y el número de días no fue significativa ($r_S = 0,06$, $P = 0,85$), pero la correlación fue positiva y significativa para el número de individuos ($r_S = 0,78$, $P < 0,05$), por lo que entre mayor es la cantidad de encinos, mayor es la producción de hojarasca.

Comparación en la producción de hojarasca entre coníferas y encinos. Solo se obtuvieron diferencias significativas entre coníferas y encinos en la cantidad de hojarasca producida en la temporada 4 (mayo-octubre) y en el área basal de los individuos (Cuadro 3). En la temporada 4 las coníferas tuvieron una producción de $1,29 \text{ mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ y los encinos tuvieron una producción cercana a cero con $0,10 \text{ mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ (Figura 3A). En cuanto al área basal las coníferas presentaron en promedio un área basal mayor que los encinos (Figura 3C).

Cuadro 3. Valores del estadístico t para evaluar las diferencias entre coníferas y encinos en la cantidad total de hojarasca, la cantidad de hojarasca por temporadas, la abundancia de individuos y el área basal. * = $P < 0,05$; ** = $P < 0,01$; ns = no significativo.

Variable	t	gl	P
Cantidad hojarasca temporada 1 _{enero}	1,63	25,13	ns
Cantidad hojarasca temporada 2 _{febrero-marzo}	0,65	25,59	ns
Cantidad hojarasca temporada 3 _{abril}	0,91	22,32	ns
Cantidad hojarasca temporada 4 _{mayo-octubre}	8,35	26,00	<0,05*
Cantidad hojarasca total	1,96	25,99	ns
Abundancia de individuos	-0,04	25,04	ns
Área basal	2,34	25,00	<0,05*

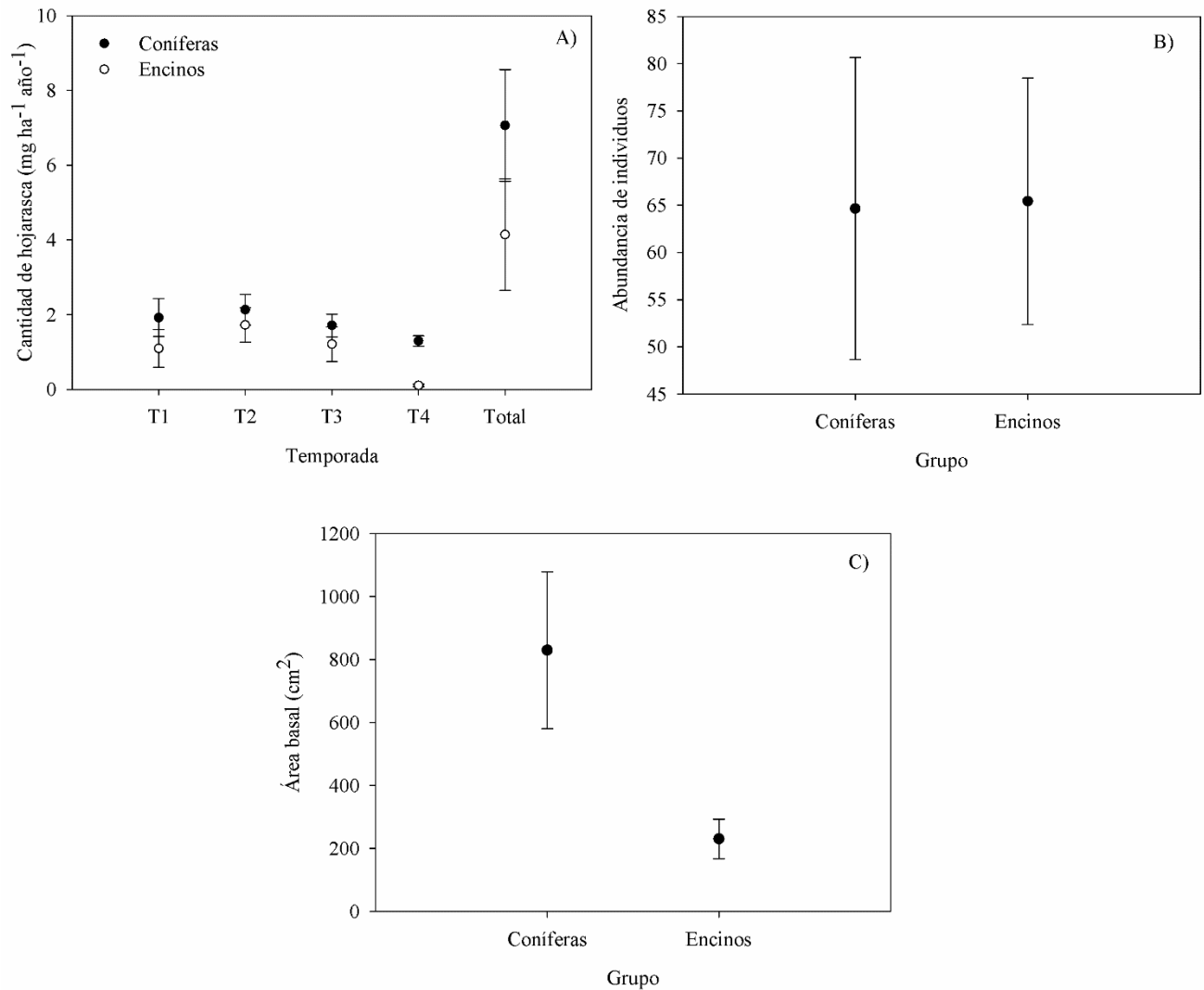


Figura 3. A) Cantidad de hojarasca producida promedio (mg ha⁻¹ año⁻¹) total y para cada una de las temporadas de colecta de material (T1, temporada 1, enero; T2, temporada 2, febrero-marzo; T3, temporada 3, abril; T4, temporada 4, mayo-octubre). B) Abundancia de individuos y C) área basal por grupo biológico. Las barras representan a la desviación estándar.

En cuanto a los tipos de vegetación no se observaron diferencias significativas en las producción de hojarasca (Cuadro 4), pero fue el bosque mixto el que presento mayor producción de hojarasca con 7,06 mg ha⁻¹ año⁻¹, seguido del bosque de encino con 6,33 mg ha⁻¹ año⁻¹ y finalmente el bosque de coníferas con 4,03 mg ha⁻¹ año⁻¹ (Figura 4).

Cuadro 4. ANdeVA para evaluar diferencias en la producción de hojarasca en los diferentes tipos de vegetación. * = $P < 0,05$; ** = $P < 0,01$; ns = no significativo.

	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F	<i>p</i>
Entre los tipos de vegetación	54,0	2	26,99	1,64	ns
Dentro de los tipos de vegetación	410,4	25	16,41		
Total	464,4	27			

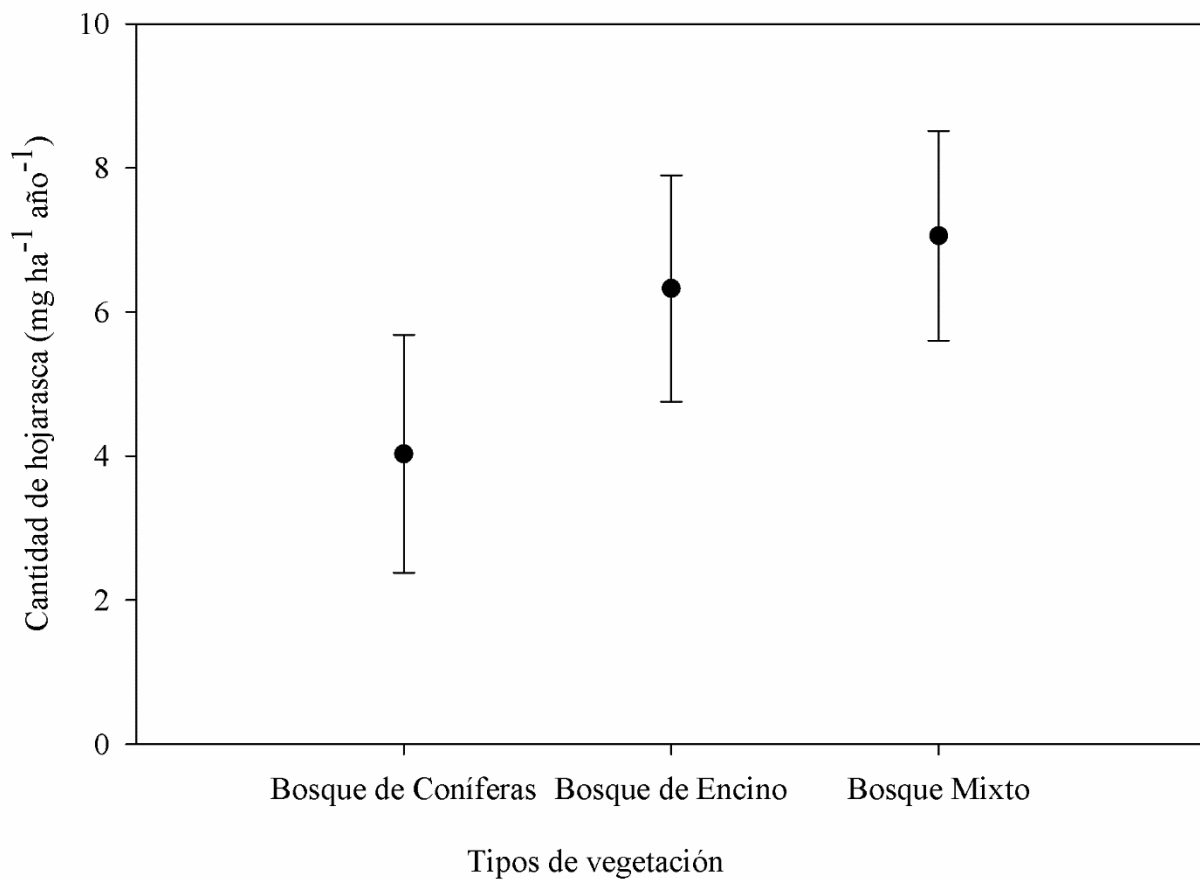


Figura 4. Valores promedio de la producción de hojarasca en los diferentes tipos de vegetación. Las barras representan a la desviación estándar.

Producción de hojarasca y variables ambientales-biológicas. De acuerdo a los MLG encontramos que para las coníferas la intensidad de disturbio tuvo un efecto positivo y significativo en la producción de hojarasca para todas las temporadas y para la producción total. La altitud y la

intensidad máxima de la precipitación tuvieron un efecto positivo y significativo en algunas temporadas (temporada 2 y 4). En tanto que, para los encinos, las variables ambientales (temperatura mínima promedio con un efecto negativo, intensidad promedio de la precipitación con un efecto positivo), y el número de individuos de encinos (con un efecto positivo) mostraron una relación con la producción de hojarasca (Cuadro 5).

Cuadro 5. Resultados de modelos lineales generalizados de la relación entre la producción de hojarasca en cada estación y total con variables biológicas y ambientales. E.E. = error estándar, Est. = valor estimado del efecto de la variable ambiental (pendiente de la curva, z = valor estadístico. * = $P < 0,05$; ** = $P < 0,01$; ns = no significativo.

Grupo	Temporada	Variable	Est.	E. E.	z	P
Coníferas	T1	Intensidad del disturbio	9.29	4.09	2.27	0.04*
	T2	Intensidad del disturbio	3.38	0.99	3.41	<0.01**
		Intensidad máxima de la precipitación	3.17	1.10	2.89	0.01*
	T3	Intensidad del disturbio	2.22	0.98	2.25	0.04*
	T4	Intensidad del disturbio	1.31	0.46	2.83	0.02*
		Altitud	6.25	1.81	3.46	<0.01**
	Total	Intensidad del disturbio	9.00	3.21	2.80	0.01*
Encinos	T1	Altitud	192.39	62.33	-3.09	<0.01*
		Temperatura mínima promedio	-17.06	7.77	-2.19	0.02*
	T2	Número de individuos de encinos	15.83	9.16	1.72	ns
		Temperatura mínima promedio	-10.71	5.69	-1.88	ns
		Intensidad promedio de la precipitación	55.17	25.57	2.16	0.03*
	T3	Número de individuos de encinos	17.50	8.99	1.94	<0.05*
		Temperatura mínima promedio	-10.50	3.79	-2.76	<0.01**
	T4	Número de individuos de encinos	11.44	14.82	0.77	ns
		Altitud	126.83	166.24	0.76	ns
	Total	Número de individuos de encinos	21.18	5.58	3.80	<0.01*
		Temperatura mínima promedio	-53.19	11.77	-4.52	<0.01*
Intensidad promedio de la precipitación		170.67	51.56	3.31	<0.01*	

DISCUSIÓN

En el área de estudio todas las especies de coníferas son árboles perennifolios, caso contrario al de las especies de encinos que son caducifolias (con la excepción de *Q. rugosa* que es considerada semicaducifolia). A pesar de que los encinos tienen pérdida total de hojas en cierta temporada del año (época de estiaje), las coníferas son el grupo biológico que registra el mayor aporte de hojarasca. Estas diferencias son más evidentes en la temporada de mayo-octubre (temporada 4), ya que en esa temporada las coníferas tienen una producción mayor que los encinos. Las diferencias en la producción de la temporada 4 pueden estar dadas por dos fenómenos asociados a la mayor precipitación que se registra en los bosques templados del área durante los meses de mayo-octubre: (1) los eventos de lluvia intensos desprenden acículas de los pinos (Pérez-Suárez *et al.* 2009) y (2) en esta temporada la pérdida de hojas de los encinos es de las más bajas del año debido a la mayor disponibilidad de agua (Williams-Linera *et al.* 1996, Pérez-Suárez *et al.* 2009).

Si bien es conocido que en los bosques caducifolios hay una producción de hojarasca mayor en la época seca, los bosques de coníferas presentan una producción continua de acículas en todo el año (Bhatti y Jassal 2014). En el presente estudio se registran picos de producción de hojarasca de coníferas en las temporadas 1 y 2 (enero-marzo), esto concuerda con lo reportado por otros estudios donde también observan picos de producción a lo largo del año (Huber y Oyarzún 1983, Pausas 1997, Guerrero-Campo *et al.* 1998, Portillo-Estrada *et al.* 2013, Zhang *et al.* 2014).

El número de días que se tardó en recolectar la hojarasca no tiene relación alguna con la cantidad de materia orgánica recolectada, ya que no se obtienen correlaciones ni significativas ni con valores de correlación positivos altos, por lo que a pesar de que el número de días de colecta de material fue distinto esto no influye en los resultados.

Estudios previos registran que la cantidad de hojarasca se relaciona con las condiciones ambientales (Bray y Gorham 1964, Berg y Meentemeyer 2001, Liu *et al.* 2004, Bhatti y Jassal 2014), siendo diferentes las variables que influyen en los bosques. Trabajos realizados con coníferas reportan que variables como la temperatura, la precipitación, la humedad o el viento son las que presentan influencia en la producción de hojarasca (Huber y Oyarzún 1983, Berg y Meentemeyer 2001, Liu *et al.* 2004, Roig *et al.* 2005, Gutiérrez *et al.* 2012, López-López *et al.* 2013, Reyes-Carrera *et al.* 2013). En el presente estudio se observa para los encinos que hay relaciones positivas y significativas en las diferentes temporadas evaluadas con variables como la abundancia de individuos y la intensidad de la precipitación. Por lo que entre mayor sea la cantidad de encinos y

la intensidad de la precipitación mayor será la cantidad de hojarasca producida. Un efecto contrario se observa con la temperatura mínima ya que se relaciona de forma negativa con la producción de hojarasca.

En el caso de las coníferas la intensidad de disturbio tiene un efecto positivo en la producción de hojarasca. Por lo que, en cuanto mayor sea la cantidad de tocones, mayor será la caída de acículas. Un mayor número de tocones es evidencia de la pérdida de individuos lo cual provoca cambios en las condiciones ambientales, por ejemplo: en una mayor incidencia de luz solar y en un aumento de la temperatura. En estudios previos observan que el aumento en las temperaturas se relaciona con una mayor producción de hojarasca en algunas especies de coníferas, por ejemplo en *Pinus sylvestris* L. (Kouki y Hokkanen 1992) y *Pinus greggii* Engelm. ex Parl. (Gutiérrez *et al.* 2012).

Como se observa en el presente estudio no todas las variables ambientales presentan una relación con la producción de hojarasca. Ejemplo de esto fue lo que se registra con la precipitación, donde a pesar de que existen diferencias en la cantidad de lluvia que en se precipita en los sitios, no se detecta la influencia de dicha variable en la cantidad de hojarasca producida ni para las coníferas ni para los encinos. Esto concuerda con reportes previos realizados en bosques templados donde no observan alguna relación entre la cantidad de hojarasca con la precipitación (Berg y Meentemeyer 2001, Zhou *et al.* 2007).

Estudios realizados en bosques templados en México han determinado que la producción de hojarasca en bosques mixtos es de $7,59 \pm 0,29 \text{ mg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$, en bosques de encino es de $6,58 \pm 0,27 \text{ mg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$ y en bosques de pino de $5,18 \pm 0,19 \text{ mg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$ (Rocha-Loredo *et al.* 2009). En el presente trabajo se observa un patrón muy similar, ya que el bosque mixto fue el que presenta mayor producción de hojarasca con $7,06 \text{ mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$, seguido del bosque de encino con $6,33 \text{ mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ y el bosque de coníferas que presenta el aporte más bajo con $4,03 \text{ mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$. Estos valores de producción son mayores a lo que se ha reportado para bosques de otras partes del mundo, ejemplo de ello son los valores de producción en bosques de coníferas de Europa y Asia donde reportan cantidades que van de los 1,84 a los 3,31 $\text{mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ (Liu *et al.* 2004).

Finalmente, retomando las hipótesis planteadas al inicio del presente estudio: 1) se observan diferencias en la producción de hojarasca entre las coníferas y los encinos, sin embargo, contrario a lo que se esperaba, fueron las coníferas las que presentan mayor producción de hojarasca. Esto se debió a que en una época del año los encinos no presentan pérdida de hojas, mientras que las coníferas tienen un recambio de acículas constante y picos en la caída de hojas por eventos

climáticos. Estos picos de producción en coníferas pueden llegar a sobrepasar la producción de hojarasca de encinos (Kim *et al.* 1996, Ramírez-Correa *et al.* 2007, Zapata *et al.* 2007). 2) Las condiciones ambientales si presentan una influencia en la producción de hojarasca, siendo las condiciones climáticas (temperaturas e intensidad de la precipitación) las que más influyen en la producción en los encinos al igual que las variables biológicas (número de individuos). Mientras que para las coníferas fue el disturbio ambiental el que tiene una relación más fuerte con la producción de hojarasca.

CONCLUSIONES

En el gradiente altitudinal analizado (1.950-3.250 m) a pesar de solo presentar 1.300 m de diferencia, es posible observar diferencias en las condiciones ambientales, ya que el sitio con la elevación más alta presenta la mayor precipitación y temperatura así como la intensidad de precipitación más baja que los sitios a altitudes menores. Este amplio rango en las condiciones ambientales en el gradiente altitudinal ha dado como resultado una riqueza de especies alta tanto de coníferas como de encinos.

La producción de hojarasca se relaciona con algunas condiciones ambientales, esto al presentar una mayor influencia en los encinos (temperatura e intensidad de la precipitación), mientras que para las coníferas es la intensidad del disturbio (número de tocones) la que mayor relación tiene con la producción de hojarasca.

Las coníferas son las que presentan mayor aporte de hojarasca al suelo, al tener picos de producción en ciertas épocas del año, mientras que los encinos de la zona de estudio al ser organismos caducifolios no presentan producción de hojarasca en la época de lluvias, debido a que es la temporada de producción de hojas nuevas, por esa razón en esa época su producción de hojarasca es prácticamente nula. Los bosques de la parte alta de la Sierra Norte de Oaxaca presentan valores de producción de hojarasca más elevados que lo reportado para otras partes del mundo, siendo los bosques mixtos los que mayor aporte tienen.

El conocimiento sobre la producción de hojarasca debería ser aplicado en los programas de manejo de los recursos forestales y ser considerado en las actividades de aprovechamiento forestal, como se observa en el presente estudio, la pérdida de coníferas o encinos podría significar grandes pérdidas en los aportes de materia orgánica a los ecosistemas.

CONTRIBUCIÓN DE AUTORES

Todos los autores contribuyeron a la conceptualización del estudio, la adquisición de datos (trabajo de campo), la redacción y la revisión del manuscrito. Nihai Flores-Galicia realizó el análisis estadístico y la interpretación de los datos. Erick Gutiérrez editó el documento. Irma Trejo se encargó de la adquisición de fondos para realizar el estudio. Todos los autores leyeron y aprobaron el manuscrito final.

FINANCIAMIENTO

Esta investigación formó parte del proyecto IN300515 del Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica, PAPIIT de la Universidad Nacional Autónoma de México.

AGRADECIMIENTOS

Este estudio forma parte del artículo requisito para obtener el grado de doctor de Erick Gutiérrez en el programa “Doctorado en Ciencias Biológicas, de la Universidad Nacional Autónoma de México”. Erick Gutiérrez agradece a CONACyT por la beca escolar para sus estudios de doctorado. Agradecemos a la M. en C. Rosa María Fonseca Juárez (Facultad de Ciencias, UNAM) por las determinaciones taxonómicas de los pinos y a la Dra. Susana Valencia Ávalos (Facultad de Ciencias, UNAM) por las determinaciones taxonómicas de los encinos. Agradecemos a la comunidad de Santa Catarina Lachatao y Santa María Yavesía su apoyo y su permiso para estudiar su territorio. El trabajo de campo fue asistido por Mónica Vázquez, Tania Fernández y Eribel Bello.

REFERENCIAS

- Álvarez-Arteaga G, NE García, P Krasilnikov, F García-Oliva. 2013. Almacenes de carbono en bosques montanos de niebla de la sierra norte de Oaxaca, México. *Agrociencia* 47:171-180.
- An JY, BB Park, JH Chun, A Osawa. 2017. Litterfall production and fine root dynamics in cool-temperate forests. *PLoS one* 12: e0180126. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0180126>
- Andivia E, M Fernández, J Vázquez-Piqué, A González-Pérez, R Tapias. 2010. Nutrients return from leaves and litterfall in a mediterranean cork oak (*Quercus suber* L.) forest in southwestern Spain. *European Journal of Forest Research* 129:5. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10342-009-0274-6>
- Berg B, V Meentemeyer. 2001. Litterfall in some European coniferous forests as dependent on climate: a synthesis. *Canadian Journal of Forest Research* 31:292-301. DOI: <https://doi.org/10.1139/x00-172>
- Bhatti JS, RS Jassal. 2014. Long term aboveground litterfall production in boreal jack pine (*Pinus banksiana*) and black spruce (*Picea mariana*) stands along the Boreal Forest Transect Case

- Study in western central Canada. *Ecoscience* 21:301-314. DOI: [https://doi.org/10.2980/21-\(3-4\)-3699](https://doi.org/10.2980/21-(3-4)-3699)
- Bigelow SW, CD Canham. 2015. Litterfall as a niche construction process in a northern hardwood forest. *Ecosphere* 6:1-14. DOI: <https://doi.org/10.1890/ES14-00442.1>
- Bray J, E Gorham. 1964. Litter production in forests of the world. In Cragg JB ed. *Advances in ecological research*. Academic Press, Elsevier. p. 101-157. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0065-2504\(08\)60331-1](https://doi.org/10.1016/S0065-2504(08)60331-1)
- Calcagno V, C de Mazancourt. 2010. glmulti: an R package for easy automated model selection with (generalized) linear models. *Journal of Statistical Software* 34(12):1–29. DOI: <https://doi.org/10.18637/jss.v034.i12>
- Frazer G.W, C Canham, K Lertzman. 1999. Gap Light Analyzer (GLA), Version 2.0: Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs, users manual and program documentation. Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia, and the Institute of Ecosystem Studies, Millbrook, New York.
- Gaspar-Santos ES, M González-Espinosa, N Ramírez-Marcial, JD Álvarez-Solís. 2015. Acumulación y descomposición de hojarasca en bosques secundarios del sur de la Sierra Madre de Chiapas, México. *Bosque* (Valdivia) 36:467-480. DOI: <http://dx.doi.org/10.4067/S0717-92002015000300013>
- Gómez-Mendoza L, L Galicia, R Aguilar-Santelises. (2008). Sensibilidad de grupos funcionales al cambio climático en la Sierra Norte de Oaxaca, México. *Investigaciones geográficas* 67:76-100.
- Guerrero-Campo J, J Camarero, E Gutiérrez. 1998. Crecimiento estacional y caída de acículas en *Pinus sylvestris* y *P. uncinata*. *Forest Systems* 7:155-172.
- Gutiérrez MH, J Méndez, C Flores, JA Ramírez, BN Gutiérrez. 2012. Caída de hojarasca en plantaciones de *Pinus greggii* Engelm. y *Pinus cembroides* Zucc., en Coahuila, México. *Revista fitotecnica mexicana* 35:123-133.
- Huber A, C Oyarzún. 1983. Producción de hojarasca y sus relaciones con factores meteorológicos en un bosque de *Pinus radiata* (D. Don.). *Bosque* 5:1-11.
- Kim C, TL Sharik, MF Jurgensen. 1996. Litterfall, nitrogen and phosphorus inputs at various levels of canopy removal in oak and pine stands in northern lower Michigan. *American Midland Naturalist* 195-204. DOI: <https://doi.org/10.2307/2426702>
- Kouki J, T Hokkanen. 1992. Long-term needle litterfall of a Scots pine *Pinus sylvestris* stand: relation to temperature factors. *Oecologia* 89:176-181. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00317216>
- Liu C, CJ Westman, B Berg, W Kutsch, GZ Wang, R Man, H Ilvesniemi. 2004. Variation in litterfall-climate relationships between coniferous and broadleaf forests in Eurasia. *Global Ecology and Biogeography* 13:105-114. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1466-882X.2004.00072.x>
- López-López JD, J Méndez, JA Nájera-Luna, J Cerano-Paredes, JD Flores-Flores, JA Nájera-Castro. 2013. Producción de hojarasca en *Pinus halepensis* Mill. y *Pinus cembroides* Zucc. y su relación con algunos factores climáticos. *Agrociencia* 47:497-510.
- Marks JC. 2019. Revisiting the fates of dead leaves that fall into streams. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 50(1):547–568. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110218-024755>
- Oksanen J, GL Simpson, FG Blanchet, R Kindt, P Legendre, PR Minchin, R O’Hara, P Solymos, MH Stevens, M Szoecs, H Wagner, M Barbour, M Bedward, B Bolker, D Borcard, G Carvalho, M Chirico, M Caceres, S Durand, H Evangelista, R FitzJohn, M Friendly, B Furneaux, G

- Hannigan, O Mark, M Hill, L Lahti, D McGlenn, M Ouellette, E Ribeiro, T Smith, A Stier, C Ter, J Weedon. 2013. Package ‘Vegan’. Community Ecology Package. <https://cran.r-project.org/package=vegan>
- Ortiz-Martínez T, S Gallina, M Briones-Salas, G González. 2005. Densidad poblacional y caracterización del hábitat del venado cola blanca (*Odocoileus virginianus oaxacensis*, Goldman y Kellog, 1940) en un bosque templado de la sierra norte de Oaxaca, México. *Acta zoológica mexicana* 21:65-78.
- Pausas JG. 1997. Litterfall and litter decomposition in *Pinus sylvestris* forests of the eastern Pyrenees. *Journal of vegetation science* 8:643-650. DOI: <https://doi.org/10.2307/3237368>
- Pérez-Suárez M, J Arredondo-Moreno, E Huber-Sannwald, J Vargas-Hernández. 2009. Production and quality of senesced and green litterfall in a pine–oak forest in central-northwest Mexico. *Forest Ecology and Management* 258:1307-1315. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.06.031>
- Piña E, I Trejo. 2014. Densidad poblacional y caracterización de hábitat del venado cola blanca en un bosque templado de Oaxaca, México. *Acta zoológica mexicana* 30:114-134.
- Portillo-Estrada M, JF Korhonen, M Pihlatie, J Pumpanen, AK Frumau, L Morillas, T Tosens, Ü Niinemets. 2013. Inter-and intra-annual variations in canopy fine litterfall and carbon and nitrogen inputs to the forest floor in two European coniferous forests. *Annals of forest science* 70:367-379. DOI: <https://doi.org/10.1007/s13595-013-0273-0>
- Quichimbo P, D Veintimilla, Y Carrión, L Jiménez. 2016. Litterfall production under pine plantations in the southern Andes region of Ecuador. *Enfoque* 7:14-25. DOI: <https://doi.org/10.29019/enfoqueute.v7n3.102>
- Ramírez-Correa JA, CM Zapata-Duque, JD León-Peláez, MI González-Hernández. 2007. Caída de hojarasca y retorno de nutrientes en bosques montanos andinos de Piedras Blancas, Antioquia, Colombia. *Interciencia* 32:303-311.
- Ramírez-Ponce A, J Allende-Canseco, MA Morón. 2009. Fauna de coleópteros lamelicornios de Santiago Xiacui, Sierra Norte, Oaxaca, México. *Acta zoológica mexicana* 25:323-343.
- Rapp M, I Santa-Regina, M Rico, HA Gallego. 1999. Biomass, nutrient content, litterfall and nutrient return to the soil in Mediterranean oak forests. *Forest Ecology and Management* 119:39-49. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(98\)00508-8](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(98)00508-8)
- Reyes-Carrera SA, J Méndez-González, JA Nájera-Luna, J Cerano-Paredes. 2013. Producción de hojarasca en un rodal de *Pinus cembroides* Zucc. en Arteaga, Coahuila, México y su relación con las variables climáticas. *Revista Chapingo. Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* 19:147-155.
- Rocha-Loredo AG, N Ramírez-Marcial. 2009. Producción y descomposición de hojarasca en diferentes condiciones sucesionales del bosque de pino-encino en Chiapas, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 84:1-12.
- Roig S, M del Río, I Cañellas, G Montero. 2005. Litterfall in Mediterranean *Pinus pinaster* Ait. stands under different thinning regimes. *Forest Ecology and Management* 206:179-190. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.10.068>
- Shin CH, HY Won, HT Mun. 2011. Litter production and nutrient input via litterfall in *Quercus mongolica* forest at Mt. Worak National Park. *Journal of Ecology and Environment* 34:107-113. DOI: <https://doi.org/10.5141/JEFB.2011.013>
- Vitousek PM, G Gerrish, DR Turner, LR Walker, D Mueller-Dombois. 1995. Litterfall and nutrient cycling in four Hawaiian montane rainforests. *Journal of Tropical Ecology* 11:189-203. DOI: <https://doi.org/10.1017/S0266467400008634>

- Williams-Linera G, J Tolome, C Forest, LM Forest. 1996. Litterfall, temperate and tropical dominant trees, and climate in a mexican lower Montane Forest. *Biotropica* 28(4):649–656. DOI: <https://doi.org/10.2307/2389051>
- Zacarías-Eslava Y, RF Castillo. 2010. Comunidades vegetales templadas de la Sierra Juárez, Oaxaca: pisos altitudinales y sus posibles implicaciones ante el cambio climático. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 87:13-28.
- Zapata CM, JA Ramírez, JD León, MI González. 2007. Producción de hojarasca fina en bosques alto andinos de Antioquia, Colombia. *Revista Facultad Nacional de Agronomía Medellín* 60:3771-3784.
- Zhang H, W Yuan, W Dong, S Liu. 2014. Seasonal patterns of litterfall in forest ecosystem worldwide. *Ecological Complexity* 20:240-247. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2014.01.003>
- Zhou G, L Guan, X Wei, D Zhang, Q Zhang, J Yan, D Wen, J Liu, S Liu, Z Huang, G Kong, J Mo, Q Yu. 2007. Litterfall production along successional and altitudinal gradients of subtropical monsoon evergreen broadleaved forests in Guangdong, China. *Plant Ecology* 188:77-89. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11258-006-9149-9>
- Zhou Y, J Su, IA Janssens, G Zhou, C Xiao. 2014. Fine root and litterfall dynamics of three Korean pine (*Pinus koraiensis*) forests along an altitudinal gradient. *Plant and soil* 374:19-32. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11104-013-1816-8>

Capítulo IV. La respuesta de *Abies hickelii* a los factores ambientales en el sur de México



Aceptado en la revista *Madera y Bosques*, (en espera de publicación):

Gutiérrez, E. y Trejo, I. La respuesta de *Abies hickelii* a los factores ambientales en el sur de México

La respuesta de *Abies hickelii* a los factores ambientales en el sur de México
The response of *Abies hickelii* to environmental factors in the south of Mexico

Erick Gutiérrez ^{a,*} e Irma Trejo ^b

^a. Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, Unidad de Posgrado, Circuito de Posgrados, Ciudad Universitaria, Coyoacán, 04510, Mexico City, Mexico. ORCID: 0000-0002-7431-2934

* Corresponding author: erick_eduardo@ciencias.unam.mx

^b Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México, Circuito de la Investigación Científica, Ciudad Universitaria, Coyoacán, 04510, Mexico City, Mexico. ORCID: 0000-0002-3199-6328. itrejo@geografia.unam.mx

Resumen

Las condiciones ambientales influyen en los diferentes procesos ecológicos y etapas de desarrollo de las especies vegetales, como la dispersión, el banco de semillas en el suelo y la germinación. Por lo que es de relevancia abordar esos aspectos para las especies que se encuentran bajo una categoría de riesgo, como es *Abies hickelii*. Este estudio tuvo como objetivo explorar si existe una relación entre los individuos adultos y por reclutamiento, la lluvia de semillas, la germinación y la supervivencia con las condiciones ambientales (climáticas, edáficas, topográficas y lumínicas) en la Sierra Norte Oaxaca, México. Los resultados muestran que en los sitios de mayor altitud (3 150m) la especie tiene una mayor densidad de adultos y plántulas, así como un mayor porcentaje de germinación en comparación con los sitios de menor altitud (2 850m). La abundancia de individuos adultos y por reclutamiento de *A. hickelii* está relacionada con la apertura del dosel y la intensidad máxima de las precipitaciones. La producción de semillas está relacionada con la precipitación anual, mientras que para la germinación y la supervivencia no se observó ninguna relación con las variables analizadas. En este estudio se consideraron diferentes aspectos del ciclo de vida de *A. hickelii* y su relación con las condiciones donde se establecen. De esta manera, se puede conocer cuáles son las variables ambientales fundamentales en cada etapa de desarrollo, información que es necesaria para especies como la analizada en este estudio, ya que es una especie endémica y en peligro de extinción.

Palabras clave:

Vegetación, temperatura, precipitación, suelo, humedad, apertura del dosel.

Abstract

Environmental conditions influence the different stages of plant species development, such as dispersal, seed bank in soil, and germination. Making it relevant to address these issues primarily for species under a risk category, as is *Abies hickelii*. This study aimed to explore whether there is a relation between adults and recruitment density, seed rainfall, germination, and survival with the environmental conditions (climatic, soil, topography, and light) in the Sierra Norte in the state of Oaxaca, Mexico. The results show that at the highest elevation sites (3 150m) the species has a higher density of adult and seedlings, as well as a higher germination rate compared to lower elevation sites (2 850m). The abundance of adult and recruitment individuals of *A. hickelii* is related to canopy opening and the maximum intensity of precipitation. Seed production is related to annual precipitation, while for germination and survival no relationship was observed with the variables analyzed. This study considered different aspects of the life cycle of *A. hickelii* and its relationship with the conditions where they are established. In this way, it is possible to know which of the environmental variables are fundamental in each stage of development, information that is necessary for species like the one analyzed in this study, since it is an endemic and endangered species.

Keywords:

Vegetation, temperature, precipitation, soil, humidity, canopy opening.

Introducción

Las especies tienen tolerancias ecológicas únicas en las cuales llevan a cabo su ciclo de vida (Bewley y Krochko 1982). Si bien entre las especies se pueden compartir ciertas similitudes en algunas condiciones, cada una presentará en un conjunto características propias. Algunas presentan tolerancias ecológicas amplias al poder establecerse en un amplio rango de condiciones y por otro lado existen especies con tolerancias ecológicas reducidas las cuales tendrán condiciones específicas para desarrollarse. Esto último sería el caso de las especies con distribución restringida. Las diferencias en las condiciones ambientales entre especies pueden observarse en el establecimiento de individuos adultos (Gómez *et al.*, 2011; Guitérrez y Trejo, 2014), en los requerimientos germinativos (Martínez-Villegas *et al.*, 2018; Pearson *et al.*, 2002), también como en los

requerimientos regenerativos (Quiroz *et al.*, 2019), por lo que para determinar las condiciones ambientales preferenciales de cualquier especie hay que tener en cuenta las diferentes etapas del ciclo vital de la misma.

El conocer las tolerancias ecológicas es de importancia desde el ámbito de la conservación o restauración de las poblaciones o en aspectos de manejo de los recursos (Wahid *et al.*, 2007). De esta manera es fundamental conocer las condiciones ambientales donde se desarrollan, especialmente para las especies que se encuentren bajo una categoría de riesgo, sobre todo por las presiones bajo las que se encuentran sometidas (Alexander, 2000). Es importante conocer cada aspecto del ciclo de vida de los especies, ya que al igual que las tolerancias ecológicas, pueden presentar estrategias particulares, ejemplo de esto son las plantas que pueden presentar estrategias de reproducción, germinación, reclutamiento, sobrevivencia, dispersión o regeneración únicas (Bonte *et al.*, 2012; Catorci *et al.*, 2012; Oda *et al.*, 2016; Pijl, 1982).

Abies hickelii Flous & Gausson es una especie endémica para el sur México (Oaxaca, Chiapas, Guerro y Veracruz) (Gernandt y Pérez-de la Rosa, 2014; Strandby *et al.*, 2009), que además se encuentra bajo la categoría de peligro de extinción de acuerdo a Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010 sobre la protección ambiental y de especies nativas de México (Semarnat, 2010) y a la lista roja de especies amenazadas del IUCN (Farjon, 2013). Se desarrolla en climas templados fríos (Encina-Domínguez *et al.* 2008), en altitudes elevadas (2 500-3 600 m s. n. m. (metros sobre el nivel del mar) (Andersen *et al.*, 2006; Ávila-Bello y López-Mata, 2001; Farjon, 1990), en terrenos accidentados y bajo condiciones de alta humedad (Ávila-Bello y López-Mata, 2001; Guitérrez y Trejo, 2014). En ese intervalo altitudinal de distribución es posible que la especie tenga preferencias por ciertas condiciones que favorezcan su establecimiento, desarrollo y reproducción. Sin embargo, hasta el momento no existen estudios que de manera conjunta hayan evaluado las condiciones que favorecen a la especie en diferentes etapas de desarrollo.

Una de las regiones en México donde se distribuye *A. hickelii* es la Sierra Norte de Oaxaca, región que forma parte de la provincia biogeográfica de la Sierra Madre del Sur y se caracteriza por tener un relieve montañoso muy accidentado (Álvarez-Arteaga *et al.*, 2013; Ortiz-Martínez *et al.*, 2005). La Sierra Norte de Oaxaca es una zona de gran importancia florística, ya que presenta una alta riqueza de especies atribuida a la gran heterogeneidad de hábitats (Gómez-Mendoza *et al.*, 2008; Ramírez-Ponce *et al.*, 2009; Zacarías-Eslava y Castillo, 2010). En la región, los bosques del municipio de Santa María Yavesía son los que se encuentran mejor conservados, esto debido a la

resistencia histórica de sus habitantes a realizar actividades de extracción intensiva de la madera (Mathews 2009; Mitchell 2008). Por lo que actualmente las comunidades humanas que habitan en la zona dependen en gran medida de los bosques a través de actividades ecoturísticas (Zacarías-Eslava y Castillo, 2010).

Objetivos

El objetivo principal del presente trabajo fue conocer si existe una relación entre la abundancia de individuos adultos y por reclutamiento, la lluvia de semillas, el banco de semillas en el suelo, la germinación y la sobrevivencia de *A. hickelii* con las condiciones ambientales donde se desarrolla en la Sierra Norte de Oaxaca, México.

Materiales y métodos

Área de estudio

El presente estudio se realizó en el municipio de Santa María Yavesía perteneciente al estado de Oaxaca, México. De acuerdo a muestreos previos que hemos realizado en la zona de estudio se conoce que *A. hickelii* se encuentra principalmente de los 2 800m a los 3 200m. Por esta razón se seleccionaron cuatro sitios a lo largo del gradiente altitudinal de distribución de esta especie. Los sitios se colocaron cada 100 metros de altitud (S1 (2 850m), S2 (2 950m), S3 (3 050m) and S4 (3 150m) (Figura 1).

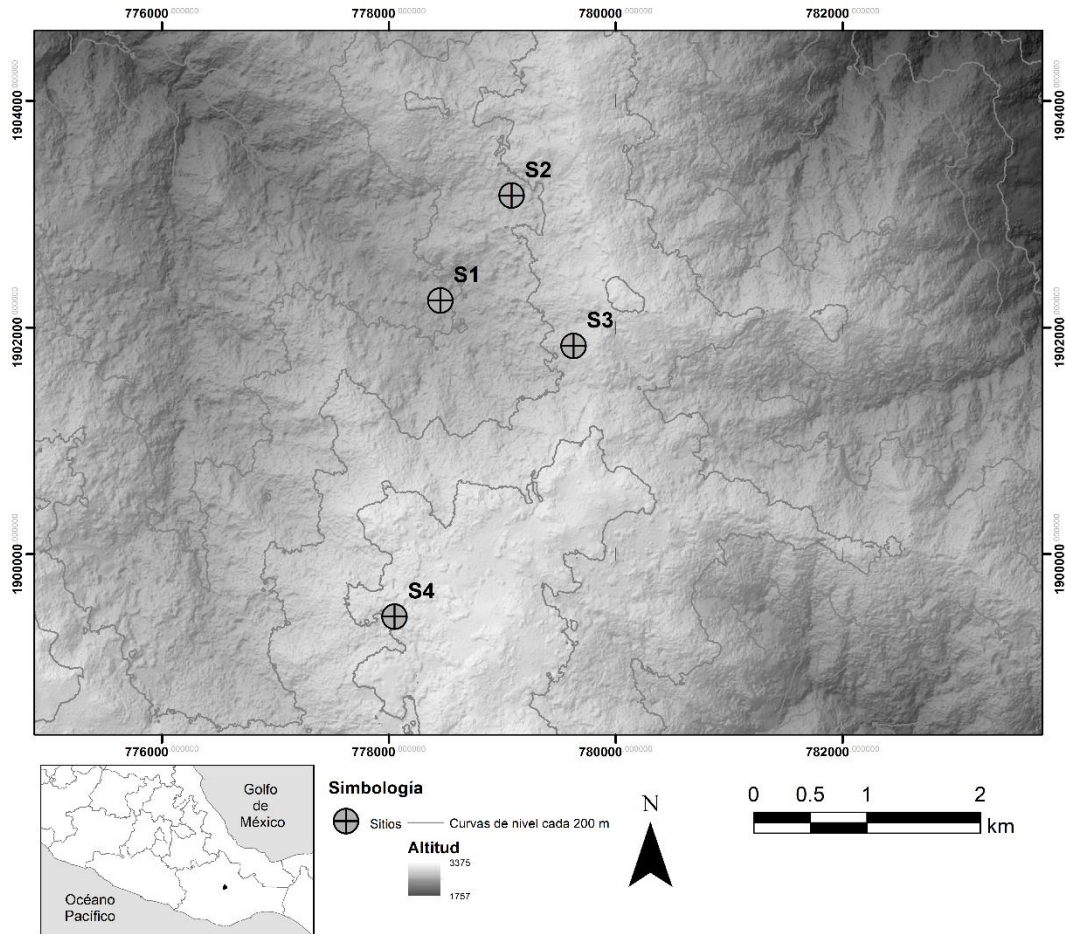


Figura 1. Ubicación de los sitios de muestreo en Oaxaca, México.

Variables biológicas

Abundancia de individuos adultos

En cada sitio se consideró una parcela circular de 1000m² (0.1ha) en la cual se tomaron mediciones como el diámetro normalizado (DN, 1.30 metros) y la altura de todos aquellos individuos arbóreos ≥ 2.5 cm de DN. Se realizaron colectas para su posterior determinación, la cual se realizó por medio de comparaciones con ejemplares de herbario y con la ayuda de los expertos de cada grupo taxonómico.

Abundancia de individuos por reclutamiento

Dentro de cada una de las parcelas circulares de muestreo de 0.1ha se estableció una parcela circular de 100m², donde se midió la altura de todos los individuos arbóreos menores a 1.30m. *Abundancia de semillas por lluvia de semillas*

En cada sitio de muestreo se colocaron 3 mallas de plástico de 1.85m x 1.85m con 35% (<1.5mm) de apertura. Las mallas se colocaron a una distancia de 8.7 metros del centro del sitio de muestreo y con una separación de 60 grados entre cada malla. Durante el periodo de enero de 2015 a marzo de 2016 (425 días en total) se recogieron todas las semillas de cada malla (t1, enero-febrero 2015; t2, marzo-abril 2015; t3, mayo-julio 2015; t4, agosto-octubre 2015; t5, noviembre-enero 2016; t6, febrero-marzo 2016) para su posterior identificación y conteo.

Abundancia de individuos por germinación y su sobrevivencia

Para determinar si las semillas dispersadas potencialmente pueden germinar en los diversos sitios y conocer si la germinación se relaciona con las condiciones ambientales y los disturbios, primero se determinó el porcentaje de germinación. Las semillas que se obtuvieron de dos fechas de colecta (t1, enero-febrero 2015; y t2, marzo-abril 2015) se colocaron en charolas de germinación de 5cm x 5cm con una profundidad de 10cm, en cada cámara se colocaron 4 semillas del mismo sitio de muestreo. Todas las semillas estuvieron bajo un riego constante cada tercer día en un invernadero. El sustrato en el cual se sembraron dependió del sitio de muestro al cual pertenecían, ya que se sembraron en el mismo tipo de suelo del lugar donde se colectaron. Para ello y para evitar que otras semillas se encontraran en el sustrato, el suelo se tamizó por lo que se separó de todo aquel material mayor a 1. mm con un tamiz metálico.

Las charolas estuvieron bajo un riego constante cada tercer día en un invernadero dependiente de las condiciones ambientales del lugar en la región de estudio. Se realizaron dos conteos de los individuos arbóreos que germinaron, el primer conteo se realizó en julio de 2015 (50 días de haber sido sembradas) y el segundo conteo se realizó en octubre de 2015 (146 días de haber sido sembradas). Estos dos conteos permitieron conocer el porcentaje de germinación y de sobrevivencia en los primeros meses de desarrollo de *A. hickelii*, *Pinus* spp., *Quercus* spp. y otras latifoliadas.

Abundancia de semillas por banco de semillas en el suelo

Dentro de cada una de las parcelas de muestreo de 1000m² se tomaron 3 muestras de suelo superficial de 20cm x 20cm con una profundidad de 5cm. La primera muestra se tomó en una dirección aleatoria y a una distancia de 8.7 metros del centro de la parcela y las dos muestras restantes se tomaron a una distancia de 15 metros de la primera muestra de tal manera que las tres muestras estuvieran separadas por la misma distancia. Cada una de las muestras se colocaron en charolas de plástico y estuvieron bajo un riego constante cada tercer día en un invernadero.

Variables ambientales

Variables climáticas

Para obtener los datos climáticos se colocaron registradores de temperatura (°C), precipitación (mm) y humedad relativa (%). Para la temperatura y la humedad relativa se utilizaron sensores HOBO® modelo Pro V2, para la precipitación se utilizaron pluviómetros Data Logger marca HOBO® Modelo Normalizado de 200 cm² de superficie de recogida. Un sensor y un pluviómetro se colocaron en el centro de cada sitio de muestreo de enero de 2015 a marzo de 2016. Se calcularon sus valores promedio y sus valores máximos y mínimos, en el caso de la precipitación se determinó la cantidad de lluvia (en mm por día) y se calculó la intensidad de los eventos de lluvia en milímetros por hora (mm h⁻¹).

Variables edáficas

Los factores edáficos que se consideraron fueron la profundidad del mantillo (cm), la temperatura (°C) y la humedad (%), para estas dos últimas variables se tomaron a una profundidad de 5 cm, para todas las mediciones edáficas se realizaron 3 repeticiones en lugares aleatorios dentro de la parcela de 1000m² en cada sitio de muestreo. Estas variables se midieron cada vez que se recolectaban las semillas (t1, enero-febrero 2015; t2, marzo-abril 2015; t3, mayo-julio 2015; t4, agosto-octubre 2015; t5, noviembre-enero 2016; t6, febrero-marzo 2016). La profundidad del mantillo fue medido con un flexómetro, la temperatura se registró con un termómetro de suelo marca HANNA® y para la humedad se utilizó un medidor de humedad del suelo marca EXTECH®.

Variables de relieve

En campo se registró la altitud, la pendiente y la orientación de la ladera. La altitud se registró con un GPS marca GARMIN®, la pendiente se midió con un clinómetro y la orientación de la ladera con una brújula. El registro de estas variables se realizó en enero de 2015.

Variables lumínicas

Para los factores de luz, analizamos fotografías hemisféricas tomadas con una cámara digital acoplada a un objetivo tipo "ojo de pescado" para calcular la apertura del dosel (% de apertura). Analizamos seis fotos por sitio, tres para la temporada de lluvias y tres para la temporada de secas. En la zona de estudio, la temporada de lluvias va de mayo a octubre, y la temporada de secas va de noviembre a abril. Tomamos fotos en octubre para la estación de lluvias y en febrero para la estación seca. Analizamos las fotos con el programa Gap Light Analyzer program (Frazer et al. 1999).

Análisis estadísticos

Se realizó una prueba de chi-cuadrado de independencia (χ^2) para evaluar si existen diferencias en la abundancia de individuos por reclutamiento de *A. hickelii* y otras especies arbóreas (*Pinus* spp., *Quercus* spp. y otras latifoliadas). Los valores de significancia superiores a $p > 0.05$ indican que las variables eran independientes, sugiriendo la ausencia de diferencias en el reclutamiento. Por otro lado, los valores de significancia inferiores a $p < 0.05$ sugieren diferencias en el reclutamiento. Para estos casos, se realizaron las pruebas post-hoc de residuos ajustados de Haberman (Haberman 1973), que proporcionan valores positivos y negativos. Los valores cercanos a cero reflejan una asociación nula. Los valores de residuos ajustados superiores a +1.96 indican un mayor reclutamiento, y los valores inferiores a -1.96 indican un menor reclutamiento. (Santolaria et al. 2011).

Para determinar la existencia de diferencias en la cantidad de semillas obtenidas por la lluvia de semillas entre los sitios y el periodo de tiempo de colecta del material biológico se realizó un análisis de varianza (ANOVA) de medidas repetidas, y para descartar que la cantidad de semillas obtenidas depende del número de días que fue el periodo de colecta se realizó una prueba de correlación de Spearman (ρ).

Para evaluar las de diferencias en germinación y sobrevivencia entre cada sitio de muestreo se realizaron análisis de varianza (ANOVA), en el caso que se obtuvieran diferencias significativas ($p < 0.05$) se realizaron la prueba de Tukey para identificar entre cuales sitios si hay diferencias. Para conocer si existen diferencias en la germinación y en la sobrevivencia entre las temporadas de colecta en cada sitio se realizaron pruebas de Levene y de t de Student.

Se realizó un análisis de componentes principales (PCA) para determinar cuáles variables son las que mayor influencia presentan para los sitios analizados. Finalmente, las variables obtenidas por el PCA se utilizaron para realizar un análisis de correspondencia canónica (CCA), esto para explorar la relación entre las condiciones ambientales y las variables biológicas. Todos los análisis estadísticos se realizaron con el programa R versión 3.6.1 (R Core Team 2019).

Resultados

Abundancia de individuos adultos

El mayor número de individuos adultos de *A. hickelii* se registró (47 individuos) a los 3 150 m (S4), mientras que en el sitio de menor altitud (2 850 m, S1) sólo se registraron 3 individuos, acompañados de una mayor abundancia de individuos del género *Pinus* (Figura 2a). En términos de dominancia, *A. hickelii* ocupa la mayor área basal en los sitios con más altitud (Figura 2b). Los árboles más altos

registrados corresponden a individuos de los géneros *Pinus* y *Quercus*, excepto en el sitio de mayor altitud, donde los individuos de *A. hickelii* presentan las mayores alturas medias (Figura 2c). En los sitios de mayor altitud, la abundancia de árboles y arbustos disminuye y en altitudes superiores a los 3 150 m, donde ya no se encuentran especies de encinos (*Quercus* spp.) en estos sitios (Tabla 1).

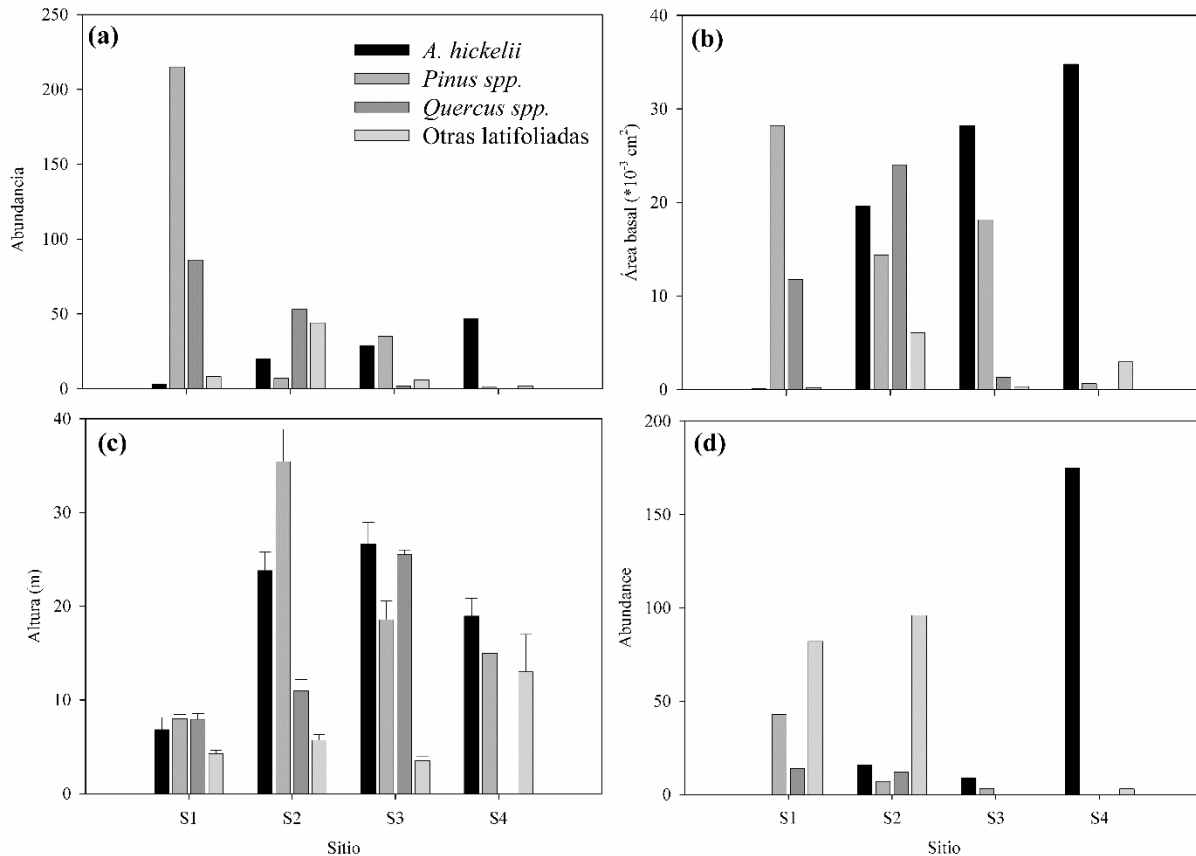


Figura 2. (a) Abundancia de individuos adultos, (b) áreas basales, (c) alturas medias, y (d) abundancia de individuos por reclutamiento para *A. hickelii*, *Pinus* spp, *Quercus* spp, y otras latifoliadas en cada sitio.

Tabla 1. Especies de árboles y arbustos presentes en los sitios de muestreo.

Altitud	Grupo biológico	Especies
2 850	<i>Abies</i>	<i>Abies hickelii</i>
	<i>Pinus</i>	<i>Pinus ayacahuite</i>

		<i>Pinus patula</i> var. <i>longipedunculata</i>
		<i>Pinus pseudostrabus</i> var. <i>pseudostrabus</i>
	<i>Quercus</i>	<i>Quercus crassifolia</i>
		<i>Quercus ocoteaefolia</i>
	Otras latifoliadas	<i>Comarostaphylis discolor</i>
2 950	<i>Abies</i>	<i>Abies hickelii</i>
	<i>Pinus</i>	<i>Pinus ayacahuite</i>
		<i>Pinus pseudostrabus</i> var. <i>pseudostrabus</i>
	<i>Quercus</i>	<i>Quercus affinis</i>
		<i>Quercus crassifolia</i>
		<i>Quercus glabrescens</i>
	Otras latifoliadas	<i>Comarostaphylis discolor</i>
		<i>Litsea glaucenscens</i>
		<i>Lonicera mexicana</i>
		<i>Oreopanax xalapensis</i>
		<i>Prunus serotina</i>
3 050	<i>Abies</i>	<i>Abies hickelii</i>
	<i>Pinus</i>	<i>Pinus ayacahuite</i>
	<i>Quercus</i>	<i>Quercus laurina</i>
		<i>Quercus ocoteaefolia</i>
	Otras latifoliadas	<i>Comarostaphylis discolor</i>
3 150	<i>Abies</i>	<i>Abies hickelii</i>
	<i>Pinus</i>	<i>Pinus ayacahuite</i>
	Otras latifoliadas	<i>Arbutus xalapensis</i>

Abundancia de individuos por reclutamiento

Se observa un mayor número de individuos por reclutamiento a mayor altitud (S4, con 175 individuos), mientras que en el sitio más bajos no se encontró reclutamiento (Figura 2d). La altura de los individuos por reclutamiento varía entre los sitios analizados. A 3 150m (S4), la altura de los individuos oscila entre 0.1 y 130cm; a los 3 050m (S3) se encontraron individuos de 20 a 80cm, y a 2 950 m (S2) se encontraron individuos de 10 a 40 cm (Figura 3).

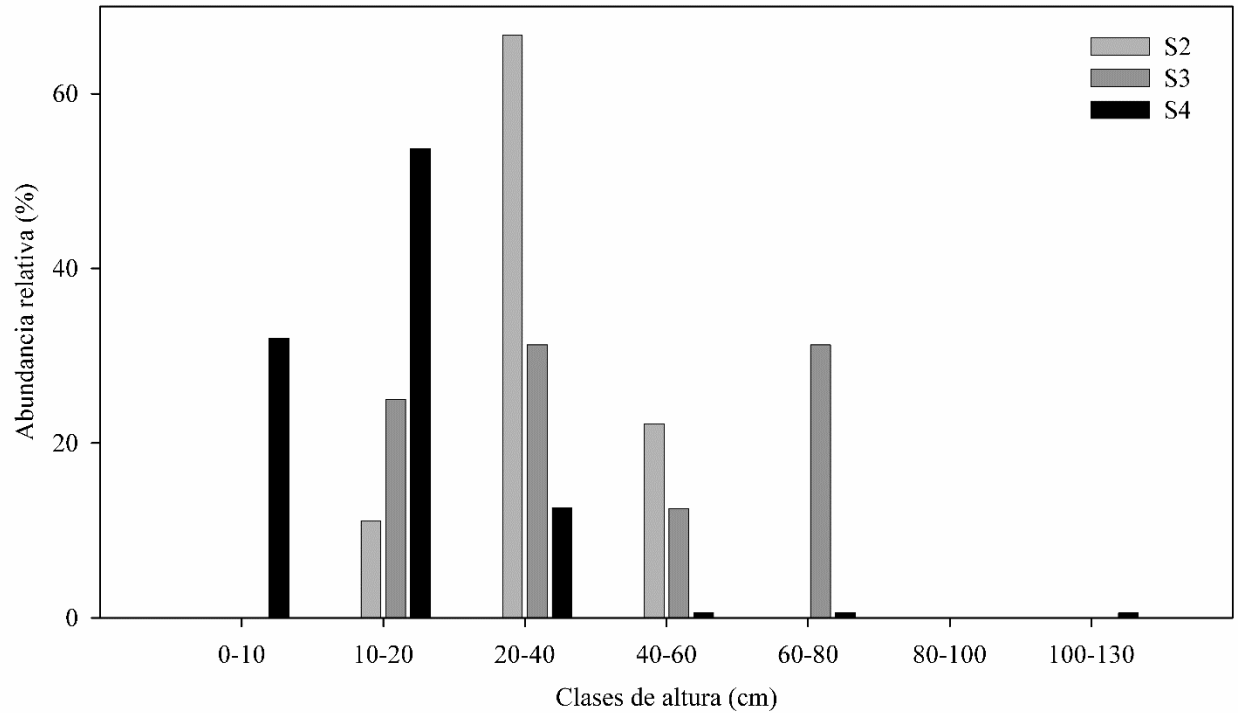


Figura 3. Abundancia relativa de individuos de *A. hickelii* por reclutamiento en cada uno de los sitios en las diferentes clases de alturas.

Los datos muestran que hay diferencias en el número de individuos por reclutamiento entre los sitios y las agrupaciones biológicas analizadas (*A. hickelii*, *Pinus* spp., *Quercus* spp., y otras latifoliadas) ($\chi^2 = 263.2$, $df=9$, $p < 0.05$). Se observa un menor número de individuos de *A. hickelii* por reclutamiento en el sitio más bajo y un aumento en el sitio más alto (S4). En el caso de los pinos y encinos, muestran un comportamiento inverso, donde la mayor abundancia se encuentra en el sitio más bajo, S1 (Figura 4).

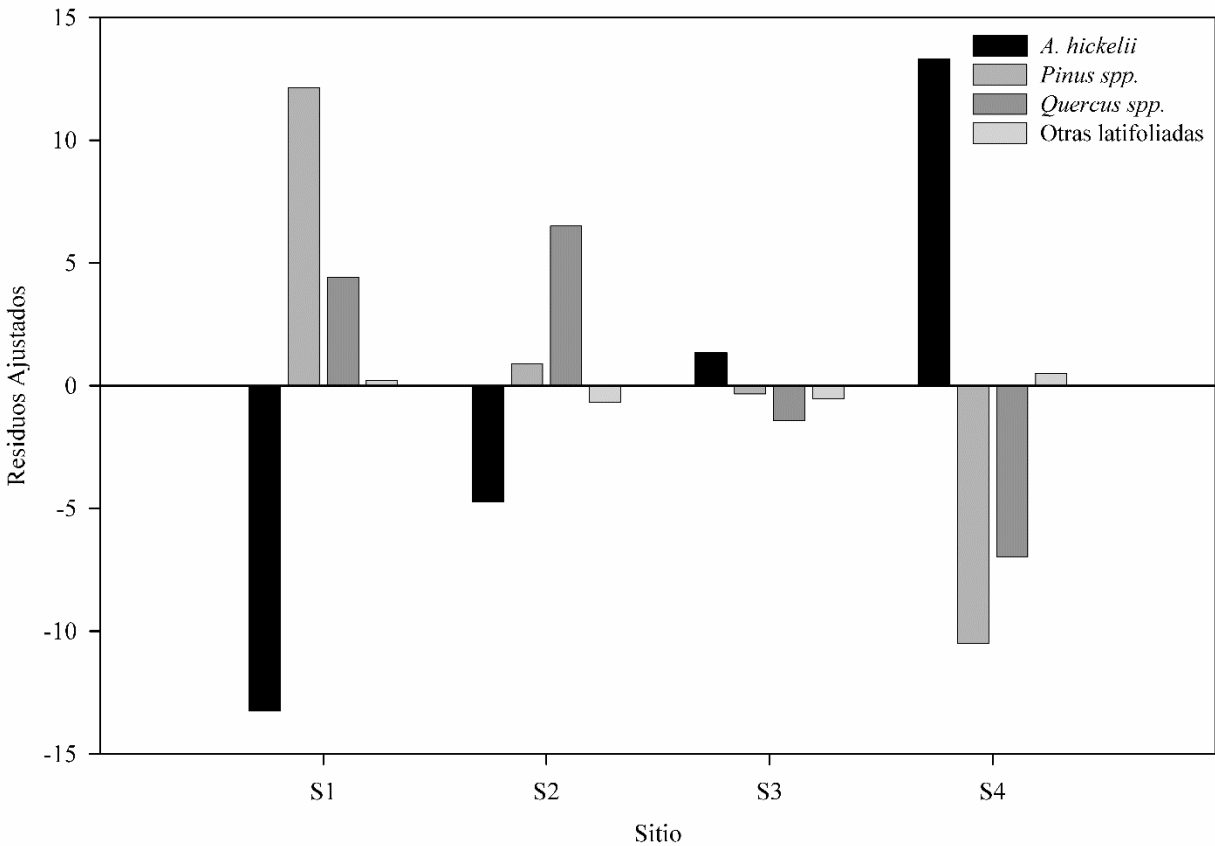


Figura 4. Valores de residuos ajustados por Haberman del número de individuos por reclutamiento para cada sitio.

Abundancia de semillas por lluvia de semillas

La cantidad de semillas recolectadas en las altitudes estudiadas muestra diferencias significativas, así como entre las distintas fechas en que se obtuvieron las semillas (Tabla 2). La figura 5 muestra que la mayor producción de semillas se encontró en S3, seguido del sitio 2. Por otro lado, fue en el periodo de enero a febrero (t1) y durante t2 (marzo-abril) cuando se captó la mayor producción de semillas. Los valores de correlación entre el número de semillas obtenidas y el número de días de la recolección, así como el número de árboles adultos, fueron bajos (<0.5) y también no significativos ($p>0.2$).

Tabla 2. ANOVA de medidas repetidas entre los sitios con diferentes altitudes y el período de recolección de semillas *A. hickelii*.

	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F	p
Periodo de tiempo	344 262.9	1.8	189 942.4	30.5	<0.05
Periodo de tiempo * sitio	286 275.8	5.4	52 649.6	8.5	<0.05
Error (Periodo de tiempo)	90 229.9	14.5	6 222.9		

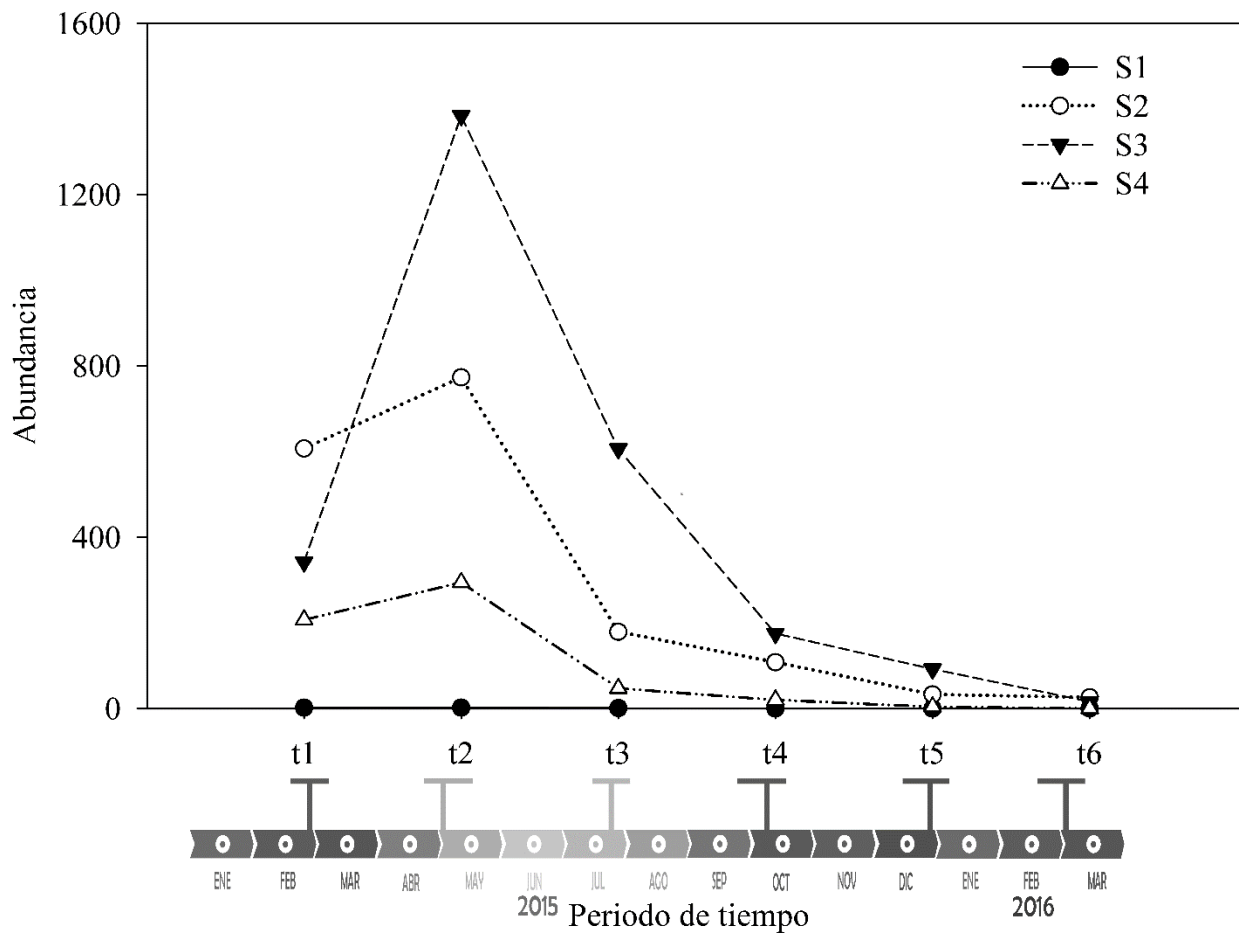


Figura 5. Número de semillas de *A. hickelii* obtenidas por lluvia de semillas en cada uno de los intervalos de tiempo de recolección

Abundancia de individuos por germinación y su sobrevivencia

Se encontraron diferencias significativas en la germinación de las semillas de los sitios 4 y 2 (Tabla 3). Las diferencias pueden observarse en la Figura 6, donde a los 3 150m se registró el mayor porcentaje de germinación. También se identificaron diferencias significativas entre las estaciones analizadas entre los sitios a los 2 950m y a los 3 150m (Tabla 4). Es en la temporada 1 (enero-

febrero de 2015) fue donde se obtuvieron los mayores porcentajes de germinación (Figura 7). Mientras que para la sobrevivencia no se registraron diferencias.

Tabla 3. ANOVA de la germinación y sobrevivencia entre los sitios de muestreo.

		Suma de cuadrados	gl	Cuadros medios	F	p
Germinación	Entre los sitios	1 707.1	2	853.5	7.7	<0.05
	Dentro de los sitios	1 643.6	15	109.5		
	Total	3 350.8	17			
Sobrevivencia	Entre los sitios	18.0	2	9.0	0.08	0.92
	Dentro de los sitios	1 622.3	15	108.1		
	Total	1 640.3	17			

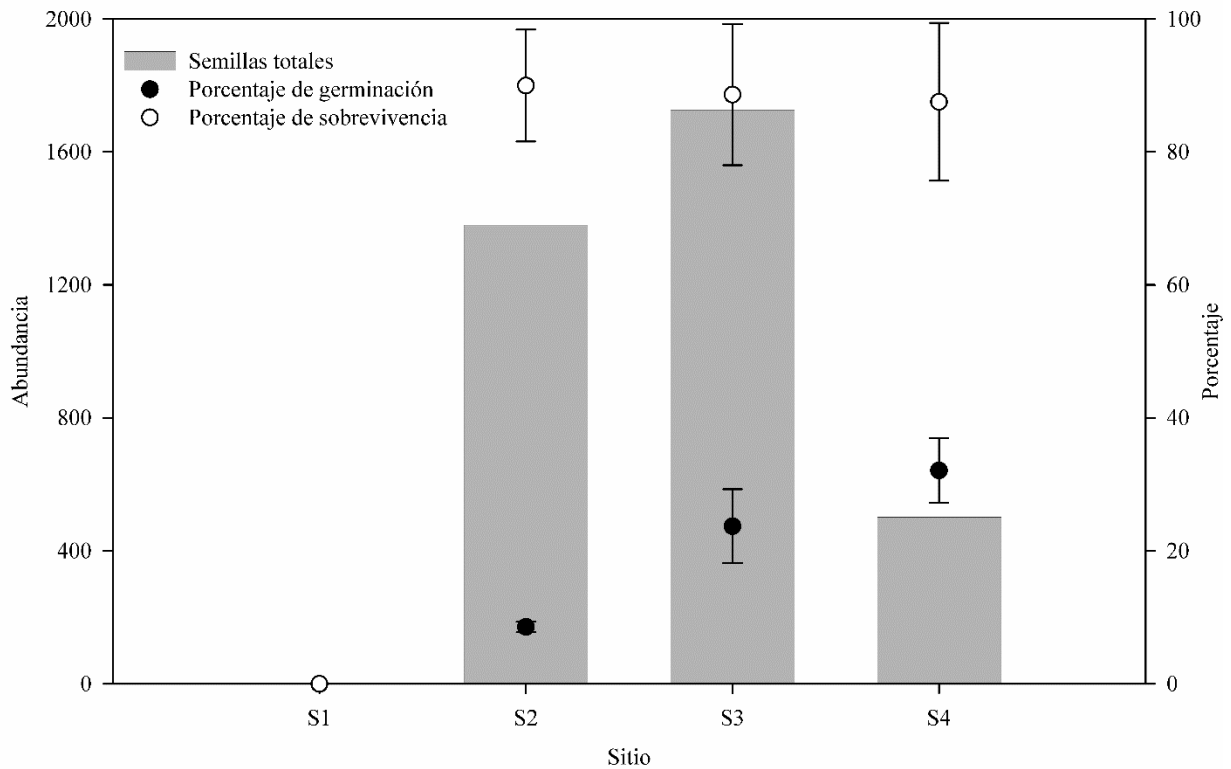


Figura 6. Porcentaje de germinación y sobrevivencia de las semillas de *A. hickelii* en diferentes sitios

Tabla 4. Valores de significancia (p) de la prueba de t de Student para las dos temporadas de análisis para la germinación y sobrevivencia de *A. hickelii*.

Altitud (m s. n. m.)	Germinación	Sobrevivencia
2 950	<0.05	0.22
3 050	0.18	0.21
3 150	<0.05	0.32

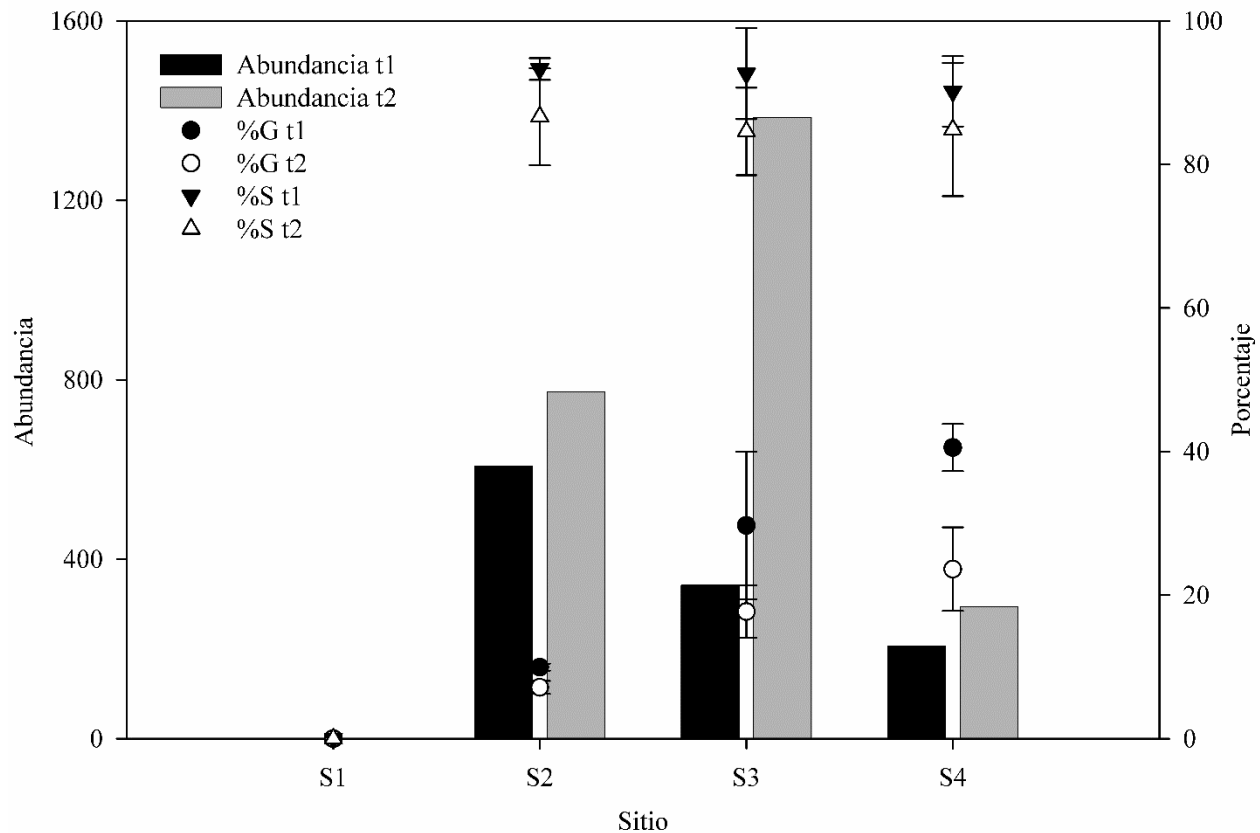


Figura 7. Porcentaje de germinación (%G) y supervivencia (%S) de *A. hickelii* para cada temporada analizada

Abundancia de semillas por banco de semillas en el suelo

Sólo tres sitios (S2, S3 y S4) presentaron semillas de especies arbóreas, sólo en un sitio se encontraron semillas de *A. hickelii* en el suelo (3 150m, S4, con 4 semillas), mientras que en los otros dos sitios el banco de semillas de árboles estaba dominado por individuos del género *Pinus* (S2 con 2 individuos, S3 con 4 semillas).

Variables biológicas y condiciones ambientales

De acuerdo al PCA, los dos primeros componentes explican el 85% de la varianza (componente 1=53%; componente 2 =32%) y las variables seleccionadas por su mayor contribución fueron la apertura del dosel, la precipitación anual y la intensidad máxima. El CCA (Figura 8) presentó una proporción de la variación explicada en los dos primeros ejes de hasta 0.98 (eje 1 = 0.83, eje 2 = 0.15). El sitio 4 (3 150m) es el más relacionado con la apertura del dosel, fue el sitio que obtuvo los valores más altos de apertura. Mientras que el sitio 3 (3 050m) estuvo más relacionado con la precipitación anual, porque fue el sitio que tuvo la mayor cantidad de lluvia. El sitio 1 (2 850m) no se relacionó con ninguna de las variables ambientales, ni con ninguna de las variables biológicas de *A. hickelii*, pero hubo una alta relación con la abundancia de individuos adultos (Pa) y por reclutamiento (Pr) del género *Pinus*, ya que ese sitio tuvo el mayor número de individuos de ese género en comparación con los otros sitios de estudio. La abundancia de individuos adultos y de reclutamiento de *A. hickelii* está relacionada con la apertura del dosel y la intensidad máxima de las precipitaciones. La producción de semillas está relacionada con la precipitación anual, mientras que la germinación y la supervivencia no se observó ninguna relación con las variables analizadas.

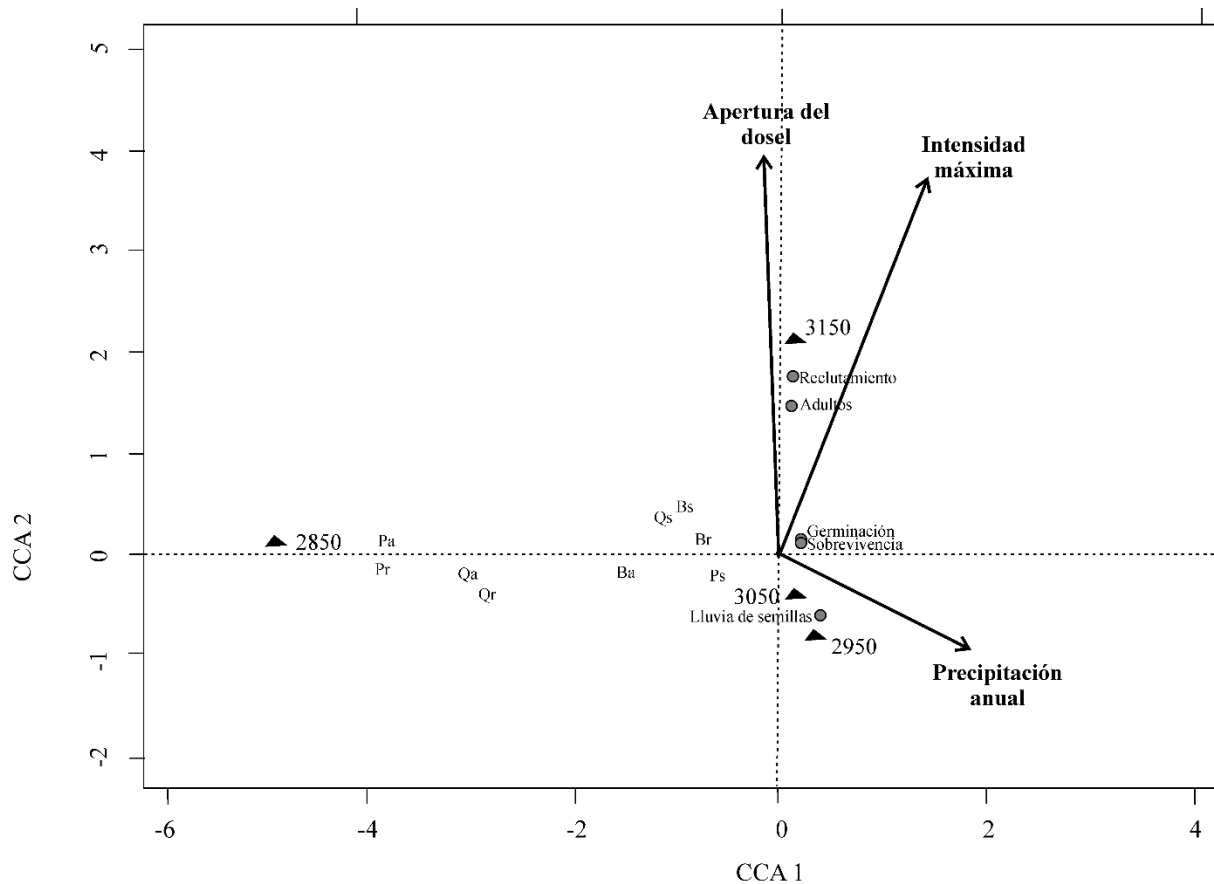


Figura 8. Análisis de correspondencia canónica (CCA) entre variables ambientales y biológicas de *A. hickelii* (abundancia de individuos adultos, abundancia de individuos por reclutamiento, abundancia de semillas, germinación y supervivencia), pinos (abundancia de individuos adultos, Pa; abundancia de individuos por reclutamiento, Pr; abundancia de semillas, Ps), encinos (abundancia de individuos adultos, Qa; abundancia de individuos por reclutamiento, Qr; abundancia de semillas, Qs) y otras latifoliadas (abundancia de individuos adultos, Ba; abundancia de individuos por reclutamiento Br; abundancia de semillas, Bs)

Discusión

Son muy pocos los estudios enfocados en *A. hickelii*, entre los que se encuentran son los estudios morfométricos (Strandby *et al.*, 2009), de divergencia y filogenia (Aguirre-Planter *et al.*, 2012; Jaramillo-Correa *et al.*, 2008), de tratamientos germinativos de las semillas (Zulueta-Rodríguez *et al.*, 2015), de distribución y modelado de nicho (Ávila-Bello y López-Mata, 2001; Guitérrez y Trejo, 2014; Martínez-Méndez *et al.*, 2016) y de la caracterización o relación que tiene la especie con las

condiciones ambientales (Ávila-Bello *et al.*, 1994; Guitérrez y Trejo, 2014; Martínez-Méndez *et al.*, 2016). Estos últimos tres estudios, a pesar de que sólo trabajaron con datos de individuos adultos, son importantes sobre todo si se considera que la información del rango geográfico de las especies del género *Abies* con que se cuenta es insuficiente (Strandby *et al.*, 2009). Por lo que entre más estudios de esta especie se tenga será favorable para la conservación de la misma, dadas las limitaciones geográficas que posee.

Los bosques de *A. hickelii* tienen ciertos requerimientos ambientales, ya que su distribución está restringida a determinadas zonas. Es habitual encontrarlo a grandes altitudes, por encima de los 2 700m. Estudios anteriores han reportado densidades relativas del 57% en altitudes de 2 700-2 900m, hasta el 89% en 2 900-3 000m, y el 76% en altitudes superiores a 3 000m (Ávila-Bello y López-Mata, 2001). En el presente estudio se obtuvieron resultados similares, ya que se registró que a medida que aumenta la altitud, también lo hace la densidad de individuos adultos. Esta influencia de la altitud también está presente en otras especies del género, como *Abies jaliscana*, que tiende a ser más dominante en altitudes que oscilan entre los 2 300-2 413m (Guerrero-Hernández *et al.*, 2019). La altitud, la temperatura, la humedad, la precipitación y las condiciones del relieve son los factores más importantes para la especie, ya que se encuentra más abundantemente en lugares que tienen alta humedad, bajas temperaturas y pendientes pronunciadas, sitios como barrancos que les permiten tener las condiciones favorables que necesitan.

Abies hickelii tiende a desarrollar bosques monoespecíficos, pero también es común que se encuentre en asociación con otras especies arbóreas, principalmente con otras coníferas, tal es el caso con *Pinus pseudostrobus* y *Pinus ayacahuite*, que pueden estar en asociación hasta en un 86.4% y 80.6% de las veces (Ávila-Bello y López-Mata, 2001). En el presente estudio ocurrió lo mismo ya que *A. hickelii* siempre se encontró en asociación con esas especies. Aunque hay que hacer énfasis que en altitudes elevadas *A. hickelii* se encuentra en mayor abundancia, que fue lo reportado en el presente estudio en el sitio de mayor altitud 3150 m s. n. m., que concuerda con otros estudios donde observan que en el intervalo altitudinal de 3000-3200 m s. n. m. es donde se localizan los rodales más puros de esta especie (Ávila-Bello y López-Mata, 2001).

Como era de esperar, en el sitio de mayor altitud fue donde la densidad de *A. hickelii* registró los valores más altos, y fue también donde aumentó la cantidad de semillas obtenidas en las redes, en comparación con los sitios de menor altitud donde se registró la presencia de otras especies. La

lluvia de semillas mostró un pico de producción en los meses de marzo-abril (t2) como se puede observar en los resultados.

Es importante destacar que el año estudiado coincidió con el año semillero de *A. hickelii* ya que por observaciones en la zona de estudio se sabe que ocurre cada 6 o 7 años. Cabe destacar que el número de semillas se relacionó con la precipitación anual ya que los sitios que tuvieron mayor producción de semillas fueron los que obtuvieron mayores valores de precipitación, esto es consistente con estudios anteriores para especies como *Abies alba* donde reportan que la cantidad de semillas dispersadas está influenciada por las condiciones ambientales del sitio (Dobrowolska 1998).

Si queremos caracterizar las condiciones ambientales de una especie, es imprescindible tener en cuenta su fenología, ya que aunque los meses de marzo-abril fueron en los que se registró una mayor cantidad de semillas, fueron las semillas de enero-febrero las que obtuvieron los mayores porcentajes de germinación. De acuerdo con lo anterior, es importante conocer la mejor época de recolección de semillas, especialmente si van a ser ocupadas en la conservación de la vegetación.

Las semillas de *A. hickelii* presentaron un porcentaje de germinación inferior al 40%, lo que coincide con estudios anteriores donde se reportaron bajos porcentajes de germinación, en comparación con tratamientos como el hidrocebado y el biocebado, que pueden obtener porcentajes de germinación de hasta el 91% (Zulueta-Rodríguez *et al.*, 2015). Por lo tanto, realizar tratamientos de germinación en semillas es fundamental si se quiere tener un mayor número de individuos. Esto se vuelve más importante si se quiere utilizar la especie en proyectos de conservación.

Se identificaron diferencias en la germinación entre los sitios y las temporadas analizadas. El sitio 4 fue el que obtuvo un mayor porcentaje de germinación, además es el sitio donde se produce menor cantidad de semillas en comparación con los otros sitios. Futuros estudios deberán concentrarse en determinar si la cantidad de semillas producidas de *A. hickelii* está relacionada con la biomasa de semillas o con el número de nutrientes ya que en estudios que consideran gradientes altitudinales se ha observado que si hay diferencias en el tamaño de las semillas (Oda *et al.*, 2016).

El sitio 4 (3 150m) tiene la mayor apertura, la mayor abundancia de individuos adultos y el reclutamiento de *A. hickelii* y también fue el sitio con mayor porcentaje de germinación. Una posible explicación es que esta especie necesita grandes cantidades de luz para germinar, como se ha reportado para otras especies del género, como *Abies faxoniana*, que en condiciones de dosel abierto la densidad de plántulas es mayor que en condiciones de dosel cerrado (Taylor *et al.*, 2006).

Estudios previos reportan que la especie se encuentra bajo condiciones de la precipitación anual de 1698mm y temperaturas promedio de 9.3°C (Ávila-Bello y López-Mata, 2001) o en intervalos de temperatura de 11.1-13.7°C y precipitación de 1322-1591mm (Guitérrez y Trejo, 2014; Martínez-Méndez et al., 2016), siendo una de las especies arbóreas con menores intervalos de condiciones, lo cual se refleja en sus pocas áreas de distribución.

Los datos climáticos obtenidos en este estudio proceden de mediciones locales (sensores en cada lugar de muestreo) y, por lo tanto, difieren de las condiciones reportadas anteriormente, ya que se obtuvieron temperaturas medias de 9.1-10.4°C y precipitaciones de 501.4-903.6mm. Por lo tanto, las comparaciones entre estudios serían erróneas, debido a las diferencias metodológicas y al origen y tratamiento de los datos climáticos.

De acuerdo con los resultados obtenidos en este estudio, se podría inferir que el sitio 4 es el que presenta las condiciones más favorables para *A. hickelii* en el área de estudio. Fue el sitio donde se registró la mayor abundancia de individuos adultos y por reclutamiento, diferentes estructuras de edad, mayor germinación, así como la presencia de la especie en el banco de semillas. Por lo tanto, las altas abundancias, los mayores eventos de reclutamiento y la presencia en el banco de semillas en el terreno serían indicadores de sitios con idoneidad ambiental para el establecimiento y reproducción de la especie.

Es fundamental conocer qué variables ambientales son las más relevantes para cada etapa de desarrollo de la especie. En el caso de *A. hickelii*, existen pocos estudios enfocados a su caracterización en función de las condiciones ambientales donde se establece (Ávila-Bello *et al.*, 1994; Guitérrez y Trejo, 2014; Martínez-Méndez *et al.*, 2016), pero hay que considerar que en esos trabajos los datos biológicos provienen únicamente de individuos adultos. Por ello, reportes como el presente estudio cobran mayor relevancia ya que se consideraron más aspectos de su ciclo de vida, como individuos juveniles (por reclutamiento) y adultos, dispersión de semillas, germinación y supervivencia.

Conclusiones

La conservación de especies que presentan una distribución restringida es esencial ante el panorama actual de pérdida acelerada de la biodiversidad, pero para realizar buenos planes de conservación es necesario contar con información de las tolerancias ambientales de las especies, por lo que el

presente estudio cobra mayor relevancia sobre todo porque se analizaron diferentes estadios del ciclo de vida de *A. hickelii*, una especie endémica y en peligro de extinción.

Para realizar una buena caracterización de las especies en términos de las condiciones ambientales donde se establecen, es fundamental contar con datos locales de los sitios donde se encuentren presentes, ya que cuanto mayor información y más detallada se tenga, se podrán realizar caracterizaciones más cercanas a la realidad. No sólo basta con tener los datos generales, como por ejemplo los climáticos anuales, sino que entre más detallada sea la información, esta permitirá aplicar ese conocimiento en la conservación de los recursos.

Como se observó en el presente estudio es importante usar diferentes datos biológicos, no solo los datos la presencia y abundancia de los individuos adultos, ya que información como la germinación, dispersión o presencia en el banco de semillas pueden servir como parámetros para determinar las preferencias de condiciones de las especies, por lo que estudios locales y que analicen los diferentes etapas del ciclo de vida de las especies son fundamentales para poder obtener las condiciones óptimas de las especies.

Referencias

- Aguirre-Planter É., Jaramillo-Correa J.P., Gómez-Acevedo S., Khasa D.P., Bousquet J. & Eguiarte L.E. (2012) Phylogeny, diversification rates and species boundaries of Mesoamerican firs (*Abies*, Pinaceae) in a genus-wide context. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 62:263-274. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2011.09.021>
- Álvarez-Arteaga G., García-Calderón N.E., Krasilnikov P., García-Oliva F. (2013). Almacenes de carbono en bosques montanos de niebla de la sierra norte de Oaxaca, México. *Agrociencia* 47: 171-180.
- Alexander R.R. (2000) Modelling species extinction: the case for non-consumptive values. *Ecological economics* 35:259-269. [https://doi.org/10.1016/S0921-8009\(00\)00198-1](https://doi.org/10.1016/S0921-8009(00)00198-1)
- Andersen U.S., Córdova J.P.P., Sørensen M. & Kollmann J. (2006) Conservation and utilisation of *Abies guatemalensis* Rehder (Pinaceae)—an endangered endemic conifer in Central America. *Biodiversity & Conservation* 15:3131. <https://doi.org/10.1007/s10531-005-5405-x>
- Ávila-Bello C., Aguirre J. & García E. (1994) Variación estructural del bosque de oyamel (*Abies hickelii* Flous & Gausson) en relación con factores ambientales en el pico de Orizaba, México. *Forest Systems* 3:5-17.
- Ávila-Bello C. & López-Mata L. (2001) Distribución y análisis estructural de *Abies hickelii* (Flous & Gausson) en México. *Interciencia* 26:244-251.
- Bewley J. & Krochko J. (1982) Desiccation-tolerance. In: Lange OL, Nobel PS, Osmond CB, Ziegler H (eds) *Physiological Plant Ecology II*. Encyclopedia of Plant Physiology, Springer, Berlin, pp 325-378. https://doi.org/10.1007/978-3-642-68150-9_11
- Bonte D., Van Dyck H., Bullock J.M., Coulon A., Delgado M., Gibbs M., Lehouck V., Matthysen E., Mustin K., Saastamoinen M., Schtickzelle N., Stevens V.M., Vandewoestijne S.,

- Baguette M., Barton K., Benton T.G., Chaput-Bardy A., Clobert J., Dytham C., Hovestadt T., Meier C.M., Palmer S.C.F., Turlure C. & Travis J.M.J. (2012) Costs of dispersal. *Biological Reviews* 87:290-312. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2011.00201.x>
- Catorci A., Vitanzi A., Tardella F.M. & Hršak V. (2012) Trait variations along a regenerative chronosequence in the herb layer of submediterranean forests. *Acta Oecologica* 43:29-41. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2012.05.007>
- Dobrowolska D. (1998) Structure of silver fir (*Abies alba* Mill.) natural regeneration in the Jata'reserve in Poland. *Forest Ecology and management* 110:237-247. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(98\)00286-2](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(98)00286-2)
- Encina-Domínguez J.A., Encina-Domínguez F.J., Mata-Rocha E. & Valdes-Reyna J. (2008) Aspectos estructurales, composición florística y caracterización ecológica del bosque de oyamel de la Sierra de Zapalinamé, Coahuila, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 83:13-24
- Farjon A. (1990) Pinaceae. Drawings and descriptions of the genera *Abies*, *Cedrus*, *Pseudolarix*, *Keteleeria*, *Nothotsuga*, *Tsuga*, *Cathaya*, *Pseudotsuga*, *Larix* and *Picea*. Koeltz scientific books, Germany
- Farjon A. (2013) *Abies hickelii*. The IUCN Red List of Threatened Species 2013: e.T42286A2969866. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2013-1.RLTS.T42286A2969866> .en. Accessed 19 August 2019
- Frazer G.W., Canham C. & Lertzman K. (1999) Gap Light Analyzer (GLA), Version 2.0: Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs, user's manual and program documentation. Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia, and the Institute of Ecosystem Studies, Millbrook, New York
- Gernandt D.S. & Pérez-de la Rosa JA (2014) Biodiversidad de Pinophyta (coníferas) en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85:126-133. <https://doi.org/10.7550/rmb.32195>
- Gómez-Mendoza L., Galicia L., Aguilar-Santelises R. (2008). Sensibilidad de grupos funcionales al cambio climático en la Sierra Norte de Oaxaca, México. *Investigaciones geográficas* 67: 76-100.
- Gómez J.D., Monterroso A.I., Tinoco J.A., Toledo-Medrano M., Conde-Alvarez C. & Gay-García C. (2011) Assessing current and potential patterns of 16 forest species driven by climate change scenarios in México. *Atmósfera* 24:31-52
- Guerrero-Hernández R., Muñiz-Castro M.Á., Vázquez-García J.A. & Ruiz-Corral J.A. (2019) Estructura del bosque mesófilo de montaña y su reemplazo por bosque de *Abies* en dos gradientes altitudinales del occidente de México. *Botanical Sciences* 97:301-322. <http://dx.doi.org/10.17129/botsoci.2206>
- Guitérrez 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. <http://dx.doi.org/10.7550/rmb.37737>
- Haberman S.J. (1973) The analysis of residuals in cross-classified tables. *Biometrics* 205-220. <https://doi.org/10.2307/2529686>
- Jaramillo-Correa J.P., Aguirre-Planter E., Khasa D.P., Eguiarte L.E., Pinero D., Furnier G.R. & Bousquet J. (2008) Ancestry and divergence of subtropical montane forest isolates: molecular biogeography of the genus *Abies* (Pinaceae) in southern México and Guatemala. *Molecular Ecology* 17:2476-2490. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2008.03762.x>
- Martínez-Méndez N., Aguirre-Planter E., Eguiarte L.E. & Jaramillo-Correa J.P. (2016) Modelado de nicho ecológico de las especies del género *Abies* (Pinaceae) en México: Algunas

- implicaciones taxonómicas y para la conservación. *Botanical Sciences* 94:5-24. <http://dx.doi.org/10.17129/botsci.508>
- Martínez-Villegas J., Castillo-Argüero S., Márquez-Guzmán J. & Orozco-Segovia A. (2018) Plant attributes and their relationship to the germination response to different temperatures of 18 species from central Mexico. *Plant Biology* 20:1042-1052. <https://doi.org/10.1111/plb.12882>
- Mathews A.S. (2009) Unlikely alliances: Encounters between state science, nature spirits, and indigenous industrial forestry in Mexico, 1926–2008. *Current Anthropology* 50(1):75-101. <https://doi.org/10.1086/595003>
- Mitchell R.E. (2008) El ejercicio de la democracia en dos comunidades forestales de la Sierra Norte de Oaxaca, México. *Desacatos* 27:149-168. (In Spanish)
- Oda G.A., Braz M.I. & Portela R. (2016) Does regenerative strategy vary between populations? A test using a narrowly distributed Atlantic Rainforest palm species. *Plant Ecology* 217:869-88. <https://doi.org/10.1007/s11258-016-0612-y>
- Ortiz-Martínez T., Gallina S., Briones-Salas M., González G. (2005). Densidad poblacional y caracterización del hábitat del venado cola blanca (*Odocoileus virginianus oaxacensis*, Goldman y Kellog, 1940) en un bosque templado de la sierra norte de Oaxaca, México. *Acta zoológica mexicana* 21: 65-78.
- Pearson T.R.H., Burslem D.F.R.P., Mullins C.E. & Dalling J.W. (2002) Germination ecology of neotropical pioneers: interacting effects of environmental conditions and seed size. *Ecology* 83:2798-2807. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[2798:GEONPI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[2798:GEONPI]2.0.CO;2)
- Pijl L. (1982) Principles of dispersal in higher plants. Springer, Germany. <https://doi.org/10.1007/978-3-642-87925-8>
- Quiroz C., Marín F., Arias R., Crespo P., Weber M. & Palomeque X. (2019) Comparison of natural regeneration in natural grassland and pine plantations across an elevational gradient in the Páramo ecosystem of Southern Ecuador. *Forests* 10:745. <https://doi.org/10.3390/f10090745>
- Ramírez-Ponce A., Allende-Canseco J., Morón M.A. (2009). Fauna de coleópteros lamelicornios de Santiago Xiacui, Sierra Norte, Oaxaca, México. *Acta Zoológica Mexicana* 25: 323-343.
- R Core Team (2019). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/>
- Santolaria M., Oliver-Solà J., Gasol C.M., Morales-Pinzón T. & Rieradevall J. (2011). Eco-design in innovation driven companies: perception, predictions and the main drivers of integration. The Spanish example. *Journal of Cleaner Production* 19: 1315-1323. <https://doi.org/10.1016/j.jclepro.2011.03.009>
- Semarnat (2010) Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental-especies nativas de México de flora y fauna silvestres-categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación 110
- Strandby U., Christensen K.I. & Sørensen M. (2009) A morphometric study of the *Abies religiosa-hickelii-guatemalensis* complex (Pinaceae) in Guatemala and Mexico. *Plant Systematics and Evolution* 280:59-76. <https://doi.org/10.1007/s00606-009-0164-x>
- Taylor A.H., Wei J.S., Jun Z.L., Ping L.C., Jin M.C. & Jinyan H. (2006) Regeneration patterns and tree species coexistence in old-growth *Abies-Picea* forests in southwestern China. *Forest Ecology and Management* 223:303-317. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.11.010>

- Wahid A., Gelani S., Ashraf M. & Foolad M.R. (2007) Heat tolerance in plants: an overview. *Environmental and Experimental Botany* 61:199-223. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2007.05.011>
- Zacarías-Eslava Y., Castillo R.F. (2010). Comunidades vegetales templadas de la Sierra Juárez, Oaxaca: pisos altitudinales y sus posibles implicaciones ante el cambio climático. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 87: 13-28.
- Zulueta-Rodríguez R., Hernández-Montiel L., Murillo-Amador B., Rueda-Puente E., Capistrán L., Troyo-Diéguez E. & Córdoba-Matson M. (2015) Effect of hydropriming and biopriming on seed germination and growth of two Mexican fir tree species in danger of extinction. *Forests* 6:3109-3122. <https://doi.org/10.3390/f6093109>

Capítulo V. Estaciones meteorológicas y estudios dendroclimáticos en México: ¿Qué estación elegir?



Gutiérrez, E., Trejo, I., Bucio, C., Luna, J., Miguel, A., Ramírez, M., & Vázquez, M. 2022. Estaciones meteorológicas y estudios dendroclimáticos en México: ¿Qué estación elegir? *Madera y Bosques*, 28(2): 1-17. DOI: <https://doi.org/10.21829/myb.2022.2822450>



Estaciones meteorológicas y estudios dendroclimáticos en México: ¿Cuál estación elegir?

Weather stations and dendroclimatic studies in Mexico: Which station to choose?

Erick Gutiérrez^{1*}, Irma Trejo², Carolina Bucio³, Jesús Luna³, Alejandra Miguel³, Minella Ramírez³ y Mónica Vázquez³

¹ Universidad Nacional Autónoma de México. Posgrado en Ciencias Biológicas. Ciudad de México, México.

² Universidad Nacional Autónoma de México. Instituto de Geografía. Ciudad de México, México.

³ Universidad Nacional Autónoma de México. Facultad de Ciencias. Ciudad de México, México.

* Autor de correspondencia.
erick_eduardo@ciencias.unam.mx

RESUMEN

Los anillos de crecimiento son un banco de datos que, interpretados a detalle, pueden ayudar a dilucidar eventos climáticos que ocurrieron en el pasado. Para realizar interpretaciones más asertivas es necesario utilizar información proveniente de estaciones meteorológicas cercanas a los sitios de estudio. El objetivo del presente trabajo fue determinar si existen diferencias en condiciones entre las estaciones meteorológicas y los sitios de muestreo que se utilizaron en los estudios dendroclimáticos realizados en México. Se realizó una revisión en diferentes bases de datos científicas y buscadores digitales para obtener todos los trabajos publicados referentes a dendroclimatología cuya zona de estudio fuera en México. Se obtuvieron los valores de las variables propuestas tanto para las estaciones meteorológicas como para los sitios de muestreo de los estudios, para calcular un índice de similitud de condiciones. Se registró un total de 81 estudios, pero solo se analizaron 39 (48%), ya que solo estos expresaban de manera precisa las estaciones utilizadas y las coordenadas geográficas de los sitios de muestreo. Solo 6% de los estudios dendroclimáticos presentaron una alta similitud de condiciones, 41% una similitud media-alta, 46% una similitud media-baja, y 7% una baja similitud de condiciones. Se considera importante realizar, en un futuro cercano, una comparación de condiciones entre las estaciones meteorológicas y los sitios de muestreo en todos los estudios dendrocronológicos; eso se podría realizar con índices de similitud de condiciones como el que se propone en este estudio.

PALABRAS CLAVE: anillo de crecimiento, condiciones ambientales, correlación espacial, dendroclimatología, dendrocronología, potencial dendrocronológico.

ABSTRACT

Tree-rings growth is a data bank that, if correctly interpreted in detail, can help elucidate climatic events of the past. To make more assertive interpretations it is necessary to use information from weather stations near the study sites. The objective of the present study was to determine if there are differences in conditions between the selected meteorological stations and the sampling sites used in the dendroclimatic studies carried out in Mexico. We reviewed different scientific databases and digital search engines to obtain all the published works related to dendroclimatology whose area of study is localized in Mexico. We obtained the values of each of the proposed variables, both the meteorological stations and the sampling sites used in the dendroclimatic studies to calculate an index of similarity of conditions proposed. We recorded 81 studies, but only 39 were analyzed (48%) since only they expressed in a precise way the stations used and the geographical coordinates of the sampling sites. We observed that only 6% of the dendroclimatic studies presented a high similarity, 41% of the studies showed a medium-high similarity, 46% showed a medium-low similarity, and the other 7% presented a low similarity of conditions. A comparison of conditions between meteorological stations and sampling sites should be made in all dendrochronological studies, which could be done with similarity indexes of conditions such as the one recommended in this study.

KEYWORDS: growth ring, environmental conditions, spatial correlation, dendroclimatology, dendrochronology, dendrochronological potential.

INTRODUCCIÓN

Una de las técnicas de datación más utilizada en términos de datos de observación es la dendrocronología, cuyo objetivo es el estudio de los anillos anuales de crecimiento de las plantas leñosas. Esta disciplina ha proporcionado información extremadamente valiosa relacionada con el cambio ambiental y climático de miles de años, proporcionando datos para periodos en los que la observación instrumental no está disponible (Beniston, 2002; Fritts, 1971). Un anillo de crecimiento radial es una capa de tejido secundario que puede ser xilema o floema, aunque este último no es siempre distinguible. No todas las especies forman anillos de crecimiento, las especies tropicales no exhiben un cambium vascular diferenciado, sino que se observa un crecimiento homogéneo (Raven *et al.*, 2005).

Existen factores que determinan el crecimiento arbóreo, entre los que se encuentran los climáticos (precipitación, temperatura, humedad), edáficos (drenaje, profundidad del suelo, cantidad de nutrientes), lumínicos (disponibilidad de luz), por mencionar algunos. Lo anterior se ve reflejado en los anillos de crecimiento, ya que los anillos serán más anchos en sitios con alta precipitación, suelo profundo, con buen drenaje y con mucha disponibilidad de luz (Fritts, 1976; Schweingruber, 1993).

Esta relación existente entre las condiciones ambientales y el crecimiento arbóreo permite realizar inferencias sobre variables ambientales donde no se cuenta con información directa, a partir de los aumentos o disminuciones abruptos en el crecimiento radial o en la producción excesiva de anillos de crecimiento. La dendroclimatología se basa en esa relación entre las condiciones ambientales y el crecimiento arbóreo, ya que a partir del estudio de los anillos de crecimiento se pueden reconstruir algunas de las variables climáticas (Fritts, 1971).

Cuando se trata de relacionar los anillos de crecimiento radial con las condiciones climáticas para reconstruir las variables meteorológicas, es necesario tener en cuenta

algunos criterios como la selección de los sitios de muestreo y la selección de plantas que son propicias para realizar los estudios. En cuanto a la selección de sitios de muestreo se recomienda que se seleccionen lugares que no tengan evidencia de disturbio (Astudillo-Sánchez *et al.*, 2017; Villanueva-Díaz *et al.*, 2007) y que presenten condiciones similares entre sí, por ejemplo, pendiente y orientación de la ladera, para que estas condiciones no sean un factor que influya en las diferencias entre el crecimiento radial de las diferentes muestras (Pompa-García y Jurado, 2014; Pompa-García y Venegas-González, 2016).

En la selección de los individuos de estudio se recomienda elegir árboles de apariencia más longeva, más altos y más grandes en términos de diámetro, evitando a su vez a todos aquellos individuos que tuvieran alguna deformidad o que estuvieran dañados o enfermos (Astudillo-Sánchez *et al.*, 2017; Marlès *et al.*, 2015). Es importante considerar aquellos individuos que proporcionan más información climática en cuanto a la variación en el crecimiento de los anillos, porque son los que están catalogados como sensibles, estos crecen cerca de su intervalo ecológico extremo, en este caso las variaciones climáticas influyen en gran medida. Los individuos catalogados como complacientes crecen en un ambiente más benigno, donde las variaciones climáticas influyen muy poco y proporcionarían poca información de variación climática (Beniston, 2002; Fritts, 1971).

La mayoría de los estudios dendroclimáticos en México únicamente han utilizado a la precipitación en sus análisis. Algunos se han enfocado en la reconstrucción de esa variable (Cleaveland *et al.*, 2003; Díaz-Ramírez *et al.*, 2016), mientras que otros se han enfocado en determinar la relación entre la precipitación y el crecimiento radial (Astudillo-Sánchez *et al.*, 2017; Therrell *et al.*, 2002), en detectar eventos de sequía (Arreola-Ortiz y Návar-Cháidez, 2010; Bickford *et al.*, 2011), en la reconstrucción de la evaporación o correlacionando dicha variable climática con el crecimiento radial (Chacón-de la Cruz y Pompa-García, 2015; Pompa-García, Rodríguez-Flores *et al.*, 2013), o en la identificación de eventos de El Niño - Oscilación del



Sur, ENOS (Arreola-Ortiz y Nívar-Cháidez, 2010; Cerano-Paredes et al., 2011).

México es considerado como un área de transición entre dos regiones biogeográficas, la neártica y la neotropical (Morrone, 2017); cuenta con una gran diversidad de tipos de climas, vegetación y suelos, producto de su heterogeneidad ambiental. Posee gran diversidad de especies arbóreas, se estima un total de 170, de las cuales 44% son endémicas para México (Ricker y Hernández, 2010). Al tener un número elevado de especies leñosas, tiene un alto potencial para realizar estudios dendroclimáticos, además una diversidad de condiciones donde se podrían aplicar.

De acuerdo con la hipótesis de correlación espacial que establece que dos puntos en el espacio geográfico que están a corta distancia son más similares en condiciones que si estuvieran alejados, para realizar un buen estudio dendroclimático, los sitios seleccionados para la obtención de muestras de plantas leñosas deben de estar lo suficientemente cercanos a las estaciones meteorológicas para tener datos climáticos comparables con los anillos de crecimiento, para que de esta manera se puedan realizar inferencias más asertivas (Chen et al., 2017; Wang et al., 2020; Yang et al., 2017). Una mayor cantidad de diferencias en condiciones significaría que las estaciones meteorológicas seleccionadas no fueron las idóneas para realizar los estudios dendroclimáticos, por el contrario, una menor cantidad de diferencias en condiciones sería el reflejo de una buena elección. Para hacer la determinación objetivo de este estudio, se propone un índice de similitud de condiciones ambientales (%) entre las estaciones meteorológicas y los sitios de muestreo, que podría aplicarse en la selección de estaciones meteorológicas en los estudios dendroclimáticos.

OBJETIVOS

El objetivo principal de este estudio fue determinar, con base en 14 variables, si existen diferencias en condiciones entre las estaciones meteorológicas seleccionadas y los sitios de muestreo en los estudios dendroclimáticos realizados en México.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

La zona de trabajo donde se enfocó este estudio fue todo el territorio de México, cuyas coordenadas extremas son: al norte 32° 43' 06" y al sur 14° 32' 27" de latitud norte; al este 86° 42' 36" y al oeste 118° 27' 24" de longitud oeste. México cuenta con una superficie continental de 1 959 248 km², tiene fronteras con Estados Unidos de América, Guatemala y Belice, y se encuentra rodeado principalmente por el océano Pacífico al oeste y por el Golfo de México al este (Instituto Nacional de Estadística y Geografía [Inegi], 2020).

Selección de estudios dendroclimáticos

Para cumplir con el objetivo del trabajo, se realizó una revisión exhaustiva en diferentes bases de datos científicas y buscadores digitales (*Web of Science*, *BIOONE*, *EBSCOHOST*, *JSTOR*, *PlusOne*, *ScienceDirect*, *Scopus*, *Springer*, *WILEY* y *Google Scholar*) de los cuales se recopilaron estudios publicados referentes a dendroclimatología cuya zona de estudio se localiza en México. Para los análisis solo se trabajó con los artículos que usaron datos climáticos provenientes de estaciones meteorológicas y que expresaran de manera precisa las estaciones utilizadas y las coordenadas geográficas de los sitios de muestreo.

Similitud de condiciones ambientales

A partir de los estudios seleccionados, se elaboró una base de datos que contemplaba las coordenadas geográficas de los sitios de muestreo y de las estaciones meteorológicas que utilizaron. Las coordenadas de las estaciones se obtuvieron de la información disponible en el sitio del Servicio Meteorológico Nacional [SMN] (2020).

Se trabajó con 14 variables tanto categóricas como continuas (Tabla 1): cuenca, subcuenca, tipo de vegetación, tipo de clima, provincia fisiográfica, subprovincia fisiográfica, topoforma, orientación de la ladera, distancia entre la estación meteorológica-sitio de muestreo (km),

distancia a los cuerpos de agua más cercanos (mar y lagos, km), así como las diferencias entre la estación-sitio en altitud (m), en temperatura media anual (°C) y en precipitación anual (mm).

Para cada sitio de muestreo y estación meteorológica, se obtuvo la información de cada variable con base en la cartografía disponible mediante un sistema de información geográfica (SIG). La capa de orientación de la ladera se generó por medio de un SIG a partir del mapa de altitud. Las distancias a los cuerpos de agua (mar y lagos) de las estaciones y los sitios de muestreo también se calcularon por medio de un SIG. Posteriormente se calcularon las

diferencias entre las estaciones-sitios de muestreo para la altitud, temperatura y precipitación. Finalmente, para el cálculo de la distancia entre las estaciones meteorológicas-sitios de muestreo se utilizó el lenguaje de programación Python para obtener la información proveniente de la página oficial del SMN, en específico, se obtuvieron latitud, longitud, altitud y nombre de las estaciones; posteriormente con el método “distance” del paquete “geopy”, se calcularon las distancias entre cada punto de muestreo, utilizando las coordenadas de los sitios y de las estaciones correspondientes.

TABLA 1. Variables utilizadas en el presente estudio.

<i>Variable</i>	<i>Tipo</i>	<i>Escala o resolución</i>	<i>Fuente</i>
Cuenca	Categórica	1:250 000	Inegi (2006)
Subcuenca	Categórica	1:250 000	Inegi (2006)
Tipo de vegetación	Categórica	1:250 000	Inegi (1992)
Tipo de clima	Categórica	1:1 000 000	Inegi (2000)
Provincia fisiográfica	Categórica	1:1 000 000	Inegi (2001a)
Subprovincia fisiográfica	Categórica	1:1 000 000	Inegi (2001c)
Topoforma	Categórica	1:1 000 000	Inegi (2001b)
Orientación de la ladera	Categórica	15 m	Presente estudio
Distancia entre estación-sitio	Continua	N/A	Presente estudio
Altitud	Continua	15 m	Inegi (2013)
Temperatura media anual	Continua	1 km	(Instituto de Ciencias de la Atmósfera y Cambio Climático, 2021)
Precipitación anual	Continua	1 km	(Instituto de Ciencias de la Atmósfera y Cambio Climático, 2021)
Cuerpos de agua (lagos)	Continua	1:50 000	Inegi (2009)
Línea de costa (mar)	Continua	1:1 000 000	Inegi (2019)



Para la obtención del índice de similitud en condiciones entre las estaciones y los sitios de muestreo, primero se calculó el porcentaje de similitud (PS) para cada variable utilizada. En ese sentido, en las variables categóricas (cuenca, subcuenca, tipo de vegetación, tipo de clima, provincia fisiográfica, subprovincia fisiográfica, topoforma, orientación de la ladera) el porcentaje de similitud solamente podía tener dos opciones, 0% o 100%. El 0% (categoría 1) indica que la estación meteorológica y el sitio de muestreo a comparar presentan diferentes tipos de categoría, mientras que el valor de 100% (categoría 2) corresponde al caso en que tanto la estación como el sitio de muestreo se encuentran bajo la misma condición.

En las variables continuas (distancia entre la estación meteorológica-sitio de muestreo, distancia a los cuerpos de agua más cercanos, diferencias entre la estación-sitio en altitud, en temperatura media anual y en precipitación anual), el porcentaje se calculó con base en seis categorías (Tabla 2) y el valor del porcentaje dependió de las diferencias y las distancias observadas entre las estaciones meteorológicas y los sitios de muestreo.

El índice de similitud se calculó utilizando la ecuación 1.

$$\text{Índice de similitud} = \frac{\sum PS \cdot 100}{V_{max}} \quad (1)$$

donde:

$\sum PS$: sumatoria de los porcentajes de similitud de todas las variables utilizadas

V_{max} : valor máximo posible que puede obtenerse de la sumatoria de los porcentajes de similitud

En este caso, el valor máximo fue 1400, ya que se utilizaron 14 variables en total.

De esta manera, el índice puede obtener valores entre 0% y 100%, siendo los valores cercanos a 0% los que representarían una baja similitud de condiciones entre la estación meteorológica y el sitio de muestreo; mientras que los valores cercanos a 100% representarían una alta similitud de condiciones. El presente estudio estableció cuatro categorías del índice de similitud que podría emplearse en los estudios dendroclimáticos: similitud baja (< 25%), similitud media baja (25% - 50%), similitud media alta (50% - 75%) y similitud alta (> 75%).

RESULTADOS

Estudios dendroclimáticos en México

Se registró un total de 81 estudios, de los cuales solo 39 (48%) fueron considerados para el presente análisis (Tabla 3). Esto se debió a que los trabajos restantes no utilizaron datos provenientes de estaciones meteorológicas, sino que utilizaron cartografía climática (14%) o no fueron precisos en las estaciones meteorológicas que utilizaron o en las coordenadas de los sitios de muestreo que utilizaron (38%).

TABLA 2. Porcentajes de similitud para las variables continuas.

Categoría	Porcentaje de similitud (%)	Diferencia altitudinal (m)	Diferencia en temperatura (°C)	Diferencia en precipitación (mm)	Distancia entre la estación-sitio (km)	Distancia a los lagos (km)	Distancia al mar (km)
1	100	<100	<2	<50	<10	<10	<10
2	75	100-200	2-4	50-100	10-20	10-20	10-20
3	50	200-500	4-6	100-200	20-40	20-40	20-40
4	25	500-1000	6-8	200-500	40-80	40-80	40-80
5	10	1000-2000	8-10	500-1000	80-160	80-160	80-160
6	0	>2000	>10	>1000	>160	>160	>160

TABLA 3. Estudios dendroclimáticos utilizados en el presente trabajo.

Año de publicación	Título	Referencia
2003	Tree-ring reconstructed winter precipitation and tropical teleconnections in Durango, Mexico	(Cleaveland et al., 2003)
2005	Tree-rings and climate relationships for Douglas-fir chronologies from the Sierra Madre Occidental, Mexico: A 1681–2001 rain reconstruction	(González-Elizondo et al., 2005)
2005	Hydroclimatic variability of the upper Nazas basin: Water management implications for the irrigated area of the Comarca Lagunera, Mexico	(Villanueva-Díaz et al., 2005)
2007	Winter-spring precipitation reconstructions from tree rings for northeast Mexico	(Villanueva-Díaz et al., 2007)
2009	The potential of tree rings for the study of forest succession in Southern Mexico	(Brienen et al., 2009)
2009	Reconstrucción de 350 años de precipitación para el suroeste de Chihuahua, México	(Cerano-Paredes et al., 2009)
2009	Dendrocronología de <i>Pinus cembroides</i> Zucc. y reconstrucción de la precipitación estacional para el sureste de Coahuila	(Constante-García et al., 2009)
2009	Variabilidad hidroclimática histórica de la sierra de Zapalinamé y disponibilidad de recursos hídricos para Saltillo, Coahuila	(Villanueva-Díaz et al., 2009)
2010	Análisis de sequías y productividad con cronologías de <i>Pseudotsuga menziesii</i> Rob. & Fern., y su asociación con El Niño en el nordeste de México	(Arreola-Ortiz y Nívar-Cháidez, 2010)
2011	El Niño Oscilación del Sur y sus efectos en la precipitación en la parte alta de la cuenca del Río Nazas	(Cerano-Paredes et al., 2011)
2012	Precipitación reconstruida para la parte alta de la Cuenca de Río Nazas, Durango	(Cerano-Paredes et al., 2012)
2012	Variabilidad hidroclimática reconstruida con anillos de árboles para la cuenca Lerma Chapala en Guanajuato, México	(Villanueva-Díaz et al., 2012)
2013	Reconstrucción de precipitación invierno-primavera con anillos anuales de <i>Pinus douglasiana</i> en la reserva de la biosfera Sierra de Manantlán, Jalisco	(Cerano-Paredes et al., 2013)
2013	Influencia de la evaporación en el crecimiento forestal	(Pompa-García et al., 2013)
2013	Variation in radial growth of <i>Pinus cooperi</i> in response to climatic signals across an elevational gradient	(Pompa-García et al., 2013)
2014	Reconstrucción de precipitación invierno-primavera para el Parque Nacional Pico de Tancitaro, Michoacán	(Cerano-Paredes et al., 2014)
2014	Características anatómicas de la madera de <i>Bursera lancifolia</i> (Schltdl.) Engl. con potencial dendrocronológico	(Durán-Guerra et al., 2014)
2014	Sensibilidad climática de tres versiones dendrocronológicas para una conífera mexicana	(Pompa-García et al., 2014)
2015	Response of tree radial growth to evaporation, as indicated by earlywood and latewood	(Chacón-de la Cruz y Pompa-García, 2015)
2015	Tree growth response to ENSO in Durango, Mexico	(Pompa-García et al., 2015)
2015	Reconstructing evaporation from pine tree rings in Northern Mexico	(Pompa-García y Camarero, 2015)
2015	Cuatro siglos de variabilidad hidroclimática en el noroeste de Chihuahua, México, reconstruida con anillos de árboles	(Villanueva-Díaz, Cerano-Paredes et al., 2015)
2015	Crecimiento radial anual del fresno (<i>Fraxinus udhei</i> (Wenz.) Lingelsh.) en dos parques de la Comarca Lagunera	(Villanueva-Díaz, Pérez-Evangelista et al., 2015)
2016	Climatic responses of <i>Pinus pseudostrobus</i> and <i>Abies religiosa</i> in the Monarch Butterfly Biosphere Reserve, Central Mexico	(Carlón-Allende et al., 2016)
2016	Reconstrucción de la precipitación estacional con anillos de crecimiento para la región hidrológica Presidio-San Pedro	(Díaz-Ramírez et al., 2016)



TABLA 3. Estudios dendroclimáticos utilizados en el presente trabajo (continuación y final).

Año de publicación	Título	Referencia
2016	Sensitivity of pines in Mexico to temperature varies with age	(Pompa-García y Hadad, 2016)
2016	Temporal variation of wood density and carbon in two elevational sites of <i>Pinus cooperi</i> in relation to climate response in Northern Mexico	(Pompa-García y Venegas-González, 2016)
2017	Earlywood and latewood widths of <i>Picea chihuahuana</i> show contrasting sensitivity to seasonal climate	(Cabral-Alemán et al., 2017)
2017	Evaluación del potencial dendroclimático de <i>Pinus lumholtzii</i> B.L. Rob. & Fernald	(González-Elizondo et al., 2017)
2018	Climatic signal in earlywood and latewood in conifer forests in the Monarch Butterfly Biosphere Reserve, Mexico	(Carlón-Allende et al., 2018)
2018	Respuesta del crecimiento de <i>Pinus oocarpa</i> a variables climáticas en Chiapas, México	(López-Hernández et al., 2018)
2018	Reconstruction of historical precipitation (1877-2014) for the southwest of the Sierra Gorda Biosphere Reserve, Querétaro, Mexico	(Mendoza-Villa et al., 2018)
2018	Tree-ring research of Mexican beech (<i>Fagus grandifolia</i> subsp. <i>mexicana</i>) a relict tree endemic to eastern Mexico	(Rodríguez-Ramírez et al., 2018)
2018	Red dendrocronológica de pino triste (<i>Pinus lumholtzii</i> B.L. Rob. & Fernald) en la Sierra Madre Occidental para reconstrucción de lluvia estacional	(Villanueva-Díaz, González-Elizondo et al., 2018)
2018	Respuesta climática de <i>Pinus oocarpa</i> Schiede Ex Schetol en el Bosque La Primavera, Jalisco	(Villanueva-Díaz, Rubio-Camacho, et al., 2018)
2018	Comportamiento hidroclimático de coníferas en el Cerro Potosí, Nuevo León, México	(Villanueva Díaz, Vázquez-Selem et al., 2018)
2019	Influencia del clima en el crecimiento radial en cuatro especies de coníferas en la sierra de San Antonio Peña Nevada (Nuevo León, México)	(Gutiérrez-García y Ricker, 2019)
2020	The climatic response of baldcypress (<i>Taxodium mucronatum</i> Ten.) in San Luis Potosí, Mexico	(Villanueva-Díaz et al., 2020)

De los estudios con los que se trabajó, se registraron 46 especies pertenecientes a 16 familias, siendo Pinaceae la de mayor número de especies (17), seguida de Fabaceae con 10 especies (Tabla 4). De todas las especies registradas solo en cuatro se concentraron 33% de los estudios dendroclimáticos, siendo *Pseudotsuga menziesii* la especie más estudiada (15%, 11 estudios), seguida de *Pinus cooperi* con 10% (7 estudios), *Abies religiosa* (4%) y *Pinus cembroides* (4%) con 3 estudios cada una (Fig. 1).

En cuanto a la localización de los sitios de muestreo utilizados en los estudios dendroclimáticos, se observó una tendencia hacia el norte del país, siendo el estado de Durango el que presentó una mayor concentración de sitios, seguido del estado de Nuevo León. Para la parte sur

de México, solo se registraron dos sitios, uno en el estado de Oaxaca y otro en Chiapas (Fig. 2).

Similitud de condiciones

Como se observa en la figura 3, se obtuvieron porcentajes altos de diferencias en condiciones entre las estaciones meteorológicas y los sitios de muestreo utilizados en los estudios dendroclimáticos. De las variables categóricas (Fig. 3a), la que registró el menor porcentaje de similitud fue la subcuenca ya que en solo 10% de los estudios las estaciones meteorológicas y los sitios de muestreo se encuentran en la misma subcuenca (categoría 1), le siguen las topoformas con 18%, la orientación de la ladera con 25%, la cuenca con 41%, la subprovincia fisiográfica con 54% y el tipo de

TABLA 4. Especies utilizadas en los estudios dendroclimáticos en México.

Grupo	Familia	Especie
Gimnosperma	Cupressaceae	<i>Taxodium huegelii</i> C.Lawson
		<i>Abies religiosa</i> (Kunth) Schltdl. & Cham
		<i>Abies vejarii</i> Martínez
		<i>Picea chihuahuana</i> Martínez
		<i>Pinus cembroides</i> Zucc.
		<i>Pinus cooperi</i> C.E.Blanco
		<i>Pinus culminicola</i> Andresen & Beaman
		<i>Pinus douglasiana</i> Martínez
		<i>Pinus durangensis</i> Martínez
		<i>Pinus greggii</i> Engelm. ex Parl.
		<i>Pinus hartwegii</i> Lindl.
		<i>Pinus lumholtzii</i> B.L.Rob. & Fernald
		<i>Pinus montezumae</i> Lamb.
		<i>Pinus oocarpa</i> Schiede
		<i>Pinus pseudostrobus</i> Lindl.
<i>Pinus strobiformis</i> Engelm.		
<i>Pinus teocote</i> Schied. ex Schltdl. & Cham.		
<i>Pseudotsuga menziesii</i> (Mirb.) Franco		
Angiosperma	Annonaceae	<i>Rollinia mucosa</i> (Jacq.) Baill.
	Apocynaceae	<i>Thevetia ahouai</i> (L.) A.DC.
	Bignoniaceae	<i>Tabebuia heterophylla</i> (DC.) Britton
		<i>Handroanthus impetiginosus</i> (Mart. ex DC.) Mattos
	Boraginaceae	<i>Cordia alliodora</i> (Ruiz & Pav.) Oken
	Burseraceae	<i>Bursera lancifolia</i> (Schltdl.) Engl
	Euphorbiaceae	<i>Euphorbia schlechtendalii</i> Boiss
		<i>Acacia cochliacantha</i> Willd.
		<i>Dalbergia brownei</i> (Jacq.) Urb.
		<i>Dialium guianense</i> (Aubl.) Sandwith
		<i>Lonchocarpus sericeus</i> (Poir.) DC.
		<i>Lonchocarpus emarginatus</i> Pittier
		<i>Lonchocarpus torresiorum</i> M. Sousa
		<i>Mimosa acantholoba</i> (Willd.) Poir.
		<i>Pterocarpus rohrii</i> Vahl
		<i>Schizolobium parahyba</i> (Vell.) S.F. Blake
	<i>Senna atomaria</i> (L.) H.S.Irwin & Barneby	
	Fagaceae	<i>Fagus grandifolia</i> subsp. <i>Mexicana</i> (Martínez) A.E. Murray
	Hypericaceae	<i>Vismia camparaguey</i> Sprague & L. Riley
	Malvaceae	<i>Ceiba aesculifolia</i> subsp. <i>Parvifolia</i> (Rose) P.E. Gibbs & Semir
<i>Guazuma ulmifolia</i> Lam		
Melastomataceae	<i>Miconia glaberrima</i> (Schltdl.) Naudin	
	<i>Miconia trinervia</i> (Sw.) D. Don ex Loudon	
Moraceae	<i>Castilla elastica</i> Cerv.	
	<i>Ficus maxima</i> Mill.	
Oleaceae	<i>Fraxinus uhdei</i> (Wenz.) Lingelsh	
Rutaceae	<i>Zanthoxylum caribaeum</i> Lam.	
	<i>Zanthoxylum riedelianum</i> subsp. <i>Kellermanii</i> (P. Wilson) Reynel ex C. Nelson	

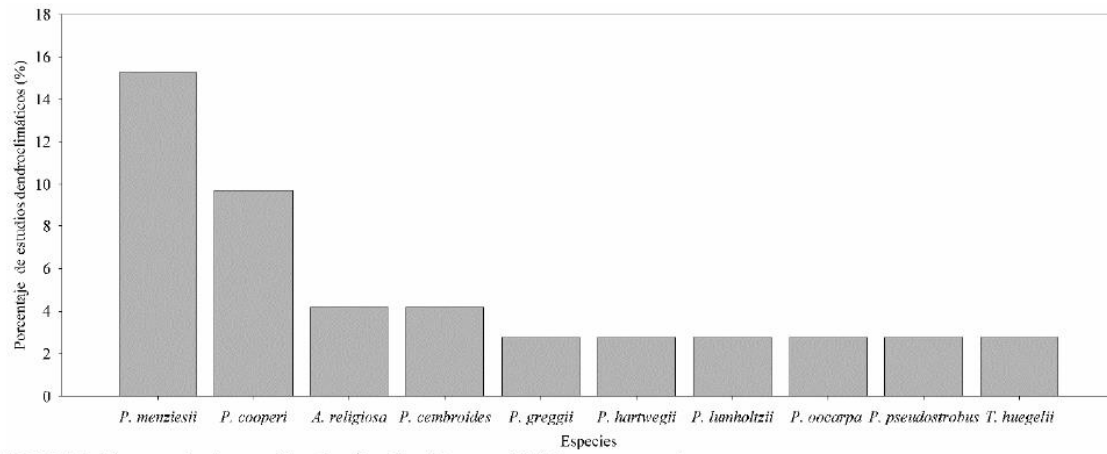


FIGURA 1. Porcentaje de estudios dendroclimáticos en México por especie. Se muestran solo las especies que fueron utilizadas en más de dos trabajos.

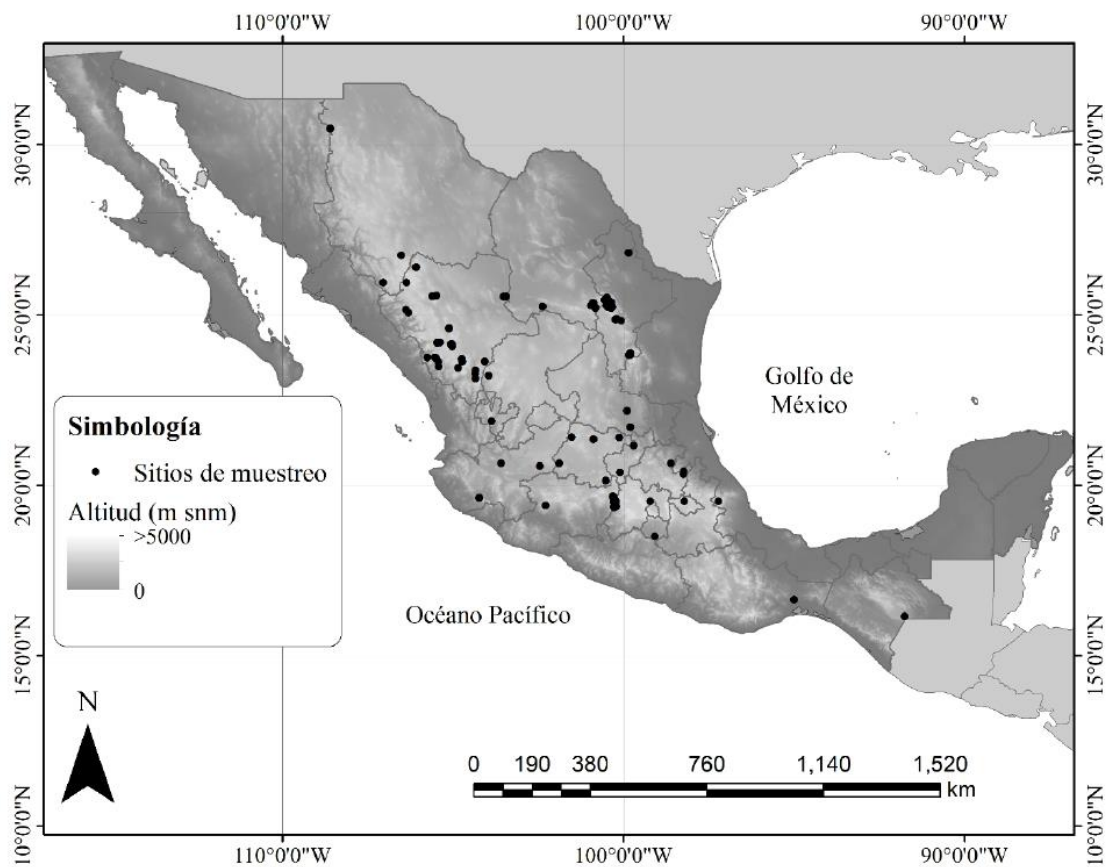


FIGURA 2. Localización de los sitios de muestreo de los estudios dendroclimáticos realizados en México analizados en el presente trabajo.

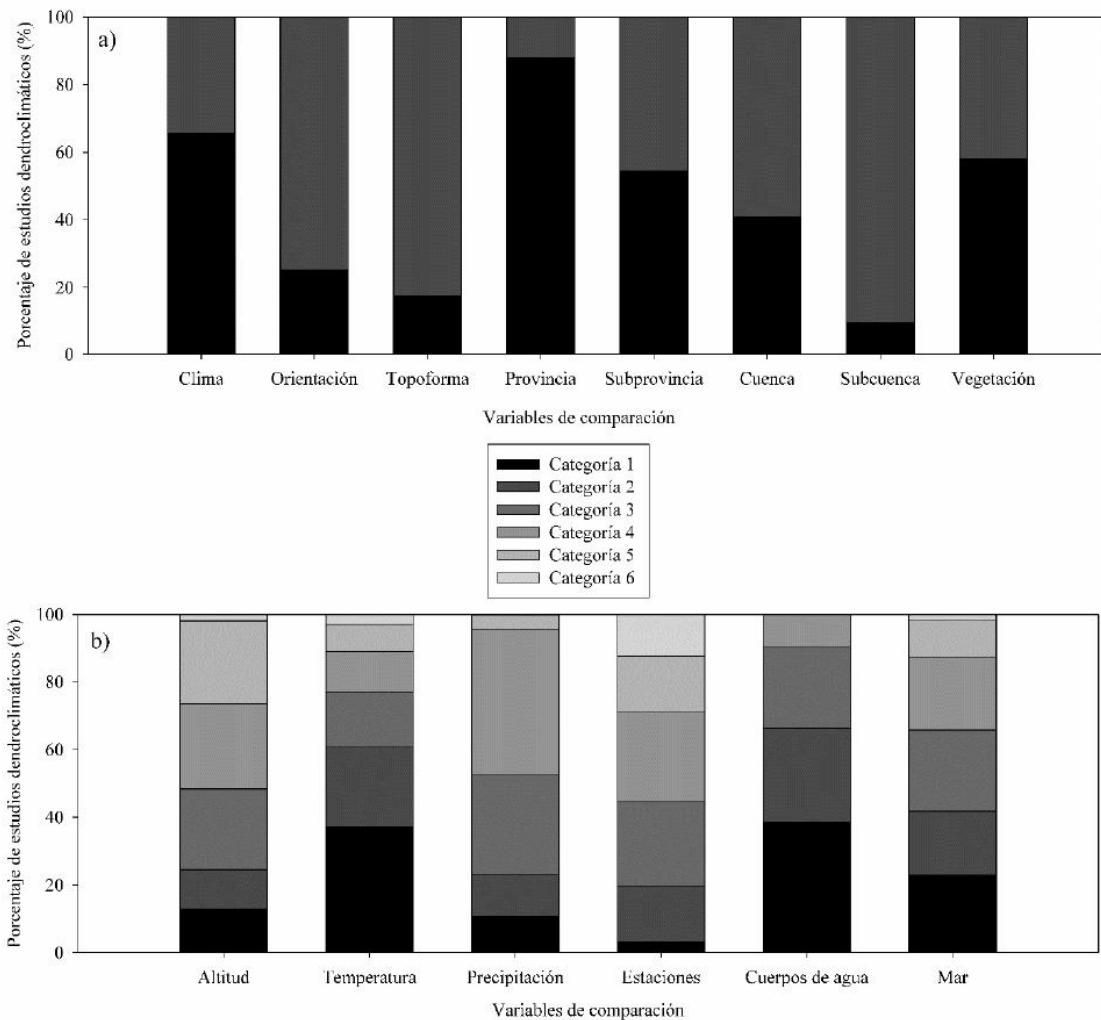


FIGURA 3. Porcentaje de estudios dendroclimáticos para cada categoría de las variables categóricas (a) y las variables continuas (b).

vegetación con 58%. Otras variables, como el tipo de clima o las provincias fisiográficas, presentaron mayores similitudes: 66% de los estudios presentan el mismo tipo de clima para las estaciones meteorológicas y para los sitios de muestreo y, para 88% de los estudios, las estaciones y los sitios de muestreo se encuentran en la misma provincia.

En cuanto a las variables continuas (Fig. 3b), solo 3% de los estudios presentaron distancias menores a 10 km entre las estaciones meteorológicas y los sitios de muestreo (categoría 1), y 16% presentaron diferencias de distancia entre 10 km y 20 km (categoría 2). Para distancia a los

cuerpos de agua (lagos) y al mar, solo 39% (cuerpos de agua) y 23% (mar) de los estudios presentaron distancias de menos de 10 km a los cuerpos de agua y al mar (categoría 1). Con respecto a las diferencias altitudinales entre las estaciones y los sitios de muestreo, 52% de los estudios presentan diferencias mayores a los 1000 m (categoría 4, 5, 6) y solo 13% presentaron diferencias altitudinales de menos de 100 m (categoría 1). En cuanto a temperatura, 37% de los estudios presentan diferencias de menos de 2 °C (categoría 1) y 24% de los estudios se registraron diferencias de temperatura entre 2 °C y 4 °C (categoría 2). Para



precipitación, 43% de los estudios presentaron diferencias entre 200 mm y 500 mm (categoría 4) entre las estaciones y los sitios de muestreo, y solo 11% de los estudios exhibieron diferencias en precipitación de menos de 50 mm (categoría 1).

Se observó que 46% de los estudios dendroclimáticos presentaron similitudes medias-bajas (25% - 50% de similitud) entre las estaciones meteorológicas y los sitios de muestreo que utilizaron; 41% presentaron categorías medias-altas (50% - 75% de similitud). Es importante señalar que solo 6% de los estudios dendroclimáticos presentaron una similitud de condiciones de más de 75% (categoría alta) y que el resto (7%) presentaron similitud de condiciones baja, es decir, de menos de 25% (Fig. 4).

DISCUSIÓN

Partiendo de la idea central de la hipótesis de correlación espacial ya expuesta, los sitios seleccionados para la obtención de muestras en los estudios dendroclimáticos deben de estar lo suficientemente cercanos de las estaciones meteorológicas para obtener reconstrucciones climáticas con menor incertidumbre (Chen et al., 2017; Wang et al., 2020; Yang et al., 2017). Pero esto no ocurre en la mayoría de los estudios que se han realizado en México; como se logra observar en el presente trabajo, pocos son los estudios

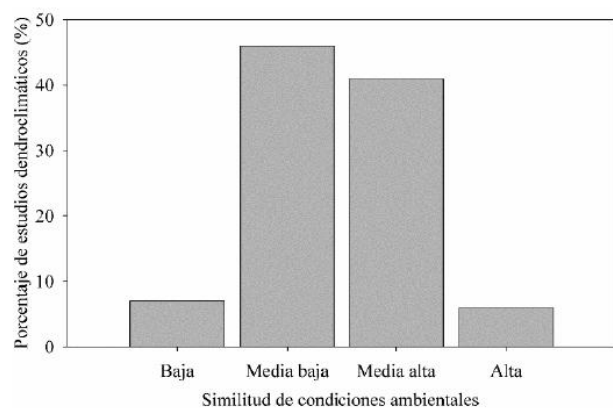


FIGURA 4. Porcentaje de estudios dendroclimáticos para cada categoría (baja, media baja, media alta, alta) del índice de similitud de condiciones ambientales calculado.

Dendroclimáticos que consideraron estaciones meteorológicas con una cercanía menor a 10 kilómetros (3%). Si bien se pueden detectar eventos climáticos regionales al utilizar estaciones meteorológicas lejanas, hay que tener en cuenta que los procesos locales también son importantes, por lo que faltaría realizar estudios dendroclimáticos, pero bajo una perspectiva local, para la información que se obtenga pueda ser aplicada en lugares específicos.

Existe un número considerable de estudios dendroclimáticos que ni siquiera mencionan las estaciones que ocuparon y por ende no se conoce la distancia a la que se encuentran las estaciones de donde se obtuvo la información climática (38% de los estudios). También se identificaron estudios en los que no se hizo uso de datos de estaciones meteorológicas directamente, ya que utilizaron técnicas de interpolación para realizar cartografía climática para después obtener la información climática de esos modelos (14% de los estudios). Lo anterior se registró para especies como *Abies concolor* utilizando insumos cartográficos a una resolución de aproximadamente 55 km de tamaño de pixel (Meko et al., 2013) y para *Pseudotsuga menziesii* utilizando cartografía con una resolución espacial de aproximadamente 277 km × 416 km (Díaz et al., 2002).

De acuerdo con el SMN, México cuenta con cerca de 5500 estaciones meteorológicas distribuidas en todo el país, de ellas, solo 188 son automatizadas (SMN, 2020). Considerando la superficie total de México, son pocas las estaciones meteorológicas con que se cuenta (Trejo et al., 2008) y se deberían invertir más recursos para robustecer la red. La cantidad actual de estaciones representa aproximadamente una por cada 35 623 ha, que es una proporción baja si se considera que el área representativa de cada estación es de aproximadamente 5 km de radio en terreno plano, es decir, 7850 ha (Inegi, 2020; SMN, 2020).

Una parte fundamental de la dendrocronología es la selección del área de estudio, ya que existen regiones en el espacio donde no es posible realizar estudios dendrocronológicos, ya sea porque las especies presentes en esos lugares no presentan anillos de crecimiento anuales (características propias de cada especie), porque no existe

gran variabilidad entre los anillos que permita diferenciarlos debido a los factores ambientales, o por el hecho de que no se cuenta con individuos arbóreos suficientes para poder realizar un estudio que sea estadísticamente sólido (Cook y Kairiukstis, 1989; Fritts, 1976).

De los estudios dendroclimáticos en México, 15% se han centrado en analizar a *Pseudotsuga menziesii*, un número alto de trabajos tomando en cuenta que México es considerado como uno de los centros de origen de otras especies coníferas, como es el caso del género *Pinus*, que cuenta con aproximadamente 40% de todas las especies de pino del mundo (Gernandt y Pérez-de la Rosa, 2014). La abundancia y variedad de especies de *Pinus* en México, y la capacidad de estas para formar anillos de crecimiento, ofrecen la oportunidad de ampliar los conocimientos acerca de su potencial dendroclimático; sería conveniente aprovechar esta condición y realizar más estudios en este sentido.

De acuerdo con los estudios revisados, se identificaron dos posibles respuestas de las especies a las condiciones climáticas, las cuales pueden ser aumentos o disminuciones en el crecimiento radial. En cuanto a los aumentos en el crecimiento, lo que se observa es que la precipitación de invierno-primavera o las bajas temperaturas favorecen el crecimiento en especies como *Abies religiosa* (Cerano-Paredes *et al.*, 2014), *Pinus hartwegii* (Astudillo-Sánchez *et al.*, 2017) o *Pinus cooperi* (Pompa-García y Camarero, 2015; Pompa-García y Hadad, 2016). Caso contrario son las disminuciones en el crecimiento radial debido a las altas temperaturas que es lo que se indica para especies como *Pinus pseudostrabus* (Marlès *et al.*, 2015) o *Pinus cooperi* (Pompa-García y Camarero, 2015; Pompa-García y Hadad, 2016). Esto sucede pues las altas temperaturas provocan un aumento en la evaporación que tiende a reducir la disponibilidad de agua y, por ende, el crecimiento.

Como se mencionó anteriormente, muchos aspectos son esenciales en la selección de los sitios de muestreo, se logró identificar es que es recomendable seleccionar las áreas de óptimo crecimiento arbóreo (Cook y Kairiukstis, 1989). Se puede dar por hecho que las condiciones ideales de crecimiento para una especie corresponden a lugares donde existe un mayor número de individuos; por el

contrario, sitios con pocos individuos, en donde los árboles están bajo estrés, representan áreas poco idóneas (Pompa-García, Cerano-Paredes *et al.*, 2013). Pero para saber cuáles son las condiciones ideales para las especies se deben de realizar estudios específicos, ya sea de germinación, de establecimiento, de sobrevivencia, de reproducción o de dispersión, por mencionar algunos.

Actualmente no se cuenta con la información de las condiciones óptimas para todas las especies, si bien hay varios estudios donde se consideran las condiciones óptimas de algunas, mucha de esa información se refiere a condiciones de invernadero, de vivero o de laboratorio y no precisamente a las condiciones de campo. Existen pocos estudios que consideran las condiciones óptimas de las especies arbóreas a partir de datos de campo y en muchos sitios de muestreo (Gómez Díaz *et al.*, 2011; Gutiérrez y Trejo, 2014). De los estudios dendroclimáticos analizados, se logró observar que uno de los principales factores limitantes en el crecimiento arbóreo es la precipitación. Hay especies que, al existir periodos de poca lluvia, se encuentran bajo estrés hídrico y en consecuencia no crecen lo suficiente, esto fue lo observado para *Pinus hartwegii* (Astudillo-Sánchez *et al.*, 2017) y *Pseudotsuga menziesii* (Castruita-Esparza *et al.*, 2016). Sin embargo, para especies como *Pinus devoniana* la disminución en el crecimiento se presenta al aumentar los niveles de precipitación (Marlès *et al.*, 2015).

En cuanto a la localización de los sitios de muestreo de los estudios dendroclimáticos, se observa una tendencia hacia el norte y centro de México, siendo más frecuentes en el norte, lo cual muestra que falta un mayor esfuerzo de muestreo al sur del país. Como se observó en el presente estudio, la mayoría de las especies con las que se ha trabajado son coníferas, a pesar de que estados al sur del país como Guerrero, Oaxaca y Chiapas, que hasta la fecha cuentan con pocos estudios, también presentan la existencia de diversas especies de coníferas con las que se podrían realizar estudios dendrocronológicos.

Los estudios dendrocronológicos que ocupen estaciones meteorológicas para reconstruir condiciones climáticas o para datar las edades de los árboles deberían



realizar comparaciones de condiciones entre las estaciones y sus sitios de muestreo para seleccionar estaciones de una forma mucho más atinada, por lo que la aplicación del índice propuesto sería conveniente si se considera que solo 6% de los estudios dendroclimáticos presentan una similitud de condiciones alta entre los sitios de muestreo y las estaciones meteorológicas empleadas (similitud de más del 75%). Además, el índice que se propone se basa en insumos cartográficos disponibles que pueden ser aplicados en cualquier SIG.

CONCLUSIONES

Son importantes todos los estudios dendroclimáticos que se han realizado en México en cuanto a la reconstrucción climática del pasado, y más si toman en cuenta todas las limitantes que se tienen, tales como la falta de información climática o el poco conocimiento sobre las especies. Para realizar estudios dendroclimáticos bajo una perspectiva local en lugares que no cuentan con registros dendrocronológicos es necesario tener un mayor número de estaciones meteorológicas, sobre todo si se considera que México es un país que presenta una gran diversidad climática. También es fundamental tener un mayor conocimiento sobre el potencial de las especies para formar anillos de crecimiento, así como información sobre sus condiciones óptimas.

Realizar una comparación de condiciones entre las estaciones meteorológicas y los sitios de muestreo es algo primordial que se debería aplicar en todos los estudios dendrocronológicos que llegasen a utilizar la información climática para datar los anillos de crecimiento. Esta comparación se podría realizar con índices de similitud de condiciones como el que se propone en este estudio.

RECONOCIMIENTOS

El primer autor agradece al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por la beca escolar para sus estudios de doctorado. Esta investigación formó parte del proyecto PAPIIT (IN302721).

REFERENCIAS

- Arreola-Ortiz, M., & Nívar-Cháidez, J. (2010). Análisis de sequías y productividad con cronologías de *Pseudotsuga menziesii* Rob. & Fern. y su asociación con El Niño en el nordeste de México. *Investigaciones geográficas*, 71, 7-20.
- Astudillo-Sánchez, C., Villanueva-Díaz, J., Endara-Agramont, A., Nava-Bernal, G., & Gómez-Albores, M. (2017). Climatic variability at the treeline of Monte Tlaloc, Mexico: a dendrochronological approach. *Trees*, 31(2), 441-453. <https://doi.org/10.1007/s00468-016-1460-z>
- Beniston, M. (2002). Climate modeling at various spatial and temporal scales: where can dendrochronology help?. *Dendrochronologia*, 20(1-2), 117-131. <https://doi.org/10.1078/1125-7865-00012>
- Bickford, I., Fulé, P., & Kolb, T. E. (2011). Growth sensitivity to drought of co-occurring *Pinus* spp. Along an elevation gradient in northern Mexico. *Western North American Naturalist*, 71(3), 338-348. <https://doi.org/10.3398/064.071.0302>
- Brienen, R., Lebnija-Trejos, E., Van Breugel, M., Pérez-García, E., Bongers, F., Meave, J., & Martínez-Ramos, M. (2009). The potential of tree rings for the study of forest succession in southern Mexico. *Biotropica*, 41(2), 186-195. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2008.00462.x>
- Cabral-Alemán, C., Pompa-García, M., Acosta-Hernández, A., Zúñiga-Vásquez, J., & Camarero, J. (2017). Earlywood and latewood widths of *Picea chihuahuana* show contrasting sensitivity to seasonal climate. *Forests*, 8(5), 173. <https://doi.org/10.3390/f8050173>
- Carlón-Allende, T., Mendoza, M., Pérez-Salicrup, D., Villanueva-Díaz, J., & Lara, A. (2016). Climatic responses of *Pinus pseudostrobus* and *Abies religiosa* in the monarch butterfly biosphere reserve, central Mexico. *Dendrochronologia*, 38, 103-116. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2016.04.002>
- Carlón-Allende, T., Villanueva-Díaz, J., Mendoza, M., & Pérez-Salicrup, D. R. (2018). Climatic signal in earlywood and latewood in conifer forests in the Monarch Butterfly Biosphere Reserve, Mexico. *Tree-Ring Research*, 74(1), 63-75. <https://doi.org/10.3959/1536-1098-74.1.63>
- Castruita-Esparza, L., Correa-Díaz, A., Gómez-Guerrero, A., Villanueva-Díaz, J., Ramírez-Guzmán, M., Velázquez-Martínez, A., & Ángeles-Pérez, G. (2016). Basal area increment series of dominant trees of *Pseudotsuga menziesii* (Murb.) Franco show periodicity according to global climate patterns. *Revista Chapingo. Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 22(3), 379-397. <http://10.5154/r.rchscfa.2015.10.048>

- Cerano-Paredes, J., Méndez-González, J., Amaro-Sánchez, A., Villanueva-Díaz, J., Cervantes-Martínez, R., & Rubio-Camacho, E. (2013). Reconstrucción de precipitación invierno-primavera con anillos anuales de *Pinus douglasiana* en la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán, Jalisco. *Revista Chapingo. Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 19(3), 413-423. <http://10.5154/r.rchscfa.2013.02.007>
- Cerano-Paredes, J., Villanueva-Díaz, J., Cervantes-Martínez, R., Vázquez-Selem, L., Cacicano, R., & Guerra de la Cruz, V. (2014). Reconstrucción de precipitación invierno-primavera para el Parque Nacional Pico de Tancitaro, Michoacán. *Investigaciones Geográficas*, 83, 41-54. <https://doi.org/10.14350/tig.35190>
- Cerano-Paredes, J., Villanueva-Díaz, J., Fulé, P., Arreola-Ávila, J., Sánchez-Cohen, I., & Valdez-Cepeda, R. (2009). Reconstrucción de 350 años de precipitación para el suroeste de Chihuahua, México. *Madera y Bosques*, 15(2), 27-44. <https://doi.org/10.21829/myb.2009.1521189>
- Cerano-Paredes, J., Villanueva-Díaz, J., Valdez-Cepeda, R., Arreola-Ávila, J., & Constante-García, V. (2011). El Niño Oscilación del Sur y sus efectos en la precipitación en la parte alta de la cuenca del río Nazas. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 17(Esp), 207-215. <http://dx.doi.org/10.5154/r.rchscfa.2010.09.076>
- Cerano-Paredes, J., Villanueva-Díaz, J., Valdez-Cepeda, R., Constante-García, V., González-Barrios, J., & Estrada-Ávalos, J. (2012). Precipitación reconstruida para la parte alta de la Cuenca de Río Nazas, Durango. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales*, 3(10), 07-23. <https://doi.org/10.29298/rmcf.v3i10.525>
- Cleaveland, M., Stahle, D., Therrell, M., Villanueva-Díaz, J., & Burns, B. T. (2003). Tree-ring reconstructed winter precipitation and tropical teleconnections in Durango, Mexico. *Climatic Change*, 59(3), 369-388. <https://doi.org/10.1023/A:1024835630188>
- Constante-García, V., Villanueva-Díaz, J., Cerano-Paredes, J., Cornejo Oviedo, E., & Valencia Manzo, S. (2009). Dendrocronología de *Pinus cembroides* Zucc. Y reconstrucción de precipitación estacional para el Sureste de Coahuila. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales*, 34(106), 17-39.
- Cook, E., & Kairiukstis, L. (1989). *Methods of dendrochronology: applications in the environmental sciences*. Springer Science & Business Media.
- Chacón-de la Cruz, J., & Pompa-García, M. (2015). Response of tree radial growth to evaporation, as indicated by earlywood and latewood. *Revista Chapingo. Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 21(1), 57-65. <http://dx.doi.org/10.5154/r.rchscfa.2014.10.050>
- Chen, L., Wang, T., & Zhu, H. (2017). Subpixel Mapping Algorithms Based on Block Structural Self-Similarity Learning. *Mathematical Problems in Engineering*, 2017, 5254024 <https://doi.org/10.1155/2017/5254024>
- Díaz-Ramírez, B., Villanueva-Díaz, J., & Cerano-Paredes, J. (2016). Reconstrucción de la precipitación estacional con anillos de crecimiento para la región hidrológica Presidio-San Pedro. *Madera y Bosques*, 22(1), 111-123. <https://doi.org/10.21829/myb.2016.221480>
- Díaz, S., Therrell, M., Stahle, D., & Cleaveland, M. K. (2002). Chihuahua (Mexico) winter-spring precipitation reconstructed from tree-rings, 1647-1992. *Climate Research*, 22(3), 237-244. <http://dx.doi.org/10.3354/cr022237>
- Durán-Guerra, O., Quintanar-Isaías, A., Villanueva-Díaz, J., Jaramillo-Pérez, A., & Cerano-Paredes, J. (2014). Características anatómicas de la madera de *Bursera lancifolia* (Schltdl.) Engl. Con potencial dendrocronológico. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales*, 5(26), 76-89. <https://doi.org/10.29298/rmcf.v5i26.291>
- Instituto de Ciencias de la Atmósfera y Cambio Climático (2021). *Atlas climático digital de México*. UNAM. <https://uniatmos.atmosfera.unam.mx/>
- Fritts, H. (1971). Dendroclimatology and dendroecology. *Quaternary Research*, 1(4), 419-449. [https://doi.org/10.1016/0033-5894\(71\)90057-3](https://doi.org/10.1016/0033-5894(71)90057-3)
- Fritts, H. (1976). *Tree rings and climate* (1a ed.). Elsevier.
- Gernandt, D., & Pérez-de la Rosa, J. A. (2014). Biodiversidad de Pinophyta (coníferas) en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85, 126-133. <https://doi.org/10.7550/rmb.32195>
- Gómez Díaz, J. D., Monterroso Rivas, A. I., Tinoco Rueda, J. A., Toledo Medrano, M., Conde Álvarez, C., & Gay García, C. (2011). Assessing current and potential patterns of 16 forest species driven by climate change scenarios in México. *Atmósfera*, 24(1), 31-52.
- González-Elizondo, M., González-Elizondo, M. S., Villanueva-Díaz, J., & Cerano-Paredes, J. (2017). Evaluación del potencial dendroclimático de *Pinus lamboltzii* BL Rob. & Fernald. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales*, 8(42), 28-54. <https://doi.org/10.29298/rmcf.v8i42.18>
- González-Elizondo, M., Jurado, E., Nívar, J., González-Elizondo, M. S., Villanueva, J., Aguirre, O., & Jiménez, J. (2005). Tree-rings and climate relationships for Douglas-fir chronologies from the Sierra Madre Occidental, Mexico: a 1681-2001 rain reconstruction. *Forest Ecology and Management*, 213(1-3), 39-53. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.03.012>
- Gutiérrez-García, G., & Ricker, M. (2019). Influencia del clima en el crecimiento radial en cuatro especies de coníferas en la sierra de San Antonio Peña Nevada (Nuevo León, México).



- Revista Mexicana de Biodiversidad*, 90, e902676. <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2019.90.2676>
- Gutiérrez, E., & Trejo, I. (2014). Efecto del cambio climático en la distribución potencial de cinco especies arbóreas de bosque templado en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85(1), 179-188. <http://dx.doi.org/10.7550/rmb.37737>
- Instituto Nacional de Estadística y Geografía [Inegi]. (1992). *Conjunto de datos vectoriales de la carta de Uso del suelo y vegetación*. <https://www.inegi.org.mx/app/biblioteca/ficha.html?upc=702825007020>
- Instituto Nacional de Estadística y Geografía [Inegi]. (2000). *Mapa Raster de Climas*. <https://www.inegi.org.mx/app/biblioteca/ficha.html?upc=702825292775>
- Instituto Nacional de Estadística y Geografía [Inegi]. (2001a). *Conjunto de datos vectoriales Fisiográficos, provincias fisiográficas*. <https://www.inegi.org.mx/app/biblioteca/ficha.html?upc=702825267575>
- Instituto Nacional de Estadística y Geografía [Inegi]. (2001b). *Conjunto de datos vectoriales Fisiográficos, sistema toposformas*. <https://www.inegi.org.mx/app/biblioteca/ficha.html?upc=702825267582>
- Instituto Nacional de Estadística y Geografía [Inegi]. (2001c). *Conjunto de datos vectoriales Fisiográficos, subprovincias fisiográficas*. <https://www.inegi.org.mx/app/biblioteca/ficha.html?upc=702825267599>
- Instituto Nacional de Estadística y Geografía [Inegi]. (2006). *Red hidrográfica digital de México*. <https://www.inegi.org.mx/app/biblioteca/ficha.html?upc=889463598428>
- Instituto Nacional de Estadística y Geografía [Inegi]. (2009). *Cuerpos de Agua*. <https://www.inegi.org.mx/app/biblioteca/ficha.html?upc=889463598435>
- Instituto Nacional de Estadística y Geografía [Inegi]. (2013). *Continuo de Elevaciones Mexicano*. <https://www.inegi.org.mx/app/geo2/elevacionesmex/>
- Instituto Nacional de Estadística y Geografía [Inegi]. (2019). *Marco Geoestadístico*. <https://www.inegi.org.mx/app/biblioteca/ficha.html?upc=889463776079>
- Instituto Nacional de Estadística y Geografía [Inegi]. (2020). *Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática*. <https://www.inegi.org.mx/default.html>
- López-Hernández, M., Cerano-Paredes, J., Valencia-Manzo, S., Cornejo-Oviedo, E., Villanueva-Díaz, J., Cervantes-Martínez, R., & Esquivel-Arriaga, G. (2018). Respuesta del crecimiento de *Pinus oocarpa* a variables climáticas en Chiapas, México. *Revista de Biología Tropical*, 66(4), 1580-1596. <http://dx.doi.org/10.15517/rbt.v66i4.32663>
- Marlès, J., Valor, T., López, B., Pérez-Salicip, D., Maneja, R., Sánchez, S., & Boada, M. (2015). Análisis dendroclimático de *Pinus pseudostróbus* y *Pinus devoniana* en los municipios de Áporo y Zitácuaro (Michoacán), Reserva de la Biósfera de la Mariposa Monarca. *Investigaciones Geográficas*, 88, 19-32. <http://dx.doi.org/10.14350/tig.43338>
- Meko, D., Touchan, R., Villanueva-Díaz, J., Griffin, D., Woodhouse, C., Castro, C., Carillo, C., & Leavitt, S. (2013). Sierra San Pedro Mártir, Baja California, cool-season precipitation reconstructed from earlywood width of *Abies concolor* tree rings. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 118(4), 1660-1673. <https://doi.org/10.1002/2013JG002408>
- Mendoza-Villa, O., Cambrón-Sandoval, V., Cerano-Paredes, J., Cervantes-Martínez, R., & Soto-Correa, J. (2018). Reconstruction of historical precipitation (1877-2014) for the southwest of the Sierra Gorda Biosphere Reserve, Querétaro, Mexico. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales*, 24(3), 371-386. <http://dx.doi.org/10.5154/r.rchscfa.2018.01.008>
- Morrone, J. (2017). *Neotropical Biogeography: Regionalization and Evolution* (1a ed.). CRC Press.
- Pompa-García, M., & Camarero, J. J. (2015). Reconstructing evaporation from pine tree rings in northern Mexico. *Tree-Ring Research*, 71(2), 95-105. <https://doi.org/10.3959/1536-1098-71.2.95>
- Pompa-García, M., Cerano-Paredes, J., & Fulé, P. (2013). Variation in radial growth of *Pinus cooperi* in response to climatic signals across an elevational gradient. *Dendrochronologia*, 31(3), 198-204. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2013.05.003>
- Pompa-García, M., Dávalos-Sotelo, R., Rodríguez-Téllez, E., Aguirre-Calderón, O., & Treviño-Garza, E. J. (2014). Sensibilidad climática de tres versiones dendrocronológicas para una conífera mexicana. *Madera y Bosques*, 20(3), 139-151. <https://doi.org/10.21829/myb.2014.203158>
- Pompa-García, M., & Hadad, M. (2016). Sensitivity of pines in Mexico to temperature varies with age. *Atmósfera*, 29(3), 209-219. <https://doi.org/10.20937/ATM.2016.29.03.03>
- Pompa-García, M., & Jurado, E. (2014). Seasonal precipitation reconstruction and teleconnections with ENSO based on tree ring analysis of *Pinus cooperi*. *Theoretical and applied climatology*, 117, 495-500. <https://doi.org/10.1007/s00704-013-1018-6>

- Pompa-García, M., Miranda-Aragón, L., & Aguirre-Salado, C. A. (2015). Tree growth response to ENSO in Durango, Mexico. *International Journal of Biometeorology*, *59*, 89-97. <https://doi.org/10.1007/s00484-014-0828-2>
- Pompa-García, M., Rodríguez-Flores, F. J., Aguirre-Salado, C., & Miranda-Aragón, L. (2013). Influencia de la evaporación en el crecimiento forestal. *Agrociencia*, *47*(8), 829-836.
- Pompa-García, M., & Venegas-González, A. (2016). Temporal variation of wood density and carbon in two elevational sites of *Pinus cooperi* in relation to climate response in northern Mexico. *PLoS One*, *11*(6), e0156782. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0156782>
- Raven, P., Evert, R., & Eichhorn, S. E. (2005). *Biology of plants*. Macmillan.
- Ricker, M., & Hernández, H. M. (2010). Tree and tree-like species of Mexico: gymnosperms, monocotyledons, and tree ferns. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, *81*(1), 27-38.
- Rodríguez-Ramírez, E., Luna-Vega, I., & Rozas, V. (2018). Tree-ring research of Mexican beech (*Fagus grandifolia* subsp. *mexicana*) a relict tree endemic to eastern Mexico. *Tree-Ring Research*, *74*(1), 94-107. <https://doi.org/10.3959/1536-1098-74.1.94>
- Schweingruber, F. (1993). *Trees and wood in dendrochronology: morphological, anatomical, and tree-ring analytical characteristics of trees frequently used in dendrochronology*. Springer Science & Business Media.
- Servicio Meteorológico Nacional [SMN] (2020). <https://smn.conagua.gob.mx/es/>
- Therrell, M., Stahle, D., Cleaveland, M., & Villanueva-Díaz, J. (2002). Warm season tree growth and precipitation over Mexico. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, *107*(D14), ACL 6-1-ACL 6-8. <https://doi.org/10.1029/2001JD000851>
- Trejo, D., Maldonado, H., Tchikoué, H., & Pérez, J. (2008). Factores que inciden en la siniestralidad de los incendios forestales. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales*, *33*(104), 37-58.
- Villanueva-Díaz, J., Cerano-Paredes, J., Constante García, V., Fulé, P., & Cornejo Oviedo, E. (2009). Variabilidad hidroclimática histórica de la sierra de Zapalinamé y disponibilidad de recursos hídricos para Saltillo, Coahuila. *Madera y Bosques*, *15*(3), 45-64. <https://doi.org/10.21829/myb.2009.1531185>
- Villanueva-Díaz, J., Cerano-Paredes, J., Estrada-Ávalos, J., Constante-García, V., & Cortés-Barrera, E. (2012). Variabilidad hidroclimática reconstruida con anillos de árboles para la cuenca Lerma Chapala en Guanajuato, México. *Tecnología y Ciencias del Agua*, *3*(4), 05-26.
- Villanueva-Díaz, J., Cerano-Paredes, J., Fulé, P., Cortés-Montaña, C., Vázquez-Selem, L., Yocom, L., & Ruiz-Corral, J. (2015). Cuatro siglos de variabilidad hidroclimática en el noroeste de Chihuahua, México, reconstruida con anillos de árboles. *Investigaciones geográficas*, *87*, 141-153. <http://dx.doi.org/10.14350/ig.44485>
- Villanueva-Díaz, J., González-Elizondo, M., Cerano-Paredes, J., Estrada-Ávalos, J., Martínez Sifuentes, A., & Rosales-Mata, S. (2018). Red dendrocronológica de pino triste (*Pinus lamboltzjii* BL Rob. & Fernald) en la Sierra Madre Occidental para reconstrucción de lluvia estacional. *Madera y Bosques*, *24*(2), 1-14. <http://dx.doi.org/10.21829/myb.2018.2421530>
- Villanueva-Díaz, J., Luckman, B., Stahle, D., Therrell, M., Cleaveland, M., Cerano-Paredes, J., Gutierrez-Garcia, G., Estrada-Avalos, J., & Jasso-Ibarra, R. (2005). Hydroclimatic variability of the upper Nazas basin: Water management implications for the irrigated area of the Comarca Lagunera, Mexico. *Dendrochronologia*, *22*(3), 215-223. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2005.04.005>
- Villanueva-Díaz, J., Pérez-Evangelista, E., Beramendi-Orozco, L., & Cerano-Paredes, J. (2015). Crecimiento radial anual del fresno (*Fraxinus udbei* (Wenz.) Lingelsh.) en dos parques de la Comarca Lagunera. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales*, *6*(31), 40-57. <https://doi.org/10.29298/rmcf.v6i31.194>
- Villanueva-Díaz, J., Rubio-Camacho, E., Chávez-Durán, Á., Zavala-Aguirre, J., Cerano-Paredes, J., & Martínez-Sifuentes, A. (2018). Respuesta climática de *Pinus oocarpa* Schiede Ex Schetol en el Bosque La Primavera, Jalisco. *Madera y Bosques*, *24*(1), e2411464. <http://dx.doi.org/10.21829/myb.2018.2411464>
- Villanueva-Díaz, J., Stahle, D., Luckman, B., Cerano-Paredes, J., Therrell, M., Cleaveland, M., & Cornejo-Oviedo, E. (2007). Winter-spring precipitation reconstructions from tree rings for northeast Mexico. *Climatic Change*, *83*, 117-131. <https://doi.org/10.1007/s10584-006-9144-0>
- Villanueva-Díaz, J., Stahle, D., Therrell, M., Beramendi-Orosco, L., Estrada-Ávalos, J., Martínez-Sifuentes, A., Astudillo-Sánchez, C., Rosalinda Cervantes-Martínez, R., & Cerano-Paredes, J. (2020). The climatic response of baldcypress (*Taxodium mucronatum* Ten.) in San Luis Potosí, Mexico. *Trees*, *34*, 623-635. <https://doi.org/10.1007/s00468-019-01944-0>
- Villanueva-Díaz, J., Vázquez-Selem, L., Estrada-Ávalos, J., Martínez-Sifuentes, A., Cerano-Paredes, J., Canzales-Velázquez, P., Franco-Ramos, O., & Reyes-Camarillo, F. (2018). Comportamiento hidroclimático de coníferas en el Cerro Potosí, Nuevo León, México. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales*, *9*(49), 165-186. <http://dx.doi.org/10.29298/rmcf.v9i49.128>
- Wang, Q., Zhang, C., & Atkinson, P. (2020). Sub-pixel mapping with point constraints. *Remote Sensing of Environment*, *244*, 111817. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2020.111817>



Yang, D., Xu, C., Wang, J., & Zhao, Y. (2017). Spatiotemporal epidemic characteristics and risk factor analysis of malaria in Yunnan Province, China. *BMC Public Health*, 17(1), 66. <https://doi.org/10.1186/s12889-016-3994-9>

Este documento se debe citar como:

Gutiérrez, E., Trejo, I., Bucio, C., Luna, J., Miguel, A., Ramírez, M., & Vázquez, M. (2022). Estaciones meteorológicas y estudios dendroclimáticos en México: ¿Cuál estación elegir? *Madera y Bosques*, 28(2), e2822450. <https://doi.org/10.21829/myb.2022.2822450>

Manuscrito recibido el 03 de diciembre de 2021

Aceptado el 28 de junio de 2022

Publicado el 08 de diciembre de 2022



Madera y Bosques por Instituto de Ecología, A.C. se distribuye bajo una Licencia Creative Commons Atribución-NoComercialCompartirIgual 4.0 Internacional.

Discusión y conclusiones



Discusión

Los procesos ecológicos analizados en el presente trabajo presentaron una fuerte relación con las condiciones ambientales. Ejemplo de esto es lo sucedido con la dispersión, la relación de la dispersión con las condiciones ambientales ha sido reportado en trabajos previos donde han observado que las condiciones climáticas promueven la dispersión de semillas (Hannerz et al., 2002; Juez et al., 2014). En el presente estudio se observó que la abundancia de semillas de encinos se relacionó con la humedad ambiental, ya que se registró un efecto negativo, la mayoría de los encinos presentes en la zona de estudio muestran una afinidad por condiciones de baja humedad, por otro lado la intensidad de precipitación mostró un efecto positivo, esto puede deberse a que las lluvias provocan una mayor caída de semillas in situ (Li et al., 2012).

En el caso de la regeneración natural se registró que la temperatura ambiental se relaciona con el reclutamiento de encinos y la precipitación anual se relacionó con el reclutamiento de coníferas. Mientras que la abundancia de encinos adultos, la humedad relativa y la precipitación registraron un efecto negativo. En cuanto a la producción de hojarasca se observó para los encinos que hay relaciones positivas con variables como la abundancia de individuos y la intensidad de la precipitación. Por lo que entre mayor sea la cantidad de encinos y la intensidad de la precipitación mayor será la cantidad de hojarasca producida. Un efecto contrario se observa con la temperatura mínima, ya que se relaciona de forma negativa con la producción de hojarasca.

Después de ocurrido un disturbio ambiental se presentan respuestas diferenciales de los sistemas biológicos. Los disturbios podrían beneficiar a algunos organismos, ya que las nuevas condiciones podrían ser ideales para su propagación, o por el contrario, podrían evitar su establecimiento. Esta respuesta ambivalente ante los disturbios promueve la coexistencia de especies con diferentes requerimientos ambientales, como es el caso de las especies tolerantes a la sombra y las especies demandantes de luz (Omelko et al., 2016). Esto explica que se encontraran influencias tanto positivas como negativas de los disturbios sobre los procesos biológicos analizados.

De las influencias positivas de los disturbios fue lo registrado para los encinos donde se observó que el reclutamiento se ve favorecido por disturbios antrópicos como el aprovechamiento forestal. En cuanto a las coníferas, la abundancia de adultos, abundancia de semillas, la germinación y la producción de hojarasca se observó un efecto positivo por parte de la intensidad del disturbio,

debido a que los sitios que presentaron un mayor número de tocones fueron los que registraron la mayor abundancia de individuos adultos, de semillas, de germinación y mayor caída de acículas. Esto cobra sentido si se considera que los disturbios pueden generar cambios en las condiciones ambientales al provocar espacios con mayor temperatura, mayor incidencia de luz y de lluvia, lo que puede favorecer el crecimiento de otras plantas o en su caso producir estrés en las plantas por lo que producen un mayor número de semillas (Lauder, Moran y Hart, 2019; Fernández y Trejo, 2020; Zhou et al., 2023).

En cuanto a la influencia negativa de los disturbios sobre los procesos ecológicos se registró que la regeneración natural de coníferas fue mayor en sitios sin disturbio, mientras que los sitios que presentaron alguno, se registró un menor reclutamiento. Eso concuerda con estudios previos donde han observado que en lugares donde hubo aprovechamiento forestal se ve afectada la regeneración (Beghin et al., 2010; Park, 2001).

Diversos estudios han evaluado la intensidad de los disturbios de acuerdo a la evidencia de falta de cobertura vegetal, ya sea en diferentes escalas de destrucción de la vegetación (Ilisson et al., 2007; Graham et al., 2012; Vodde et al., 2015; Janda et al., 2016) o por la densidad de individuos arbóreos que permanecieron después de ocurrido el evento de disturbio (Sapkota et al., 2009). En el presente trabajo se evaluó la intensidad del disturbio de acuerdo a la cantidad de tocones presentes en cada sitio, el cual es una evidencia de la pérdida de cobertura vegetal debido a los disturbios analizados.

Son contados los estudios que toman en cuenta algunos parámetros de los disturbios como frecuencia, intensidad, duración y tamaño del área de influencia, por mencionar algunos. La manera de conocer a detalle dichos parámetros es contar con información bien documentada de esos eventos, información que puede provenir de diferentes fuentes como literatura científica, reportes técnicos, archivos históricos, estudios de campo, análisis dendrocronológicos, inventarios, entrevistas con pobladores, entre otros (Nagel et al., 2016; Sturtevant et al., 2014).

A pesar de que pueden existir disturbios similares en diferentes sitios, los patrones regenerativos no van a ser los mismos, ya que esto depende de varios factores, tales como las especies que los componen o el régimen del disturbio. Enfocándome a las especies, las respuestas que presentan ante los disturbios son diferentes, ya que tienen requerimientos ecológicos únicos, por lo que se pueden presentar efectos positivos o negativos sobre las comunidades vegetales, porque se limita y/o se favorece la regeneración de ciertas especies.

Es fundamental el conocer cómo influyen los disturbios en los sistemas forestales, ya que esto puede ser una de las bases para el desarrollo de programas de manejo forestal y de conservación (Angelstam, 1998; Lindenmayer et al., 2006; Trotsiuk et al., 2014). Pero esto ha generado una discusión en el aspecto de a que escala se debe de hacer referencia, ya que algunos autores consideran que es erróneo sólo considerar a los disturbios en escalas temporales y espaciales finas, en lugar de tener una perspectiva regional (Lashley et al., 2014). Yo no concuerdo del todo ante tal aseveración, ya que si bien se puede determinar de manera general que disturbios son los que más afectan a cada tipo de ecosistema (Calderon-Aguilera et al., 2012), hay que reconocer que para cada área en particular actúan procesos específicos (Nyamai et al., 2014; Sturtevant et al., 2014), además que a una escala local se pueden presentar diferencias en los patrones de disturbio en términos espaciales y temporales (Trotsiuk et al., 2014).

Esos procesos y condiciones locales al verse desde un punto de vista regional, puede que no causen un gran impacto, este es el problema relacionado con los programas de conservación o de manejo de los recursos, que al tratar de ser globales y tener un mayor impacto, algunos de ellos no se pueden aplicar debido a la gran heterogeneidad ambiental y a los procesos locales que ocurren. Como fue bien mencionado en el presente trabajo, los disturbios influyen a los sistemas biológicos, por lo que considero que la forma de implementar el factor disturbio a los programas de manejo y conservación sería a nivel local, pero para llegar a ello hay que conocer que procesos están actuando en el lugar y de esta manera llevar a cabo acciones específicas.

Conclusiones

Retomando la hipótesis planteada al inicio del presente estudio, se observó que los procesos y características ecológicas como la dispersión de las semillas, la germinación, la producción de hojarasca, la regeneración natural y la abundancia de adultos de organismos arbóreos si se ven influenciadas por las condiciones ambientales, biológicas y de disturbio. Pero no se obtuvo lo que esperaba, ya que tanto las variables climáticas como el disturbio presentaron una influencia tanto positiva como negativa sobre los procesos ecológicos evaluados.

Las condiciones ambientales como la precipitación influyen en el reclutamiento de coníferas, mientras que la temperatura está relacionada con la abundancia de plántulas de los encinos. Los disturbios tuvieron una influencia positiva en la regeneración de los encinos al aumentar el número de plántulas, y una influencia negativa en la regeneración de coníferas al disminuir el reclutamiento.

Las coníferas en todas las etapas de crecimiento analizadas (adultos, dispersión y germinación) se vieron influenciadas positivamente por los disturbios ambientales. En el caso de los encinos fueron las variables climáticas como la temperatura y la precipitación las que presentaron una influencia en esas etapas.

La producción de hojarasca se relacionó con algunas condiciones ambientales, esto al presentar una mayor influencia en los encinos (temperatura e intensidad de la precipitación), mientras que para las coníferas es la intensidad del disturbio (número de tocones) la que mayor relación tiene con la producción de hojarasca.

Es fundamental usar diferentes datos biológicos, no solo los datos la presencia y abundancia de los individuos adultos, ya que información como la germinación, dispersión o presencia en el banco de semillas pueden servir como parámetros para determinar las preferencias de condiciones de las especies, por lo que estudios locales y que analicen los diferentes etapas del ciclo de vida de las especies son esenciales para poder obtener las condiciones óptimas de las especies.

Es importante conocer cómo influyen los disturbios en los sistemas forestales, esto puede ser una de las bases para el desarrollo de programas de manejo forestal y de conservación. Si bien se puede determinar de manera general que disturbios son los que más afectan a cada tipo de ecosistema, hay que reconocer que para cada área en particular actúan procesos específicos, además que a una escala local se pueden presentar diferencias en los patrones de disturbio en términos espaciales y temporales.

Esos procesos y condiciones locales, al verse desde un punto de vista regional, puede que no causen un gran impacto. Este es el problema relacionado con los programas de conservación o de manejo de los recursos, que al tratar de ser generales y tener un mayor impacto, algunos de ellos no se pueden aplicar debido a la gran heterogeneidad ambiental y a los procesos locales que ocurren. Como fue bien mencionado en el presente trabajo, los disturbios influyen a los sistemas biológicos, por lo que la forma de implementar el factor disturbio a los programas de manejo y conservación sería a nivel local, pero para llegar a ello hay que conocer que procesos están actuando en el lugar y de esta manera llevar a cabo acciones específicas.

Literatura citada

Angelstam, P. (1998). Maintaining and restoring biodiversity in European boreal forests by developing natural disturbance regimes. *Journal of Vegetation Science*, 9(4), 593-602. <https://doi.org/10.2307/3237275>

- Beghin, R., Lingua, E., Garbarino, M., Lonati, M., Bovio, G., Motta, R. y Marzano, R. (2010). *Pinus sylvestris* forest regeneration under different post-fire restoration practices in the northwestern Italian Alps. *Ecological Engineering*, 36, 1365-1372. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2010.06.014>
- Bonte, D., Van Dyck, H., Bullock, J., Coulon, A., Delgado, M., Gibbs, M., Lehouck, V., Matthysen, E., Mustin, K., Saastamoinen, M., Schtickzelle, N., Stevens, V., Vandewoestijne, S., Baguette, M., Barton, K., Benton, T., Chaput-Bardy, A., Clobert, J., Dytham, C., Hovestadt, T., Meier, C., Palmer, S., Turlure C. y Travis, J. (2012). Costs of dispersal. *Biological Reviews*, 87(2), 290-312. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2011.00201.x>
- Calderon-Aguilera, L., Rivera-Monroy, V., Porter-Bolland, L., Martínez-Yrizar, A., Ladah, L., Martínez-Ramos, M., Alcocer, J., Santiago-Pérez, A., Hernandez-Arana, H., Reyes-Gómez, V., Pérez-Salicrup, D., Díaz-Núñez, V., Sosa-Ramírez, J., Herrera-Silveira, J. y Búrquez, A. (2012). An assessment of natural and human disturbance effects on Mexican ecosystems: current trends and research gaps. *Biodiversity and Conservation*, 21(3), 589-617. <https://doi.org/10.1007/s10531-011-0218-6>
- Castro, J., Zamora, R., Hodar, J. y Gómez, J. (2005). Ecology of seed germination of *Pinus sylvestris* L. at its southern, Mediterranean distribution range. *Forest Systems*, 14, 143-152. <https://doi.org/10.5424/srf/2005142-00879>
- Catorci, A., Vitanzi, A., Tardella, F. y Hršak, V. (2012). Trait variations along a regenerative chronosequence in the herb layer of submediterranean forests. *Acta oecologica*, 43, 29-41. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2012.05.007>
- Clark, J., Silman, M., Kern, R., Macklin, E. y HilleRisLambers, J. (1999). Seed dispersal near and far: patterns across temperate and tropical forests. *Ecology*, 80(5), 1475-1494. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1999\)080\[1475:SDNAFP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1999)080[1475:SDNAFP]2.0.CO;2)
- Dalling, J., Muller-Landau, H., Wright, S. y Hubbell, S. (2002). Role of dispersal in the recruitment limitation of neotropical pioneer species. *Journal of Ecology*, 90, 714-727. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2002.00706.x>
- Del Cacho, M. y Lloret, F. (2012). Resilience of Mediterranean shrubland to a severe drought episode: the role of seed bank and seedling emergence. *Plant Biology*, 14(3), 458-466. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2011.00523.x>
- Derroire, G., Tigabu, M., Odén, P. y Healey, J. (2016). The effects of established trees on woody regeneration during secondary succession in tropical dry forests. *Biotropica*, 48(3), 290-300. <https://doi.org/10.1111/btp.12287>
- Du, X., Guo, Q., Gao, X. y Ma, K. (2007). Seed rain, soil seed bank, seed loss and regeneration of *Castanopsis fargesii* (Fagaceae) in a subtropical evergreen broad-leaved forest. *Forest Ecology and Management*, 238, 212-219. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2006.10.018>
- Erfanzadeh, R., Kahnuj, S., Azarnivand, H. y Pétilon, J. (2013). Comparison of soil seed banks of habitats distributed along an altitudinal gradient in northern Iran. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 208(5-6), 312-320. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2013.04.004>
- Fernández T, Trejo I (2020) Rainfall Interception Based on Indirect Methods: A Case Study in Temperate Forests in Oaxaca, Mexico. *JAWRA Journal of the American Water Resources Association*, 56: 712-723. <https://doi.org/10.1111/1752-1688.12844>
- Frazer, G., Canham, C. y Lertzman, K., (1999). *Gap Light Analyzer (GLA), Version 2.0: Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs, users manual and program documentation*. Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia, y the Institute of Ecosystem Studies, Millbrook.

- Graham, J. H., Duda, J. J., Brown, M. L., Kitchen, S., Emlen, J. M., Malol, J., Bankstahl, E., Krzysik, A. J., Balbach, H., y Freeman, D. C. (2012). The effects of drought and disturbance on the growth and developmental instability of loblolly pine (*Pinus taeda* L.). *Ecological Indicators*, 20, 143-150. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2012.03.007>
- Grime, J. (1977). Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist*, 111(982), 1169-1194. <https://doi.org/10.1086/283244>
- Grubb, P. (1977). The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological reviews*, 52(1), 107-145.
- Hannerz, M., Almqvist, C. y Hornfeldt, R. (2002). Timing of seed dispersal in *Pinus sylvestris* stands in central Sweden. *Silva Fennica*, 36, 757-765
- Howe, H. y Miriti, M. (2004). When seed dispersal matters. *BioScience*, 54, 651-660. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2004\)054\[0651:WSDM\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2004)054[0651:WSDM]2.0.CO;2)
- Ilisson, T., Köster, K., Vodde, F. y Jögiste, K. (2007). Regeneration development 4–5 years after a storm in Norway spruce dominated forests, Estonia. *Forest Ecology and Management*, 250(1), 17-24. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.03.022>
- Janda, P., Trotsiuk, V., Mikoláš, M., Bače, R., Nagel, A., Seidl, R., Seedre, M., Morrissey, R., Kucbel, S., Jaloviar, P., Jasík, M., Vysoký, J., Šamonil, P., Čada, V., Mrhalová, H., Lábusová, J., Nováková, M., Rydval, M., Matějů, L. y Svoboda, M. (2016). The historical disturbance regime of mountain Norway spruce forests in the Western Carpathians and its influence on current forest structure and composition. *Forest Ecology and Management*. 388, 67-78. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.08.014>
- Jian, Z., Zhanqing, H., Buhang, L., Ji, Y., Xugao, W. y Xiaolin, Y. (2008). Composition and seasonal dynamics of seed rain in broad-leaved Korean pine (*Pinus koraiensis*) mixed forest in Changbai Mountain, China. *Acta Ecologica Sinica*, 28(6), 2445-2454. [https://doi.org/10.1016/S1872-2032\(08\)60056-6](https://doi.org/10.1016/S1872-2032(08)60056-6)
- Juez, L., González-Martínez, S., Nanos, N., de-Lucas, A., Ordóñez, C., del Peso, C. y Bravo, F. (2014). Can seed production and restricted dispersal limit recruitment in *Pinus pinaster* Aiton from the Spanish Northern Plateau? *Forest Ecology and Management*, 313, 329-339. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.10.033>
- Klopčič, M., Simončič, T. y Bončina, A. (2015). Comparison of regeneration and recruitment of shade-tolerant and light-demanding tree species in mixed uneven-aged forests: experiences from the Dinaric region. *Forestry: An International Journal of Forest Research*, 88(5), 552-563. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpv021>
- Kuuluvainen, T. y Juntunen, P. (1998). Seedling establishment in relation to microhabitat variation in a windthrow gap in a boreal *Pinus sylvestris* forest. *Journal of Vegetation Science*, 9(4), 551-562. <https://doi.org/10.2307/3237271>
- Lashley, M., Chitwood, M., Prince, A., Elfelt, M., Kilburg, E., DePerno, C. y Moorman, C. (2014). Subtle effects of a managed fire regime: a case study in the longleaf pine ecosystem. *Ecological Indicators*, 38, 212-217. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2013.11.006>
- Łaska, G. (2001). The disturbance and vegetation dynamics: a review and an alternative framework. *Plant Ecology*, 157, 77-99. <https://doi.org/10.1023/A:1013760320805>
- Lauder J, Moran E, Hart S (2019) Fight or flight? Potential tradeoffs between drought defense and reproduction in conifers. *Tree physiology*, 39:1071-1085. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpz031>

- Levin, S., Muller-Landau, H., Nathan, R. y Chave, J. (2003). The ecology and evolution of seed dispersal: a theoretical perspective. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34, 575-604. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132428>
- Li B, Hao Z, Bin Y, Zhang J, Wang M (2012). Seed rain dynamics reveals strong dispersal limitation, different reproductive strategies and responses to climate in a temperate forest in northeast China. *Journal of Vegetation Science* 23: 271-279. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2011.01344.x>
- Lindenmayer, D., Franklin, J. y Fischer, J. (2006). General management principles and a checklist of strategies to guide forest biodiversity conservation. *Biological Conservation*, 131(3), 433-445. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2006.02.019>
- Mallik, A. (1994). Autecological response of *Kalmia angustifolia* to forest types and disturbance regimes. *Forest Ecology and Management*, 65(2), 231-249. [https://doi.org/10.1016/0378-1127\(94\)90173-2](https://doi.org/10.1016/0378-1127(94)90173-2)
- Martínez-Villegas, J., Castillo-Argüero, S., Márquez-Guzmán, J. y Orozco- Segovia, A. (2018). Plant attributes and their relationship to the germination response to different temperatures of 18 species from central Mexico. *Plant Biology*, 20, 1042-1052. <https://doi.org/10.1111/plb.12882>
- Nagel, T., Svoboda, M. y Diaci, J. (2006). Regeneration patterns after intermediate wind disturbance in an old-growth Fagus–Abies forest in southeastern Slovenia. *Forest Ecology and Management*, 226(1-3), 268-278. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2006.01.039>
- Nagel, T., Mikac, S., Dolinar, M., Klopčič, M., Keren, S., Svoboda, M., Diaci, J., Boncina, A. y Paulič, V. (2016). The natural disturbance regime in forests of the Dinaric Mountains: a synthesis of evidence. *Forest Ecology and Management*. 388, 29-42. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.07.047>
- Nathan, R. y Muller-Landau, H. (2000). Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology & Evolution*, 15, 278-285. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(00\)01874-7](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)01874-7)
- Nathan, R., Schurr, F., Spiegel, O., Steinitz, O., Trakhtenbrot A. y Tsoar, A. (2008). Mechanisms of long-distance seed dispersal. *Trends in Ecology & Evolution*, 23, 638-647. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.08.003>
- Nyamai, P., Goebel, P., Hix, D., Corace, R. y Drobyshev, I. (2014). Fire history, fuels, and overstory effects on the regeneration-layer dynamics of mixed-pine forest ecosystems of eastern Upper Michigan, USA. *Forest Ecology and Management*, 322, 37- 47. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.03.027>
- Omelko, A., Ukhvatkina, O. y Zhmerenetsky, A. (2016). Disturbance history and natural regeneration of an old-growth Korean pine-broadleaved forest in the Sikhote-Alin mountain range, Southeastern Russia. *Forest Ecology and Management*, 360, 221–234. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.10.036>
- Park, A. (2001). Environmental influences on post-harvest natural regeneration in Mexican pine–oak forests. *Forest Ecology and Management*, 144, 213-228. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(00\)00372-8](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00372-8)
- Pausas, J., Lloret, F. y Vila, M. (2006). Simulating the effects of different disturbance regimes on *Cortaderia selloana* invasion. *Biological Conservation*, 128(1), 128-135. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.09.022>
- Pearson, T., Burslem, D., Mullins C. y Dalling, J. (2002). Germination ecology of neotropical pioneers: interacting effects of environmental conditions and seed size. *Ecology*, 83, 2798-2807. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[2798:GEONPI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[2798:GEONPI]2.0.CO;2)

- Pickett, S. y White, P. (1985). *Ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press.
- Pickett, S., Wu, J. y Cadenasso, M. (1999). Patch dynamics and the ecology of disturbed ground: a framework for synthesis. En L. R. Walker (Ed.), *Ecosystems of the World* (pp 707-722). Elsevier.
- Quiroz, C., Marín, F., Arias, R., Crespo, P., Weber, M. y Palomeque, X. (2019). Comparison of natural regeneration in natural grassland and pine plantations across an elevational gradient in the páramo ecosystem of southern Ecuador. *Forests*, 10, 745. <https://doi.org/10.3390/f10090745>
- Sapkota, I. P., Tigabu, M., y Odén, P. C. (2009). Spatial distribution, advanced regeneration and stand structure of Nepalese Sal (*Shorea robusta*) forests subject to disturbances of different intensities. *Forest Ecology and Management*, 257(9), 1966-1975. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.02.008>
- Singh, S., Malik, Z. y Sharma, C. (2016). Tree species richness, diversity and regeneration status in different oak (*Quercus* spp.) dominated forests of Garhwal Himalaya, India. *Journal of Asia-Pacific Biodiversity*, 9(3), 293-300. <https://doi.org/10.1016/j.japb.2016.06.002>
- Sturtevant, B., Miranda, B., Wolter, P., James, P., Fortin, M. y Townsend, P. (2014). Forest recovery patterns in response to divergent disturbance regimes in the Border Lakes region of Minnesota (USA) and Ontario (Canada). *Forest Ecology and Management*, 313, 199-211. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.10.039>
- Terradas, J. (2001). *Ecología de la vegetación: de la ecofisiología de las plantas a la dinámica de comunidades y paisajes*. Omega.
- Thadani, R. y Ashton, P. (1995). Regeneration of banj oak (*Quercus leucotrichophora* A. Camus) in the central Himalaya. *Forest Ecology and Management*, 78(1), 217-224. [https://doi.org/10.1016/0378-1127\(95\)03561-4](https://doi.org/10.1016/0378-1127(95)03561-4)
- Topacoglu, O., Sevik, H. y Akkuzu, E. (2016). Effects of water stress on germination of *Pinus nigra* Arnold. *Seeds Pakistan Journal of Botany*, 48, 447-453.
- Trotsiuk, V., Svoboda, M., Janda, P., Mikolas, M., Bace, R., Rejzek, J., Samonil, P., Chaskovskyy, O., Korold, M. y Myklush, S. (2014). A mixed severity disturbance regime in the primary *Picea abies* (L.) Karst. forests of the Ukrainian Carpathians. *Forest Ecology and Management*, 334, 144-153. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.09.005>
- Turner, M. (2010). Disturbance and landscape dynamics in a changing world. *Ecology*, 91, 2833-2849. <https://doi.org/10.1890/10-0097.1>
- Vandelook, F., Van de Moer D. y Van Assche, J. (2008). Environmental signals for seed germination reflect habitat adaptations in four temperate Caryophyllaceae. *Functional Ecology*, 22, 470-478. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2008.01385.x>
- Vodde, F., Jögiste, K., Engelhart, J., Frelich, L., Moser, W., Sims, A. y Metslaid, M. (2015). Impact of wind-induced microsites and disturbance severity on tree regeneration patterns: Results from the first post-storm decade. *Forest Ecology and Management*, 348, 174-185. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.03.052>
- Wang, J., Zhang, C., Gadow, K., Cheng, Y. y Zhao, X. (2015). Reproduction and vegetative growth in the dioecious shrub *Acer barbinerve* in temperate forests of Northeast China. *Plant reproduction*, 28(2), 111-119. <https://doi.org/10.1007/s00497-015-0260-8>
- Zhang, H., y Chu, L. (2013). Changes in soil seed bank composition during early succession of rehabilitated quarries. *Ecological Engineering*, 55, 43-50. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2013.02.002>

Zhou L, Thakur MP, Jia Z, Hong Y, Yang W, An S, Zhou X (2023) Light effects on seedling growth in simulated forest canopy gaps vary across species from different successional stages. *Frontiers in Forests and Global Change*, 5, 292. <https://doi.org/10.3389/ffgc.2022.1088291>

