

ECOLOGÍA Y COMPORTAMIENTO

La influencia de las condiciones ambientales y del disturbio en las diferentes etapas de crecimiento de las plantas en bosques templados al sur de México

Influence of environmental conditions and disturbance on the different plant growth stages in temperate forests in southern Mexico

Erick Gutiérrez ^{1*}, Nihai Flores-Galicia ², Irma Trejo ³

- Recibido: 20/10/2023
- Aceptado: 27/03/2026
- Publicado: 07/07/2026

Citación: Gutiérrez, E., Flores-Galicia, N., Trejo, I. (2026). La influencia de las condiciones ambientales y del disturbio en las diferentes etapas de crecimiento de las plantas en bosques templados al sur de México. *Caldasia*, 48, e111727. <https://doi.org/10.15446/caldasia.v48.111727>

RESUMEN

Las condiciones ambientales y los disturbios son factores que pueden influenciar a los procesos ecológicos; por esta razón, es esencial comprender la relación que puedan presentar. Este estudio tiene como objetivo analizar la influencia de las condiciones ambientales y del disturbio en tres etapas de crecimiento (adultos, individuos germinados y semillas) de coníferas, encinos y otras especies de latifoliadas que componen los bosques templados de las zonas altas de la Sierra Norte de Oaxaca, México. Para ello, se establecieron parcelas de 0,1 ha a lo largo de un gradiente altitudinal que abarcó desde los 1950 m hasta los 3250 m. En esas parcelas, se realizaron muestreos de la vegetación, se instalaron trampas para la lluvia de semillas y se cuantificó su germinación. En cada sitio, se registraron las condiciones climáticas, edáficas, topográficas, lumínicas y los disturbios. Para todas las etapas de crecimiento de las coníferas, se observó una influencia positiva de los disturbios antrópicos. En el caso de los encinos y otras especies de latifoliadas, se encontró que las variables climáticas, como la temperatura y la precipitación, tuvieron una influencia negativa en los adultos y las semillas, mientras que los disturbios no mostraron alguna influencia. Los resultados indican que las condiciones ambientales y los disturbios antrópicos afectan de manera diferencial a los distintos grupos biológicos que conforman estos bosques, dependiendo de su etapa de crecimiento.

Palabras clave: Humedad, latifoliadas, *Pinus*, precipitación, *Quercus*.

¹ Universidad Nacional Autónoma de México, Unidad de Posgrado, Circuito de Posgrados, Ciudad Universitaria, Coyoacán, 04510, Ciudad de México, México. erick_eduardo@ciencias.unam.mx

² Universidad Nacional Autónoma de México, Unidad de Posgrado, Circuito de Posgrados, Ciudad Universitaria, Coyoacán, 04510, Ciudad de México, México. nihaihfloresg@gmail.com

³ Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México, Circuito de la Investigación Científica, Ciudad Universitaria, Coyoacán, 04510, Ciudad de México, México. itrejo@geografia.unam.mx

* Autor para correspondencia.



ABSTRACT

Environmental conditions and disturbances actively influence ecological processes; therefore, it's crucial to understand their relationship. This study aims to analyze how environmental conditions and disturbances affect three growth stages (adults, germinated individuals, and seeds) of conifers, oaks, and other broadleaf species that compose the temperate forests in the highlands of Sierra Norte de Oaxaca, Mexico. We established 0.1 ha plots along an altitudinal gradient ranging from 1950 to 3250 m. In these plots, we collected vegetation samples, installed seed traps to capture seed rain, and quantified seed germination. We also recorded climate, soil, topography, light conditions, and disturbances at each site. Our findings reveal that anthropogenic disturbances positively influence all growth stages of conifers. In the case of oaks and other broadleaf species, we found that climatic variables, such as temperature and precipitation, negatively affect adults and seeds, while disturbances show no significant influence. In summary, the results highlight how environmental conditions, and anthropogenic disturbances differentially affect the various biological groups that comprise these forests, depending on their growth stages.

Keywords: Humidity, broadleaf, *Pinus*, precipitation, *Quercus*.

INTRODUCCIÓN

Todos los organismos presentan requerimientos ecológicos únicos en los cuales pueden llevar a cabo su ciclo de vida (Bewley & Krochko, 1982; Loreau et al., 2001). Es importante conocer cada aspecto del ciclo de vida, pues se pueden presentar estrategias ecológicas particulares (Bonte et al., 2012) de dispersión (Nathan & Muller-Landau, 2000), de germinación (Martínez-Villegas et al., 2018; Pearson et al., 2002), de regeneración (Quiroz et al., 2019) o de distribución (Gómez et al., 2011). La obtención de información sobre las preferencias ambientales durante las diversas etapas de crecimiento de las plantas se vuelve especialmente relevante cuando se aplica en contextos de conservación, restauración y gestión de recursos (Wahid et al., 2007).

La dispersión es un proceso ecológico fundamental para la regeneración natural de las plantas. Este proceso se refiere al movimiento unidireccional de los propágulos desde la planta madre hasta su depósito en el suelo (Nathan et al., 2008). Es una de las etapas del desarrollo que controlan la dinámica y persistencia de una comunidad de plantas y 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 (Howe & Miriti, 2004); eso se debe a que las plantas

germinan en lugares que tienen condiciones ambientales específicas de temperatura, de humedad y de luz (Vandekerkhove et al., 2008; Walck et al., 2011).

Además de las condiciones ambientales, los disturbios son factores significativos que pueden influenciar a los procesos ecológicos. Se considera disturbio a cualquier evento que ocurre en un tiempo y espacio definido, que es capaz de destruir parcial o totalmente la biomasa vegetal y que altera las condiciones ambientales (Grime, 1977; Łaska, 2001; Pickett & White, 1985). La historia de los disturbios que han ocurrido en un lugar conduce al concepto de “régimen de disturbio”, el cual hace referencia a la dinámica temporal y espacial de los disturbios en un periodo de tiempo determinado (Gutiérrez & Trejo, 2022; Pickett et al., 1999; Turner, 2010). El régimen de disturbio se puede caracterizar mediante diversos atributos, como su tipo, intensidad y frecuencia (Łaska, 2001; Pickett & White, 1985; Pickett et al., 1999). Se ha reportado que los disturbios influyen en el proceso de regeneración de las plantas, siendo los de origen antrópico, como las prácticas de manejo o las prácticas de explotación forestal, las que pueden afectar de manera negativa a los bosques (Gómez-Guerrero et al., 2021; Karsten et al., 2013; Soriano et al., 2012; Toledo-Aceves et al., 2009).

La Sierra Norte de Oaxaca 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). La vegetación de la parte alta de la Sierra Norte está conformada por bosques de coníferas, bosques de encinos, bosques mixtos, bosques mesófilos de montaña y vegetación ribereña (Piña & Trejo, 2014; Ramírez-Ponce et al., 2009). Esta región es de gran relevancia desde el punto de vista florístico, pues presenta una alta riqueza de especies que es atribuida a su heterogeneidad de hábitats, provenientes de una historia geológica compleja (Gómez-Mendoza et al., 2008; Ramírez-Ponce et al., 2009; Zacarías-Eslava & Castillo, 2010).

Las comunidades humanas que residen en la Sierra Norte de Oaxaca mantienen una fuerte dependencia de los bosques en la región, ya sea a través del ecoturismo o mediante el aprovechamiento de los recursos forestales (Zacarías-Eslava & Castillo, 2010). La obtención de datos acerca de los requerimientos ecológicos de las plantas presentes en cada región se torna imprescindible, pues esta información es esencial para llevar a cabo prácticas exitosas en la gestión, restauración y conservación de los bosques (Fournier et al., 2015; Gutiérrez & Trejo, 2014; Mata-Balderas et al., 2022).

Este estudio se basa en la hipótesis del nicho ecológico de Hutchinson (1957), que establece que los organismos poseen umbrales específicos de condiciones ambientales en los cuales pueden completar su ciclo de vida. Por lo tanto, resulta fundamental comprender las condiciones cruciales en las distintas etapas de crecimiento de los organismos. A raíz de lo anterior, el objetivo principal de esta investigación es analizar la relación entre la abundancia de individuos adultos, la dispersión de semillas y la germinación de estas en el componente arbóreo y arbustivo (coníferas, encinos y otras especies de latifoliadas) con las condiciones ambientales y los disturbios presentes en los bosques templados ubicados en la parte alta de la Sierra Norte de Oaxaca, México.

Este estudio se enfocó en poner a prueba la hipótesis de que la abundancia de individuos en las diferentes etapas de crecimiento (adultos, semillas y los individuos germinados) de los organismos arbóreos y arbustivos se ven influenciados por las condiciones ambientales y de disturbio, por lo que esperamos que las variables climáticas ejerzan una influencia más significativa en comparación con otras

variables ambientales, y que el disturbio presente una influencia negativa con las distintas etapas de crecimiento de los diferentes grupos de plantas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El estudio se realizó en los municipios de Santa Catarina Lachatao (17.26°N, 96.47°W) y Santa María Yave-sía (17.23°N, 96.43°W), situados en la parte alta de la Sierra Norte en el estado de Oaxaca, México (Fig. 1). La zona abarca un intervalo altitudinal de 1581 m a 3361 m, presentando climas templados y subhúmedos, con una precipitación anual máxima de 1030 mm y temperaturas que varían de 9,9 a 16,7°C (Piña & Trejo, 2014). En las tierras altas de la región, existen tres tipos generales de vegetación: bosque de coníferas, bosque de encino y bosque mixto. La zona de estudio presenta una superficie total de 26 416 ha, donde el 87 % corresponde a áreas forestales (45 % de bosques mixtos, 11 908 ha; 33 % de bosques de coníferas, 8771 ha; 9 % de bosques de encino, 2171 ha), el 10 % a áreas agrícolas (2743 ha), y el 3 % restante corresponde a áreas con relictos de bosque seco (1 %), pastizales (1 %) y áreas urbanas (1 %) (Gutiérrez & Trejo, 2022).

En la región, se han producido diversos disturbios ambientales, siendo las prácticas de aprovechamiento forestal y el manejo de plagas forestales las que han causado mayores afectaciones. El aprovechamiento forestal en la Sierra Norte experimentó un aumento significativo en la década de los 50 cuando el gobierno federal otorgó concesiones a empresas forestales para el aprovechamiento de los bosques. Este tipo de actividad estaba centrada en la extracción de árboles con diámetros de madera con fines comerciales (≥ 30 cm de diámetro normal, DN). En la zona de estudio, estas prácticas se basan en la extracción selectiva, que implica la tala y el corte in situ de árboles del género *Pinus* L., seguidos de su posterior extracción (Gasca, 2014).

Entre 2004 y 2009, la zona experimentó una infestación de escarabajo descortezador, *Dendroctonus adjunctus* Blandford, que ataca principalmente a las coníferas y presenta una generación al año. El manejo de plagas forestales implica una serie de técnicas, como el derribo, arrastre,

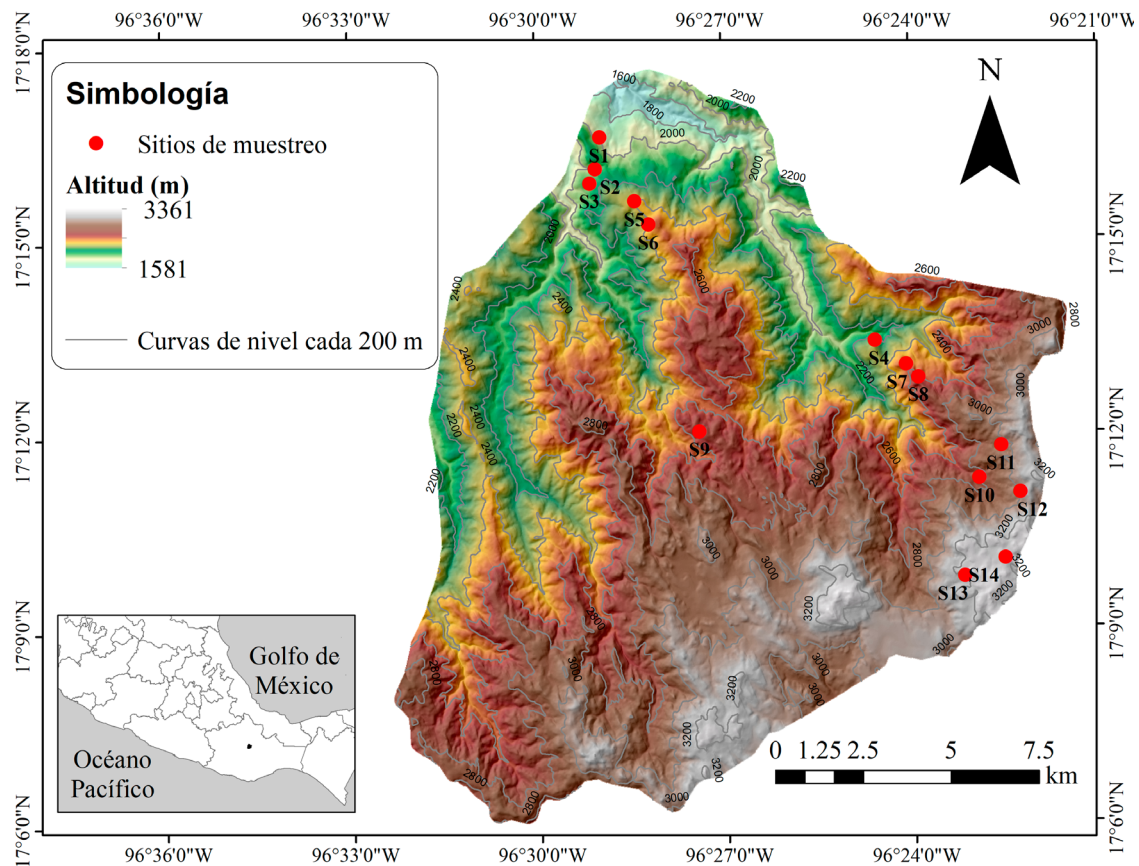


Figura 1. Ubicación del área de estudio en la Sierra Norte de Oaxaca, México, y localización de los sitios de muestreo.

corte y extracción de árboles infestados con evidencia de plagas forestales. Por lo general, los árboles infestados presentan un diámetro superior a 10 cm y muestran acumulaciones de resina rojiza en sus tallos, además de un cambio en el color de su follaje de verde a amarillento-rojizo. En el área de estudio se aplicaron dos de los métodos de combate de plagas forestales estipulados por la legislación mexicana: el método de derribo, corte y abandono, y el método de derribo, corte y extracción inmediata (Carrasco & Morales, 2012; Diario Oficial de la Federación [DOF], 2018; Gasca, 2014; Mathews et al., 2009).

Recolección de datos

Se establecieron catorce sitios de muestreo en la zona de estudio a lo largo del gradiente altitudinal que varió desde los 1950 m hasta los 3250 m (Fig. 1). Esta amplitud altitudinal abarcó desde las zonas de menor y de mayor altitud a las que se pudo acceder. El trabajo de campo se

llevó a cabo durante el período comprendido entre enero de 2015 y marzo de 2016.

Abundancia de individuos adultos y composición de especies

Para determinar la cantidad de individuos adultos y la composición de especies en cada sitio, se estableció una parcela circular de 0,1 ha (1000 m²). En cada parcela se registraron los datos de todos los individuos arbóreos o arbustivos con un diámetro normalizado (DN) igual o superior a 2,5 cm (Comisión Nacional Forestal [CONAFOR], 2014). Se realizaron colectas para su posterior determinación, la cual se realizó por medio de comparaciones con ejemplares del Herbario Nacional de México (MEXU) y con la asistencia de expertos en cada grupo taxonómico. Las especies se clasificaron posteriormente en tres categorías: coníferas, encinos y otras latifoliadas, con el propósito de llevar a cabo los análisis estadísticos.

Dispersión

Se colocaron tres mallas de plástico de 1,85 m × 1,85 m, con una apertura del 35 % (<1,5 mm), a una altura de 1 m del suelo en cada una de las parcelas de muestreo en enero de 2015. Esta apertura permitió retener las semillas provenientes de las comunidades arbóreas y arbustivas. En cada sitio de muestreo, las mallas se dispusieron a una distancia de 8,7 m del centro de la parcela y con un ángulo de separación de 60° entre cada malla (Howe & Miriti, 2004).

Durante el periodo comprendido de enero de 2015 a marzo de 2016 (425 días en total) se recolectaron todas las semillas depositadas en cada malla con el fin de posteriormente identificarlas y contarlas. La recolección se realizó en seis periodos de tiempo: de enero a febrero de 2015 (t1), de marzo a abril de 2015 (t2), de mayo a julio de 2015 (t3), de agosto a octubre de 2015 (t4), de noviembre de 2015 a enero de 2016 (t5), y de febrero a marzo de 2016 (t6). Las semillas se clasificaron en tres categorías: semillas de coníferas, de encinos y de otras especies de latifoliadas (Martínez-Villegas et al., 2018).

Germinación

Durante el periodo comprendido de enero de 2015 a marzo de 2016 (425 días en total) se recolectaron todas las semillas depositadas en cada malla con el fin de posteriormente identificarlas y contarlas. La recolección se realizó en seis periodos de tiempo: de enero a febrero de 2015 (t1), de marzo a abril de 2015 (t2), de mayo a julio de 2015 (t3), de agosto a octubre de 2015 (t4), de noviembre de 2015 a enero de 2016 (t5), y de febrero a marzo de 2016 (t6). Las semillas se clasificaron en tres categorías: semillas de coníferas, de encinos y de otras especies de latifoliadas (Martínez-Villegas et al., 2018).

Las semillas colectadas durante los periodos de tiempo t1 (enero-febrero 2015) y t2 (marzo-abril 2015) se colocaron en charolas de germinación de 5 cm x 5 cm con una profundidad de 10 cm, sin ningún tratamiento germinativo adicional. El sustrato utilizado se obtuvo de cada uno de los sitios de muestreo y fue tamizado con una abertura de 1,3 mm antes de su uso, para asegurar que no contenía otras semillas. Este sustrato se recogió en abril de 2015 (t2).

Las semillas sembradas se mantuvieron bajo un riego constante cada tercer día en un invernadero ubicado a una altitud de 2200 m en el municipio de Santa Catarina Lachatao. La temperatura del invernadero variaba según las condiciones ambientales del lugar.

Se realizaron dos registros de los individuos germinados, el primero en julio de 2015 (50 días después de la siembra) y el segundo en octubre de 2015 (146 días después de la siembra). Las semillas germinadas representan aquellas que potencialmente podrían germinar en cada uno de los sitios bajo condiciones naturales.

Condiciones ambientales y de disturbio

Variables de relieve: En enero de 2015, se registraron la altitud, la pendiente y la orientación de la ladera. La altitud se registró con un GPS marca GARMIN® modelo GPSMAP 64s. La pendiente se midió con un clinómetro marca SUUNTO® modelo PM-5, y la orientación de la ladera con una brújula marca Wallis®.

Variables climáticas: Se consideraron la temperatura, la humedad relativa y la precipitación. La temperatura y la humedad relativa se monitorearon utilizando sensores HOBO® modelo Pro V2. La precipitación se midió con 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. Estos sensores recopilaban información desde enero de 2015 hasta marzo de 2016. Se calcularon los valores promedio de estas variables. 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 edáficas: Se consideraron la profundidad del mantillo, la temperatura y la humedad del suelo. Estas variables se midieron en siete ocasiones (enero 2015, febrero 2015, abril 2015, julio 2015, octubre 2015, enero 2016, marzo 2016). La profundidad del mantillo fue medida con un flexómetro, la temperatura se registró con un termómetro de suelo marca HANNA® modelo HI 98331 y para la humedad se utilizó un medidor de humedad del suelo marca EXTECH® modelo Mo750. Para la temperatura y la humedad los datos se tomaron a una profundidad de 5 cm, con tres repeticiones en cada sitio de muestreo en lugares aleatorios dentro de cada parcela.

Variables lumínicas: Se calcularon la apertura del dosel (% de apertura) y la radiación solar (mols/m²/d) a partir del análisis de fotografías hemisféricas tomadas con una cámara digital marca Canon® acoplada a un objetivo tipo “ojo de pescado” de la misma marca. Se tomaron seis fotografías por sitio: tres fotos que representaron a la temporada de secas tomadas en abril de 2015, y tres fotos que representaron la temporada de lluvias tomadas en octubre

de 2015. En la zona de estudio, la temporada de lluvias va de mayo a octubre, y la temporada de secas va de noviembre a abril. Las fotografías se tomaron en la misma posición donde se colocaron cada una de las mallas colectoras de semillas en los sitios de muestreo. El análisis de esas fotografías se llevó a cabo con el programa Gap Light Analyzer (Frazer et al., 1999) que calcula la apertura del dosel y la radiación solar promedio.

Variables de disturbio: Se evaluó la intensidad de disturbio según el número de tocones de árboles presentes en cada sitio de muestreo. Se contabilizó el número de tocones en enero de 2015. La presencia de tocones representa evidencia de disturbio en cada sitio. Un mayor número de tocones indica una mayor intensidad de disturbio, mientras que un menor número de tocones refleja una menor intensidad de disturbio.

Análisis estadísticos

Para evaluar la influencia de las variables ambientales y de disturbio en las diferentes etapas de crecimiento de coníferas, encinos y otras latifoliadas se realizaron Modelos Lineales Generalizados (MLG). Debido a que las variables utilizadas mostraron colinealidad, se realizó una selección de las variables que se usaron en los análisis de los MLG. Para ello se calcularon los VIF (Variance inflation factor) con la función `vif.cca` del paquete `vegan` de R (Oksanen et al., 2013). Las variables seleccionadas fueron intensidad del disturbio (Idi), orientación de la ladera (Ori), pendiente (Pen), apertura del dosel (Ado), profundidad del mantillo (Pma), humedad del suelo (Hsu), temperatura del suelo (Tsu), temperatura ambiental (Tem), humedad relativa (Hum), precipitación (Pre) e intensidad de la precipitación (Ipr).

En los análisis de los MLG se elaboraron diferentes modelos con las variables ambientales seleccionadas para poner a prueba la importancia de cada parámetro, para ello se usó la función `glmulti` del paquete `glmulti` de R (Calcagno & de Mazancourt, 2010). Se seleccionó el mejor modelo usando el criterio de información Aikake corregido (AICc). Finalmente, se evaluaron los mejores modelos con la función `glm` del paquete `vegan` (Oksanen et al., 2013).

Para determinar si la abundancia de semillas de cada grupo biológico se relacionaba con la abundancia de adultos (abundancia de individuos adultos de coníferas, de encinos y de otras latifoliadas) se realizaron análisis de correlación de Pearson (r).

Finalmente, para caracterizar los cambios en las variables ambientales entre los sitios de muestreo realizamos un análisis de ordenamiento a través de un PCA que es una técnica de ordenación no constreñida que permite representar la información de una matriz de datos multivariada en un espacio reducido de ejes ortogonales en los cuales se sintetizan las principales tendencias en la variación de la base de datos (Borcard et al., 2011). Para realizar el análisis se construyó una matriz con las variables ambientales seleccionadas (matriz de variables explicativas). El PCA se elaboró usando la función `rda` del paquete `vegan` (Oksanen et al., 2013).

RESULTADOS

Adultos

El sitio S9, ubicado a una altitud de 2750 m presentó el menor número de individuos adultos, mientras que el sitio S10, situado a 2850 m, exhibió la mayor abundancia de individuos. Las coníferas alcanzaron sus valores más altos de abundancia a altitudes superiores a los 3050 m (sitios S12, S13 y S14). Por otro lado, se observó que la abundancia de encinos fue mayor a altitudes inferiores a los 2050 m (sitios S1 y S2). Las otras especies de latifoliadas mostraron una mayor abundancia en el sitio S11, situado a 2950 m de altitud. Sin embargo, en el sitio S1, a 1950 m de altitud, no se registró la presencia de estas plantas (Fig. 2a).

Se registraron 29 especies de árboles y arbustos (nueve especies del género *Pinus*, una especie del género *Abies* Mill., diez especies del género *Quercus* L. y nueve de otras especies de latifoliadas). Las coníferas se distribuyeron a lo largo de todo el gradiente altitudinal (1950 m - 3250 m). No se registraron encinos en altitudes superiores a 3150 m, mientras que en altitudes inferiores a los 2450 m se encontró una alta riqueza de especies de encinos. Se identificaron preferencias altitudinales para las diferentes especies, por ejemplo, *Pinus lawsonii* Roehl ex Gordon y *Quercus conzattii* Trel. se registraron en altitudes inferiores a los 2450 m. Por otro lado, especies como *Abies hickelii* Flous & Gaussen, *Pinus ayacahuite* Ehrenb. ex Schltdl. & *Pinus hartwegii* Lindl. se distribuyeron en altitudes superiores a los 2850 m. Sólo encontramos una especie que se distribuyó en la mayoría del gradiente altitudinal estudiado, *Arbutus xalapensis* Kunth que se presentó desde los 2250 m hasta los 3250 m (Tabla 1).

Tabla 1. Especies de árboles y arbustos registrados en el área de estudio.

Sitio	Altitud (m)	Especies		
		Coníferas	Encinos	Otras latifoliadas
S1	1950	<i>Pinus lawsonii</i> Roehl ex Gordon	<i>Quercus calophylla</i> Schltdl. & Cham., <i>Quercus castanea</i> Née, <i>Quercus conzattii</i> Trel.	
S2	2050	<i>Pinus teocote</i> Schied. ex Schltdl. & 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 conzatti</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 glaucescens</i> Kunth, <i>Prunus serotina</i> Ehrh.
S8	2650	<i>Pinus herrerae</i> Mast., <i>Pinus maximoi</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 Schltdl., <i>Pinus patula</i> var. <i>longipedunculata</i> Loock ex Martínez, <i>Pinus 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 Schltdl., <i>Pinus pseudostrobus</i> Lindl.	<i>Quercus crassifolia</i> Bonpl., <i>Quercus glabrescens</i> Benth.	<i>Comarostaphylis discolor</i> (Hook.) Diggs, <i>Litsea glaucescens</i> Kunth, <i>Lonicera mexicana</i> Rehder, <i>Oreopanax 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 Schltdl.	<i>Quercus laurina</i> Bonpl., <i>Quercus ocoteifolia</i> Liebm.	<i>Comarostaphylis discolor</i> (Hook.) Diggs, <i>Senecio andrieuxii</i> DC.
S13	3150	<i>Abies hickelii</i> Flous & Gaussen, <i>Pinus ayacahuite</i> Ehrenb. ex Schltdl.		<i>Arbutus xalapensis</i> Kunth
S14	3250	<i>Pinus hartwegii</i> Lindl.		<i>Arbutus xalapensis</i> Kunth

Los Modelos Lineales Generalizados (MLG) (Tabla 2) revelaron que la abundancia de coníferas estuvo negativamente influenciada por la intensidad de la precipitación (Ipr), mientras que la intensidad del disturbio (Idi) mostró un efecto positivo en su abundancia. En el caso de los encinos, la humedad relativa (Hum) y la intensidad de la precipitación (Pre) tuvieron una influencia negativa en su abundancia. Similarmente, para las otras especies de latifoliadas, las variables climáticas, como la temperatura (Tem) y la intensidad de la precipitación (Pre), ejercieron una influencia negativa en su abundancia.

Semillas

En el sitio S7, ubicado a una altitud de 2550 m, se registró la mayor cantidad de semillas, con un total de 4760 semillas por ha. Por otro lado, en el sitio S14, que se encuentra a la altitud más alta estudiada (3250 m), se obtuvo el menor número de semillas, con un total de 190 semillas por hectárea. En cuanto a los grupos biológicos, las coníferas mostraron la mayor abundancia de semillas, con un total de 23 070 semillas por hectárea, siendo el grupo más

abundante. Le siguieron los encinos con 2840 semillas por hectárea, siendo más abundantes en altitudes inferiores a 2050 m (sitios S1 y S2). Finalmente, las otras latifoliadas presentaron 610 semillas por hectárea (Fig. 2b).

Los análisis revelaron que para las coníferas, la intensidad del disturbio (Idi) y la profundidad del mantillo (Pma) tuvieron una influencia positiva en la abundancia de semillas dispersadas. En el caso de los encinos, la humedad del suelo ejerció una influencia negativa, mientras que la intensidad de la precipitación tuvo una influencia positiva. Por último, para las otras latifoliadas, la temperatura (Tem) y la precipitación (Pre) influyeron negativamente (Tabla 2).

Se registraron correlaciones positivas y significativas ($p < 0,05$) entre la abundancia de semillas y la abundancia de individuos adultos para los encinos ($r = 0,6$) y para las otras latifoliadas ($0,9$); sin embargo, la correlación entre la abundancia de semillas con los adultos de coníferas fue baja ($r = 0,3$) y no significativa ($p > 0,05$).

Tabla 2. Resultados de los Modelos Lineales Generalizados de la asociación de las diferentes etapas de crecimiento de grupos de plantas con las variables ambientales. * = Efectos significativos, E.E. = error estándar, Est. = Valor estimado del efecto de la variable ambiental (pendiente de la curva), z = valor del estadístico.

Etapas de crecimiento	Variable ambiental	Est.	E. E.	z	p
Semillas de coníferas	Idi	0,14	<0,01	15,16	<0,01*
	Pma	0,16	<0,01	22,23	<0,01*
Semillas de encinos	Hsu	-0,11	0,01	-8,36	<0,01*
	Ipr	0,11	<0,01	13,88	<0,01*
Semillas de otras especies de latifoliadas	Tem	-0,27	0,05	-5,78	<0,01*
	Pre	-0,02	<0,01	-5,96	<0,01*
Germinación de coníferas	Idi	3,58	1,43	2,50	0,03*
	Tsu	-2,58	1,44	-1,78	0,10
Adultos de coníferas	Idi	0,30	0,02	17,84	<0,01*
	Ipr	-0,12	<0,01	-16	<0,01*
Adultos de encinos	Hum	-0,02	<0,01	-8,84	<0,01*
	Pre	<-0,01	<0,01	-12,54	<0,01*
Adultos de otras especies de latifoliadas	Tem	-0,23	0,03	-7	<0,01*
	Pre	<-0,01	<0,01	-6,35	<0,01*

Germinación

Se observó que sólo algunas semillas de coníferas lograron germinar, mientras que no se registró germinación en los otros grupos biológicos evaluados. El sitio S13, situado a una altitud de 3150 m, exhibió el porcentaje de germina-

ción más alto, con un 50 %, seguido por el sitio S3, que se encuentra a una altitud de 2150 m, con un 45 % de germinación. Ambos porcentajes corresponden al periodo t2, que abarca marzo-abril. Por otro lado, los porcentajes de germinación para el periodo de enero-febrero fueron más bajos (Fig. 2c).

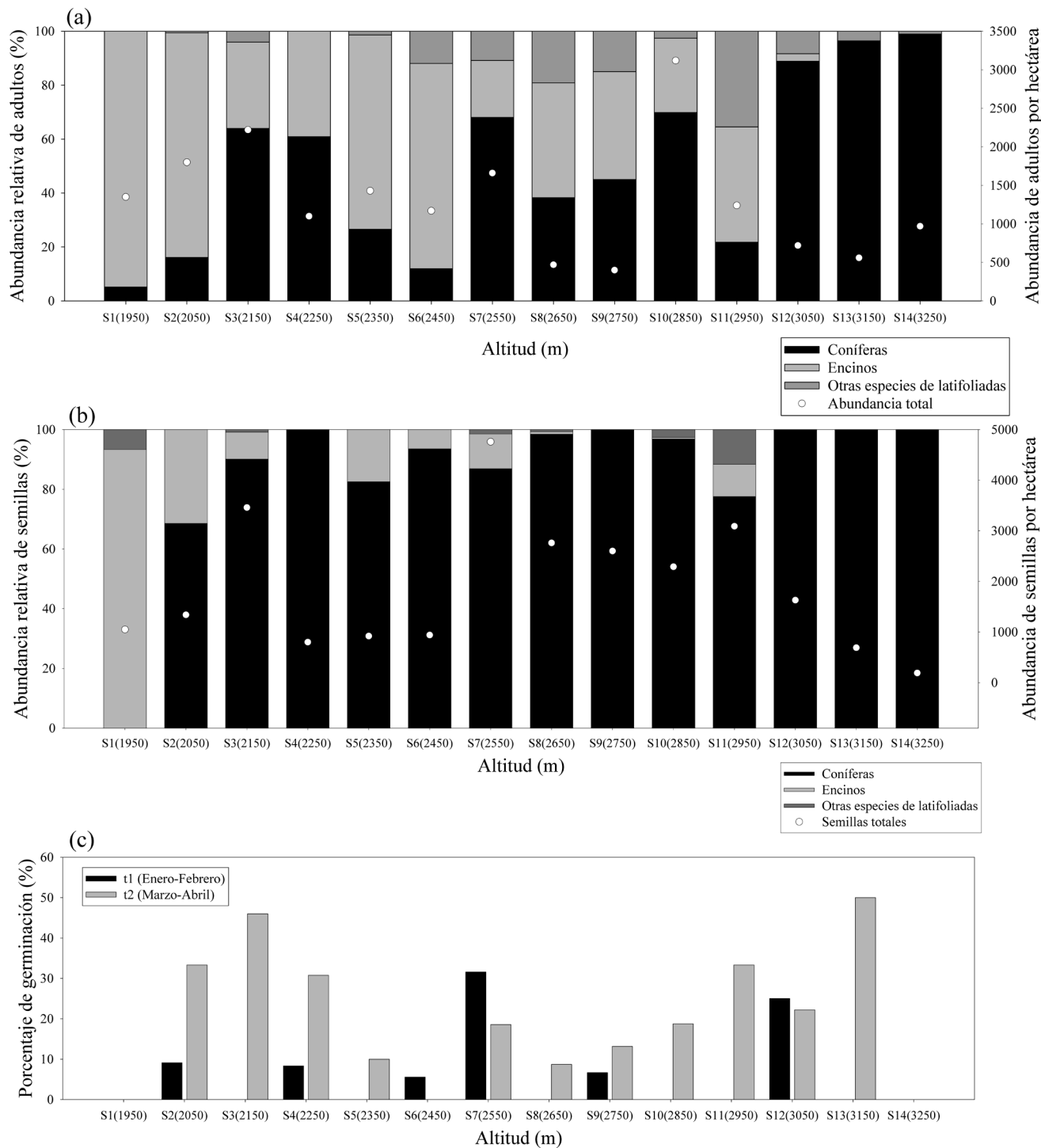


Figura 2. a., Abundancia relativa y el total de individuos adultos (≥ 2,5 cm ND) por hectárea; b., abundancia relativa y totales de producción de semillas por hectárea; c., Porcentaje de germinación de las coníferas.

De acuerdo con los MLG (Tabla 2) la intensidad del disturbio (Idi) tuvo un efecto positivo en la germinación para las coníferas; sin embargo, la temperatura del suelo (Tsu) mostró una influencia negativa, aunque no resultó significativa ($p=0,10$).

Variación en las condiciones ambientales

De acuerdo con los análisis (Fig. 3), los dos primeros ejes de ordenación explicaron el 59,1 % de la variación ambien-

tal en los sitios de muestreo. El primer eje estuvo correlacionado positivamente con la temperatura ambiental (Tem, $r=0,93$) y la intensidad de la lluvia (Ipr, $r=0,82$), se relacionó negativamente con la humedad atmosférica (Hum, $r=-0,91$).

El segundo eje de ordenación estuvo correlacionado positivamente con la apertura del dosel (Ado, $r=0,64$) y negativamente con la orientación (Ori, $r=-0,87$).

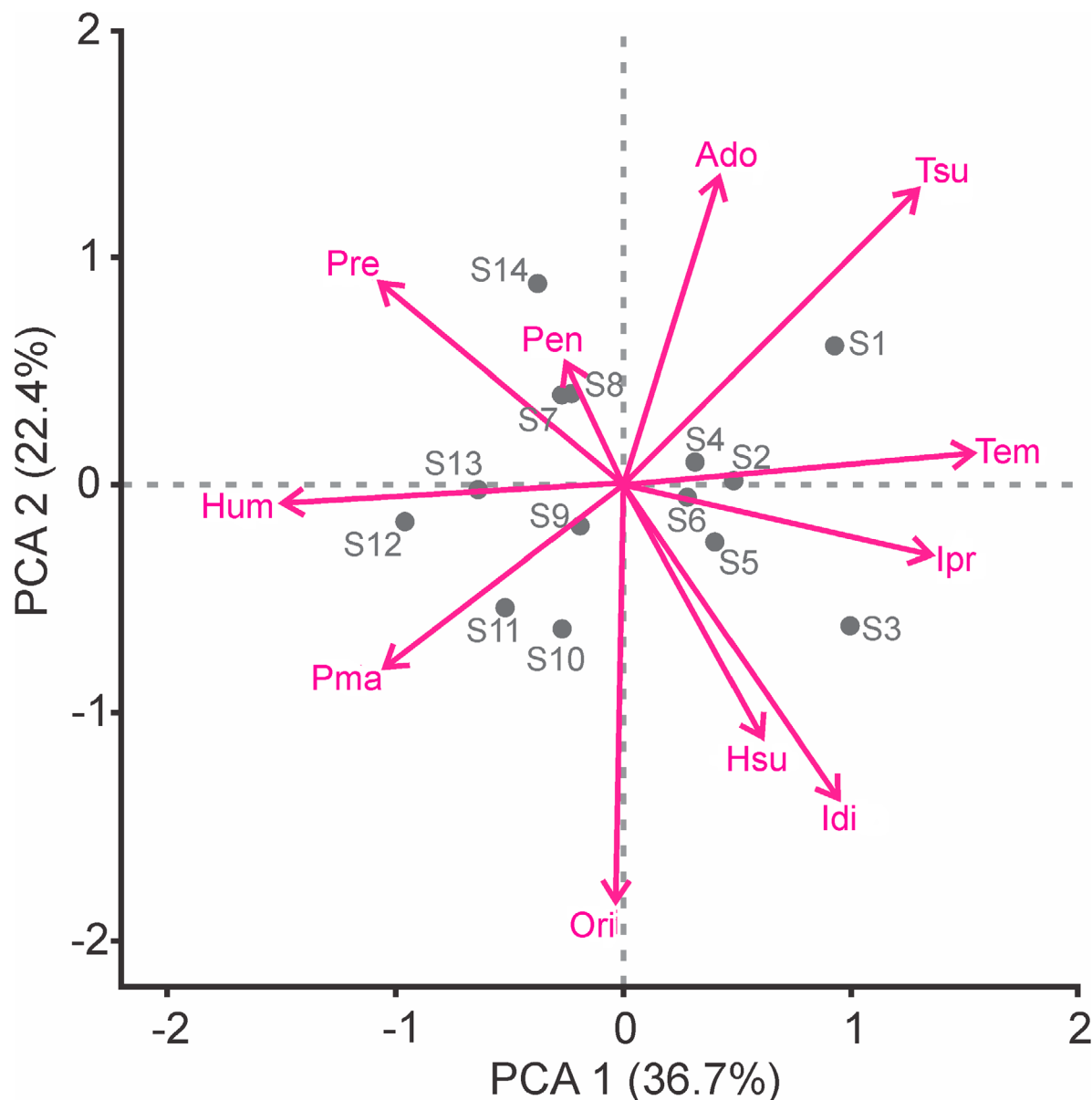


Figura 3. Ordenación basada en el análisis de componentes principales de las diferentes variables ambientales en el gradiente altitudinal (Idi, intensidad del disturbio; Ori, orientación de la ladera; Pen, pendiente; Ado, apertura del dosel; Pma, profundidad del mantillo; Hsu, humedad del suelo; Tsu, temperatura del suelo; Tem, temperatura; Hum, humedad ambiental; Pre, precipitación; Ipr, intensidad de la precipitación).

Los sitios ubicados a altitudes más bajas (sitios S1 al S6 que están entre los 1950 m - 2450 m) tuvieron las temperaturas más altas (Tem y Tsu) y la intensidad de lluvia mayor (Ipr), pero una cantidad de precipitación menor (Pre). Los sitios S1 y S3 se destacaron de los demás sitios en este intervalo altitudinal (1950 m - 2450 m) al tener los valores más bajos de humedad atmosférica (Hum). En contraste, los sitios a altitudes más elevadas (sitios S7 al S14, entre 2550 m - 3250 m) mostraron temperaturas atmosféricas (Tem) más bajas que los sitios de menores altitudes. Sin embargo, para el resto de las variables ambientales relevantes para la ordenación (Ipr, Hum, Ado y Ori) muestran mayor variación que los sitios de menores altitudes.

DISCUSIÓN

La distribución altitudinal de las especies arbóreas está determinada principalmente por sus requerimientos ecológicos específicos y su capacidad de adaptación a las condiciones ambientales. Factores como la temperatura, la humedad, la disponibilidad de nutrientes y la radiación solar cambian significativamente con la altitud, influyendo en la fisiología, crecimiento y reproducción de las especies (Körner, 2003). Por ejemplo, especies adaptadas a bajas temperaturas y mayor humedad suelen encontrarse en altitudes elevadas, donde estas condiciones prevalecen, mientras que otras prefieren altitudes bajas con temperaturas más cálidas y menor humedad (Gutiérrez & Trejo, 2014). Además, la competencia intraespecífica e interespecífica y la historia evolutiva también juegan un papel importante en la segregación altitudinal de las especies. Esta zonificación altitudinal contribuye a la diversidad y estructura de los bosques, reflejando adaptaciones específicas al microclima y al suelo de cada altitud; por tanto, la altitud actúa como un filtro ambiental que determina la composición y abundancia de especies arbóreas en un área dada (Arenas-Navarro et al., 2020).

Observamos una clara preferencia altitudinal por parte de las especies arbóreas. Un ejemplo de esto lo encontramos en *P. ayacahuite* y *P. hartwegii* que en la zona de estudio comúnmente se localizan en altitudes superiores a los 2850 m, o el caso de *Q. conzattii* que se encuentra en altitudes inferiores a los 2450 m. Este patrón concuerda con resultados de otros estudios que han documentado preferencias altitudinales de especies arbóreas (Chávez-Aguilar et al., 2022; Gutiérrez & Trejo, 2014; Sánchez et al., 2023; Valencia, 2004).

En cuanto a la relación entre las condiciones ambientales y los disturbios en la abundancia de individuos adultos, observamos que la intensidad del disturbio tiene un efecto positivo en la abundancia de coníferas. Esto se debe a que los sitios con un mayor número de tocones también registraron una mayor abundancia de individuos adultos, como se observó en los sitios S3 y S10. Este hallazgo cobra sentido si consideramos que los disturbios pueden crear áreas con mayor exposición a la luz, lo que a su vez puede favorecer el crecimiento de otras plantas (Aquino et al., 2025; Velasco et al., 2023; Zhou et al., 2023).

En lo que respecta a la abundancia de encinos adultos, la humedad relativa y la precipitación muestran una influencia negativa, esto se debe a que la mayoría de los encinos que se encuentran en las zonas más bajas prosperan en condiciones de baja humedad, como se ha documentado en investigaciones previas (Rodríguez et al., 2023; Sabás-Rosales et al., 2015). Lo anterior puede deberse a que una alta humedad en el suelo y ambiente puede provocar la obstrucción del flujo de humedad a través de las fibras del encino, dificultando la transpiración y el transporte interno de agua (Sandoval et al., 2004).

De acuerdo con los resultados obtenidos para los encinos y otras especies de latifoliadas, se observó una clara relación entre la abundancia de semillas y la de individuos adultos. En el caso de estos grupos biológicos, el número de semillas se correlaciona de manera proporcional con la cantidad de individuos adultos presentes en el área de estudio; sin embargo, en el caso de las coníferas, no se pudo establecer una relación similar, lo que indica que la abundancia de semillas no está influenciada por la presencia de adultos para este grupo biológico en particular. Esta discrepancia podría atribuirse al hecho de que las semillas de las coníferas son notablemente más pequeñas y cuentan con la ventaja de ser dispersadas por el viento, lo que les permite alcanzar distancias considerablemente mayores, superiores a 33 km (García-García et al., 2024; Williams et al., 2006). En contraste, las semillas de los encinos, debido a su morfología, no tienen la misma capacidad de dispersión y se limitan a distancias más cortas, generalmente inferiores a 1 km (Gómez, 2003).

Se registró que la intensidad del disturbio y la profundidad del mantillo ejercen una influencia positiva en la abundancia de semillas de las coníferas. Esta relación podría atribuirse al hecho de que los disturbios provocan cambios en

las condiciones ambientales que pueden generar estrés en las plantas, lo que, a su vez, puede impulsar la producción de un mayor número de semillas (Lauder et al., 2019). En lo que respecta a los encinos, se observó que la humedad tenía un efecto negativo en la abundancia de semillas. Esto concuerda con la tendencia previamente mencionada, ya que la mayoría de los encinos en la zona de estudio tienden a prosperar en condiciones de baja humedad. Por otro lado, se registró una influencia positiva de la intensidad de precipitación en la abundancia de semillas. Este fenómeno puede deberse a que las lluvias provocan una mayor caída de semillas *in situ* (Li et al., 2012).

En lo que respecta a la germinación de las coníferas, se observó una influencia positiva de la intensidad del disturbio. Esto podría explicarse por el hecho de que en los sitios donde ocurrieron disturbios intensos, se produjo una mayor apertura del dosel, lo que a su vez permitió una mayor entrada de luz y agua a través de la precipitación (Fernández & Trejo, 2020). De hecho, los sitios que registraron intervalos de precipitación de 435 mm - 530 mm mostraron un mayor porcentaje de germinación. Este hallazgo concuerda con estudios anteriores que han destacado la importancia de la disponibilidad de agua como un factor determinante en la germinación de coníferas, como se ha observado en especies como *Pinus nigra* J.F. Arnold (Topacoglu et al., 2016), o lo reportado para *Pinus sylvestris* L., donde observaron que los años de mayor germinación coinciden con los años de mayor precipitación (Castro et al., 2005).

Aunque en este estudio la temperatura ambiental no pareció influir en la germinación de las coníferas, investigaciones previas han reportado que, para especies como *P. douglasiana* Martínez y *P. maximinoi* H.E. Moore, la temperatura desempeña un papel importante en el proceso de germinación, con temperaturas óptimas entre 9,4° C a los 10° C (Ordoñez-Salanueva et al., 2021).

El grupo biológico de las coníferas destacó por ser el único en el que la intensidad del disturbio se reveló como una variable de importancia a lo largo de todas sus etapas de crecimiento. Esta observación se debe a que las condiciones ambientales que se establecieron después de los disturbios resultaron ser óptimas para los diferentes estadios de crecimiento analizados. Estos disturbios generaron espacios con una disminución de la cobertura del dosel, lo que a su vez propició un entorno con temperaturas más elevadas

y una mayor cantidad de agua debido a la precipitación en comparación con las áreas con una mayor cobertura de dosel (Fernández & Trejo, 2020).

Es esencial analizar las condiciones ambientales en profundidad, ya que el tipo e intensidad de disturbio pueden resultar en condiciones que no sean idóneas para los procesos ecológicos que se llevaban a cabo. Por otro lado, estos disturbios pueden dar lugar a nuevas condiciones que sean altamente beneficiosas para las plantas, especialmente para aquellas especies que requieren niveles significativos de luz para germinar y desarrollarse (Derroire et al., 2016; Klopčič et al., 2015). En el mejor de los casos, los disturbios pueden no tener ninguna influencia en los sistemas biológicos. Específicamente en la región de estudio, existe la necesidad de llevar a cabo investigaciones adicionales centradas en determinar cómo los disturbios modifican las condiciones ambientales. Esta información es crucial para enriquecer los estudios ecológicos y comprender mejor cómo los cambios en el entorno pueden influir en la dinámica de los procesos ecológicos.

De acuerdo con los resultados obtenidos y a la hipótesis inicialmente propuesta, se ha demostrado que la abundancia de individuos adultos, la dispersión de las semillas y la germinación de los organismos arbóreos y arbustivos están influenciados por las condiciones ambientales y de disturbio. Se observó que las variables climáticas se relacionan más con las abundancias de las plantas estudiadas. Contrariamente a la suposición inicial de que los disturbios ambientales tendrían una influencia negativa en las etapas de crecimiento evaluadas, se encontró una influencia positiva en el caso de las coníferas, en los adultos, la dispersión de las semillas y la germinación. En contraste, para los otros grupos biológicos analizados, no se observó alguna influencia de los disturbios ambientales en las etapas de crecimiento estudiadas.

CONCLUSIONES

Las coníferas en todas sus etapas de desarrollo analizadas (adultos, dispersión y germinación) presentaron una influencia positiva por parte de los disturbios ambientales. En los encinos y para las otras especies de latifoliadas evaluadas, fueron las variables climáticas como la temperatura y la precipitación las que presentaron una influencia sobre estos grupos biológicos.

Este estudio ha demostrado que tanto las condiciones ambientales como los disturbios antrópicos son factores clave que influyen en las diversas etapas de desarrollo de las plantas, incluyendo la dispersión, germinación y la abundancia de adultos de los grupos biológicos analizados.

La información obtenida en este estudio puede resultar valiosa para los habitantes de la zona de estudio al tomar decisiones relacionadas con la conservación y gestión de sus bosques. Un ejemplo práctico sería la recolección de semillas de coníferas, ya que se anticipa una mayor disponibilidad de semillas en áreas donde los disturbios han sido más intensos; de esta manera, se puede fomentar la propagación de plantas locales para su uso en proyectos de reforestación en áreas perturbadas. Esto es de suma importancia, especialmente en el panorama actual de pérdida acelerada de la cobertura vegetal.

PARTICIPACIÓN DE LOS AUTORES

Todos los autores contribuyeron a la conceptualización del estudio, en la adquisición de datos (trabajo de campo), en la escritura y revisión del manuscrito. NFG realizó los análisis estadísticos y la interpretación de los datos. EG realizó la edición del documento. IT se encargó de la adquisición de fondos para desarrollar el trabajo.

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. Este estudio fue apoyado por el proyecto PAPIIT (IN300515).

LITERATURA CITADA

- 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(2), 171-180. http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1405-31952013000200006&lng=es&tlng=es
- Aquino, J. A., Pérez, J., Calderón, A., Rodríguez, E. & Ortiz, G. (2025). Efecto del manejo forestal maderable sobre la estructura y diversidad del bosque de *Pinus L.* en Oaxaca, México. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales*, 16(87), 100-126. <https://doi.org/10.29298/rmcf.v16i87.1492>
- Arenas-Navarro, M., García-Oliva, F., Torres-Miranda, A., Téllez-Valdés, O. & Oyama, K. (2020). Environmental filters determine the distribution of tree species in a threatened biodiversity hotspot in western Mexico. *Botanical Sciences*, 98(2), 219-237. <https://doi.org/10.17129/botsci.2398>
- Bewley, J. & Krochko, J. (1982). Desiccation-tolerance. En: O. L. Lange, P. S. Nobel, C. Osmond & H. Ziegler (Eds.), *Physiological plant ecology II* (pp. 325-378). Springer. 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. F., Lehouck, V., Matthysen, E., Mustin, K., Saastamoinen, M., Shtickzelle, 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., Turlure, C. & Travis, J. M. (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. En: D. Borcard, F. Gillet & P. Legendre (Eds.), *Numerical Ecology with R* (pp. 153-225). Springer. 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, M. E. & Morales, M. (2012). El ecoturismo comunitario en la Sierra Juárez-Oaxaca, México: entre el patrimonio y la mercancía. *Otra Economía*, 7(12), 66-79. <https://doi.org/10.4013/otra.2013.712.04>
- Castro, J., Zamora, R., Hodar, A. & Gómez, J. (2005). Ecology of seed germination of *Pinus sylvestris* L. at its southern, Mediterranean distribution range. *Investigación Agraria-Sistemas y Recursos Forestales*, 14(2), 143-152. <https://doi.org/10.5424/srf/2005142-00879>
- Chávez-Aguilar, G., Campos-Ángeles, G. V. & Pérez-Suárez, M. (2022). Estructura y composición del bosque de *Pinus hartwegii* Lindl. en su distribución altitudinal en el Nevado de Toluca. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales*, 13(74), 54-76. <https://doi.org/10.29298/rmcf.v13i74.1257>

- Comisión Nacional Forestal. (2014). *Inventario Nacional Forestal y de Suelos. Procedimientos de muestreo*. CONAFOR.
- Derroire, G., Tigabu, M., Odén, P. C. & Healey, J. R. (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>
- Norma Oficial Mexicana. NOM-019-SEMARNAT-2017: Que establece los lineamientos técnicos para la prevención, combate y control de insectos descortezadores [DOF]. (2018). Gobierno de los Estados Unidos Mexicanos. https://dof.gob.mx/nota_detalle.php?codigo=5516918&fecha=22/03/2018#gsc.tab=0
- Fernández, T. & Trejo, I. (2020). Rainfall Interception Based on Indirect Methods: A Case Study in Temperate Forests in Oaxaca, Mexico. *Journal of the American Water Resources Association*, 56(4), 712-723. <https://doi.org/10.1111/1752-1688.12844>
- Fournier, B., Gillet, F., Le Bayon, R. C., Mitchell, E. A. & Moretti, M. (2015). Functional responses of multitaxa communities to disturbance and stress gradients in a restored floodplain. *Journal of Applied Ecology*, 52(5), 1364-1373. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12493>
- 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, users manual and program documentation*. Simon Fraser University and the Institute of Ecosystem Studies.
- García-García, S. A., Rascón-Solano, J., Pérez-Álvarez, S., Alanís-Rodríguez, E. & Hernández-Salas, J. (2024). Factores que originan la distribución espacial de las coníferas. *Revista Forestal Mesoamericana Kurú*, 21(49), 9-22. <https://doi.org/10.18845/rfmk.v21i49.7250>
- Gómez, J. D., Monterroso, A. I., Tinoco, J. A., 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(1), 31-52. <https://www.redalyc.org/articulo.oa?id=56519179004>
- Gómez, J. M. (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-Guerrero, A., Correa-Díaz, A. & Castruita-Esparza, L. U. (2021). Cambio climático y dinámica de los ecosistemas forestales. *Revista Fitotecnica Mexicana*, 44(4), 673-682. <https://doi.org/10.35196/rfm.2021.4.673>
- 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.
- Grime, J.P. (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>
- Gutiérrez, E. & Trejo, I. (2014). Efecto del cambio climático en la distribución potencial de cinco especies arbóreas de bosque templado en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85, 179-188. <https://doi.org/10.7550/rmb.37737>
- Gutiérrez, E. & Trejo, I. (2022). Tree and shrub recruitment under environmental disturbances in temperate forests in the south of Mexico. *Botanical Studies*, 63(1), 11. <https://doi.org/10.1186/s40529-022-00341-0>
- Howe, H. F. & Miriti, M. N. (2004). When seed dispersal matters. *BioScience*, 54(7), 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, G. E. (1957). Concluding remarks. *Cold Springs Harbor Symposium on Quantitative Biology*, 22, 415-427.
- Karsten, R. J., 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>
- Körner, C. (2003). *Alpine plant life: functional plant ecology of high mountain ecosystems*. Segunda ed. Springer. <https://doi.org/10.1007/978-3-642-18970-8>
- 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>
- 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>
- Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P., Bengtsson, J., Grime, J. P., Hector, A., Hooper, D. U., Huston, A., Raffaelli, D., Schmid, B., Tilman, D. & Wardle, D. A. (2001). Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science*, 294(5543), 804-808. <https://doi.org/10.1126/science.1064088>
- 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>
- Mata-Balderas, J. M., Cavada-Prado, K. A., Sarmiento-Muñoz, T. I. & González-Rodríguez, H. (2022). Monitoreo de la su-

- pervivencia de una reforestación con especies nativas del matorral espinoso tamaulipeco. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales*, 13(71), 28-52. <https://doi.org/10.29298/rmcf.v13i71.1229>
- Mathews, A. S., Choy, T. K., Dove, M. R., Forsyth, T., Kaimowitz, D., Kull, C. A. & 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, H. C. (2000). Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology and 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. M., Spiegel, O., Steinitz, O., Trakhtenbrot, A. & Tsoar, A. (2008). Mechanisms of long-distance seed dispersal. *Trends in Ecology and Evolution*, 23, 638-647. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.08.003>
- Oksanen, J., Simpson, G. L., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O'Hara, R., Solymos, P., Stevens, M. H., Szoecs, E., Wagner, H., Barbour, M., Bedward, M., Bolker, B., Borcard, D., Carvalho, G., Chirico, M., Cáceres, M., De Durand, S., Evangelista, H., FitzJohn, R., Friendly, M., Furneaux, B., Hannigan, G., Mark, O., Hill, M., Lahti, L., McGlinn, 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, C.A., Orozco-Segovia, A., Mattana, E., Castillo-Lorenzo, E., Davila-Aranda, P., Pritchard, H. W., Ulián, T. & Flores-Ortiz, C. M. (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>
- Pearson, T. R., Burslem, D. F., Mullin, 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)
- Pickett, S. & White, P. (1985). *Ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press.
- Pickett, S. T., Wu, J. & 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.
- 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(1), 114-134. https://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0065-17372014000100009
- 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(9), 745. <https://doi.org/10.3390/f10090745>
- Ramírez-Ponce, A., Allende-Canseco, J. & Morón, M. A. (2009). Fauna de coleópteros lamellicornios de Santiago Xiacui, Sierra Norte, Oaxaca, México. *Acta Zoológica Mexicana*, 25(2), 323-343. https://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0065-17372009000200007
- Rodríguez, A., Palacios, M. I., Mohedano, L. & Villanueva, A. (2023). Estructura y diversidad arbórea de un bosque de pino-encino en Huiztlatzala, Guerrero, México. *Polibotánica*, 55(28), 25-40. <https://doi.org/10.18387/polibotanica.55.3>
- 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 Science*, 93(4), 881-897. <https://doi.org/10.17129/botsci.205>
- Sánchez, J. L., Jiménez, M., Ramírez, C. & Viveros, H. (2023). Calidad de semilla y crecimiento de planta en poblaciones y altitudes de *Pinus hartwegii* Lindl. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales*, 14(75), 143-165. <https://doi.org/10.29298/rmcf.v14i75.1297>
- Sandoval, S., Rodríguez, J., Méndez, L. & Fuentes, M. (2004). Efecto de la temperatura y del flujo de aire sobre el proceso de secado de madera de encino (*Quercus candicans* Née), pretratada con agua. *Información Tecnológica*, 15(1), 11-16. <http://dx.doi.org/10.4067/S0718-07642004000100002>
- Soriano, M., Kainr, K. A., Staudhammer, C. L. & Soriano, E. (2012). Implementing multiple forest management in Brazil nut-rich community forests: effects of logging on natural regeneration and forest disturbance. *Forest Ecology Management*, 268, 92-102. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.05.010>
- Toledo-Aceves, T., Purata-Velarde, S. & Peters, C. M. (2009). Regeneration of commercial tree species in a logged forest in the Selva Maya, Mexico. *Forest Ecology 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(2), 447-453. [https://www.pakbs.org/pjbot/PDFs/48\(2\)/04.pdf](https://www.pakbs.org/pjbot/PDFs/48(2)/04.pdf)
- Turner, M. G. (2010). Disturbance and landscape dynamics in a changing world. *Ecology*, 91(10), 2833-2849. <https://doi.org/10.1890/10-0097.1>
- Valencia, S. (2004). Diversidad del género *Quercus* (Fagaceae) en México. *Botanical Science*, (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>
- Velasco, M. U., Velázquez, A., Hernández, P., Fierros, A. M. & Vera, J. A. (2023). Caracterización de un bosque templado en un gradiente altitudinal en Oaxaca, México. *Madera y bosques*, 29(1), e2912465 <https://doi.org/10.21829/myb.2023.2912465>

- Wahid, A., Gelani, S., Ashraf, M. & Foolad, M. R. (2007). Heat tolerance in plants: an overview. *Environmental and Experimental Botany*, 61(3), 199-223. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2007.05.011>
- Walck, J. L., Hidayati, S. N., Dixon, K. W., Thompson, E. N. & Poschlod, P. (2011). Climate change and plant regeneration from seed. *Global Change Biology*, 17(6), 2145-2161. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02368.x>
- Williams, C. G., LaDeau, S. L., Oren, R. & Katul, G. G. (2006). Modeling seed dispersal distances: implications for transgenic *Pinus taeda*. *Ecological Applications*, 16(1), 117-124. <https://doi.org/10.1890/04-1901>
- Zacarias-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. https://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0366-21282010000200002
- Zhou, L., Thakur, M. P., 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>