



**Acta Botanica
Mexicana**

Caracterización ambiental de las áreas de riqueza arbórea en Oaxaca, México

Environmental characterization of areas of tree richness in Oaxaca, Mexico

Librado Sosa-Díaz^{1,5} , Jorge Méndez-González² , Juan Carlos Montoya-Jiménez³ , Juan Abel Nájera-Luna⁴ 

Resumen:

Antecedentes y Objetivos: La caracterización de áreas con alta riqueza biológica es fundamental para entender los determinantes espaciales de la biodiversidad, en especial en territorios de elevada riqueza biológica como Oaxaca, México. El objetivo de este estudio fue identificar los principales ejes ambientales que promueven la existencia de hotspots arbóreos en los bosques templados de Oaxaca.

Métodos: La riqueza arbórea se estimó mediante modelos de distribución potencial para especies de los géneros característicos de bosques templados. A partir de la riqueza arbórea se identificaron hotspots mediante el indicador de asociación espacial local de Getis-Ord, mientras que el resto de los bosques constituyó el background. A partir de 31 variables ambientales, se seleccionó un conjunto no colineal mediante Factor de Inflación de Varianza y su distribución empírica. Se contrastó la firma ambiental de hotspots y background mediante Análisis de Componentes Principales (ACP), Modelos Aditivos Generalizados y Random Forest. Se integró un valor de importancia global de las variables seleccionadas.

Resultados clave: La firma ambiental difirió significativamente dentro de background y hotspots. El ACP mostró una clara separación multivariada entre ambos conjuntos. El Modelo Aditivo Generalizado evidenció relaciones no lineales diferenciadas entre ambos grupos. En los modelos Random Forest, la riqueza en el background se explicó principalmente por temperatura media anual, mientras que en los hotspots la influencia fue multiaxial, además de exhibir intervalos ambientales críticos para la alta riqueza. De forma global, los ejes ambientales más relevantes fueron precipitación anual, rango diurno de la temperatura, temperatura media anual, estacionalidad de la temperatura y la elevación.

Conclusiones: Las áreas de alta riqueza arbórea presentan una firma ambiental distintiva del resto de bosques. La alta riqueza surge de la interacción de múltiples ejes ambientales. De manera que se identifican condiciones óptimas para priorizar y gestionar zonas de conservación en bosques templados de Oaxaca.

Palabras clave: bosque templado, elevación, hotspots, precipitación, temperatura.

Abstract:

Background and Aims: Characterizing areas of high biological richness is essential to understand the spatial determinants of biodiversity, particularly in highly diverse regions such as Oaxaca, Mexico. The objective of this study was to identify the main environmental axes promoting the occurrence of tree hotspots in the temperate forests of Oaxaca.

Methods: Tree richness was estimated using species distribution models for characteristic genera of temperate forests. Based on tree richness, hotspots were identified using the Getis-Ord Local Indicator of Spatial Association, whereas the remaining forests constituted the background. From an initial set of 31 environmental variables, a non-collinear subset was selected using the Variance Inflation Factor and their empirical distributions. The environmental signatures of hotspots and background were contrasted using Principal Component Analysis, Generalized Additive Models, and Random Forest. A global importance value was integrated for the selected variables.

Key results: The environmental signature differed significantly between background and hotspots. Principal Component Analysis revealed a clear multivariate separation between both groups. The Generalized Additive Model showed differentiated nonlinear relationships for each group. In the Random Forest models, richness in the background was primarily explained by mean annual temperature, whereas in hotspots the influence was multidimensional and exhibited critical environmental ranges associated with high richness. Overall, the most relevant environmental axes were annual precipitation, mean diurnal temperature range, mean annual temperature, temperature seasonality, and elevation.

Conclusions: Areas of high tree richness exhibit a distinctive environmental signature compared to the rest of the forests. High richness emerges from the interaction of multiple environmental axes, allowing the identification of optimal conditions to prioritize and manage conservation areas in the temperate forests of Oaxaca.

Key words: elevation, hotspots, precipitation, temperate forest, temperature.

Adscripciones en la siguiente página.

⁵Autor para la correspondencia: librado.24@hotmail.com

Recibido: 24 de noviembre de 2025.

Revisado: 12 de febrero de 2026.

Aceptado por Moisés Méndez-Toribio: 10 de agosto de 2026.

Publicado Primero en línea: 2 de septiembre de 2026.

Publicado: Acta Botanica Mexicana 133 (2026).

Citar como: Sosa-Díaz, L. J. Méndez-González, J. C. Montoya-Jiménez y J. A. Nájera-Luna. 2026. Caracterización ambiental de las áreas de riqueza arbórea en Oaxaca, México. Acta Botanica Mexicana 133: e2540. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm133.2026.2540>



Este es un artículo de acceso abierto
bajo la licencia Creative Commons 4.0
Atribución-No Comercial (CC BY-NC 4.0 Internacional).

e-ISSN: 2448-7589

Introducción

La modelización de la biodiversidad es un proceso fundamental para planificar de forma efectiva su conservación (Mateo et al., 2022). En México, se han realizado esfuerzos substanciales por identificar hotspots de biodiversidad (Salinas-Rodríguez et al., 2018). A nivel regional y local, estudios se han concentrado en la caracterización de grupos de plantas (Sabás-Rosales et al., 2015) y comunidades vegetales a nivel de sitio (Granados-Victorino et al., 2015). Otros han registrado la riqueza y diversidad de comunidades vegetales a nivel de gradiente elevacional (Sánchez-González y López-Mata, 2005; Velasco-Luis et al., 2023).

La identificación de áreas de riqueza es un objetivo subyacente en la modelización del nicho ecológico de las especies (Salinas-Rodríguez et al., 2018). A su vez, el proceso de relacionar patrones de riqueza con atributos espaciales climáticos, edáficos y topográficos, suele apoyarse en modelos de regresión basados en aprendizaje automático (p.ej., Modelos Aditivos Generalizados, Bosques Aleatorios y Árboles de Regresión Potenciados [GAM, RF y BRT, por sus siglas en inglés]), los cuales informan de la importancia de los ejes ambientales sobre la riqueza de especies (Cabezas et al., 2016; Kosicki, 2020). Enfoques alternativos cuantifican la heterogeneidad ambiental y la relacionan directamente con la riqueza observada mediante análisis de correlación simple (Stein et al., 2014; Sosa-Díaz et al., 2024). Comprender la relación entre la riqueza y su entorno es esencial para diseñar esquemas de gestión del hábitat (Martin et al., 2021; Sosa-Díaz et al., 2025) e identificar áreas irremplazables para la conservación (Suárez-Mota et al., 2018; Hernández-Rodríguez et al., 2021; Gallou et al., 2023). Por otro lado, determinar si las áreas de alta riqueza poseen características ambientales particulares es un tópico poco abordado en la literatura científica.

Algunas regiones de México como Oaxaca, Chiapas y Veracruz sobresalen por sus elevados niveles de riqueza biológica (Villaseñor, 2016). El estado de Oaxaca posee la máxima riqueza de especies de plantas vasculares de la Si-

erra Madre del Sur (Suárez-Mota et al., 2018; Aragón-Parada et al., 2021) y del país en general (Villaseñor, 2016). En este territorio se ha registrado la mayor cantidad de especies de angiospermas (Rodríguez et al., 2018), gimnospermas (Contreras-Medina y Luna-Vega, 2007) y musgos y licofitas (Contreras-Medina et al., 2022). Además, posee cifras importantes para géneros arbóreos específicos como *Quercus* L. (Martin et al., 2021) y *Pinus* L. (Sosa-Díaz et al., 2024). Dados sus elevados niveles de riqueza biológica, Oaxaca simboliza un caso de estudio ideal para analizar la influencia de los factores ambientales sobre la riqueza de especies arbóreas, desde la perspectiva de paisaje.

A pesar de esta relevancia, se han realizado pocos intentos por desentrañar los factores ambientales que impulsan este fenómeno a nivel de paisaje en esta región. En conservación y gestión del hábitat, las relaciones entre predictores ambientales y la riqueza de especies permiten ir más allá de las simples correlaciones y entender las causas subyacentes de la existencia de zonas de alta concentración de biodiversidad (hotspots). El objetivo de este estudio fue caracterizar el medio físico-ambiental de las áreas de alta riqueza arbórea de los bosques templados de Oaxaca, e identificar los principales impulsores ambientales que posibilitan la existencia de las mismas.

Materiales y Métodos

Área de estudio

Oaxaca es la quinta entidad mexicana de mayor tamaño (~93757.51 km²). Su territorio se ubica entre las coordenadas extremas de 15°39'25" a 18°40'10"N y 93°52'2" a 98°33'9"W y forma parte del sistema montañoso Sierra Madre del Sur. Este territorio se divide en ocho regiones administrativas: Cañada, Costa, Istmo, Mixteca, Papaloapan, Sierra Sur, Sierra Norte y Valles Centrales (Fig. 1). Dentro de Oaxaca, el polígono de estudio fue construido por tipos de vegetación asociados con bosques templados (p.ej., bosque de coníferas, bosque de pino-encino y vegetación secundaria de estos), que abarcan cerca de 35.3% del es-

¹Investigación y Servicios Forestales Independientes, Domicilio conocido s/n, Ejido Cumbre de Muridores, 43448 San Bartolo Tutotepec, Hidalgo, México.

²Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro, Departamento Forestal, Calzada Antonio Narro 1923, 25315 Buenavista, Saltillo, Coahuila, México.

³Tecnológico Nacional de México, Tecnológico de Estudios Superiores de Valle de

Bravo, Ingeniería Forestal, Carretera Federal Valle de Bravo Km 30, Ejido San Antonio Laguna, 51200 Valle de Bravo, Estado de México, México.

⁴Tecnológico Nacional de México, Instituto Tecnológico de El Salto, Calle Tecnológico # 101, Col. La Forestal, El Salto, 34942 Pueblo Nuevo, Durango, México.



tado (INEGI, 2021). Dentro de este polígono, la temperatura media mensual varía de 15.6 (enero) a 20.1 (mayo) °C, mientras que la media anual varía de 16.1 a 21.42 °C (1931-2014) y la precipitación acumulada anual de 185 a 1411.9 mm (CLICOM, 2026).

Áreas de riqueza en bosques templados de Oaxaca

Para efectos de este estudio, se llamaron áreas de riqueza arbórea a agrupaciones significativas de píxeles ($\sim 1 \text{ km}^2$) con valores altos de riqueza de especies arbóreas. El valor numérico que define “alta riqueza” está en función de la riqueza registrada en cada celda/píxel del área de estudio, por lo que no se establece a priori un valor de riqueza para contextualizar la expresión. El marco metodológico para definir tales agrupaciones se resume como sigue: 1) Se generaron mapas de distribución potencial para especies de los

géneros característicos de los bosques templados de México (*Abies* Mill., *Alnus* Mill., *Arbutus* L., *Buddleja* Houst. ex L., *Hesperocyparis* Bartel & R.A. Price, *Juniperus* L., *Pinus* L., *Prunus* L. y *Quercus* L.), los cuales fueron todos significativos ($p \leq 0.001$) y tuvieron un alto poder predictivo (ROC parcial promedio = 1.832 ± 0.223 ; Apéndice 1). 2) La superposición espacial de los mapas de distribución potencial derivó en un mapa de riqueza (S') de especies (Salinas-Rodríguez et al., 2018) arbóreas por píxel ($\sim 1 \text{ km}^2$) (ver ejemplo en el Apéndice 2). 3) Se calculó el índice de autocorrelación espacial local G_i^* de Getis-Ord (Getis y Ord, 1992) al mapa de riqueza (Apéndice 2), lo que derivó en agrupaciones significativas de píxeles con altos valores de riqueza arbórea (en adelante: hotspots; rojo en Fig. 1), mientras que el resto del polígono de estudio se consideró el fondo (en adelante: background; verde en Fig. 1) para el contraste ambiental de los hotspots.

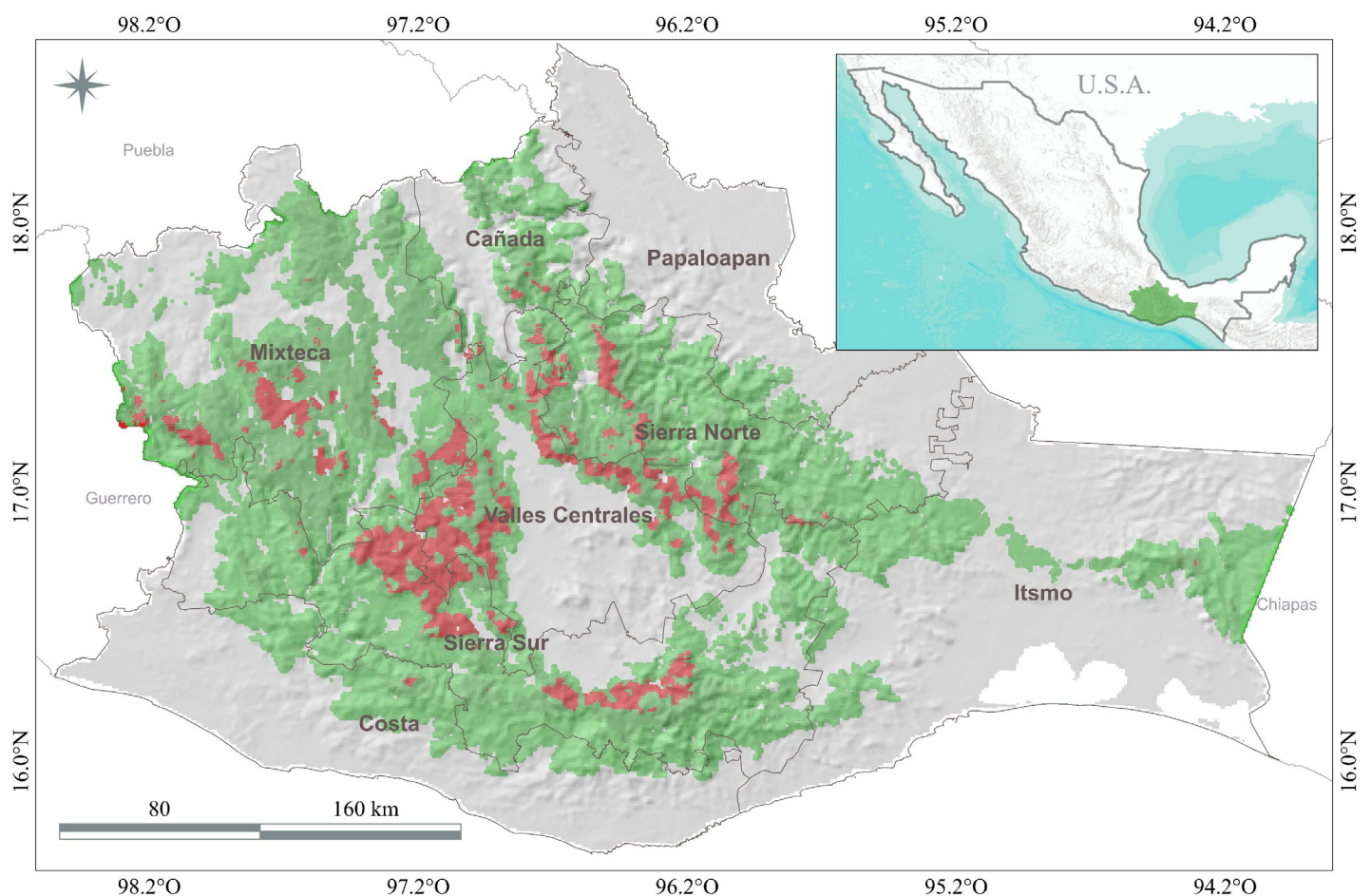


Figura 1: Hotspots de riqueza de especies arbóreas (rojo) en el contexto espacial de los bosques templados (verde) de Oaxaca, México. El polígono se formó por píxeles de $\sim 1 \text{ km}^2$.

Variables ambientales

Para la caracterización ambiental de los píxeles de alta riqueza y background, se usaron 31 coberturas raster derivadas de temperatura, precipitación, topografía, atmósfera (Fick y Hijmans, 2017) y suelo (Hengl et al., 2014) con resolución aproximada de 1 km² (Apéndice 3). Para el proceso de selección de variables, se capturó el valor de cada variable ambiental para el punto central de cada píxel de hotspots y background, respectivamente. Este proceso se realizó mediante la función *extract* de la librería raster (Hijmans, 2025) del programa R v. 4.5.2 (R Core Team, 2024).

Para contrastar el espectro ambiental de las áreas de riqueza y el background se realizó un proceso de selección de variables basado en dos pasos. El primero se basó en el Factor de Inflación de la Varianza (VIF, Guisan y Thuiller, 2005), priorizando la retención de la temperatura media anual (B1) y precipitación anual (B12). Este proceso se realizó mediante la función *vifstep* del paquete *mgvc* (Wood, 2003) del programa R v. 4.5.2 (R Core Team, 2024). Esto permitió detectar y excluir variables altamente correlacionadas ($\bar{r} > |0.8|$) con B1 y B12 y con ello evitar posibles problemas de multicolinealidad. El segundo criterio de selección se apoyó en la distribución teórica de cada variable. Lo anterior fundado en que la respuesta de las especies a los gradientes ambientales suele ser no lineal y a menudo unimodal (Beaumont et al., 2005; Anderson et al., 2022). A partir de este hecho, se asume que si las especies individuales presentan relaciones ambientales de ese tipo, un conjunto de ellas, es decir la riqueza de especies, tendrá una respuesta ambiental cercana. Por ello, se construyeron histogramas de frecuencia de las variables retenidas y se descartaron aquellas que presentaran un comportamiento bimodal o con agrupaciones alejadas de un patrón unimodal.

Contraste multivariado y univariado

Para contrastar las características físico-ambientales de los hotspots con respecto al background, se abordaron enfoques estadísticos y multivariados, apoyados en gráficos de visualización. El punto de partida fueron los grupos de píxeles de alta riqueza y el background con sus respectivos valores de los parámetros ambientales seleccionados.

Se realizó un análisis de componentes principales (ACP) para indagar sobre la distribución multivariada de los

píxeles de alta riqueza (rojo en la Fig. 1) con respecto al background (verde en la Fig. 1), mediante la función *PCA* de la librería *factoMineR* (Lê et al., 2008) del programa R v. 4.5.2 (R Core Team, 2024). El ACP comprime un número elevado de variables y genera índices que resumen la mayor variabilidad posible del conjunto original. Como requisito previo al ACP, se calculó el estadístico Kaiser-Meyer-Olkin y se realizó una prueba de esfericidad de Bartlett para verificar la pertinencia estadística del uso del ACP. Este análisis multivariado se realizó con fines exploratorios, para verificar si los píxeles de los hotspots tienden a agruparse en alguna zona particular del espacio multivariado del background.

Para comprobar si los valores ambientales de los píxeles de alta riqueza y el background son diferentes, como primer paso se comprobó la normalidad de las variables seleccionadas mediante la prueba de Kolmogorov-Smirnov (adecuada para muestras grandes). Debido a que este hecho no se cumplió, se aplicó una prueba no paramétrica de rangos U de Mann-Whitney. Esta prueba es útil para detectar diferencias significativas de una variable entre dos grupos independientes, cuando no se cumple el criterio de normalidad (Evaristo et al., 2022). Se realizaron dos versiones de esta prueba, una para los valores originales de las variables ambientales y otra para los puntajes del espacio multivariado, es decir, los valores de los índices derivados del ACP para cada observación. Estas pruebas se realizaron mediante la librería *stats* nativa del programa R v. 4.5.2 (R Core Team, 2024). La importancia de las variables ambientales se analizó con base en la contribución de cada parámetro a los dos primeros componentes principales del ACP.

Modelos Aditivos Generalizados

Se aplicó un Modelo Aditivo Generalizado (GAM, por sus siglas en inglés) con respuesta de conteo (variable de respuesta: *S'*), familia *quassipoisson* y función liga *log* (Wood, 2003). Los modelos GAM son métodos robustos para predecir la riqueza y diversidad de especies (Kosicki, 2020). El modelo GAM tuvo el propósito, en primera instancia, de evidenciar si las variables ambientales exhiben una relación no lineal significativa con la riqueza arbórea y, en segundo término, verificar si tal relación es significativa dentro de cada grupo de píxeles. Por ello, el modelo se configuró



para probar la significancia estadística de la interacción entre cada variable y la riqueza arbórea dentro de los hotspots y el background, respectivamente. El ajuste se realizó mediante la función *gam* de la librería *mgvc* (Wood, 2003) del programa R v. 4.5.2 (R Core Team, 2024). Para identificar las variables con mayor poder explicativo dentro de los hotspots, se recurrió a los valores de F de cada término de interacción.

Modelos Random Forest

Los modelos de bosques aleatorios (RF, por sus siglas en inglés) (Breiman, 2001) son una herramienta útil en estudios enfocados a explicar los impulsores de la riqueza y diversidad de especies arbóreas (Liu et al., 2017; Kosicki, 2020; Brugere et al., 2023). Por ello, se ajustaron modelos RF de tipo regresión. A diferencia del modelo GAM, el modelo RF no permite interacción de las variables independientes y la respuesta dentro de grupos independientes. Por ello, se ajustó un modelo para hotspots (RFh) y uno para el background (RFb). Estos modelos se construyeron mediante la función *randomForest* del paquete *randomForest* (Liaw y Wiener, 2002) del programa R v. 4.5.2 (R Core Team, 2024), usando el 60% de los datos seleccionados aleatoriamente para el entrenamiento y el resto para evaluación, respectivamente para cada modelo (Kosicki, 2020).

Para visualizar la relación específica de cada parámetro ambiental con la riqueza arbórea se construyeron gráficos de dependencia parcial (GDP) (Liaw y Wiener, 2002) de las variables más importantes dentro del modelo RFh. La importancia de cada variable se basó en el incremento porcentual del error cuadrático medio (%IncMSE), que indica cuanto disminuye la capacidad predictiva del modelo cuando los valores de cada variable son aleatorizados (Liaw y Wiener, 2002). Los GDP permiten visualizar la relación de una variable independiente sobre la respuesta, mientras el resto de parámetros del modelo permanecen fijos en su valor promedio (Liaw y Wiener, 2002; Luo et al., 2021).

Finalmente, para obtener una referencia de la importancia de cada parámetro ambiental en la caracterización de las áreas de alta riqueza, se realizó un proceso de estandarización (método mín. – máx.) de la importancia interna en cada enfoque probado durante el análisis (ACP, GAM y RF). El valor de importancia global (VIG) de cada parámetro

fue el promedio de la importancia estandarizada de los tres enfoques. Este proceso permite la penalización de variables que solo hayan destacado en alguno de los enfoques empleados en este análisis.

Resultados

Selección de variables ambientales

De las 31 variables ambientales iniciales, la selección por VIF priorizando la retención de la temperatura media anual (B1) y la precipitación anual (B12) derivó en 15 parámetros retenidos (Apéndice 4). Basado en el criterio de la distribución de probabilidad, se excluyó la capacidad de intercambio catiónico (CEC), exposición del terreno (EXP), carbono orgánico en el suelo (ORC), el porcentaje de arena en el suelo (SND) y la pendiente del terreno (SLO) (Apéndice 4). El conjunto final de variables retenidas incluyó a B1, B2, B4, B12, B15, BLD, PHI, SLT, SRA y WIN (Apéndice 4). El VIF máximo de este conjunto de variables fue 5.97 y la correlación máxima fue $r=0.77$ ($p \leq 0.05$). Al conjunto de final de parámetros ambientales se anexó la elevación, ya que se ha demostrado que es un parámetro de alta importancia en la configuración de la riqueza de especies, tanto a nivel de gradiente elevacional (Sánchez-González y López-Mata, 2005; Evaristo et al., 2022) como a nivel de paisaje (López-Mata et al., 2012; Sosa-Díaz et al., 2025).

La densidad de píxeles dentro de las variables ambientales mostró que los hotspots se concentran en zonas variables del rango ambiental del background (Fig. 2). En variables como el rango diurno de la temperatura (B2), la velocidad del viento (WIN) y porcentaje de limo en el suelo (SLT), el rango que ocupan los píxeles de alta riqueza es cercano al del background (Fig. 2). En contraste, para la precipitación anual (B12), la estacionalidad de la precipitación (B15), estacionalidad de la temperatura (B4) y la temperatura media anual (B1), la concentración mayoritaria de píxeles de hotspots se restringe a un rango reducido del background. Los valores ambientales específicos de las áreas de alta riqueza y el resto de bosques templados de Oaxaca pueden consultarse en el Apéndice 4.

Contraste multivariado y univariado

El estadístico KMO (Kaiser-Meyer-Olkin) fue equivalente a 0.73 ($p \leq 0.05$) y la prueba de esfericidad de Bartlett fue sig-



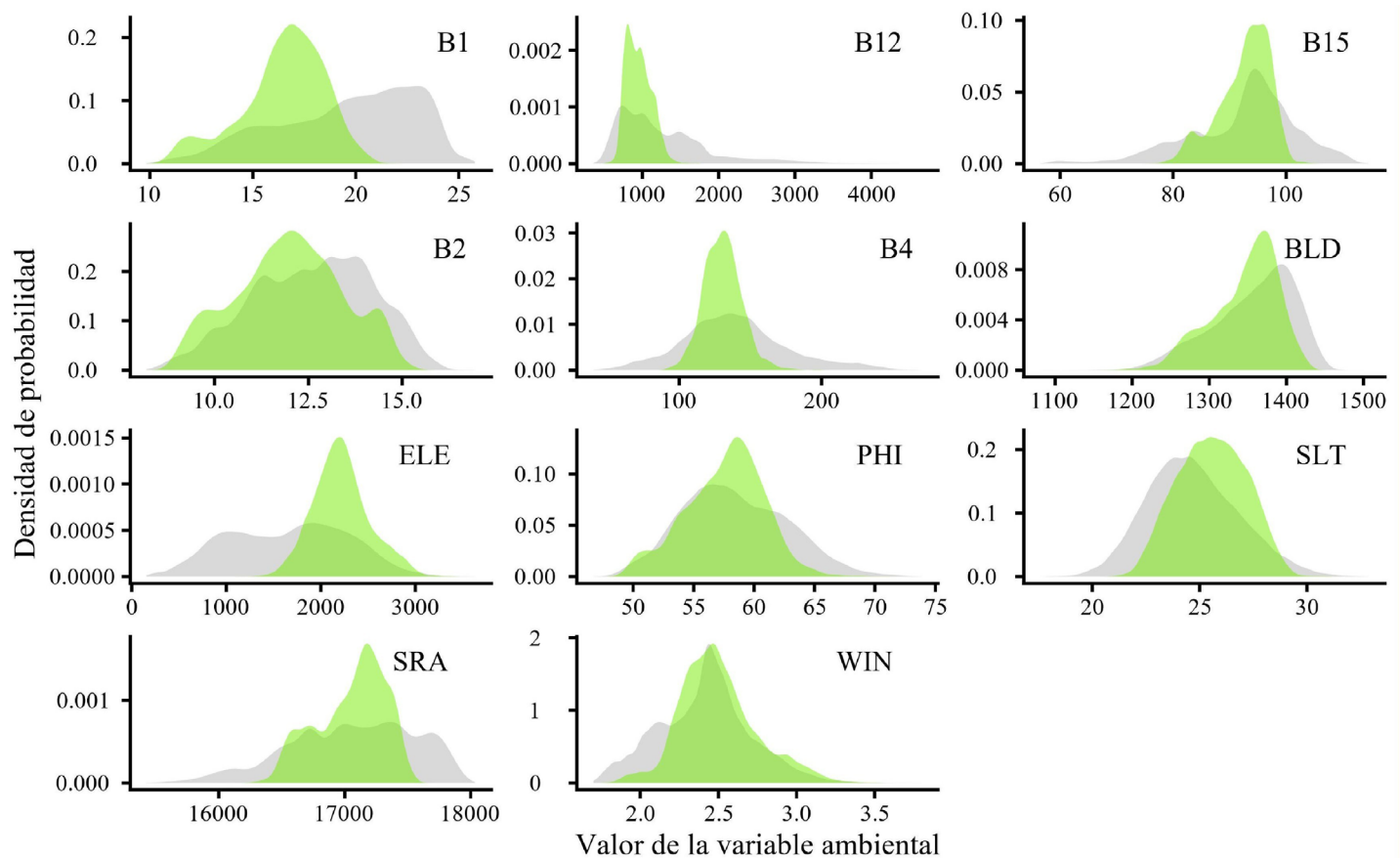


Figura 2: Densidad de probabilidad de píxeles de alta riqueza de especies arbóreas (verde) y el resto de bosques templados de Oaxaca, México (gris) dentro de variables ambientales seleccionadas para su caracterización. B1=Temperatura media anual; B12=Precipitación anual; B15=Estacionalidad de la precipitación; B2=Rango diurno medio de la temperatura; B4=Estacionalidad de la temperatura; BLD=Densidad aparente del suelo; PHI=Potencial de hidrógeno en el suelo; SLT=porcentaje de partículas de limo en el suelo; SRA=Radiación solar; WIN=Velocidad del viento.

nificativa ($p \leq 0.05$). Esto indica que las variables contienen una considerable información en común y que su matriz de correlaciones no es una matriz identidad, respectivamente. Ambos indicadores dan sustento estadístico al uso del ACP. Los dos primeros ejes del análisis de componentes principales lograron explicar el 58% de la variabilidad total de los datos. El diagrama de ordenación del ACP (CP1 y CP2) reveló que los píxeles de alta riqueza no presentan una distribución aleatoria, ya que se agruparon en una zona de los cuadrantes superiores (Fig. 3), lo que sugiere condiciones ambientales particulares.

El background se encontró visiblemente más disperso, aunque su mayor densidad de puntos se situó en la parte inferior izquierda del diagrama del ACP (puntos grises en Fig. 3). Los hotspots se relacionaron directamente con la elevación (ELE), el porcentaje de limo en el suelo (SLT) y la

velocidad del viento (WIN), sugiriendo que las áreas de alta riqueza presentan intervalos específicos de estas variables, con respecto al resto de los bosques templados. Las variables de temperatura (B1, B2, B4), precipitación (B12, B15) y la densidad aparente del suelo (BLD) fueron particularmente importantes para separar los píxeles de alta riqueza del resto de bosques a lo largo del PC1 y PC2, puesto que se encontraron dispersas en cuadrantes dominados por píxeles del background (Fig. 3). Las variables con mayor contribución al contraste multivariado fueron la densidad aparente del suelo (BLD; 20.54%), el rango diurno medio de la temperatura (B2; 16.16%) y el pH del suelo (PHI; 13.23%) al componente principal uno, mientras la precipitación anual (B12; 21.76%), la elevación (ELE; 21.05%) y la estacionalidad de la temperatura (B4; 17.80%) tuvieron mayor contribución al componente principal 2 (Apéndice 5).

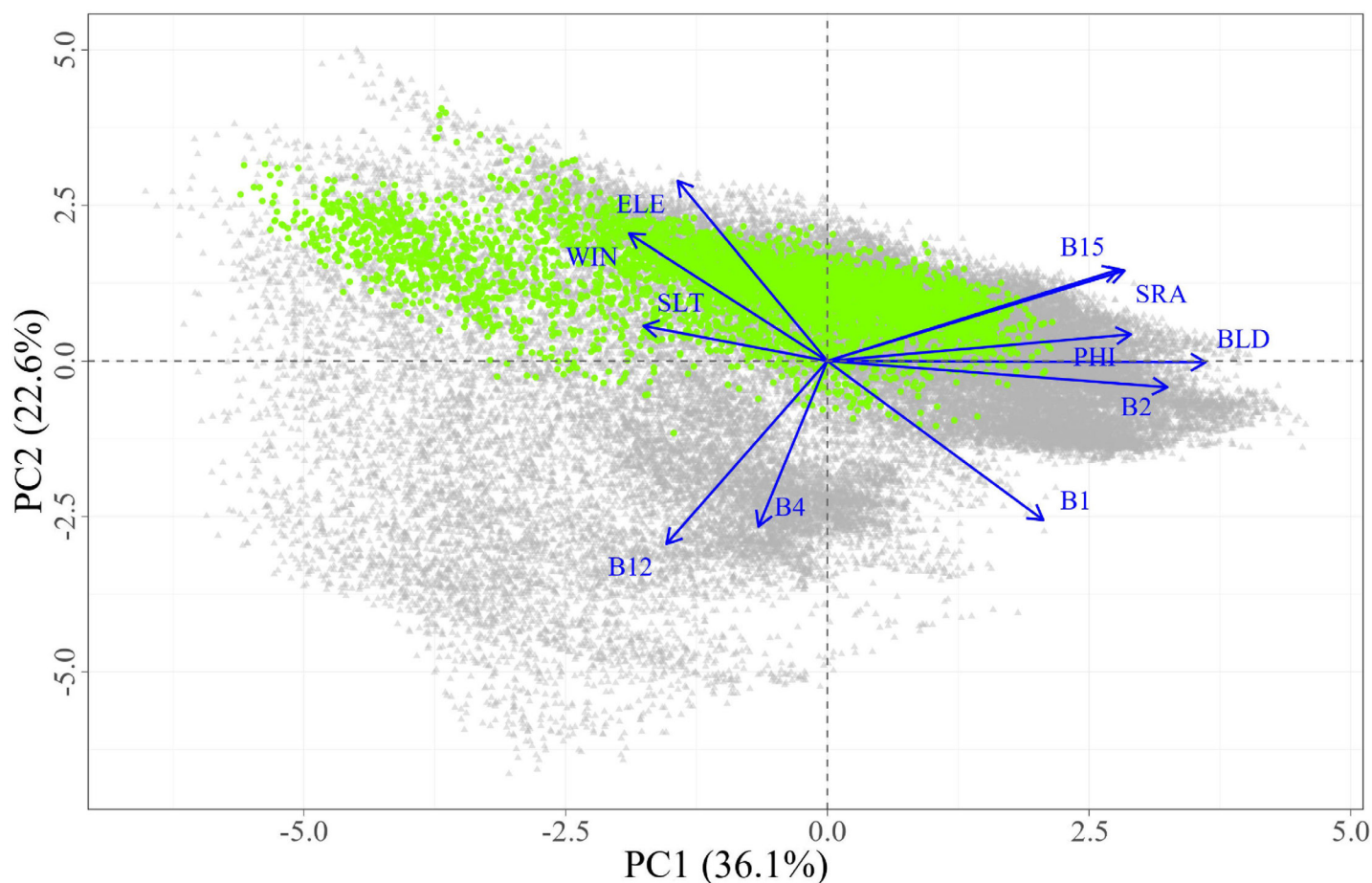


Figura 3: Gráfico de ordenación de un Análisis de Componentes Principales que involucra las áreas de alta riqueza de especies arbóreas (verde) y los pixeles del resto de bosques templados de Oaxaca, México (gris). B1=Temperatura media anual; B2=Rango diurno medio de la temperatura; B4=Estacionalidad de la temperatura; B12=Precipitación anual; B15=Estacionalidad de la precipitación; SRA=Radiación solar; WIN=Velocidad del viento; BLD=Densidad aparente del suelo; SLT=Porcentaje de partículas de limo en el suelo; PHI=Potencial de hidrógeno en el suelo, ELE=Elevación.

Derivado del contraste univariado, la prueba de normalidad de Kolmogorov-Smirnov arrojó que las variables retenidas carecen de una distribución normal ($p \leq 0.05$). Por consiguiente, la prueba no paramétrica U de Mann-Whitney arrojó que la mediana de cada variable original seleccionada fue estadísticamente diferente ($p \leq 0.001$) dentro de los hotspots y background. Este mismo hecho ocurrió con los valores derivados del ACP para cada observación dentro de ambos grupos de pixeles ($p \leq 0.001$). Estos resultados evidencian que la firma ambiental de los pixeles de alta riqueza difiere estadísticamente de la del background, tanto en el contexto de las variables originales, como en la dimensión multivariada derivada de un ACP.

Modelos Aditivos Generalizados

El Modelo Aditivo Generalizado fue altamente significativo ($p \leq 2e-16$) y tuvo una devianza explicada del 81.3%. La devianza es una medida de discrepancia entre los datos de entrada y el modelo. La magnitud de este indicador sugiere un fuerte poder explicativo por parte del modelo generado. La sobredispersión del modelo GAM fue de 1.209, lo que indica que los datos de entrada presentan mayor variabilidad de la que el modelo pudo asumir. No obstante, este coeficiente está poco alejado del valor de un modelo ideal (sobredispersión=1).

El modelo GAM exhibió altos niveles de significancia estadística ($p \leq 0.00158$) en la interacción de cada parámetro ambiental con la respuesta dentro de cada grupo.

Esto indica que la curva suavizada que representa la relación no lineal entre la variable dependiente y la respuesta es estadísticamente diferente ($p \leq 0.05$) entre las áreas de alta riqueza y el background. Los valores de F de los términos de interacción dentro del grupo hotspots indicaron que las variables con mayor influencia en la caracterización y diferenciación de los hotspots fueron el rango diurno de la temperatura (B2; $F=53.96$), la isothermalidad de la temperatura (B4; $F=42.53$) y la precipitación anual (B12, $F=42.07$) (Apéndice 6). En contraste, otros predictores como la radiación solar (SRA=2.63), estacionalidad de la precipitación (B15; $F=5.93$) y la densidad aparente del suelo (BLD; $F=9.50$) resultaron poco influyentes para caracterizar y diferenciar los hotspots y el background (Apéndice 6) bajo el enfoque de un modelo GAM.

Modelos Random Forest

Los modelos RFb y RFh tuvieron un R^2 equivalente a 0.97 y 0.93 en los datos de entrenamiento, mientras que en los datos de prueba los ajustes fueron de 0.80 y 0.40 para am-

bos modelos, respectivamente. El modelo RFb (modelo RF del background) explicó el 81.07% de la varianza total de los datos y obtuvo una Raíz Cuadrada Media del Error (RMSE, por sus siglas en inglés) equivalente a 2.35 y 2.38 para los conjuntos de entrenamiento y prueba, respectivamente. De forma contrastante, el modelo RFh (para hotspots) explicó el 42.55% de la variación ambiental de los hotspots, mientras que el RMSE resultó en 5.74 y 5.87 especies en su entrenamiento y prueba, respectivamente.

Por otro lado, los modelos RFh y RFb mostraron diferencias en la importancia de los predictores sobre la riqueza dentro de su respectivo conjunto de datos (Fig. 4). Fuera de los hotspots la temperatura media anual (B1), elevación (ELE) y la precipitación anual (B12) fueron los ejes ambientales de mayor influencia sobre la riqueza de especies (Fig. 4A). Este comportamiento sugiere que, a nivel de paisaje en los bosques templados de Oaxaca, las especies se distribuyen principalmente por las imposiciones de B1, la elevación y B12, mientras que el resto de los parámetros refinan esa distribución a escalas más finas.

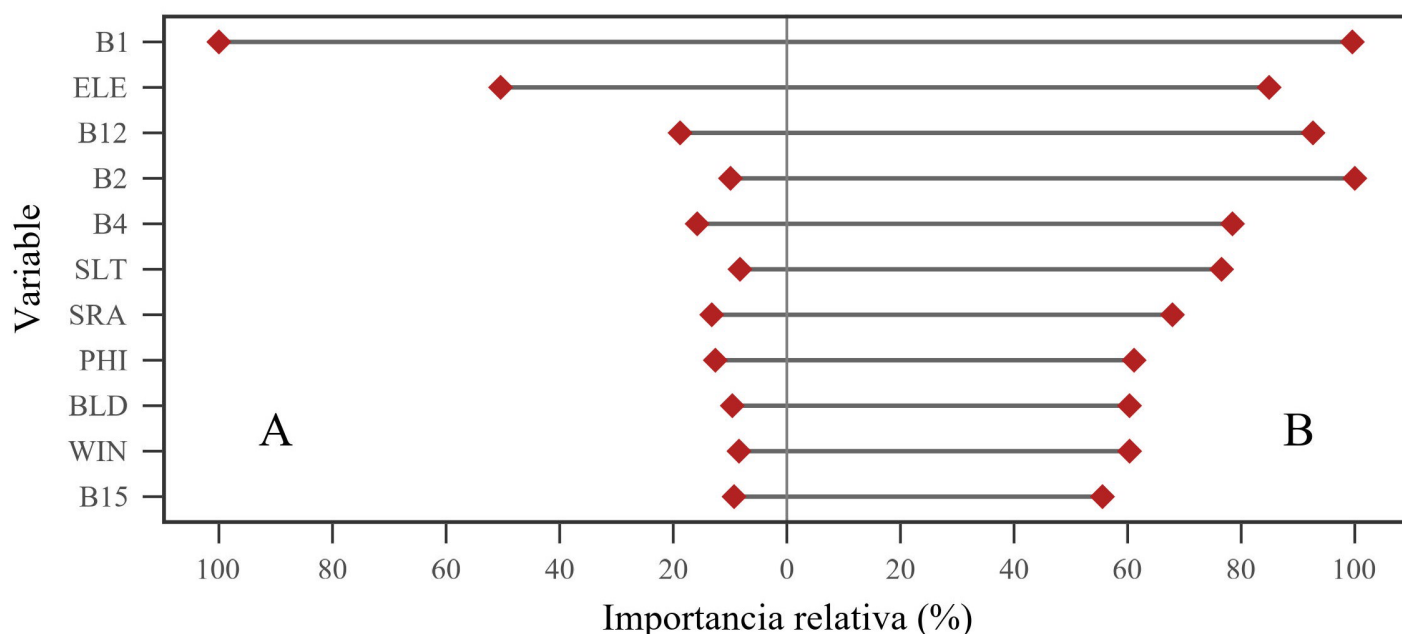


Figura 4: Importancia de las variables predictoras en modelos Random Forest para predecir la riqueza de especies arbóreas dentro de los bosques templados (A; background; RFb en el texto) y dentro de zonas específicas de alta riqueza (B; hotspots; RFh en el texto) en Oaxaca, México. B1=Temperatura media anual; B2=Rango diurno medio de la temperatura; B4=Estacionalidad de la temperatura; B12=Precipitación anual; B15=Estacionalidad de la precipitación; SRA=Radiación solar; WIN=Velocidad del viento; BLD=Densidad aparente del suelo; SLT=porcentaje de partículas de limo en el suelo; PHI=Potencial de hidrógeno en el suelo; ELE=Elevación.

En el caso de los hotspots, la importancia fue más equilibrada lo que sugiere un control multiaxial de la riqueza. En este modelo destacaron las variables: rango diurno de la temperatura (B2), la temperatura media anual (B1), la precipitación anual (B12), la elevación (ELE) y la estacionalidad de la temperatura (B4) (Fig. 4B). Esto implica que la interacción de todas estas variables es la responsable de una elevada heterogeneidad ambiental y la complejidad de los procesos que posibilitan niveles sobresalientes de riqueza.

Las curvas de dependencia parcial de las variables más importantes en el modelo RFh (Fig. 5) mostraron una relación no lineal y compleja con los parámetros ambientales. Esto implica que la alta riqueza no se beneficia de una simple relación lineal, sino que sus mayores valores prosperan en rangos de valores específicos de ciertos ejes ambientales. Tal es el caso de la temperatura (B1 y B4) y la precipi-

tación anual (B12), donde la riqueza asciende y desciende abruptamente, indicando que hay condiciones específicas que son cruciales para mantener una alta riqueza, incluso dentro de los mismos hotspots (Fig. 5). En el caso de la elevación (ELE), la riqueza de los hotspots presenta un aumento cerca de los 1500 m s.n.m. y comienza a disminuir antes de los 2500 m s.n.m., sugiriendo que esa franja elevacional es óptima para el desarrollo de alta riqueza.

En contraste, para el background se muestra una relación menos variable y reactiva a los cambios del ambiente (línea azul, Apéndice 7). Esto demuestra que en áreas no clasificadas como hotspots, la riqueza es de menor magnitud y en la mayoría de los casos apenas se ve alterada por la variación ambiental. A este comportamiento difiere la temperatura media anual (B1), donde la riqueza exhibe altos valores en niveles bajos de la variable (10 - 15°C) y disminuye

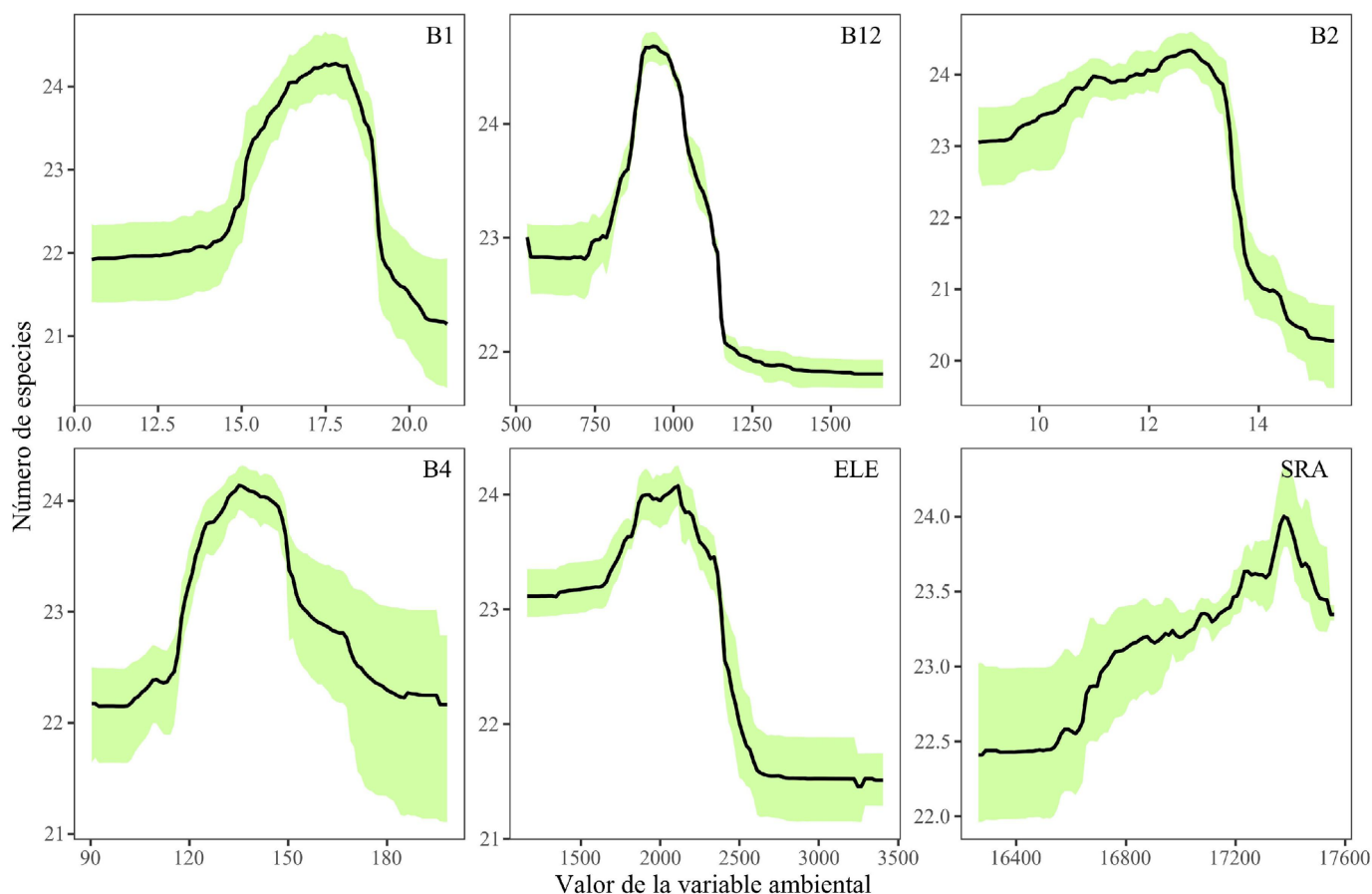


Figura 5: Gráficos de dependencia parcial de las seis variables más influyentes en un modelo Random Forest para predecir la riqueza de especies dentro de los hotspots arbóreos de los bosques templados de Oaxaca, México. B1=Temperatura media anual; B12=Precipitación anual; B2=Rango diurno medio de la temperatura; B4=Estacionalidad de la temperatura; ELE=elevación; SRA=Radiación solar. En verde se muestra la incertidumbre (95%) en la estimación del efecto promedio de cada variable sobre la riqueza de especies.

paulatinamente a partir de los 15 °C (Apéndice 7). Lo anterior revela que B1 ejerce un efecto crítico sobre la riqueza, tanto en los hotspots como en el resto de los bosques templados de Oaxaca.

Los valores estandarizados (método mín. – máx.) de importancia de los parámetros ambientales seleccionados para caracterizar las áreas de alta riqueza arbórea evidenciaron a la precipitación anual (B12; 1.000) y la elevación (ELE; 0.939) como los parámetros más relevantes en el enfoque ACP (Apéndice 8). En el enfoque Random Forest, el rango diurno medio de la temperatura (B2; 1.000) y la temperatura media anual (B1; 0.990) fueron los más influyentes, mientras que B2 (1.000) y la estacionalidad de la temperatura (B4; 0.777) destacaron en el enfoque GAM. En consecuencia, el valor de importancia global (VIG), reveló que B12 (VIG=2.603), B2 (VIG=2.575), B1 (VIG=2.097), B4 (VIG=1.904) y la elevación (VIG=1.789) constituyeron los cinco parámetros más influyentes en la caracterización ambiental de las áreas de alta riqueza arbórea de los bosques templados de Oaxaca. Los valores estandarizados de importancia de todo el conjunto de variables ambientales se muestran en el Apéndice 8.

Discusión

En Oaxaca, los antecedentes recientes se centran en identificar áreas de riqueza desde helechos (Contreras-Medina et al., 2022) hasta árboles (Sosa-Díaz et al., 2024), así como documentar el grado de endemismo de la flora regional (Suárez-Mota et al., 2018; Aragón-Parada et al., 2021). En contraste, son escasos los avances en la caracterización ambiental de áreas de alta riqueza y determinar los intervalos ambientales óptimos donde ocurre este fenómeno. Esto puede deberse a la complejidad para detectar hotspots, debido principalmente al costo económico subyacente de dirigir esfuerzos de muestreo a través de regiones geográficas amplias (Beaumont et al., 2005). Los hotspots arbóreos estudiados aquí fueron aproximados mediante modelos de nicho ecológico, un enfoque común para identificar zonas con riqueza sobresaliente (Salinas-Rodríguez et al., 2018; Suárez-Mota et al., 2018).

Los ajustes obtenidos en esta investigación son cercanos a los descritos por Luo et al. (2021), quienes reportaron un R2 de 0.65 para la riqueza de especies (S) mediante mo-

delos Random Forest (RF). Así mismo, Kosicki (2020) obtuvo valores de R2 de 0.23 a 0.55 en Modelos Aditivos Generalizados y de 0.30 a 0.70 en modelos RF para predecir S. Por su cuenta, Cabezas et al. (2016) estimaron la riqueza de plantas vasculares mediante modelos RF obteniendo un R2 de 0.60. El contraste con las fuentes anteriores indica que los modelos GAM y RF generados aquí, fueron técnicas robustas para predecir la riqueza de especies a nivel de paisaje.

El propósito de los modelos GAM y RF fue evidenciar relaciones estadísticas significativas ($p \leq 0.05$) entre S y los factores ambientales dentro de los hotspots arbóreos de Oaxaca. El hecho de que haya existido una diferencia considerable en el ajuste de los modelos RF sugiere que las zonas de alta riqueza presentan una complejidad ambiental elevada que dificulta la detección de patrones y relaciones consistentes (Kosicki, 2020). Evidencia de ello es el equilibrio en la importancia de los parámetros ambientales en el modelo RFh (Fig. 4B), sugiriendo que en los hotspots no existe un eje ambiental preponderante, sino que la alta riqueza es el resultado de la heterogeneidad ambiental derivada de la interacción de diversos factores (Stein et al., 2014). Por otro lado, en el background la temperatura media anual (B1; Fig. 4A) tuvo una importancia considerablemente mayor al resto de parámetros ambientales.

Aunque se desconocen estudios cuya metodología y propósitos se alineen con este análisis, los hallazgos de Campos-Sánchez et al. (2017), usando Modelos Lineales Generalizados, y López-Mata et al. (2012), con modelos de nicho ecológico, resaltaron la importancia de la precipitación (B12) para la riqueza de especies en bosques templados de México. Esto concuerda con lo observado aquí (Apéndice 5). Así mismo, los análisis de Luo et al. (2021) en bosques templados de otras regiones del mundo ilustran picos de riqueza alrededor de 1000 mm de B12, mientras que aquí tal comportamiento ocurrió entre los 800 y 1200 mm (Fig. 2, 5). La importancia de esta variable se debe a que su nivel e intensidad condicionan procesos como la fotosíntesis y ciclos de crecimiento (Mateo et al., 2022). Por ejemplo, altos niveles de B12 disminuyen el estrés hídrico y favorecen mayor biomasa y riqueza de especies (Beaumont et al., 2005; Brugere et al., 2023). Por el contrario, bajos niveles de B12 disminuyen el crecimiento impactando en la demografía arbórea (Zhang et al., 2023). Además, la variación espacial de la llu-



via genera gradientes de humedad de suelo que estimulan procesos edáficos y disponibilidad de nutrientes (Liu et al., 2017; Luo et al., 2021).

El rango diurno medio de la temperatura (B2) define la amplitud térmica diaria y determina la heterogeneidad microclimática del paisaje (Gallou et al., 2023; Mahood et al., 2025). A nivel de comunidad vegetal, B2 influye en la respuesta al déficit hídrico afectando la plasticidad fisiológica de los individuos y la persistencia local de especies (Hu et al., 2019; Zhang et al., 2023). Por su cuenta, la temperatura media anual (B1) modula procesos fisiológicos críticos como el crecimiento (Hawkins et al., 2003), la fotosíntesis y la transpiración (Zhang et al., 2014). En contraste, valores extremos de B1 inducen estrés hídrico y por lo tanto una reducción en la riqueza de especies (Santos-Hernández et al., 2021). Además, la temperatura influye en la fertilidad del suelo al incidir en la descomposición de materia orgánica y disponibilidad de nutrientes (Ehbrecht et al., 2019). La evidencia anterior en conjunto con la importancia de esta variable en los análisis realizados aquí, sugieren que, ya sea de forma directa o indirecta, la temperatura es un factor determinante en la existencia de zonas de alta riqueza.

La estacionalidad de la temperatura (B4) estructura microclimas y funciona como filtro ambiental clave para la riqueza arbórea en el paisaje (Hawkins et al., 2003). Así mismo, B4 tiene un rol importante para la fenología, periodos de crecimiento y reproducción, que son determinantes directos de la demografía de las especies arbóreas (Luo et al., 2021). A nivel de paisaje, B4 filtra especies según tolerancias fenológicas y fisiológicas, acrecentando y disminuyendo la riqueza según los límites de tolerancia individuales de las especies (Liu et al., 2017). Por ejemplo, picos estacionales de frío pueden intensificar la mortalidad en plántulas y limitar el crecimiento de árboles adultos, reconfigurando los ensamblajes comunitarios hacia especies más tolerantes (Zhang et al., 2023). Así mismo, la interacción de B4 con otros parámetros estacionales, como la precipitación y la energía, modulan la productividad primaria y permiten la existencia de comunidades arbóreas con niveles de riqueza sobresalientes (Brugere et al., 2023). En géneros arbóreos como *Pinus*, se ha demostrado que B4 es un determinante ambiental importante para la distribución y asociación sus especies a escala de paisaje (Sosa-Díaz et al., 2025).

Diversos estudios han destacado el papel de la elevación en la configuración de los patrones espaciales de riqueza (Sánchez-González y López-Mata, 2005; López-Mata et al., 2012; Evaristo et al., 2022). La elevación actúa como una variable integradora, ya que encapsula gradientes de temperatura, precipitación y condiciones del suelo que a su vez moldean la riqueza arbórea (Liu et al., 2017; Zhang et al., 2023). A medida que aumenta la elevación, la temperatura disminuye y la energía se ve limitada, lo que influye directamente en la riqueza de especies (Hawkins et al., 2003). La elevación también modula el nicho edáfico de las especies, puesto que parámetros como el pH, disponibilidad de nutrientes y la materia orgánica varían con la elevación (Ehbrecht et al., 2019), indicando que su inclusión en el modelado ecológico puede capturar efectos de interacciones entre clima y suelo que de otro modo serían difíciles de descomponer (Mateo et al., 2022). Lo anterior demuestra que, aunque la elevación no haya sido la variable más importante (Apéndice 8), su efecto como parámetro integrador la sitúa como una característica ambiental clave del ensamblaje arbóreo en zonas de alta riqueza. El hecho de que las variables edáficas no hayan destacado de forma individual en la caracterización de los hotspots mediante el enfoque RF (Fig. 4), indica que, de forma individual, los descriptores del suelo no son un determinante primario para las áreas de alta riqueza. Esta hipótesis ha sido documentada en estudios sobre riqueza y ordenación de comunidades vegetales (Sánchez-González y López-Mata, 2005; Estrada Castillón et al., 2015) y sobre la asociación de la distribución espacial de especies de *Pinus* en México (Sosa-Díaz et al., 2025). Cabe aclarar que lo anterior no indica que los parámetros edáficos carezcan de importancia, sino que bajo la perspectiva de paisaje existen factores con mayor peso como la precipitación y temperatura. En contraste, los descriptores edáficos suelen ser un determinante de suma importancia para la configuración de especies a nivel de sitio (Mateo et al., 2022).

Los gráficos de dependencia parcial derivados de los modelos RF (Fig. 5) evidenciaron que la alta riqueza de especies es sensible a condiciones ambientales específicas. Modelizar estas relaciones es útil para discernir rangos ambientales óptimos para la alta riqueza, lo que puede ayudar a identificar y proteger zonas con estas características específicas, incluso si aún no se han clasificado como hotspots. Sin



el conocimiento de estos límites, las estrategias de manejo podrían ser erróneas al no identificar correctamente los sitios con mayor riqueza biológica (Beaumont et al., 2005). A escalas finas, conocer los intervalos críticos facilita la localización de microrefugios que pueden funcionar como santuarios ante el calentamiento global (Mahood et al., 2025). Finalmente, la comprensión de lo que hace especial a un hotspot biológico puede guiar los esquemas de gestión del territorio para promover la riqueza en zonas específicas del paisaje.

Conclusiones

Este estudio presenta un análisis de las características ambientales en áreas de alta riqueza arbórea de los bosques templados de Oaxaca. Los hotspots arbóreos poseen características ambientales particulares dentro de los bosques templados de Oaxaca, de modo que la alta riqueza es sensible a intervalos particulares de algunos ejes del nicho ambiental. Se destacan la combinación de parámetros como el rango diurno medio de la temperatura, la estacionalidad de la temperatura, la precipitación y la elevación, que son particularmente importantes para explicar la existencia de hotspots, mientras que los factores edáficos juegan un rol secundario en la configuración espacial de la riqueza de especies arbóreas. Esta información abona a la comprensión de las condiciones que hacen posible la existencia de hotspots de biodiversidad en regiones de alta importancia biológica como lo es Oaxaca, México.

Contribución de autores

Recursos: LSD; Análisis Formal: LSD; Conceptualización: LSD, JMG; Metodología: LSD; Visualización de resultados: LSD, JMG, JCMJ, JANL; Redacción - borrador original: LSD; Redacción - revisión y edición: LSD, JMG, JCMJ, JANL.

Financiamiento

La presente investigación fue financiada con fondos personales de los autores.

Agradecimientos

Se agradece profundamente a los revisores anónimos y a los editores asociados por sus observaciones para mejorar el presente manuscrito.

Declaración de disponibilidad de datos

El conjunto de datos que fue la base para los resultados de esta investigación fue publicado en SciELO Data y puede ser accedido en: <https://doi.org/10.48331/SCIELODATA.TKTPD6>

Declaración de uso de Inteligencia Artificial

No se utilizó Inteligencia Artificial en la elaboración del presente manuscrito.

Literatura citada

- Anderson, M. J., D. C. I. Walsh, W. L. Sweatman y A. J. Punnett. 2022. Non-linear models of species' responses to environmental and spatial gradients. *Ecology Letters* 25(12): 2739-2752. DOI: <https://doi.org/10.1111/ele.14121>
- Aragón-Parada, J., A. Rodríguez, G. Munguía-Lino, J. A. De-Nova, M. M. Salinas-Rodríguez y P. Carrillo-Reyes. 2021. Las plantas vasculares endémicas de la Sierra Madre del Sur, México. *Botanical Sciences* 99(3): 643-660. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.2682>
- Beaumont, L. J., L. Hughes y M. Poulsen. 2005. Predicting species distributions: Use of climatic parameters in BIOCLIM and its impact on predictions of species' current and future distributions. *Ecological Modelling* 186(2): 251-270. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.01.030>
- Breiman, L. 2001. Random forests. *Machine Learning* 45: 5-32. DOI: <https://doi.org/10.1023/A:1010933404324>
- Brugere, L., Y. Kwon, A. E. Frazier y P. Kedron. 2023. Improved prediction of tree species richness and interpretability of environmental drivers using a machine learning approach. *Forest Ecology and Management* 539: 120972. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2023.120972>
- Cabezas, J., M. Galleguillos y J. F. Perez-Quezada. 2016. Predicting vascular plant richness in a heterogeneous wetland using spectral and textural features and a random forest algorithm. *IEEE Geoscience and Remote Sensing Letters* 13(5): 646-650. DOI: <https://doi.org/10.1109/LGRS.2016.2532743>
- Campos-Sánchez, E., M. González-Espinosa, N. Ramírez-Marcial, D. A. Navarrete-Gutiérrez y M. A. Pérez-Farrera. 2017. Riqueza de especies arbóreas en bosques de montaña de Chiapas: estimaciones a partir de datos de herbarios e inventarios florísticos. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 88(4): 832-844. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2017.10.015>



- CLICOM. 2026. Datos climáticos diarios del CLICOM (Clima Computarizado) del SMN (Sistema Meteorológico Nacional) a través de su plataforma web CICISE. <https://cucapa-clicom.cicese.mx/> (consultado febrero de 2026).
- Contreras-Medina, R. y I. Luna-Vega. 2007. Species richness, endemism and conservation of Mexican gymnosperms. *Biodiversity and Conservation* 16(6): 1803-1821. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10531-006-9072-3>
- Contreras-Medina, R., A. I. García-Martínez, J. C. Ramírez-Martínez, D. Espinosa, R. Balam-Narváez y I. Luna-Vega. 2022. Biogeographic analysis of ferns and lycophytes in Oaxaca: A Mexican beta-diverse area. *Botanical Sciences* 100(1): 204-222. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.2844>
- Ehbrecht, M., P. Schall, C. Ammer, M. Fischer y D. Seidel. 2019. Effects of structural heterogeneity on the diurnal temperature range in temperate forest ecosystems. *Forest Ecology and Management* 432: 860-867. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.10.008>
- Estrada Castillón, E., J. R. Arévalo, J. Á. Villarreal Quintanilla, M. M. Salinas Rodríguez, J. A. Encina-Domínguez, H. González Rodríguez y C. M. Cantú Ayala. 2015. Classification and ordination of main plant communities along an altitudinal gradient in the arid and temperate climates of northeastern Mexico. *The Science of Nature* 102: 59. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00114-015-1306-3>
- Evaristo, R. R., V. Ávila-Akerberg, S. Franco-Maass, S. Valencia-A. y L. A. López Mathamba. 2022. Estructura y diversidad arbórea en bosques de encino del centro de México. *Madera y Bosques* 28(2): e2822449. DOI: <https://doi.org/10.21829/myb.2022.2822449>
- Fick, S. E. y R. J. Hijmans. 2017. WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 37(12): 4302-4315. DOI: <https://doi.org/10.1002/joc.5086>
- Gallou, A., A. S. Jump, J. S. Lynn, R. Field, S. D. H. Irl, M. J. Steinbauer, C. Beierkuhnlein, J.-C. Chen, C.-H. Chou, A. Hemp, Y. Kidane, C. König, H. Kreft, A. Naqinezhad, A. Nowak, J.-N. Nuppenau, P. Trigas, J. P. Price, C. A. Roland, A. H. Schweiger, P. Weigelt, S. G. A. Flantua y J.-A. Grytnes. 2023. Diurnal temperature range as a key predictor of plants' elevation ranges globally. *Nature Communications* 14(1): 7890. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41467-023-43477-8>
- Getis, A. y J. K. Ord. 1992. The analysis of spatial association by use of distance statistics. *Geographical Analysis* 24(3): 189-206. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1538-4632.1992.tb00261.x>
- Granados-Victorino, R. L., D. Granados-Sánchez y A. Sánchez-González. 2015. Caracterización y ordenación de los bosques de pino piñonero (*Pinus cembroides* subsp. *orizabensis*) de la Cuenca Oriental (Puebla, Tlaxcala y Veracruz). *Madera y Bosques* 21(2): 23-42. DOI: <https://doi.org/10.21829/myb.2015.212443>
- Guisan, A. y W. Thuiller. 2005. Predicting species distribution: Offering more than simple habitat models. *Ecology Letters* 8: 993-1009. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00792.x>
- Hawkins, B. A., R. Field, H. V. Cornell, D. J. Currie, J.-F. Guégan, D. M. Kaufman, J. T. Kerr, G. G. Mittelbach, T. Oberdorff, E. M. O'Brien, E. E. Porter y J. R. G. Turner. 2003. Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology* 84(12): 3105-3117. DOI: <https://doi.org/10.1890/03-8006>
- Hengl, T., J. Mendes de Jesus, R. A. MacMillan, N. H. Batjes, G. B. M. Heuvelink, E. Ribeiro, A. Samuel-Rosa, B. Kempen, J. G. B. Leenaars, M. G. Walsh y M. Ruiperez Gonzalez. 2014. SoilGrids1km — Global soil information based on automated mapping. *PLOS ONE* 9(8): e105992. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0105992>
- Hernández-Rodríguez, E., E. Mendoza, N. J. Fenton y P. Peña-Retes. 2021. Moss diversity of a pine-oak forest in Oaxaca, Mexico. *Cryptogamie, Bryologie* 42(17): 221-238. DOI: <https://doi.org/10.5252/cryptogamie-bryologie2021v42a17>
- Hijmans, R. J. 2025. raster: Geographic Data Analysis and Modeling. In CRAN: Contributed Packages: 3.6-32. <https://cran.r-project.org/web/packages/raster/raster.pdf> (consultado marzo de 2025).
- Hu, A., Y. Nie, G. Yu, C. Han, J. He, N. He, S. Liu, J. Deng, W. Shen y G. Zhang. 2019. Diurnal temperature variation and plants drive latitudinal patterns in seasonal dynamics of soil microbial community. *Frontiers in Microbiology* 10: 674. DOI: <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.00674>
- INEGI. 2021. Conjunto de Datos Vectoriales de Uso de Suelo y Vegetación. Escala 1:250000, Serie VII. Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI) - Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO).



- Aguascalientes, México. <https://www.inegi.org.mx/temas/usuarios/#descargas> (consultado marzo de 2025).
- Kosicki, J. Z. 2020. Generalised Additive Models and Random Forest approach as effective methods for predictive species density and functional species richness. *Environmental and Ecological Statistics* 27: 273-292. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10651-020-00445-5>
- Lê, S., J. Josse y F. Husson. 2008. FactoMineR: An R package for multivariate analysis. *Journal of Statistical Software* 25(1): 1-18. DOI: <https://doi.org/10.18637/jss.v025.i01>
- Liaw, A. y M. Wiener. 2002. Classification and regression by randomForest. *R News* 2(3): 18-22. https://cran.r-project.org/doc/Rnews/Rnews_2002-3.pdf (consultado julio de 2025).
- Liu, Y., Z. Shen, Q. Wang, X. Su, W. Zhang, N. Shrestha, X. Xu y Z. Wang. 2017. Determinants of richness patterns differ between rare and common species: implications for Gesneriaceae conservation in China. *Diversity and Distributions* 23(3): 235-246. DOI: <https://doi.org/10.1111/ddi.12523>
- López-Mata, L., J. L. Villaseñor, G. Cruz-Cárdenas, E. Ortiz y C. Ortiz-Solorio. 2012. Predictores ambientales de la riqueza de especies de plantas del bosque húmedo de montaña de México. *Botanical Sciences* 90(1): 27-36. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.383>
- Luo, W., C. Zhang, X. Zhao y J. Liang. 2021. Understanding patterns and potential drivers of forest diversity in northeastern China using machine-learning algorithms. *Journal of Vegetation Science* 32(2): e13022. DOI: <https://doi.org/10.1111/jvs.13022>
- Mahood, A. L., D. M. Barnard, J. A. Macdonald, D. W. Pittenger, S. M. Hall y P. J. Fornwalt. 2025. Diurnal temperature range drives understory plant community composition in micro-climatically complex temperate montane forests. *Environmental Research: Ecology* 4(3): 035007. DOI: <https://doi.org/10.1088/2752-664X/adfa9e>
- Martin, M. P., C. M. Peters, H. Asbjornsen y M. S. Ashton. 2021. Diversity and niche differentiation of a mixed pine-oak forest in the Sierra Norte, Oaxaca, Mexico. *Ecosphere* 12(4): e03475. DOI: <https://doi.org/10.1002/ecs2.3475>
- Mateo, R. G., G. Arellano, V. Gómez-Rubio, J. S. Tello, A. F. Fuentes, L. Cayola, M. I. Loza, V. Cala y M. J. Macía. 2022. Insights on biodiversity drivers to predict species richness in tropical forests at the local scale. *Ecological Modelling* 473: 110133. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2022.110133>
- R Core Team. 2024. R: A language and environment for statistical computing. Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. <https://www.r-project.org/> (consultado febrero de 2025).
- Rodríguez, A., A. Castro-Castro, G. Vargas-Amado, O. Vargas-Ponce, P. Zamora-Tavares, J. González-Gallegos, P. Carrillo-Reyes, M. Anguiano-Constante, M. Carrasco-Ortiz, M. García-Martínez, B. Gutiérrez-Rodríguez, J. Aragón-Parada, C. Valdes-Ibarra y G. Munguía-Lino. 2018. Richness, geographic distribution patterns, and areas of endemism of selected angiosperm groups in Mexico. *Journal of Systematics and Evolution* 56(5): 537-549. DOI: <https://doi.org/10.1111/jse.12457>
- Sabás-Rosales, J. L., J. Sosa-Ramírez y J. D. J. Luna-Ruiz. 2015. Diversidad, distribución y caracterización básica del hábitat de los encinos (*Quercus*: Fagaceae) del estado de San Luis Potosí, México. *Botanical Sciences* 93(4): 881-897. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.205>
- Salinas-Rodríguez, M. M., M. J. Sajama, J. S. Gutiérrez-Ortega, P. Ortega-Baes y A. E. Estrada-Castillón. 2018. Identification of endemic vascular plant species hotspots and the effectiveness of the protected areas for their conservation in Sierra Madre Oriental, Mexico. *Journal for Nature Conservation* 46: 6-27. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2018.08.012>
- Sánchez-González, A. y L. López-Mata. 2005. Plant species richness and diversity along an altitudinal gradient in the Sierra Nevada, Mexico. *Diversity and Distributions* 11(6): 567-575. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1366-9516.2005.00186.x>
- Santos-Hernández, A. F., A. I. Monterroso-Rivas, D. Granados-Sánchez, A. Villanueva-Morales y M. Santacruz-Carrillo. 2021. Projections for Mexico's tropical rainforests considering ecological niche and climate change. *Forests* 12(2): 119. DOI: <https://doi.org/10.3390/f12020119>
- Sosa-Díaz, L., J. R. Valdez-Lazalde, L. López-Mata, G. Ángeles-Pérez y H. M. de los Santos-Posadas. 2024. Riqueza, diversidad, endemismo y determinantes ambientales de *Pinus* L. en Oaxaca, México. *Botanical Sciences* 102(4): 1093-1108. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.3490>
- Sosa-Díaz, L., J. R. Valdez-Lazalde, J. Méndez-González, G. Ángeles-Pérez, H. M. de los Santos-Posadas y L. López-Mata.



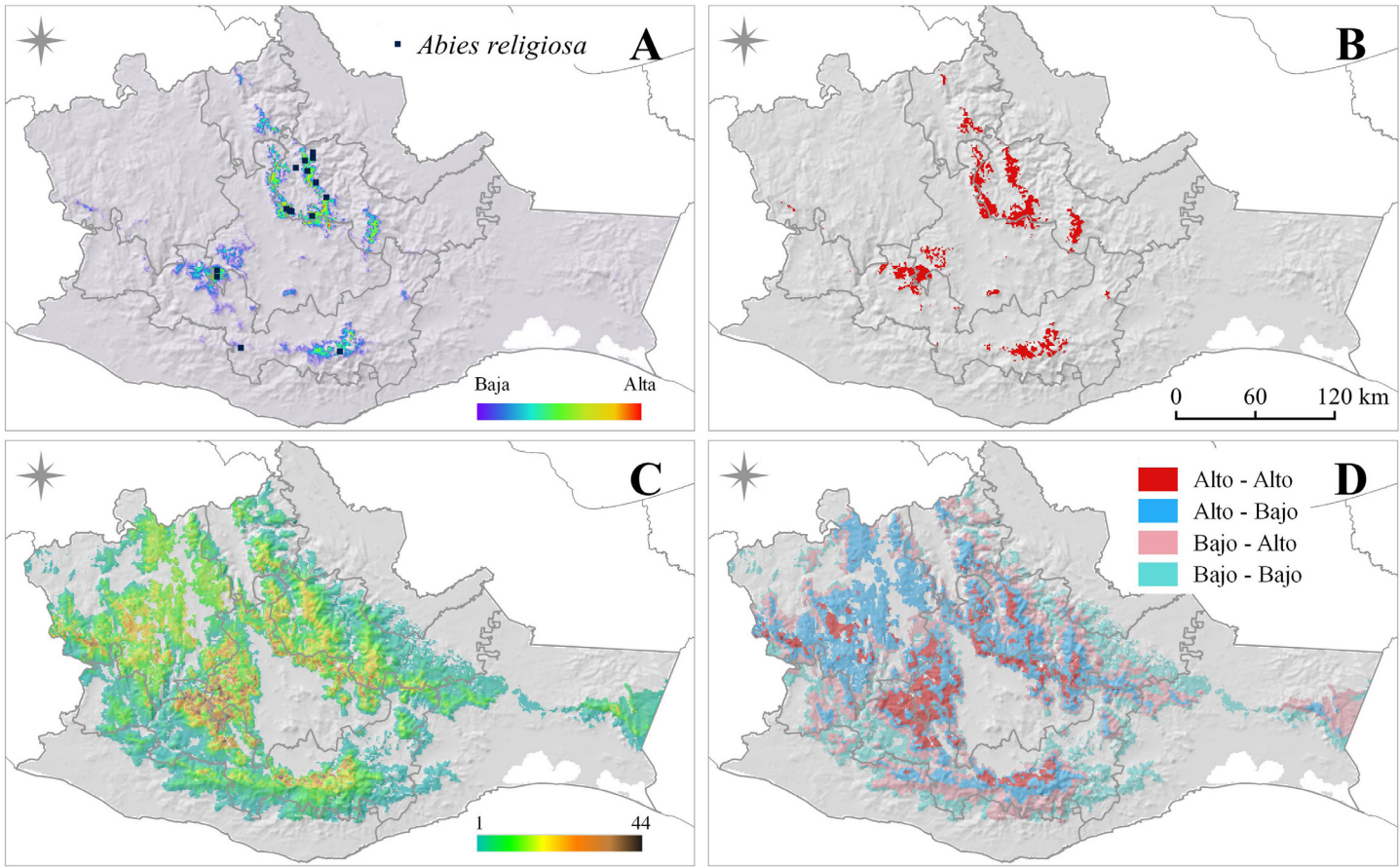
2025. Asociación ecológica y determinantes ambientales del género *Pinus* (Pinaceae) en los principales sistemas montañosos de México. *Acta Botanica Mexicana* 132: e2413. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm132.2025.2413>
- Stein, A., K. Gerstner y H. Kreft. 2014. Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. *Ecology Letters* 17: 866-880. DOI: <https://doi.org/10.1111/ele.12277>
- Suárez-Mota, M. E., J. L. Villaseñor y M. B. Ramírez-Aguirre. 2018. Sitios prioritarios para la conservación de la riqueza florística y el endemismo de la Sierra Norte de Oaxaca, México. *Acta Botanica Mexicana* 124: 49-74. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm124.2018.1296>
- Velasco Luis, M. U., A. Velázquez Martínez, P. Hernández de la Rosa, A. M. Fierros González, y J. A. G. Vera Castillo. 2023. Caracterización de un bosque templado en un gradiente altitudinal en Oaxaca, México. *Madera y Bosques* 29(1): e2912465. DOI: <https://doi.org/10.21829/myb.2023.2912465>
- Villaseñor, J. L. 2016. Checklist of the native vascular plants of Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 87(3): 559-902. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2016.06.017>
- Wood, S. N. 2003. Thin plate regression splines. *Journal of the Royal Statistical Society Series B: Statistical Methodology* 65(1): 95-114. DOI: <https://doi.org/10.1111/1467-9868.00374>
- Zhang, Y., H. Y. H. Chen y A. Taylor. 2014. Multiple drivers of plant diversity in forest ecosystems. *Global Ecology and Biogeography* 23(8): 885-893. DOI: <https://doi.org/10.1111/geb.12188>
- Zhang, X., T. Rademacher, H. Liu, L. Wang y R. D. Manzanedo. 2023. Fading regulation of diurnal temperature ranges on drought-induced growth loss for drought-tolerant tree species. *Nature Communications* 14: 6916. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41467-023-42654-z>



Apéndice 1: Estadísticas de ajuste de modelos de nicho ecológico para especies de árboles de los bosques templados de Oaxaca, México.

Género	Promedio de pROC	Desviación Estándar de pROC
<i>Abies</i> L.	1.987	0.009
<i>Prunus</i> L.	1.884	0.149
<i>Buddleja</i> Houst. ex L.	1.852	0.102
<i>Juniperus</i> L.	1.849	0.109
<i>Pinus</i> L.	1.821	0.424
<i>Quercus</i> L.	1.784	0.176
<i>Arbutus</i> L.	1.777	0.269
<i>Hesperocyparis</i> Bartel & R.A.Price	1.774	0.191
<i>Alnus</i> Mill.	1.762	0.045

Apéndice 2: A. modelo de idoneidad de hábitat de *Abies religiosa* (Kunth) Schtdl. & Cham.; B. área de distribución potencial de *A. religiosa*; C. mapa de riqueza de especies derivado del archivo B de cada especie; D. estratos de riqueza definidos mediante el indicador de asociación espacial local de Getis-Ord. El estrato Alto - Alto son los hotspots analizados en este estudio. La resolución espacial es de ~1km².



Apéndice 3: Conjunto inicial de variables ambientales usadas para caracterizar el medio físico-ambiental de las áreas de alta riqueza de especies arbóreas de los bosques templados de Oaxaca, México. Coberturas raster de $\sim 1 \text{ km}^2$ de resolución obtenidas de: 1=WorldClim (Fick y Hijmans, 2017), 2=SoilGrids (Hengl et al., 2014). *=variables retenidas mediante el criterio de Factor de Inflación de la Varianza (VIF); **=retenidas por VIF y por criterio de distribución empírica. ***=variables incluidas en el conjunto final.

Símbolo	Nombre de la variable (unidades)	Tipo
B1	Temperatura media anual ($^{\circ}\text{C}$)***	Temperatura ¹
B2	Rango diurno medio de la temperatura ($^{\circ}\text{C}$)***	Temperatura ¹
B3	Isotermalidad ($^{\circ}\text{C}$)	Temperatura ¹
B4	Estacionalidad de la temperatura ($^{\circ}\text{C}$)***	Temperatura ¹
B5	Temperatura máxima del mes más cálido ($^{\circ}\text{C}$)	Temperatura ¹
B6	Temperatura mínima del mes más frío ($^{\circ}\text{C}$)	Temperatura ¹
B7	Rango anual de la temperatura ($^{\circ}\text{C}$)	Temperatura ¹
B8	Temperatura media del trimestre más húmedo ($^{\circ}\text{C}$)	Temperatura ¹
B9	Temperatura media del trimestre más seco ($^{\circ}\text{C}$)	Temperatura ¹
B10	Temperatura media del trimestre más cálido ($^{\circ}\text{C}$)	Temperatura ¹
B11	Temperatura media del trimestre más frío ($^{\circ}\text{C}$)	Temperatura ¹
B12	Precipitación anual (mm)***	Precipitación ¹
B13	Precipitación del mes más lluvioso (mm)	Precipitación ¹
B14	Precipitación del mes más seco (mm)	Precipitación ¹
B15	Estacionalidad de la precipitación (mm)***	Precipitación ¹
B16	Precipitación del trimestre más húmedo (mm)	Precipitación ¹
B17	Precipitación del trimestre más seco (mm)	Precipitación ¹
B18	Precipitación del trimestre más cálido (mm)	Precipitación ¹
B19	Precipitación del trimestre más frío (mm)	Precipitación ¹
EXP	Orientación de la pendiente ($^{\circ}$ de azimut)*	Topografía ¹
SLO	Pendiente del terreno (%)*	Topografía ¹
SRA	Radiación solar ($\text{KJ m}^{-2} \text{ día}^{-1}$)***	Atmósfera ¹
VAP	Presión de vapor de agua (kPa)	Atmósfera ¹
WIN	Velocidad del viento (m s^{-1})***	Atmósfera ¹
BLD	Densidad aparente del suelo (kg m^{-2})***	Suelo ²
CEC	Capacidad de intercambio catiónico (cmolc kg^{-1})*	Suelo ²
ORC	Contenido de carbono orgánico (%)*	Suelo ²
CLY	Partículas de arcilla (%)	Suelo ²
SLT	Partículas de limo (%)***	Suelo ²
SND	Partículas de arena (%)**	Suelo ²
pH	Potencial de hidrógeno (iones de hidrógeno)***	Suelo ²

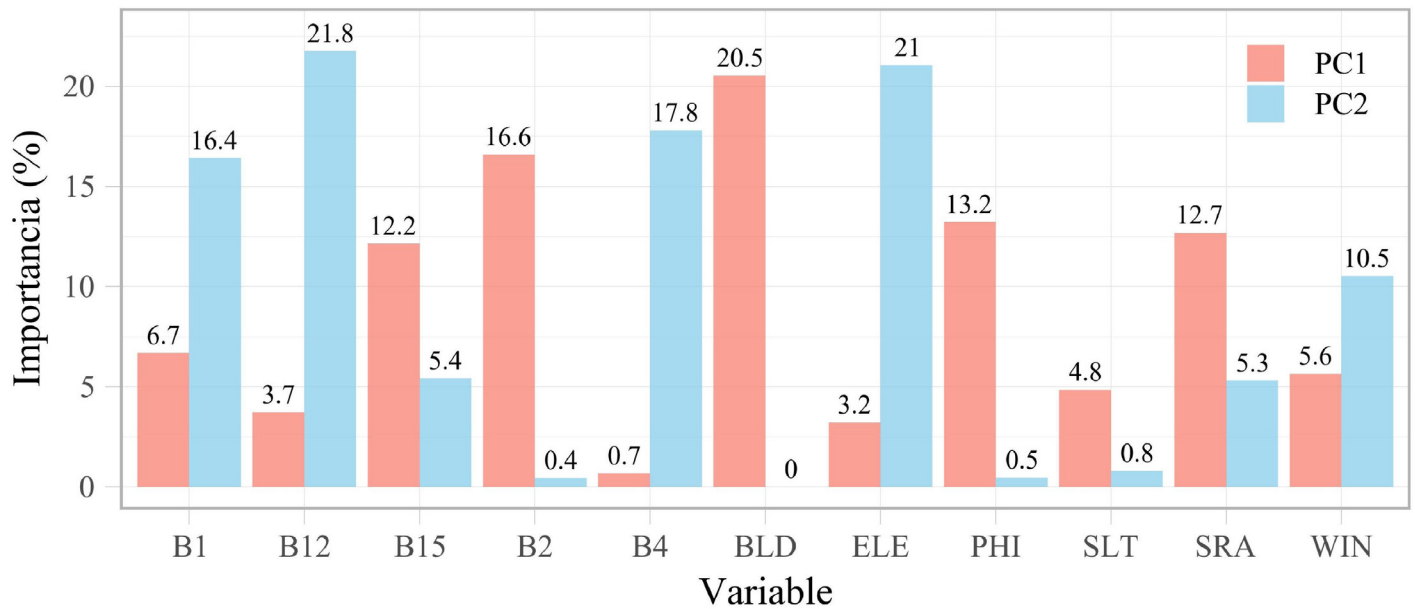


Apéndice 4: Estadísticas descriptivas de las variables seleccionadas para contrastar las condiciones físico-ambientales de los hotspots arbóreos (H) y el resto de bosques templados (B) de Oaxaca. H=hotspots; B=background; Min=valor mínimo; 1Q y 3Q=valor del primer y tercer cuartil, respectivamente; Max=valor máximo; sd=desviación estándar. B1=Temperatura media anual; B2=Rango diurno medio de la temperatura; B4=Estacionalidad de la temperatura; B12=Precipitación anual; B15=Estacionalidad de la precipitación; BLD=Densidad aparente del suelo; ELE=Elevación; PHI=Potencial de hidrógeno en el suelo; SLT=Porcentaje de partículas de limo en el suelo; SRA=Radiación solar (valor dividido entre 1000); WIN=Velocidad del viento.

Variable	Grupo	Min	1Q	Mediana	Media	Moda	3Q	Max	sd
B1	H	10.45	15.41	16.75	16.47	16.29	17.93	21.69	2.05
B1	B	9.85	17.08	20.08	19.52	21.09	22.28	25.78	3.33
B2	H	8.88	11.01	12.02	12.00	11.43	12.99	15.38	1.43
B2	B	8.19	11.42	12.73	12.61	13.07	13.83	16.93	1.59
B4	H	90.33	121.24	130.11	130.46	125.16	138.69	198.24	13.36
B4	B	39.66	115.20	136.72	139.29	140.23	159.45	270.33	36.70
B12	H	535.00	818.00	936.00	953.00	799.00	1065.00	1729.00	163.93
B12	B	360.00	810.00	1094.00	1255.00	686.00	1540.00	4658.00	591.93
B15	H	76.22	89.94	93.48	92.63	96.11	96.06	104.70	4.53
B15	B	56.46	86.94	94.15	92.47	96.12	98.49	114.56	9.44
BLD	H	1167.00	1318.00	1355.00	1346.00	1362.14	1378.00	1432.00	43.52
BLD	B	1081.00	1323.00	1367.00	1357.00	1396.14	1398.00	1506.00	53.76
ELE	H	1162.00	2020.00	2200.00	2219.00	2255.00	2389.00	3404.00	299.72
ELE	B	157.00	1135.00	1697.00	1655.00	1730.00	2141.00	3631.00	627.07
PHI	H	48.86	55.43	58.00	57.59	58.43	59.86	71.14	3.24
PHI	B	46.71	55.29	58.00	58.43	56.57	61.57	73.86	4.33
SLT	H	21.00	24.43	25.57	25.58	25.57	26.71	31.00	1.58
SLT	B	17.57	23.14	24.57	24.68	24.57	26.14	32.86	2.13
SRA	H	162.60	168.60	171.10	170.50	171.67	172.60	175.60	0.27
SRA	B	15.43	16.71	17.09	17.06	170.58	17.45	18.03	0.50
WIN	H	1.80	2.33	2.48	2.50	2.47	2.63	3.51	0.25
WIN	B	1.70	2.22	2.43	2.42	2.43	2.58	3.80	0.29



Apéndice 5: Contribución de variables ambientales al Análisis de Componentes de Principales realizado entre los píxeles de la alta riqueza arbórea (en el texto: hotspots) y los píxeles del resto de bosques templados (en el texto: background) de Oaxaca, México. B1=Temperatura media anual; B2=Rango diurno medio de la temperatura; B4=Estacionalidad de la temperatura; B12=Precipitación anual; B15=Estacionalidad de la precipitación; BLD=Densidad aparente del suelo; ELE=Elevación; PHI=Potencial de hidrógeno en el suelo; SLT=Porcentaje de partículas de limo en el suelo; SRA=Radiación solar; WIN=Velocidad del viento.

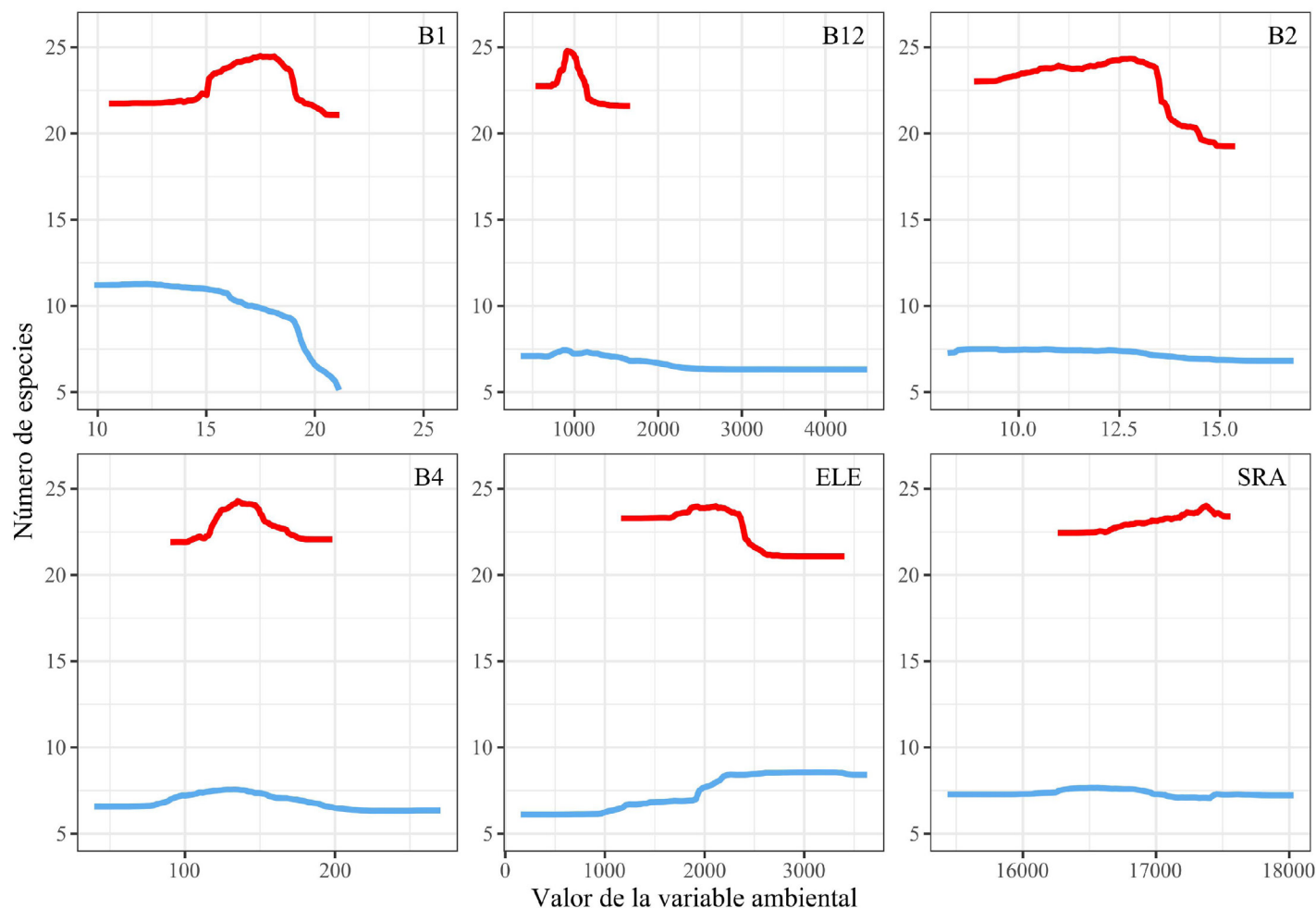


Apéndice 6: Parámetros de ajuste de un Modelo Aditivo Generalizado para modelar relaciones suavizadas entre la riqueza de especies arbóreas dentro de hotspots (ClaseHotspot) y el resto de bosques templados (ClaseBackground) de Oaxaca, México. B4=Estacionalidad de la temperatura; B2=Rango diurno medio de la temperatura; B15=Estacionalidad de la precipitación; PHI=Potencial de hidrógeno en el suelo; B1=Temperatura media anual; B12=Precipitación anual; SLT=porcentaje de partículas de limo en el suelo; WIN=Velocidad del viento; SRA=Radiación solar; BLD=Densidad aparente del suelo; ELE=Elevación. Edf=grados de libertad estimados; Ref.df=grados de libertad de referencia. Los valores de significancia (p promedio=1.58E-03 ($p<0.0001$)) indican que la relación suavizada entre la riqueza de especies y cada variable ambiental difiere entre el grupo de pixeles hotspots y background. Los valores de F representan la evidencia de la importancia de cada función suavizada en la explicación de la variable de respuesta. Los valores sobreadados en gris indican los mayores coeficientes de F dentro de la claseHotspot.

Parámetro	Estimador	Error estándar	Valor de t	Pr(> t)	Significancia
(Intercept)	1.74487	0.002581	676.1	<2e-16	***
Interacción	edf	Ref.df	F	p-value	Significancia
s(B4):ClaseBackground	8.756	8.982	365.105	2.00E-16	***
s(B4):ClaseHotspot	4.375	5.079	42.531	2.00E-16	***
s(B2):ClaseBackground	8.548	8.91	67.837	2.00E-16	***
s(B2): ClaseHotspot	6.383	7.136	53.96	2.00E-16	***
s(B15):ClaseBackground	8.981	9	50.636	2.00E-16	***
s(B15): ClaseHotspot	3.798	4.597	5.931	4.10E-05	***
s(PHI):ClaseBackground	8.501	8.88	130.295	2.00E-16	***
s(PHI): ClaseHotspot	7.201	7.835	14.91	2.00E-16	***
s(B1):ClaseBackground	8.936	8.997	371.169	2.00E-16	***
s(B1): ClaseHotspot	5.969	6.569	14.216	2.00E-16	***
s(B12):ClaseBackground	8.35	8.802	114.702	2.00E-16	***
s(B12): ClaseHotspot	7.397	7.694	42.079	2.00E-16	***
s(SLT):ClaseBackground	7.178	7.96	113.074	2.00E-16	***
s(SLT): ClaseHotspot	4.535	5.229	14.578	2.00E-16	***
s(WIN):ClaseBackground	8.894	8.993	130.614	2.00E-16	***
s(WIN): ClaseHotspot	7.228	7.836	17.656	2.00E-16	***
s(SRA):ClaseBackground	8.998	9.000	125.289	2.00E-16	***
s(SRA): ClaseHotspot	4.978	5.641	2.634	0.0348	*
s(BLD):ClaseBackground	8.445	8.894	72.193	2.00E-16	***
s(BLD): ClaseHotspot	5.435	6.218	9.502	2.00E-16	***
s(ELE):ClaseBackground	8.615	8.947	93.099	2.00E-16	***
s(ELE): ClaseHotspot	3.944	4.75	12.376	2.00E-16	***



Apéndice 7: Gráficos de dependencia parcial para las variables más importantes en modelos Random Forest para la estimación de la riqueza arbórea dentro de hotspots arbóreos (línea roja; modelo RFh en el texto) y el resto de bosques templados de Oaxaca, México (línea azul; modelo RFb en el texto). B1=Temperatura media anual (°C) ; B12=Precipitación anual (mm); B2=Rango diurno medio de la temperatura (°C); B4=Estacionalidad de la temperatura (°C); ELE=Elevación (m s.n.m); SRA=Radiación solar (KJ m⁻² día⁻¹).



Apéndice 8: Coeficientes estandarizados de importancia de variables ambientales en tres enfoques usados para caracterizar las áreas de alta riqueza arbórea de los bosques templados de Oaxaca, México. Enfoques: ACP=Análisis de Componentes Principales; RF=Modelo Random Forest; GAM=Modelos Aditivos Generalizados. La estandarización usada fue Min - Max.

Variable	ACP	RF	GAM	VIG
Precipitación anual (B12)	1.000	0.834	0.769	2.603
Rango diurno medio de temperatura (B2)	0.575	1.000	1.000	2.575
Temperatura media anual (B1)	0.881	0.990	0.226	2.097
Estacionalidad de la temperatura (B4)	0.647	0.515	0.777	1.940
Elevación (ELE)	0.939	0.660	0.190	1.789
Densidad aparente del suelo (BLD)	0.751	0.107	0.134	0.992
Velocidad del viento (WIN)	0.531	0.107	0.293	0.931
Radiación solar (SRA)	0.622	0.277	0.000	0.900
pH del suelo medido en agua (PHI)	0.405	0.125	0.239	0.770
Porcentaje de limo en el suelo (SLT)	0.000	0.472	0.233	0.705
Estacionalidad de la precipitación (B15)	0.601	0.000	0.064	0.665

