

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE TLAXCALA



# Universidad Autónoma de Tlaxcala

---

Posgrado en Ciencias Biológicas

Reclutamiento y diversidad de plántulas arbóreas en un  
gradiente de disturbio antropogénico en el Parque Nacional La  
Malinche

## T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE  
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

P r e s e n t a

Aidee Tlapa Haro

**Directora**

Dra. Bárbara Cruz Salazar

Tlaxcala, Tlax.

Noviembre, 2022





# Universidad Autónoma de Tlaxcala

---

## Posgrado en Ciencias Biológicas

Reclutamiento y diversidad de plántulas arbóreas en un  
gradiente de disturbio antropogénico en el Parque Nacional La  
Malinche

# T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE  
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

P r e s e n t a

Aidee Tlapa Haro

### Comité Tutorial

Dra. Bárbara Cruz Salazar

Dr. José Luis Martínez y Pérez

Dr. Arturo Estrada Torres

Tlaxcala, Tlax.

Noviembre, 2022

## **FINANCIAMIENTO**

Este proyecto de investigación se llevó a cabo en el Parque Nacional La Malinche, a través del financiamiento del proyecto FORDECYT-PRONACES “Genética de comunidades arbóreas de bosque templado en un gradiente de disturbio antropogénico: implicaciones para la conservación de la biodiversidad” (CF-15033), y con la beca de manutención (CONACYT 1081400) para el estudio de la Maestría en Ciencias Biológicas del Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta, Universidad Autónoma de Tlaxcala.



**COORDINACIÓN MAESTRÍA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE TLAXCALA  
P R E S E N T E**

Los abajo firmantes, miembros del jurado evaluador del proyecto de tesis que **Aidee Tlapa Haro** realiza para la obtención del grado de **Maestra en Ciencias Biológicas**, expresamos que, habiendo revisado la versión final del documento de tesis, damos la aprobación para que ésta sea impresa y defendida en el examen correspondiente. El título que llevará es **“Reclutamiento y diversidad de plántulas arbóreas en un gradiente de disturbio antropogénico en el Parque Nacional La Malinche”**.

Sin otro particular, aprovechamos para enviarle un cordial saludo.

A T E N T A M E N T E  
TLAXCALA, TLAX., A  
18 DE NOVIEMBRE DE  
2022

DR. ARTURO ESTRADA TORRES

DRA. BÁRBARA CRUZ SALAZAR

DR. JOSÉ LUIS MARTÍNEZ Y PÉREZ

DR. GUILLERMO ALEJANDRO PÉREZ  
FLORES

MTRA. GEMA LILIA GALINDO FLORES



Secretaría de Investigación Científica y Posgrado  
Coordinación de la División de Ciencias Biológicas  
CENTRO TLAXCALA DE BIOLOGÍA DE LA CONDUCTA

## COMITÉ ACADÉMICO

### POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Sirva este medio para describir el proceso de revisión de la tesis realizada por la estudiante **Aidee Tlapa Haro** titulada “**Reclutamiento y diversidad de plántulas arbóreas en un gradiente de disturbio en el Parque Nacional La Malinche**” para optar por su grado de **Maestra en Ciencias Biológicas**.

El documento de la tesis de **Aidee Tlapa Haro** fue revisado por mí como directora de tesis antes de presentarse en cada examen tutorial y, posteriormente a los exámenes tutorales, los miembros de su comité tutorial realizaron también sus respectivas observaciones. De manera que el documento, llevó un proceso de revisión por varios profesores expertos en el tema. En el mes de noviembre, el documento final de la tesis fue procesado con el programa Turnitin marcando poco texto con similitudes (<1%). Los textos detectados con similitud fueron corregidos por la estudiante en su totalidad.

Por lo anterior, confirmo que **la estudiante no incurrió en ninguna práctica no deseable** en la escritura de la tesis.

Sin más por el momento, reciban atentos saludos.

**CORDIALMENTE**

**Tlaxcala, Tlaxcala, a 18 de noviembre  
de 2022**

**Dra. Bárbara Cruz  
Salazar Directora  
de tesis**



Sistema Institucional de Gestión de la Calidad Certificado bajo la Norma:  
ISO 9001:2015-NMX-CC-9001-IMNC-2015



## **AGRADECIMIENTOS**

Al Posgrado en Ciencias Biológicas del Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta, Universidad Autónoma de Tlaxcala por mi formación académica.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por la beca de manutención (1081400) para el estudio de la maestría.

Al financiamiento del proyecto FORDECYT-PRONACES-Proyecto 15033 “Genética de comunidades arbóreas de bosque templado en un gradiente de disturbio antropogénico: implicaciones para la conservación de la biodiversidad”.

A los miembros del comité tutorial Dra. Bárbara Cruz Salazar, Dr. José Luis Martínez y Pérez y Dr. Arturo Estrada Torres por su tiempo y dedicación para que este proyecto fuera posible.

## **AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL**

A todo mi Clan, Papás, Herman@s y Sobrin@s por todo su apoyo incondicional, creer en mí y permitirme un triunfo más.

A mi hermana Estrella y sobrinos Itandehui y Elmer por estar en los momentos que más lo necesite.

A mi directora de tesis Dra. Bárbara Cruz por creer en mí y su apoyo incondicional en mi formación académica.

A Saúl, Raúl, Dra. Lupita, Braulio y Jesica por su amistad y gran apoyo en el trabajo de campo.

A Miguel Vázquez por su gran amor y apoyo incondicional.

A Adrián Joel Arriaga por enseñarme a tocar botones y abrir puertas nuevas.

A todos los que están tras bambalinas y que son una inspiración para mi crecimiento y evolución.



## **DEDICATORIA**

Con todos los retos, trabajo y esfuerzo que esta investigación me ha implicado, la dedico a esa mujer y hombres maravillos@s que me han visto crecer y que eso muchas veces, también les ha implicado retos en su vida. Los Amo con Todo mi Corazón: Lorette, Mariano Montiel, Joel Gómez, Adrián Joel Arriaga y Miguel Vázquez.

## RESUMEN

El Parque Nacional La Malinche (PNLM) alberga 20,970.38 ha de bosque templado, cuya permanencia y biodiversidad están gravemente afectados por el disturbio antropogénico. Entre las consecuencias, destaca la reducción de la regeneración arbórea con efectos en la producción de biomasa, secuestro de carbono y captación de agua, lo cual vulnera la biodiversidad y los servicios ecosistémicos de la región. Sin embargo, aunque el disturbio antropogénico modifica el recambio arbóreo, no siempre influye de manera negativa para todas las especies, por lo que, el objetivo de esta investigación fue analizar el impacto del disturbio antropogénico sobre el reclutamiento y la diversidad de plántulas en el PNLM. El muestreo se realizó en las cuatro laderas del Parque, entre los 2,500 y 3,100 msnm, en tres niveles de disturbio. Para describir las condiciones ambientales de éstos se estimaron los principales parámetros fisicoquímicos del suelo, el Factor de Impacto de Disturbio (FID) y el porcentaje de cobertura arbórea (Cob). Para el registro de plántulas arbóreas, en subparcelas de 10 m<sup>2</sup> se identificaron a todos los individuos <0.5 m de altura de todas las especies arbóreas y de especies nodrizas. Después de un año, se realizó un remuestreo para obtener el reclutamiento. Se estimó la diversidad aditiva de plántulas y nodrizas. Mediante modelos lineales generalizados y regresiones logísticas se identificó la asociación de la abundancia, diversidad y reclutamiento de plántulas con las características fisicoquímicas del suelo, el disturbio y las especies nodrizas. Se registraron siete especies de plántulas arbóreas (*Prunus serotina*, *Quercus crassipes*, *Pinus montezumae*, *Salix oxylepis*, *Abies religiosa*, *Pinus pseudostrobus* y *Arbutus xalapensis*), de éstas, *Pinus montezumae*, fue la más abundante. El reclutamiento se asoció con el FID, con las propiedades fisicoquímicas del suelo, y con la diversidad de nodrizas (alfa y beta). La diversidad de plántulas (beta, gamma) se relacionó con el porcentaje de carbono orgánico, mientras que, la abundancia se asoció con el FID, el Cob, las características del suelo (textura y porcentaje de materia orgánica), y con la abundancia y diversidad de nodrizas (alfa y beta). La presencia de cuatro especies se asoció con el disturbio y el nodricismo: *Prunus serotina*, *Quercus crassipes*, *Salix oxylepis* y *Arbutus xalapensis*. El disturbio tiene un efecto positivo sobre el reclutamiento y abundancia de plántulas arbóreas; sin embargo, se sugiere obtener el reclutamiento a una escala temporal mayor. Los resultados revelan información importante para comprender el efecto del disturbio en la regeneración natural de bosques templados de México.

## **Glosario de términos**

PNLM. Parque Nacional La Malinche

N. Ladera Norte

SE. Ladera Sur-Este

E. Ladera Este

O. Ladera Oeste

E1. Ensamblaje uno

E2. Ensamblaje dos

E3. Ensamblaje tres

FID. Factor de Impacto de Disturbio

Cob. Cobertura arbórea

# Índice

1.	INTRODUCCIÓN.....	<b>¡Error! Marcador no definido.</b>
2.	ANTECEDENTES.....	<b>¡Error! Marcador no definido.</b>
2.1	Reclutamiento.....	<b>¡Error! Marcador no definido.</b>
2.2	Disturbio .....	3
2.2.1	Efecto del disturbio en las propiedades del suelo y reclutamiento.....	4
2.3	Nodricismo.....	7
2.4	Diversidad.....	8
2.5	Antecedentes del PNLM.....	9
3.	JUSTIFICACIÓN .....	11
4.	PREGUNTAS, HIPÓTESIS Y PREDICCIONES.....	12
5.	OBJETIVO .....	13
5.1	Objetivos específicos .....	13
6.	METODOLOGÍA .....	13
6.1	Área de estudio.....	13
6.2	Establecimiento de parcelas y registro de datos .....	14
6.3	Disturbio (Factor de Impacto de Disturbio) .....	<b>¡Error! Marcador no definido.</b>
6.4	Disturbio (Cobertura arbórea) .....	<b>¡Error! Marcador no definido.</b>
6.5	Descripción de las características fisicoquímicas del suelo.....	19
6.6	Diversidad de plántulas y nodrizas.....	23
6.7	Tasa de reclutamiento y mortalidad.....	24
6.8	Análisis estadísticos.....	25
7.	RESULTADOS.....	26
7.1	Disturbio.....	<b>¡Error! Marcador no definido.</b>
7.2	Características fisicoquímicas del suelo .....	<b>¡Error! Marcador no definido.</b>
7.3	Diversidad y abundancia.....	<b>¡Error! Marcador no definido.</b>
7.3.1	Plántulas.....	28
7.3.2	Nodricismo.....	30
7.4	Tasa de reclutamiento y mortalidad.....	33

7.5	Análisis estadísticos.....	35
8.	DISCUSIÓN.....	38
9.	CONCLUSIONES.....	44
10.	PERSPECTIVAS.....	45
11.	REFERENCIAS.....	45
12.	ANEXOS.....	56
13.	PUBLICACIONES.....	60
7.3.1	PONENCIAS EN CONGRESOS.....	60
7.3.2	ARTÍCULOS ENVIADOS.....	61

## 1. INTRODUCCIÓN

En México se tienen 85,663 millones de hectáreas de bosque, de las cuales el 37.6% (32,268 millones de ha) corresponden a bosque templado, representado por bosque de ayarín, cedro, encino, encino-pino, oyamel, tascate, matorral de coníferas, pino y pino-encino (SEMARNAT 2010). La familia Pinaceae domina los bosques templados, cuya superficie en el territorio mexicano es del 16% y son característicos de zonas montañosas de México, i.e. Sierra Madre Occidental y Oriental, el norte y sur de Baja California, la Sierra norte de Oaxaca, el sur de Chiapas y el Eje Neovolcánico Transversal (ENT) (SEMARNAT 2015).

El bosque templado mantiene alta riqueza y endemismo debido a que cuenta con características de origen neártico y neotropical, proporcionando condiciones ambientales únicas (Aragón-Parada y cols. 2021). Sin embargo, es el segundo bosque más afectado por actividades antropogénicas, después del bosque tropical, con una tasa de deforestación de 0.8% anual (Guerra-De la Cruz y Galicia 2017). El bosque templado provee de bienes directos (e.g. alimento, madera, leña y medicinas naturales) y de servicios ecosistémicos de gran importancia, tales como, la captura de carbono (2,000 millones de toneladas/año), filtración de agua hacia los mantos acuíferos (más del 75% de agua dulce) y soporte de la biodiversidad. Los bosques templados también son espacios naturales para fines recreativos, de investigación científica, inspiración cultural y espiritual (Sánchez-González 2008; Buendía-Rodríguez y cols. 2019).

El Parque Nacional La Malinche (PNLM) se localiza en el ENT con una extensión territorial de 46,093 hectáreas (Garibay-Orijel y cols. 2013; Buendía-Rodríguez y cols. 2019; CONABIO 2020), de las cuales 20,970 ha son de bosque templado, mayormente representado por la asociación de encino-pino-oyamel. Esta vegetación se localiza desde los 2,800 msnm hasta los 3,600 msnm, sobre un suelo del tipo andosol, caracterizados por ser suelos bien desarrollados con profundidad de media a alta, muy sueltos y susceptibles a la erosión (Fernández y López-Domínguez 2005). El bosque de encino-pino-oyamel del PNLM está gravemente afectado por el disturbio antropogénico como la tala ilegal, cambio de uso de suelo, ocoteo, sobre pastoreo e incendios provocados (Portillo 2017; CONABIO 2020).

El reclutamiento de plántulas arbóreas está determinado por un ciclo dinámico de tres etapas: el disturbio, la germinación y el crecimiento (Jardel y Sánchez-Velásquez 1989; Rebotaro y Cabrelli 2011). En montañas, este conjunto de etapas varía conforme el gradiente altitudinal y la orientación de las laderas, ya que según la altitud y la ladera se presentan diferentes condiciones ambientales y disponibilidad de recursos, dados por el suelo, luz, humedad, temperatura y el dosel (Portillo 2017), mismos que permiten o limitan la producción de semillas fértiles, su polinización y geminación.

Otro aspecto de importancia para el reclutamiento, es el espacio entre árboles porque restringe la producción de semillas. A mayor espacio entre árboles, mayor es la producción de semillas fértiles, mientras que, la germinación depende de la especie y de las preferencias en la intensidad de luz (Martínez 1994; Franquiz 2016). Gran parte del éxito del reclutamiento de plántulas y la coexistencia de especies arbóreas depende de las interacciones biológicas (e.g. planta-planta, planta-hongos y/o planta-animal), así como del disturbio (tanto natural como antropogénico) que presenta el área, porque en conjunto proporcionan los requerimientos microambientales necesarios para que una especie arbórea germine y se establezca (Janzen 1970; Connell 1978; Ramírez-Marcial y cols. 2001; Fernández y López-Domínguez 2005; Montero 2020; Ruiz 2010; Garibay-Orijel y cols. 2013; Guillén y cols. 2015).

El reclutamiento de plántulas arbóreas es un indicador que facilita cuantificar la capacidad que tiene un bosque para incrementar el número de individuos y su diversidad, así como, la supervivencia y crecimiento que las plántulas tienen a lo largo del tiempo (Capers y cols. 2005). De modo que, a través del reclutamiento se puede reconocer la estructura y composición del bosque para tomar las mejores decisiones en cuanto a su protección y manejo, incluyendo su participación en el ciclo del carbono y de refugio para la fauna silvestre (Buttgenbach y cols. 2012).

Este trabajo se centra en estudiar el reclutamiento y la diversidad de plántulas de especies arbóreas en un gradiente de disturbio en el PNLM, con el propósito de conocer el impacto de las actividades humanas sobre el recambio del arbolado, información de gran valor para la conservación del bosque templado del PNLM y de otros bosques del país.

## **2. ANTECEDENTES**

### **2.1. Reclutamiento**

El reclutamiento de especies arbóreas, es el número de individuos que son registrados en un área a lo largo de un periodo intercensal (Giacomotti y Reynel 2018). También, se define como el proceso de reemplazo en el espacio y tiempo de un conjunto de árboles maduros por individuos nuevos, lo que permite el mantenimiento de la diversidad de especies que compone un ecosistema, o bien, como un mecanismo que indica la capacidad que tiene un bosque para mantener la regeneración natural (Quinto y cols. 2009; Ocampo-Zuleta y Bravo 2019). La regeneración natural se lleva a cabo a través de dos eventos: (i) la caída de árboles maduros y (ii) el reclutamiento de árboles de reemplazo (Martínez 1994). El reclutamiento arbóreo puede provenir de una o varias fuentes de propágulos, a seguir: (i) semillas latentes en el suelo, (ii) semillas recién dispersadas, (iii) plántulas y árboles jóvenes que se establecen antes de que ocurra la caída de un árbol y/o (iv) brotes epicórmicos (Martínez 1994).

Para obtener la tasa de reclutamiento, se consideran tres criterios principales: (i) el número de individuos registrados a lo largo de un periodo (al menos un año), (ii) una altura igual o menor a 0.5 m y (iii) la ubicación de las plántulas dentro de las parcelas permanentes, utilizadas para el o los remuestreos (Giacomotti y Reynel 2018).

### **2.2. Disturbio**

El disturbio es cualquier evento discreto en el tiempo, que modifica la estructura de una población o comunidad. Estos eventos pueden darse de forma natural (i.e. deslaves, huracanes, ataque de insectos, sequía, inundaciones, erupciones volcánicas, caída de árboles viejos), o por actividad humana (disturbio antropogénico), a través de desmontes, ganadería, tala, minería, contaminación e incendios descontrolados, es decir, todo lo que provoca la transformación de zonas boscosas a áreas productivas y/o de asentamientos humanos (Varela y Aguilera 1999; Monrroy 2018).



Sin embargo, el disturbio antropogénico no siempre influye de manera negativa sobre todas las especies arbóreas (Pérez y cols. 2013). Por ejemplo, la tala selectiva, favorece la germinación de los bancos de semillas de algunas especies, al formar claros en el dosel, pero cuando la pérdida de dosel es muy alta, el suelo puede degradarse (Gutiérrez-Granados y Dirzo 2009; Pérez y cols. 2013). Otro ejemplo de disturbio, es la caída de árboles viejos y la presencia de huracanes en bosques maduros, estos son disturbios naturales que crean las condiciones de luz requeridas para la germinación de muchas especies de árboles, que de otra forma quedarían suprimidas bajo el dosel del bosque maduro, proceso conocido como exclusión competitiva (Martínez 1994; Ruiz 2010). En conclusión, la influencia del disturbio será según la intensidad y frecuencia con la que éste se presente, e incluso, según el tipo de disturbio (Ruoqiang y cols. 2014).

La teoría de disturbio intermedio descrita por Connell (1978) describe que, los extremos bajo y alto en un gradiente de disturbio disminuyen la diversidad. El primero, promueve una baja diversidad debido a la exclusión competitiva de especies no dominantes, mientras que, el segundo conduce a la pérdida de especies que no colonizan rápidamente, por ejemplo, especies tolerantes a la sombra (tardías en la sucesión ecológica). De modo que, el disturbio intermedio es la condición que favorece la diversidad de especies por ser la transición entre un bosque de bajo y alto disturbio, manteniendo un balance entre especies altamente competitivas y especies colonizadoras. En este sentido, Bonilla-Luna y cols. (2011) reportaron una mayor abundancia de plantas leñosas de especies dominantes del dosel en un bosque no perturbado, en comparación con un bosque modificado por la tala selectiva de madera.

### **2.2.1. Efecto del disturbio en las propiedades del suelo y reclutamiento**

Entre las principales consecuencias del disturbio antropogénico en el suelo, destacan los cambios en la compactación y la temperatura, todo esto aumenta la absorción de la radiación solar, acentúa la evaporación de agua del suelo y altera el microhábitat. Estos cambios tienen un impacto en la regeneración natural de los bosques, puesto que limitan las oportunidades de germinación, crecimiento y establecimiento exitoso de plántulas arbóreas (Sagar y cols. 2003; Bonilla-Luna y cols. 2011; Ocampo-Zuleta y Bravo 2019). Por otra parte, un suelo degradado e

inestable (arenoso) generado por la desecación, provoca el desprendimiento de árboles maduros por vientos intensos (Giacomotti y Reynel 2018).

Uno de los efectos del disturbio es la degradación de los suelos, definida como el cambio de las propiedades fisicoquímicas que reducen la capacidad del suelo para la regeneración de múltiples especies (Monárrez-González y cols. 2018); esta condición, a largo plazo, causa el decremento de la producción de biomasa, la disminución del almacenamiento de carbono y de la calidad del aire, todo lo cual brinda bienestar a las poblaciones humanas (Ruoqiang y cols. 2014; Altieri 2019; Buendía-Rodríguez y cols. 2019). Cuando el disturbio afecta la productividad del suelo, conduce a la sobre representación de algunas especies arbóreas, afectando a largo plazo la composición y diversidad (Gutiérrez-Granados y Dirzo 2009).

Scharenbroch y cols. (2005), encontraron en suelos urbanos de patios residenciales de Moscú y Washington, con diferentes usos y tiempos de urbanización, que en sitios de urbanización reciente, el porcentaje de densidad aparente (DA) y arcilla aumentan, mientras que la DA disminuye conforme la urbanización es más antigua, esta condición también ocurrió en calles y parques debido al aumento de la materia orgánica procedente de árboles plantados, la cual incrementó la porosidad (P) y el carbono, que a su vez aumentaron la actividad de organismos edáficos que fertilizan los suelos.

Bonilla-Luna y cols. (2011) encontraron que la extracción de madera en un bosque natural, provoca cambios en las propiedades fisicoquímicas del suelo, crea huecos en el dosel por los caminos y sitios de acopio de extracción de madera, así como la muerte de plántulas por el derrumbe de árboles. También, mencionan que la erosión del suelo disminuye la diversidad florística, causando variaciones importantes en la estructura vegetal del ecosistema y, consecuentemente, incrementan el aislamiento de poblaciones animales.

A pesar de que la extracción de madera es una fuerte afectación a las poblaciones de árboles, se conoce que la extracción de leña y el pastoreo, afecta aún más, porque provoca la mortalidad de plántulas y juveniles, reduce el dosel y propicia el aumento de la radiación solar; todo ello, disminuye la humedad del suelo con implicaciones en la germinación y establecimiento de plántulas, así como en la composición de las comunidades (Ramírez-Marcial y cols. 2001;

Reimoser y cols. 1999; Kuiters y Kirby 1999). Por ejemplo, Pensado-Fernández y cols. (2014) compararon el reclutamiento anual por hectárea entre bosques de pinos (*Pinus patula*, *P. montezumae* y *P. teocote*) en plantaciones forestales y en sitios con regeneración natural, con y sin presencia de ganado. Los resultados mostraron que el número de individuos reclutados por hectárea fue mayor en sitios con regeneración natural con exclusión de ganado ( $1,380 \pm 120$ ), que en donde hubo presencia de éste ( $430 \pm 250$ ); además, las reclutas por hectárea fueron menores en las plantaciones forestales, con y sin ganado ( $995 \pm 90$  y  $455 \pm 125$ , respectivamente).

Por otra parte, Ocampo-Zuleta y Bravo (2019) mencionaron que una intensidad media de fuego, favorece la disponibilidad de nutrientes en el suelo (aumenta el nitrógeno, la materia orgánica y la diversidad microbiana), pero disminuye el pH y los carbonatos, lo que puede incrementar la fertilidad del suelo para la germinación y establecimiento de plántulas. Sin embargo, en los suelos de bosques de *Pinus*, la disponibilidad de agua se reduce. Cuando el fuego supera una intensidad y frecuencia media, la disponibilidad de nutrientes es menor, la compactación y desecación del suelo incrementa, y se favorece la presencia de especies invasoras capaces de reemplazar a especies nativas por su mayor capacidad competitiva. Esto, en conjunto con la reducción de la lluvia de semillas de especies nativas y el aumento de herbivoría, afectan el reclutamiento de nuevos individuos de especies arbóreas (Ramírez-Marcial y cols. 2001).

En este sentido, después de un incendio frecuente y a pequeña escala, se promueve la dominancia de *Pinus* spp. y disminuye drásticamente la riqueza florística, principalmente de árboles del sotobosque (Ramírez-Marcial y cols. 2001). Por su parte, Alanís-Rodríguez y cols. (2012) encontraron en un bosque de *Pinus-Quercus*, que la frecuencia e intensidad de los incendios dados en tiempos prolongados y de forma controlada ayudan a la regeneración natural y favorecen a las especies de corteza gruesa. Cuando se incrementa la intensidad y frecuencia de los incendios, la regeneración natural puede afectarse de manera negativa, puesto que, la corteza gruesa no siempre resiste incendios descontrolados, dicha condición puede observarse en *Pinus montezumae* en la que el alto contenido de resina lo hace aún más flamable, y el banco de semillas también es dañado (Díaz-Hernández y cols. 2020).

### 2.3. Nodricismo

El nodricismo es una interacción positiva conocida como síndrome de nodrizaje o facilitación, considerada de gran importancia por el impacto que tiene en la estructura de los ensamblajes para mantener la diversidad de especies (Muro y cols. 2011). En esta, una planta protege a la otra modificando el ambiente, lo que reduce las temperaturas elevadas del día, incrementa las bajas temperaturas de la noche, y evita la herbivoría extrema (Aerts y cols. 2007). Las plantas nodrizas mantienen una temperatura baja en el suelo reduciendo la desecación, evitan escorrentías del agua superficial, aumentan la cantidad de nutrientes en el suelo (materia orgánica), y brindan protección contra herbívoros y depredadores mayores, todas funciones que favorecen el establecimiento y desarrollo de la planta protegida durante sus primeras etapas, al modificar las condiciones ambientales locales, haciendo del hábitat estresante uno óptimo (Stachowicz 2001). Además, la planta nodriza, también puede actuar como trampa de semillas (García-Fayos y Verdú 1998).

A este respecto, Ramírez y Rodríguez (2009) usaron arbustos de *Lupinus* como nodrizas en reforestaciones de *Pinus hartwegii*, su investigación reportó que las nodrizas otorgaron ventajas en el crecimiento, tanto en altura como en los nutrientes proporcionados en el suelo (nitrógeno, fósforo y potasio), lo que ayudó a tolerar las bajas temperaturas y limitaciones de humedad para esta especie. Además, Ramírez y Rodríguez (2004) encontraron en plantaciones de *Quercus rugosa* que los árboles ubicados debajo de una nodriza presentaron mayor altura en comparación con los árboles sin éstas. Por otra parte, la biomasa de *Quercus humilis* Mill. sin nodricismo fue estadísticamente menor que los individuos con nodrizas (Rousset y Lepart 2000). Sin embargo, las diferencias del desarrollo de las especies en relación al nodricismo, depende de la tolerancia que las especies tengan a la sombra y/o a la radiación solar (Ramírez y Rodríguez 2009). La planta nodriza también puede ejercer efectos negativos (i.e. de interferencia) sobre el establecimiento y desarrollo de la planta protegida al reducir la cantidad y calidad de luz bajo su dosel (Svriz y cols. 2013, Tapella 2018).

## **2.4. Diversidad**

El término diversidad se ha utilizado para describir la variedad y composición de todos los organismos vivos, en relación a las condiciones de los factores bióticos y abióticos modificados por el disturbio natural y antropogénico. La diversidad puede dividirse en: diversidad genética, diversidad de ecosistemas, diversidad de hábitats, diversidad funcional, diversidad agronómica y diversidad de especies (Hamilton 2005).

La diversidad de especies tiene dos grandes componentes, la abundancia y riqueza, a través de las cuales se puede conocer el número de individuos por especie y el número de especies en un sitio o en una comunidad particular. Una forma de medir y comparar la diversidad de especies es a través de la diversidad alfa, beta y gamma (Calderón-Patrón y cols. 2012; Halffter y Rös 2013). La diversidad alfa estima el número de individuos y especies dentro de la comunidad a nivel local. La diversidad beta o recambio de especies, compara el nivel de similitud o disimilitud de especies entre pares de comunidades. Y la diversidad gamma considera la diversidad total dentro de una región o paisaje (espacio donde las condiciones son heterogéneas, con cierta relación entre ellas), en el cual las condiciones ambientales pueden ser similares, pero existen condiciones biogeográficas que pueden provocar una diferencia en la abundancia y riqueza de las especies de las comunidades en cuestión (Calderón-Patrón y cols. 2012).

En ecología de comunidades, cuando hablamos de comunidades nos referimos de manera amplia al conjunto de especies que coexisten en un mismo lugar, mismo que puede estudiarse a nivel local, regional, y global (Moreno y cols. 2007). Por su parte, el término ensamblaje hace referencia al estudio de una parte de la comunidad, mientras que, el término ensamble hace referencia a un grupo filogenético el cual explota un recurso similar dentro de la comunidad (Ramírez y Gutiérrez-Fonseca 2015). En este sentido, el presente trabajo se enmarca en el concepto “ensamblaje”, por lo que a partir de aquí será nombrado de esa forma.

## 2.5. Antecedentes del PNLM

El Parque Nacional La Malinche (PNLM) es un elemento importante para la conectividad del bosque templado del centro de México, por ser parte del Corredor Biológico (CB) del Eje Neovolcánico Transversal (ENT), zona que alberga una gran riqueza biológica (Suárez-Mota y Téllez-Valdés 2014; Schlönvoigt 2019; CONABIO 2020). En el PNLM se observa una fuerte influencia de actividad humana a pesar de haber sido decretada en 1938 como Área Natural Protegida (Fernández y López-Domínguez 2005), actualmente, gran parte del polígono son parcelas para la agricultura de temporal, asentamientos humanos y pastizal inducido (54 %), tendencia que es más acentuada en el territorio de Puebla, donde la extensión de encinares es muy reducida (Rojas-García y Villers-Ruíz 2008). Las principales actividades humanas que fragmentan y deterioran el bosque son la agricultura, pastoreo, incendios y extracción forestal (Cayuela y cols. 2006; Alanís-Rodríguez y cols. 2012).

Se estima que alrededor de 937 especies se encuentran en el bosque del PNLM (127 myxomycetes, 226 hongos macroscópicos, 404 plantas, 7 anfibios, 14 reptiles, 111 aves, 37 mamíferos y 11 ectoparásitos de mamíferos), de las cuales, 22 especies son endémicas del ENT, 27 sólo se han registrado hasta el momento en PNLM y 25 especies se encuentran bajo alguna categoría de protección (Varela y Aguilera 1999; Fernández y López-Domínguez 2005). El PNLM es una fuente importante de recursos como madera, leña y medicinas naturales para las poblaciones aledañas; además, es un monumento cultural de Tlaxcala desde antes de la conquista, brindando un espacio natural para fines recreativos, de investigación científica, inspiración cultural y espiritual (Suárez-Mota y Téllez-Valdés 2014; INAH 2015).

En cuanto a los estudios realizados en el PNLM sobre bosques, Franquiz (2016) censó plántulas de *Abies religiosa* en la ladera Este, en altitudes entre 3100 y 3700 msnm de su distribución, para evaluar qué factores bióticos y abióticos influyen en su germinación y establecimiento. Encontró una mayor germinación en altitudes altas (3700 msnm), a menor cobertura del dosel y mayor humedad del suelo por presencia de musgo. Mientras que, la sobrevivencia de las plántulas fue mayor en altitudes bajas (3100 msnm), donde hubo menor humedad y exposición a la luz. Concluyó que el porcentaje de humedad es crucial para la germinación de las semillas

y su sobrevivencia; además de que, la exposición a la luz es fundamental para un crecimiento vigoroso.

Portillo (2017) analizó la estructura vertical y horizontal del bosque de *Pinus hartwegii* en las laderas Norte y Este del PNLN, considerando tres altitudes (3600, 3750 y 3900 msnm) para cada ladera. En estos sitios estableció parcelas de 9 m<sup>2</sup>, en donde midió y registró la altura y copa de individuos  $\leq 25$  cm de altura. En sus resultados encontró que la densidad de árboles disminuyó junto con la altitud, aunque este patrón fue más notable en la ladera Norte. También, la estructura horizontal decreció conforme la altitud; en tanto que, en la ladera Norte únicamente en la altitud mayor (3900 msnm) se registraron plántulas. El autor relacionó los resultados con la actividad antropogénica y la presencia de muérdago, ya que estos factores son más intensos en altitudes bajas.

Por su parte, Franquiz (2018) describió los patrones fenológicos de *Pinus hartwegii* en tres pisos altitudinales en la ladera Norte (3430, 3650 y 3934 msnm) y Sur (3486, 3695 y 3962 msnm), para conocer si las condiciones ambientales debidas al cambio climático tienen efecto en la liberación y receptividad de polen, así como en la dispersión de semillas fértiles, aspectos cruciales para la regeneración natural de los bosques y su prevalencia. A pesar de que las condiciones ambientales difieren entre laderas debido a la variación climática que le confiere la orientación, encontró, en las dos laderas, que las poblaciones tienen mejores condiciones de humedad y temperatura para invertir en su reproducción en las altitudes intermedias y altas.

Además, Montero (2020) describió los indicadores reproductivos, de sobrevivencia y crecimiento de plántulas de *P. hartwegii* en la ladera Sur, encontró que los indicadores reproductivos variaron según su distribución altitudinal. En general, las zonas de baja altitud estuvieron asociadas a eventos de baja humedad, mientras que, zonas altas se relacionaron con temperaturas bajas extremas. Fue así que la mayor germinación se presentó en altitudes bajas (3,400 y 3,550 msnm) con un porcentaje de 35 y 40% respectivamente, en comparación con el resto de las altitudes (3,700, 3,850, 4,000 msnm), con 34, 19 y 16%, en orden. El autor considera que la composición del suelo y sus nutrientes, la dirección del viento para la polinización y la fertilización de semillas son factores que pudieron influir en los resultados. También, la baja

disponibilidad de polen en poblaciones pequeñas y fragmentadas por el disturbio antropogénico (tala ilegal) incrementa la autopolinización y posiblemente genera una mayor proporción de semillas vanas por la endogamia, condiciones que afectan negativamente el establecimiento de las plántulas arbóreas.

Finalmente, George-Miranda y cols. (2022) evaluaron la germinación de semillas de *P. hartwegii* extraídas de un gradiente altitudinal de la ladera Sur, bajo diferentes tratamientos de temperatura y humedad, para probar el efecto del cambio climático sobre el reclutamiento de nuevos individuos. Los autores reportaron que las semillas de altitudes bajas (3250, 3400 msnm) y medias (3550, 3700 msnm) tuvieron una tasa alta de germinación, mientras que, en las semillas de altitudes mayores (3850, 4000 msnm) la tasa de germinación fue baja a lo largo del gradiente de temperatura y humedad. La mayor germinación de las semillas procedentes de altitudes mayores fue dada en temperaturas más bajas de las requeridas por las semillas de altitudes medias y bajas.

Hasta el momento no se ha descrito el reclutamiento y la diversidad de plántulas arbóreas, ni su relación con el disturbio antropogénico, factores de gran importancia para el estudio de la regeneración arbórea del PNLM.

### **3. JUSTIFICACIÓN**

El cambio de uso de suelo continuo en el PNLM arriesga la conservación del bosque, de la fauna asociada y del sostenimiento de los servicios ambientales de la megalópolis (Estado de México, Hidalgo, Morelos, Tlaxcala y Puebla). A pesar de todas las implicaciones ecológicas, hasta el momento no se ha estudiado el efecto del disturbio en la regeneración natural de las especies arbóreas del PNLM. Estudiar el efecto del disturbio sobre la diversidad y el reclutamiento de especies de árboles permite obtener información acerca de las consecuencias de las actividades humanas en el recambio arbóreo, conocimiento importante para planes de manejo y conservación del PNLM y de otros bosques templados de México.



#### **4. PREGUNTAS, HIPÓTESIS Y PREDICCIONES**

**Pregunta 1.** ¿Cómo influye el disturbio antropogénico en el reclutamiento y en la diversidad de plántulas de especies arbóreas del PNLM?

**Hipótesis 1.1.** El disturbio intermedio favorece el reclutamiento de plántulas arbóreas.

**Predicción 1.1.** La tasa de reclutamiento de plántulas arbóreas será mayor en ensamblajes con un Factor de Impacto de Disturbio (FID) intermedio.

**Hipótesis 1.2.** El disturbio afecta a la diversidad de plántulas.

**Predicción 1.2.** La diversidad de plántulas de especies arbóreas será menor en ensamblajes con mayor FID.

**Pregunta 2.** ¿Cómo el disturbio antropogénico modifica las propiedades fisicoquímicas del suelo y la diversidad de especies nodrizas de árboles en el PNLM?

**Hipótesis 2.1.** El disturbio antropogénico induce la degradación del suelo.

**Predicción 2.1.** A mayor FID, el porcentaje de materia orgánica, carbono orgánico y porosidad se reducirá, mientras que, la densidad aparente y el pH aumentará.

**Hipótesis 2.2.** El disturbio antropogénico favorece la diversidad de especies nodrizas.

**Predicción 2.2.** La riqueza y abundancia de especies nodrizas será mayor en un FID mayor.

**Pregunta 3.** ¿Cómo se afecta el reclutamiento y la diversidad de plántulas arbóreas si las características fisicoquímicas del suelo y la diversidad de especies nodrizas se modifican debido al disturbio antropogénico?

**Hipótesis 3.1.** El nodricismo favorece el reclutamiento de plántulas de especies arbóreas.

**Predicción 3.1.** La tasa de reclutamiento de plántulas de especies arbóreas será mayor conforme aumenta la diversidad de nodrizas.

**Hipótesis 3.2.** La degradación del suelo afecta a la riqueza de plántulas de especies arbóreas.

**Predicción 3.2.** La riqueza de plántulas de especies arbóreas será mayor en ensamblajes con mayor porcentaje de materia orgánica, carbono orgánico y porosidad.

## **5. OBJETIVO**

Analizar el impacto del disturbio antropogénico sobre el reclutamiento y la diversidad de plántulas de especies arbóreas del Parque Nacional La Malinche (PNLM).

### **5.1. Objetivos específicos**

- a) Establecer el efecto del disturbio en el reclutamiento y la diversidad de plántulas arbóreas en el PNLM.
- b) Describir las características fisicoquímicas del suelo y la diversidad de especies nodrizas en un gradiente de disturbio en el PNLM.
- c) Evaluar la asociación del reclutamiento y la diversidad de plántulas con las propiedades fisicoquímicas del suelo y la diversidad de especies nodrizas a través del gradiente de disturbio antropogénico del PNLM.

## **6. METODOLOGÍA**

### **6.1. Área de Estudio**

El PNLM tiene una superficie de 46,093 hectáreas y se ubica en los estados de Tlaxcala (33,161 ha) y Puebla (12,932 ha) entre los 19° 06' 30" - 19° 20' 19" latitud Norte y los 97° 55' 32" - 98° 09' 55" de longitud Oeste (Figura 1). El clima del PNLM es templado subhúmedo, con temperatura media anual de 6-8°C y una precipitación media anual de 800 a 1,000 mm, con lluvias de mayor intensidad de junio a septiembre (Varela y Aguilera 1999; Fernández y López-Domínguez 2005).

El bosque de *P. montezumae* es el de mayor extensión territorial y de valor de importancia en el PNLM, cubriendo el 59% de la superficie boscosa desde los 2,500 hasta los 3,100 msnm;

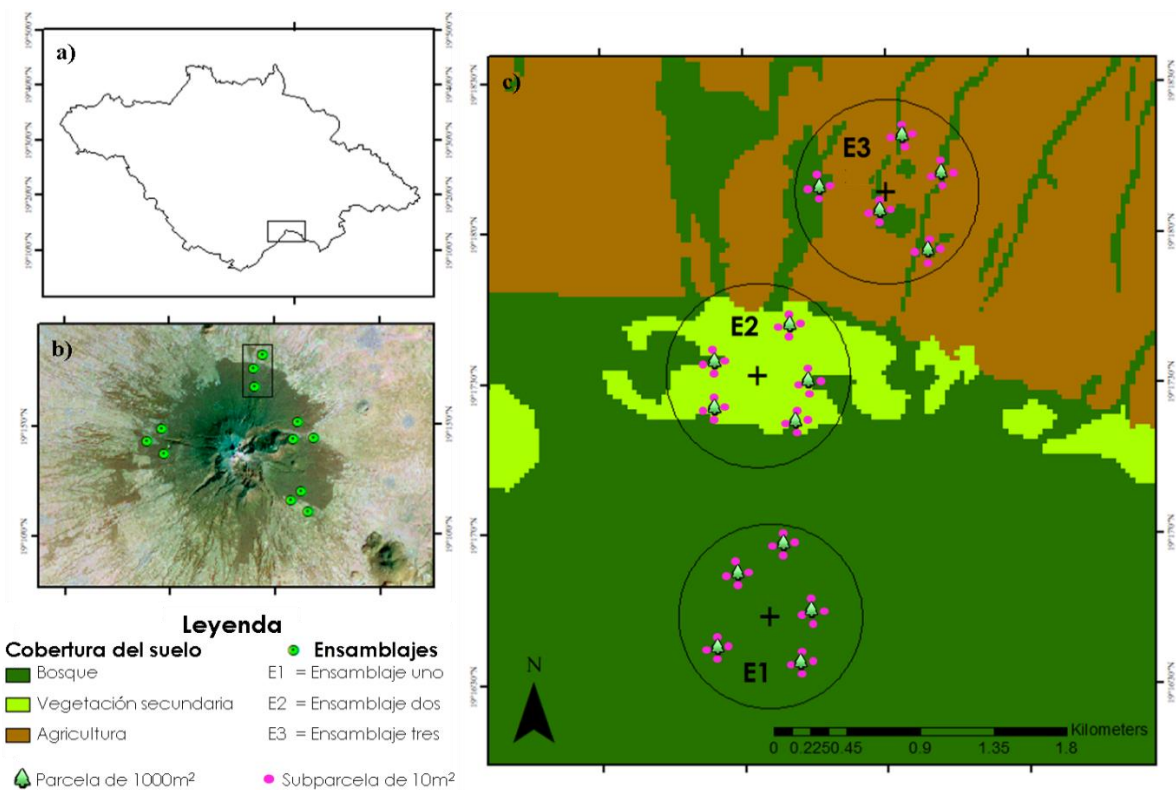
frecuentemente forma un cinturón continuo monoespecífico en dicho rango altitudinal, pero en ocasiones se combina con *P. pseudostrobus*, *P. teocote*, *Alnus jorullensis*, *Abies religiosa*, *Quercus laurina*, *Q. crassipes* y *Arbutus xalapensis* (Fernández y López-Domínguez 2005; Rojas-García y Villers-Ruíz 2008).

## 6.2. Establecimiento de parcelas y registro de datos

El muestreo se realizó en las cuatro laderas del PNLM (norte, N; sur-este, S-E; este, E; y oeste, O), dentro del rango altitudinal (2500 y 3100 msnm) de la distribución de *P. montezumae* por ser el bosque de mayor valor de importancia (Rojas-García y Villers-Ruíz 2008). En esta zona se ubicaron tres sitios de muestreo con variación evidente de cobertura forestal y de uso de suelo, por medio de imágenes Landsat 5 descargadas de GloVis (<https://glovis.usgs.gov>) y un análisis visual con ArcGIS v. 10.4 (ESRI 2018). Cada sitio de muestreo fue considerado un ensamblaje arbóreo, en el cual se midió el disturbio local, mediante el Factor de Impacto de Disturbio (Sapkota y cols. 2010), y el porcentaje de cobertura de dosel o cobertura arbórea (Castañeda y cols. 2015).

En cada ensamblaje se establecieron cinco parcelas de 1,000 m<sup>2</sup> (Ramírez-Marcial y cols. 2001), con una separación de al menos 50 m entre borde y borde, y dentro de cada una, cuatro subparcelas de 10 m<sup>2</sup> orientadas en relación a los cuatro puntos cardinales (N, S, E, O), a una distancia de 10 m del punto central al borde de la subparcela. En total se obtuvieron 20 subparcelas por ensamblaje y 60 subparcelas por ladera para registrar las plántulas arbóreas (<0.5 m de altura) (Figura 1).

El primer ensamblaje (E1) correspondió a un área con una matriz relativamente inalterada de bosque maduro con vegetación continua. El segundo (E2) fue un área con una matriz vegetal discontinua, es decir, parches de vegetación alterada o fragmentada. Y el tercero (E3) representó un área con actividades productivas o áreas abiertas con pequeños parches de vegetación natural (Figura 1 y 3).



**Figura 1.** a) Ubicación del Parque Nacional La Malinche. b) Ensamblajes en las cuatro laderas (N, S-E, E, O). c) Ubicación de los tres ensamblajes con variación evidente de cobertura forestal y uso de suelo, en los que se ubicaron las 15 parcelas de 1,000 m<sup>2</sup> y 60 subparcelas de 10 m<sup>2</sup> para cada ladera (Imagen de Cruz-Salazar 2021).

De cada subparcela se obtuvo el registro de las coordenadas geográficas y altitud del punto central con un GPS (Garmin eTrex 10), así como el registro de todas las plántulas de las especies arbóreas (< 0.5 m de altura), a seguir: el número de individuo y especie; la ubicación de la plántula con dos posibilidades, cielo abierto (A) o bajo dosel (D); los daños observados en las plántulas como: daño humano (pisoteo, machetazo), corte de ramas, defoliador (plagas), muerte regresiva o marchitamiento, generación de brotes epicórmicos, ramoneo (por alimentación de herbívoros) y manchas en las acículas (Ramírez-Marcial y cols. 2001); la altura y el diámetro de su copa (NS y EO) con un flexómetro (Truper FH-2, de 2 m tipo llavero); y los daños observados en la parcela, tales como, pastoreo, ramoneo por ganado, tocones, ocoteo, poda, ramas quebradas e incendios forestales (Ramírez-Marcial y cols. 2001; Sapkota y cols. 2010) (Figura 2).



**Figura 2.** Registro de plántulas de especies arbóreas en las subparcelas de 10 m<sup>2</sup>: **a)** Plántulas menores a 0.5 m de altura. **b)** Medición y registro de altura y copas. **c)** Obtención de coordenadas geográficas.

La identificación de las especies de plántulas arbóreas se realizó durante el trabajo de campo con la ayuda de guías botánicas (Cornejo-Tenorio e Ibarra-Manríquez 2010 y 2011; Merlín-Uribe y cols. 2014). En identificaciones dudosas, se recolectó una muestra botánica representativa para la consulta a especialistas en botánica del Centro de Investigaciones en Genética y Ambiente (CIGyA) de la Universidad Autónoma de Tlaxcala (UATx), o bien, se tomó una fotografía que capturó las características de interés taxonómico (borde, haz y envés de las hojas, forma y color de los tallos, y corteza), para la correcta identificación.

Por último, se recolectó una muestra de suelo del centro de la parcela y de cada subparcela con una pala derecha (Truper PCY-P). Cada muestra se guardó en una bolsa de polietileno con la clave correspondiente, para su transporte y análisis fisicoquímico en el laboratorio de suelos del CIGyA-UATx.

### **6.3. Disturbio (Factor de Impacto de Disturbio)**

Para categorizar el Factor de Impacto de Disturbio (FID), se utilizaron como referencia los criterios de Sapkota y cols. (2010). Para ello, en cada una de las parcelas de 1,000 m<sup>2</sup> se



registraron los daños observados (i.e. tocones, ocoteo, pastoreo, ramoneo por ganado, poda, ramas tronadas e incendios forestales), asignándoles una categoría de los daños con un número de referencia. La extracción forestal se evaluó a partir del número de tocones (< 20 cm DAP) y número de árboles con ocoteo; la frecuencia e intensidad del pastoreo por medio del número de heces fecales de ganado; la poda y ramas quebradas mediante el número de árboles con estas características; y los incendios forestales (al menos de 10 años antes) a través del conteo del número de tocones quemados y la presencia de cenizas en el suelo (Ramírez-Marcial y cols. 2001) (Figura 3).



**Figura 3.** Categorización de los ensamblajes, mediante los daños observados: **a)** Ensamblaje 1 (E1) correspondiente a bosque maduro con vegetación continua (disturbio bajo). **b)** Ensamblaje 2 (E2) correspondiente a parches de vegetación alterada o fragmentada (disturbio medio). **c)** ensamblaje 3 (E3) correspondiente a áreas abiertas con parches de vegetación natural (disturbio alto).

Los valores de FID, de todos los indicadores de disturbio descritos arriba, se obtuvieron mediante las estimaciones de la densidad relativa y el área basal de los individuos dañados, como se describe a continuación:

i) La densidad relativa de individuos dañados ( $DrId$ ) se obtuvo con la siguiente fórmula.

$$DrId = \frac{\sum \text{no. de ind. dañados}}{\text{no. total de individuos}}$$

ii) El área basal relativa de individuos dañados (*AbrId*), se obtuvo con la siguiente fórmula.

$$AbrId = \frac{\sum \text{área basal de ind. dañados}}{\text{área basal total}}$$

iii) Cada ensamblaje con el valor más bajo en densidad y área basal relativa de individuos dañados se le asignó el factor de impacto 1 por indicador de disturbio.

iv) El valor del factor de impacto 1 fue relativo para cada indicador, y los ensamblajes se ordenaron en un gradiente de disturbio de 1 a 3.

Estos cálculos se hicieron primero para cada una de las parcelas de 1,000 m<sup>2</sup>; después, para determinar el FID relativo, se dividieron los valores de la parcela de interés entre los valores más bajos de densidad y área basal para todo el PNLM. Por último, el FID global de cada ensamblaje se obtuvo a través de la media aritmética de los valores de las respectivas parcelas, que representó la suma de la densidad y el área basal por indicador (Sapkota y cols. 2010).

#### **6.4. Disturbio (Cobertura arbórea)**

La cobertura arbórea (Cob) se estimó con un densiómetro esférico cóncavo (densímetro de corona forestal, DSM43A) mediante el cálculo del porcentaje de dosel de los árboles que cubrió a cada una de las subparcelas. Una vez obtenido el porcentaje de cada una de éstas, se obtuvo la media aritmética para cada ensamblaje (Ramírez-Marcial y cols. 2001; Castañeda y cols. 2015) (Figura 4).



**Figura 4.** Registro de cobertura arbórea en cada parcela de 1,000 m<sup>2</sup> con un densiómetro esférico cóncavo (densímetro de corona forestal, DSM43A).

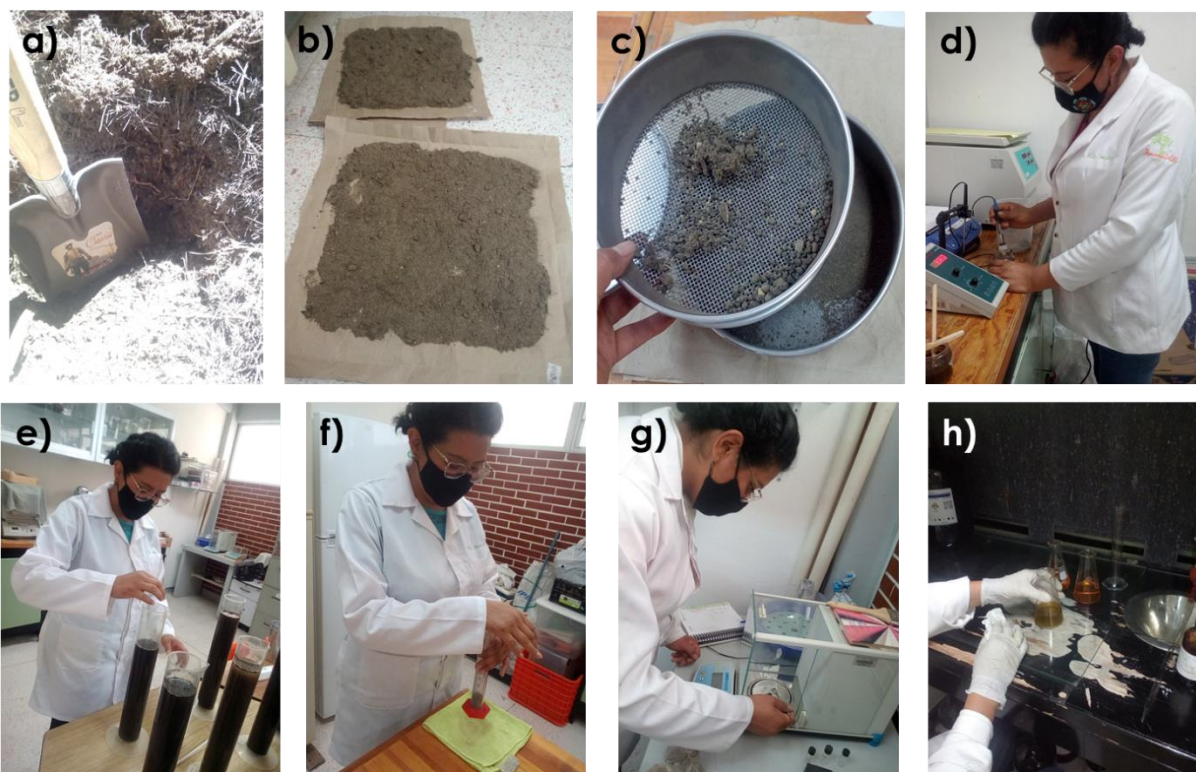
### **6.5. Descripción de las características fisicoquímicas del suelo**

Para la determinación de los parámetros fisicoquímicos del suelo (i.e. pH, textura, % de arena, arcilla y limo, densidad aparente, porcentaje de porosidad, materia orgánica y carbón orgánico) se hicieron muestras compuestas de suelo por ensamblaje, es decir, se mezclaron de manera proporcional las 20 muestras de suelo de una categoría de disturbio (ensamblaje) para obtener 200 gr de suelo (Buduba 2004). En total se analizaron 12 muestras compuestas, con tres repeticiones de cada una (i.e. 3 categorías de disturbio  $\times$  4 laderas). Una vez obtenidos los valores de cada repetición se promediaron para tener un valor por ensamblaje (E1, E2, E3) de las cuatro laderas (N, S-E, E, O).

Cada muestra se extendió sobre papel durante 24 h para su secado, transcurrido el tiempo, fueron tamizadas y guardadas en su bolsa etiquetada, para posteriormente realizar los métodos/técnicas siguiendo las siguientes normas: (i) NOM-021-SEMARNAT-2000, mismas que establecen las



especificaciones de fertilidad, salinidad y clasificación de suelos para su estudio, muestreo y análisis; (ii) NMX-FF-109-SCFI-2007, especificaciones y métodos de prueba de Humus de lombriz (lombricomposta); y (iii) los criterios de interpretación de Rodríguez-Fuentes y Rodríguez-Absi (2002), que se describen a continuación (Figura 5):



**Figura 5.** Proceso para el análisis físico-químico de suelo en el laboratorio de suelos del Centro de Investigaciones en Genética y Ambiente: **a)** Colecta de muestra en campo. **b)** Secado de muestras. **c)** Tamizado. **d)** Registro de pH. **e)** Análisis de textura. **f)** Estimación de densidad aparente. **g)** Estimación del porcentaje de materia orgánica. **h)** Titulación de suelo.

### pH

El pH de las muestras compuestas de suelo se midió potenciométricamente en la sustancia acuosa de una mezcla homogénea de suelo y agua destilada o desionizada, técnica modificada de la NMX-FF-109-SCFI-2007. La evaluación electrónica del pH se basa en la determinación

de la actividad del ion  $H^+$  mediante el uso de un electrodo cuya membrana es sensible al  $H^+$ . Registrando la lectura del potenciómetro una vez estabilizada.

### **Textura (Tex)**

La determinación de textura de las muestras compuestas de suelo se realizó con el método de Hidrómetro de Bouyoucos con modificaciones (Medina y cols. 2007) para la clasificación del suelo según el porcentaje de arena, arcilla y limo que presentan. El porcentaje de arena, se calculó con la fórmula:

$$\%Arena = L\ 40s \pm FC\ (^{\circ}C)$$

Donde:

*L 40s* es la lectura que se toma a los 40 segundos de haber agitado la mezcla de suelo y agua desmineralizada

*FC* es el factor de corrección

$^{\circ}C$  es la temperatura tomada a los 40 segundos de haber agitado la mezcla de suelo y agua desmineralizada

Para el porcentaje de arcilla la fórmula es

$$\%Arcilla = L\ 2hrs \pm FC\ (^{\circ}C)$$

Donde:

*L 2hrs* es la lectura que se toma a las 2 horas de haber reposado la mezcla de suelo y agua desmineralizada

*FC* es el factor de corrección

$^{\circ}C$  es la temperatura tomada a las 2 horas de haber reposado la mezcla de suelo y agua desmineralizada

El porcentaje de limo, es igual al %arena + %arcilla – 100. Obteniendo estos valores, con ayuda del Triángulo de la textura USDA (1970), se determinó la clase textural para cada ensamblaje (compuesta de suelo).

### **Densidad aparente (DA)**

La densidad aparente se determinó por el método de La Probeta (NOM-021-SEMARNAT-2000), utilizando las siguientes fórmulas:

$$peso = (P_{prob} + S) - P_{prob}$$

Donde:

$P_{prob}+S$  es el peso de la probeta con el suelo

$P_{prob}$  es sólo el peso de la probeta

$$Vol = ml = cm^3 = cm^3$$

$$Dap = \frac{P}{V}$$

Donde:

$P$  es el peso del suelo

$V$  es el volumen en  $cm^3$

### **Porosidad (P)**

El porcentaje de porosidad del suelo (Jaramillo 2002) se determinó con la siguiente fórmula:

$$\%Porosidad = 1 - \frac{Dap}{Dr} \cdot 100$$

Donde:

$Dap$  es la densidad aparente

$Dr$  es la densidad real igual a  $2.65g/cm^3$  (valor de referencia de la NOM-021-SEMARNAT-2000)

### **Materia orgánica (MO)**

La materia orgánica se determinó con el método Walkley y Armstrong (1934) el cual consiste en la oxidación húmeda de la muestra de suelo con dicromato de potasio en una solución ácida,

y para determinar el porcentaje se empleó la fórmula para el factor de corrección, con valores de referencia de la NOM-021-SEMARNAT-2000:

$$FC = (1.0N) \cdot \frac{12}{4000} \cdot \frac{1.72}{0.77} \cdot \frac{100}{grS}$$

Donde:

*grS* son los gramos de la muestra de suelo

$$\%MO = 2.5 \left( 1 - \frac{ml FeSO_4muestra}{ml FeSO_4blanco} \right)$$

### **Carbón orgánico (CO)**

Para el porcentaje de carbón orgánico se utilizó la siguiente fórmula

$$\%Corg = \frac{\%MO}{1.724}$$

Donde:

*%MO* es el porcentaje de materia orgánica

## **6.6. Diversidad de plántulas y nodrizas**

Se estimó la diversidad alfa ( $\alpha$ ), considerada como la diversidad de un sitio local; la diversidad beta ( $\beta$ ), como la diferencia de la diversidad gamma ( $\gamma$ ) y la diversidad alfa ( $\beta = \gamma - \alpha$ ); y la diversidad gamma ( $\gamma$ ) como la suma de la diversidad alfa y beta ( $\gamma = \alpha + \beta$ ) (Jost 2006), por ensamblaje (E1, E2, E3) de cada ladera (N, S-E, E, O). Según Whittaker (1960) estos tres índices ( $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\gamma$ ) son considerados un conjunto de componentes aditivos (diversidad aditiva) expresados en las mismas unidades, característica que facilita su comparación. El análisis se calculó con base a la riqueza de especies con el programa RStudio (R Core Team 2022) (Calderón-Patrón y cols. 2012).

## 6.7. Tasa de reclutamiento y mortalidad

Para la tasa de reclutamiento y mortalidad de plántulas de especies arbóreas (< 0.5 m de altura), se realizó el conteo y medición de todas ellas encontradas dentro de las subparcelas de 10 m<sup>2</sup>, en dos muestreos: muestreo 1 (año 2020) y muestreo 2 (año 2021). Las plántulas reclutas, son todos los individuos nuevos de las subparcelas que estuvieron dentro del parámetro de plántula (< 0.5 m de altura) a lo largo del periodo inter muestral (1 año). La mortalidad, son los individuos que no fueron encontrados en el segundo muestreo, después del periodo inter muestral, a causa de la herbivoría, incendios y/o remoción. Las plántulas sobrevivientes, son todos los individuos que fueron contados y medidos en el primer y segundo muestreo luego del periodo inter muestral (Giacomotti y Reynel 2018).

La tasa de reclutamiento se estimó mediante el uso de la siguiente fórmula:

$$r = \left[ \frac{\ln \left( \frac{N_f}{N_s} \right)}{t} \right] * 100$$

Donde:

$r$  es la tasa anual de reclutamiento expresada en porcentaje

$N_f$  es el número de plántulas arbóreas al final del periodo inter muestral

$N_s$  es el número de plántulas sobrevivientes

$t$  es el tiempo transcurrido entre los dos muestreos

$\ln$  es el logaritmo natural

La tasa de mortalidad se estimó mediante el uso de la siguiente fórmula:

$$m = \left[ \frac{\ln \left( \frac{N_0}{N_s} \right)}{t} \right] * 100$$

Donde:

$m$  es la tasa anual de mortalidad expresada en porcentaje

$N_0$  es el número de plántulas arbóreas inicialmente muestreados

$N_s$  es el número de plántulas sobrevivientes

$t$  es el tiempo transcurrido entre los dos muestreos

ln es el logaritmo natural

## 6.8. Análisis estadísticos

Se realizaron modelos lineales generalizados (GLM) que evaluaron la asociación del reclutamiento, la abundancia y diversidad de las plántulas ( $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\gamma$ ), con el disturbio, (FID, Cob), el suelo (pH, Tex, DA, P, MO y CO) y el nodricismo (abundancia y diversidad).

Adicionalmente, se realizó una regresión logística para determinar si la presencia de cada una de las especies de plántulas arbóreas (*Prunus serotina*, *Quercus crassipes*, *Pinus montezumae*, *Salix oxylepis*, *Abies religiosa*, *Pinus pseudostrobus*, *Arbutus xalapensis*) estuvo determinada por el disturbio (bajo, medio, alto), la ubicación de la plántula (claro / dosel) y las nodrizas (presencia / ausencia). Para tales fines, en este análisis se incluyó la categorización del disturbio como bajo, medio y alto, tomando en cuenta el porcentaje de cada clase de uso de suelo (bosque continuo, bosque discontinuo y no forestal) obtenido de la descripción de uso de suelo mediante una clasificación visual supervisada de imágenes Landat 5, analizadas con el programa ArcGIS v. 10.4 (ESRI 2018): disturbio bajo, correspondió a ensamblajes con 100% de vegetación continua; disturbio alto representó a ensamblajes con una dominancia de cubierta no forestal (>50%); y disturbio intermedio se trató de ensamblajes con una mezcla de parches de diferentes tipos de cobertura.

Todos los modelos fueron evaluados con el Criterio de Información de Akaike (AICc) (Hurvich y Tsai 1989), y la significancia estadística de cada uno, mediante un Análisis de Varianza (ANOVA). Además, se estimó el Coeficiente de determinación ajustado ( $r^2$ ) para evaluar la fuerza de la relación lineal entre las variables, representada por un valor de entre 0.0 y 1.0, donde el valor cercano a 1.0 indica un ajuste perfecto del modelo; mientras que un valor cercano a 0.0 indica que el cálculo no logra modelar los datos con precisión en absoluto (Granger y Newbold 1976).

## **7. RESULTADOS**

### **7.1. Disturbio**

El Factor de Impacto de Disturbio fue más alto en E3 de las laderas Norte (167.65), Este (234.76) y Oeste (64.36), mientras que, en la ladera Sur-Este se encontró en E2 (66.33). Los valores más bajos de FID se detectaron en E1 en las laderas Norte (70.57), Sur-Este (35.84) y Oeste (23.97), y en E2 (83.52) de la ladera Este.

En cuanto al porcentaje de cobertura arbórea (Cob), los valores más altos se presentan en los sitios E1 de todas las laderas, en tanto que, la menor cobertura se observó en E2 de la ladera Norte y Oeste, así como en E3 de la ladera Sur-Este y Este, siendo en esta última donde se presenta el valor más bajo (35%) (Tabla 1).

### **7.2. Características fisicoquímicas del suelo**

El pH osciló desde 4.10 hasta 4.87, presentándose el pH más alto en E2 de la ladera Norte (4.87), en E3 de las laderas Sur-Este, Este y Oeste (4.82, 4.46, 4.77, respectivamente). La textura del suelo fue areno francosa (Ac), franco arenosa (Ca) y arenosa (A) (Tabla 1).

La densidad aparente (DA;  $\text{g/cm}^3$ ) varió en todos los ensamblajes, con valores de 0.78 – 1.13  $\text{g/cm}^3$ . El valor más bajo se encontró en E1 de la ladera Norte (0.78  $\text{g/cm}^3$ ) y el más alto en E3 de la ladera Este y E1 de la ladera Oeste (1.13  $\text{g/cm}^3$ ). El porcentaje de porosidad (P) fue de 57.24% en E3 de la ladera Este, a 70.52% en E1 de la ladera Norte. Por su parte, el porcentaje de materia orgánica (MO), osciló desde 0.52% en E3 de la ladera Oeste, hasta 1.41% en E1 de la ladera Norte. Finalmente, el porcentaje de carbono orgánico (CO) varió de 0.30% en E3 de la ladera Oeste, a 0.82% en E1 de la ladera Norte (Tabla 1).

**Tabla 1.** Factor de Impacto de Disturbio (FID), porcentaje de cobertura arbórea (Cob) y características fisicoquímicas del suelo por ensamblaje (ensamblaje 1, E1; ensamblaje 2, E2; ensamblaje 3, E3) en las cuatro laderas (Norte, N; Sur-Este, SE; Este, E; Oeste, O) del Parque Nacional La Malinche. pH = potencial de Hidrógeno, Tex= textura, DA = densidad aparente (g/cm<sup>3</sup>), P = porcentaje de porosidad (%), MO = porcentaje de materia orgánica (%), CO = porcentaje de carbono orgánico (%), Ac = areno francosa, Ca = franco arenosa, A = arenosa. Los promedios en negrita son los más altos por ladera.

Ladera	Ensamblaje	FID	Cob	pH	Suelo				
					Tex	DA	P	MO	CO
N	E1	70.57	<b>61.00</b>	4.10	Ac	0.78	<b>70.52</b>	<b>1.41</b>	<b>0.82</b>
N	E2	96.65	42.50	<b>4.87</b>	Ca	0.95	64.29	0.95	0.55
N	E3	<b>167.65</b>	57.25	4.75	Ac	<b>1.04</b>	60.58	0.87	0.51
SE	E1	35.84	<b>83.00</b>	4.57	Ca	0.92	<b>65.47</b>	0.77	0.44
SE	E2	<b>66.33</b>	66.50	4.67	Ac	<b>1.01</b>	61.94	<b>0.98</b>	<b>0.57</b>
SE	E3	45.69	39.50	<b>4.82</b>	Ac	0.97	63.52	0.84	0.49
E	E1	91.58	<b>74.50</b>	4.18	Ca	0.91	<b>65.71</b>	<b>0.90</b>	<b>0.52</b>
E	E2	83.53	45.00	4.17	A	1.00	62.19	0.87	0.51
E	E3	<b>234.76</b>	35.00	<b>4.46</b>	A	<b>1.13</b>	57.24	0.77	0.44
O	E1	23.97	<b>71.50</b>	4.59	A	<b>1.13</b>	57.25	0.58	0.34
O	E2	57.50	39.75	4.63	A	1.10	58.65	<b>0.63</b>	<b>0.37</b>
O	E3	<b>64.36</b>	42.50	<b>4.77</b>	A	1.09	<b>58.77</b>	0.52	0.30



### 7.3. Diversidad y abundancia

#### 7.3.1. Plántulas

La mayor abundancia se encontró en las laderas Este y Oeste en E2 (32 y 18 plántulas respectivamente), mientras que la menor abundancia se presentó en la ladera Este en E1 con cero plántulas (Tabla 2).

Se registraron siete especies de plántulas arbóreas (*Prunus serotina*, *Quercus crassipes*, *Pinus montezumae*, *Salix oxylepis*, *Abies religiosa*, *Pinus pseudostrobus*, *Arbutus xalapensis*) (Figura 6). La diversidad aditiva mostró la mayor diversidad alfa en E2 de las laderas Norte con 1.7 especies, mientras que, para la ladera Este, se registraron 2.3 especies en E3. Respecto a la diversidad beta ( $\beta$ , recambio de especies), el valor mayor se identificó en la ladera Este con tres especies (*Prunus serotina*, *Quercus crassipes*, *Pinus montezumae*) en E2. Por último, la mayor diversidad gamma ( $\gamma$ ) fue de cuatro especies en la ladera Este en E2 (*Prunus serotina*, *Quercus crassipes*, *Pinus montezumae*, *Abies religiosa*) y en E3 (*Prunus serotina*, *Quercus crassipes*, *Pinus montezumae*, *Pinus pseudostrobus*) (Tabla 2).

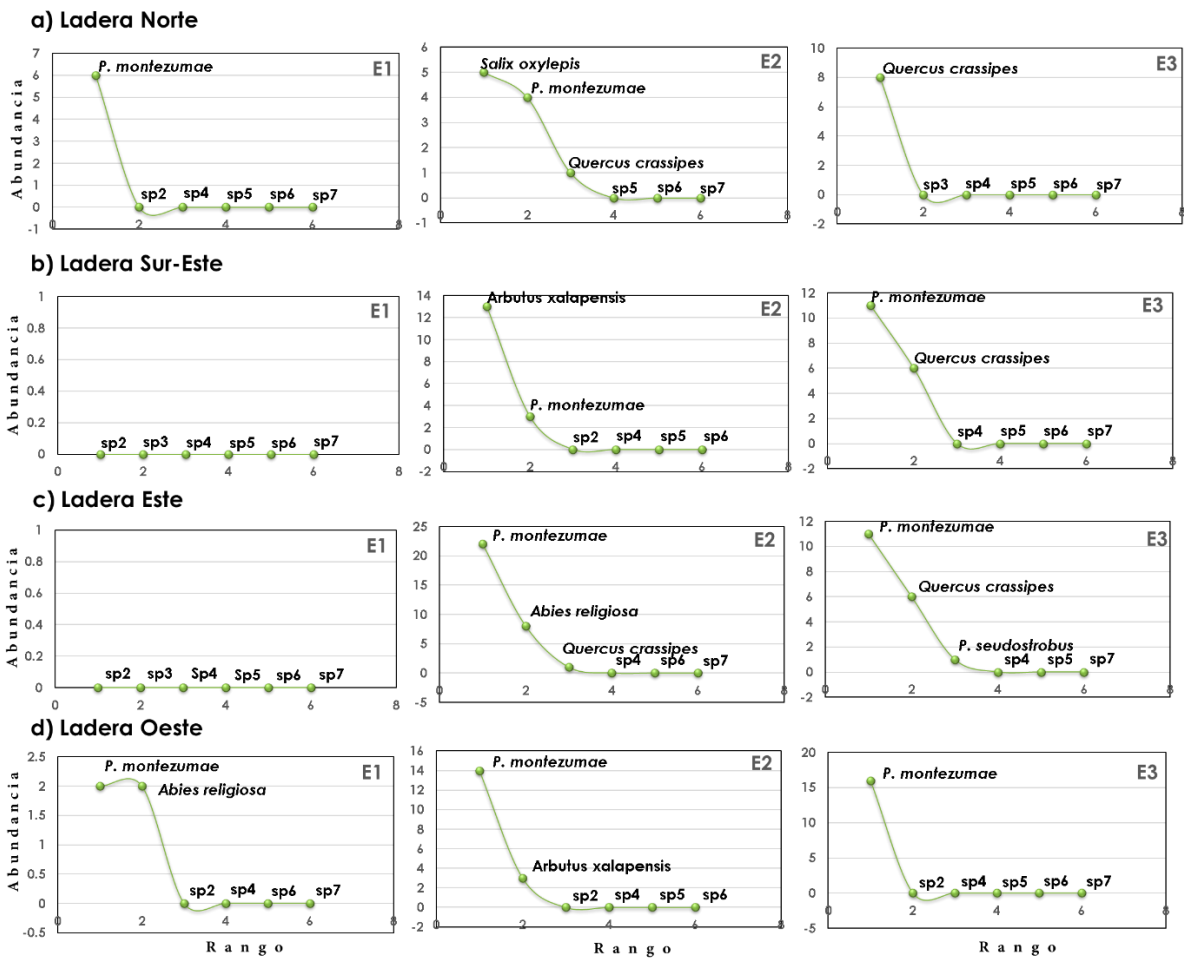


**Figura 6.** Plántulas de especies arbóreas: (sp1) *Prunus serotina*, (sp2) *Quercus crassipes*, (sp3) *Pinus montezumae*, (sp4) *Salix oxylepis*, (sp5) *Abies religiosa*, (sp6) *Pinus pseudostrobus*, (sp7) *Arbutus xalapensis*.

**Tabla 2.** Abundancia y diversidad aditiva de plántulas arbóreas por ensamblaje (ensamblaje 1, E1; ensamblaje 2, E2; ensamblaje 3, E3) en las cuatro laderas (Norte, N; Sur-Este, SE; Este, E; Oeste, O) del Parque Nacional La Malinche.  $\alpha$  = diversidad alfa,  $\beta$  = diversidad beta,  $\gamma$  = diversidad gamma. Los valores en negrita son los más altos de abundancia y diversidad aditiva.

Ladera	Ensamblaje	Abundancia	Diversidad aditiva		
			$\alpha$	$\beta$	$\gamma$
N	E1	8	1.0	1.0	2.0
N	E2	10	<b>1.7</b>	1.3	3.0
N	E3	<b>15</b>	1.0	1.0	2.0
SE	E1	2	1.0	0.0	1.0
SE	E2	16	1.5	0.5	2.0
SE	E3	<b>17</b>	1.3	0.7	2.0
E	E1	0	0.0	0.0	0.0
E	E2	<b>32</b>	1.0	<b>3.0</b>	<b>4.0</b>
E	E3	21	<b>2.3</b>	1.7	<b>4.0</b>
O	E1	4	1.3	0.7	2.0
O	E2	<b>18</b>	1.5	1.5	3.0
O	E3	16	1.0	0.0	1.0

En cuanto al rango-abundancia de las especies de plántulas arbóreas, *Pinus montezumae* fue la especie con mayor abundancia en la mayoría de los ensamblajes, excepto en los ensamblajes E3 de la ladera Norte y en E1 de las laderas Sur-Este y Este (Figura 7).

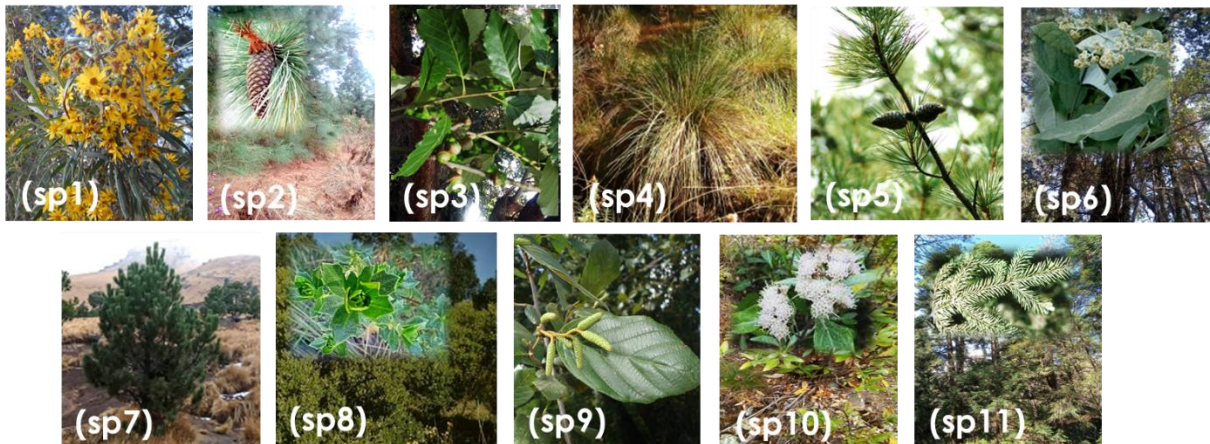


**Figura 7.** Rango abundancia de especies de plántulas arbóreas por ensamblaje (ensamblaje 1, E1; ensamblaje 2, E2; ensamblaje 3, E3) en las cuatro laderas (Norte, N; Sur-Este, SE; Este, E; Oeste, O) del Parque Nacional La Malinche. (sp1) *Prunus serotina*, (sp2) *Quercus crassipes*, (sp3) *Pinus montezumae*, (sp4) *Salix oxylepis*, (sp5) *Abies religiosa*, (sp6) *Pinus pseudostrobus*, (sp7) *Arbutus xalapensis*.

### 7.3.2. Nodricismo

Se registraron 11 especies nodrizas (*Senecio cinerarioides*, *Pinus montezumae*, *Quercus crassipes*, *Muhlenbergia macroura*, *Pinus leiophylla*, *Buddleia cordata*, *Pinus hartwegii*, *Baccharis conferta*, *Alnus jorullensis*, *Ageratina glabrata*, *Abies religiosa*) (Figura 8). De éstas, la abundancia fue mayor en E2 de la ladera Sur-Este, Este y Oeste (16, 13 y 13 plántulas respectivamente), mientras que, la menor abundancia fue de cero en E1 en la ladera Este (Tabla 3).

La diversidad aditiva de nodrizas, mostró que la mayor diversidad alfa ( $\alpha$ ) fue de 1.7 especies en E3 de la ladera Este y en E2 de la ladera Oeste. La mayor diversidad beta ( $\beta$ , recambio de especies) se encontró en E3 de la ladera Este (2.3 especies), así como la mayor diversidad gamma ( $\gamma$ ) con cuatro especies en E3 de la ladera Este (Tabla 3).

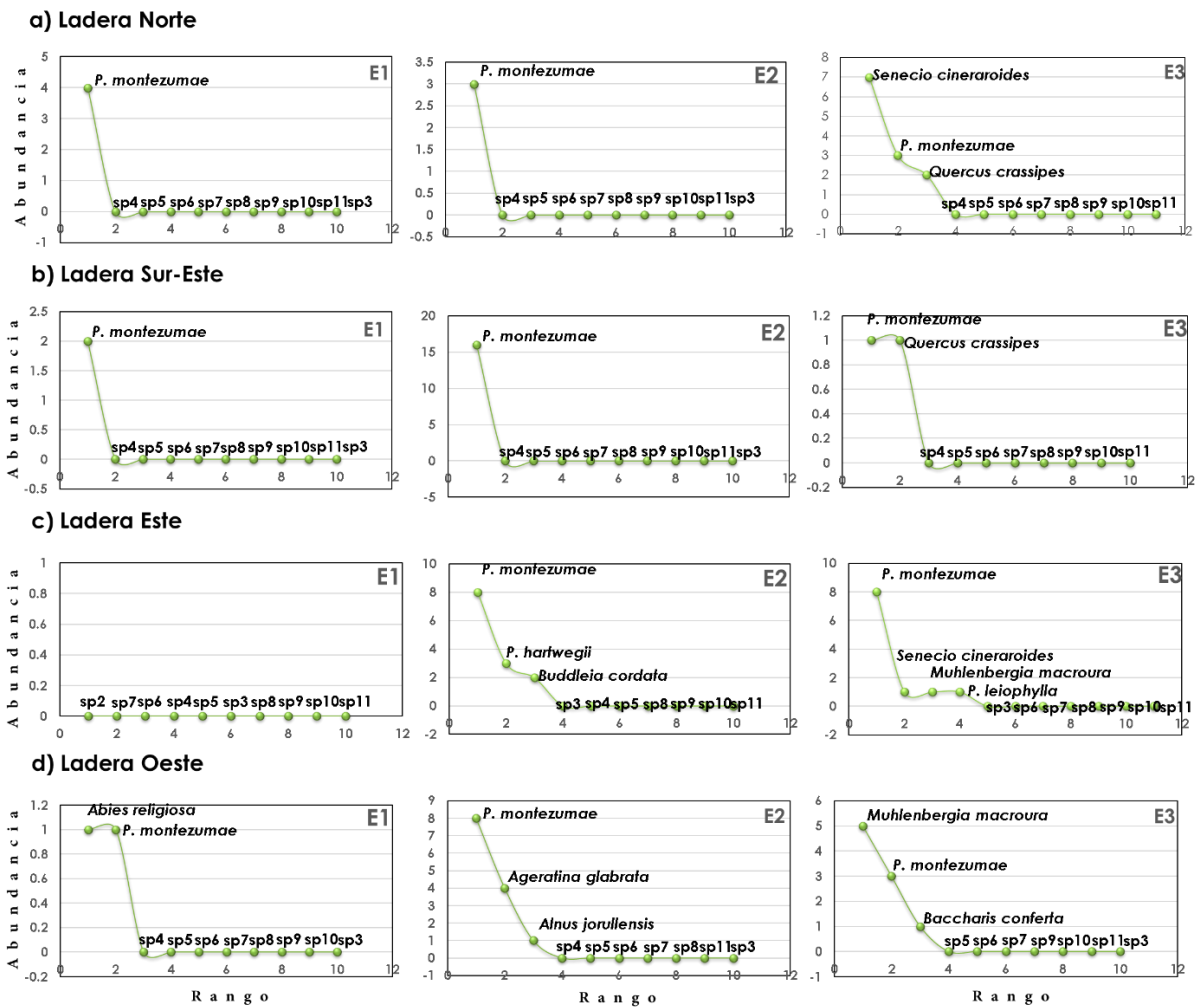


**Figura 8.** Especies nodrizas: (sp1) *Senecio cinerarioides*, (sp2) *Pinus montezumae*, (sp3) *Quercus crassipes*, (sp4) *Muhlenbergia macroura*, (sp5) *Pinus leiophylla*, (sp6) *Buddleia cordata*, (sp7) *Pinus hartwegii*, (sp8) *Baccharis conferta*, (sp9) *Alnus jorullensis*, (sp10) *Ageratina glabrata*, (sp11) *Abies religiosa*.

**Tabla 3.** Abundancia y diversidad aditiva de especies nodrizas por ensamblaje (ensamblaje 1, E1; ensamblaje 2, E2; ensamblaje 3, E3) en las cuatro laderas (Norte, N; Sur-Este, SE; Este, E; Oeste, O) del Parque Nacional La Malinche.  $\alpha$  = diversidad alfa,  $\beta$  = diversidad beta,  $\gamma$  = diversidad gamma. Los valores en negrita son los más altos de abundancia y diversidad aditiva.

Ladera	Ensamblaje	Abundancia	Diversidad aditiva		
			$\alpha$	$\beta$	$\gamma$
N	E1	4	1.0	0.0	1.0
N	E2	3	0.0	0.0	0.0
N	E3	<b>12</b>	1.3	1.7	3.0
<b>SE</b>	E1	2	0.0	0.0	0.0
<b>SE</b>	E2	<b>16</b>	1.0	1.0	2.0
<b>SE</b>	E3	2	0.0	0.0	0.0
<b>E</b>	E1	0	0.0	0.0	0.0
<b>E</b>	E2	<b>13</b>	1.4	1.6	3.0
<b>E</b>	E3	11	<b>1.7</b>	<b>2.3</b>	<b>4.0</b>
<b>O</b>	E1	2	0.0	0.0	0.0
<b>O</b>	E2	<b>13</b>	<b>1.7</b>	1.3	3.0
<b>O</b>	E3	9	1.3	1.7	3.0

El rango-abundancia de las especies nodrizas identificó como la especie más abundante a *Pinus montezumae*, la cual estuvo presente en la mayoría de los ensamblajes de las cuatro laderas, excepto en E1 de la ladera Este (Figura 9).



**Figura 9.** Rango abundancia de especies nodrizas por ensamblaje (ensamblaje 1, E1; ensamblaje 2, E2; ensamblaje 3, E3) en las cuatro laderas (N, SE, E, O) del Parque Nacional La Malinche. (sp1) *Senecio cinerarioides*, (sp2) *Pinus montezumae*, (sp3) *Quercus crassipes*, (sp4) *Muhlenbergia macrooura*, (sp5) *Pinus leiophylla*, (sp6) *Buddleia cordata*, (sp7) *Pinus hartwegii*, (sp8) *Baccharis conferta*, (sp9) *Alnus jorullensis*, (sp10) *Ageratina glabrata*, (sp11) *Abies religiosa*.

#### 7.4. Tasa de reclutamiento y mortalidad

Las mayores tasas de reclutamiento se registraron en los ensamblajes: E1 (423.41 %) y E3 (357.34 %) de la ladera Sur-Este, y E3 (327.84 %) de la ladera Este. Por otra parte, en E2 de la ladera Sur-Este y E1 de la ladera Este, no hubo reclutamiento (0.00 %) (Tabla 4). La mayor tasa



de mortalidad se registró en E1 (138.63 %) de la ladera Oeste, y la menor en E2 de las laderas Norte y Sur-Este, así como en E1 de las laderas Sur-Este y Este (0.00 %) (Tabla 4).

**Tabla 4.** Tasa de reclutamiento y mortalidad de plántulas arbóreas por ensamblaje (ensamblaje 1, E1; ensamblaje 2, E2; ensamblaje 3, E3) en las cuatro laderas (Norte, N; Sur-Este, SE; Este, E; Oeste, O) del Parque Nacional La Malinche.  $N_0$  = número de plántulas del 1er muestreo,  $N_m$  = número de plántulas muertas,  $N_s$  = número de plántulas sobrevivientes,  $N_r$  = número de plántulas reclutadas,  $N_f$  = número de plántulas de la población final,  $M$  = tasa de mortalidad expresada en porcentaje (%),  $R$  = tasa de reclutamiento expresada en porcentaje (%). Los porcentajes en negritas son los más altos de cada ladera.

Ladera	Ensamblaje	$N_0$	$N_m$	$N_s$	$N_r$	$N_f$	M	R
N	E1	8	5	3	2	5	98.08	51.08
N	E2	10	0	10	71	81	0.00	<b>209.19</b>
N	E3	15	3	12	25	37	22.31	112.60
SE	E1	2	0	2	136	138	0.00	<b>423.41</b>
SE	E2	16	0	16	0	16	0.00	0.00
SE	E3	17	6	11	381	392	43.53	357.34
E	E1	0	0	0	5	5	0.00	0.00
E	E2	31	5	26	11	37	17.59	35.28
E	E3	21	6	15	383	398	33.65	<b>327.84</b>
O	E1	4	3	1	1	2	138.63	69.31
O	E2	18	8	10	37	47	58.78	<b>154.76</b>
O	E3	16	8	8	8	16	69.31	69.31



## 7.5. Análisis estadísticos

Los modelos lineales generalizados construidos para determinar el efecto del disturbio (FID y Cob) sobre la diversidad aditiva y el reclutamiento de las plántulas arbóreas (R), mostraron una relación estadísticamente significativa entre el reclutamiento y disturbio (modelo cuatro;  $R \sim \text{FID} + \text{Cob}$ ;  $p = 2.2\text{e-}16$ ) (Tabla 5, Anexo 1).

**Tabla 5.** Modelos lineales generalizados de la diversidad aditiva de plántulas arbóreas y el reclutamiento (R), en función al Factor de Impacto de Disturbio (FID) y el porcentaje de cobertura arbórea (Cob).  $r^2$  = coeficiente de determinación, g. l. = grados de libertad, AICc = Criterio de Información de Akaike corregido (Hurvich y Tsai 1989), ANOVA = Análisis de Varianza,  $\alpha$  = diversidad alfa,  $\beta$  = diversidad beta,  $\gamma$  = diversidad gamma, plan = plántulas, NS = no significativo. Letras en negrita indican la significancia estadística ( $p = 0.001^*$ ).

	<b>Modelo</b>	<b><math>r^2</math></b>	<b>g. l.</b>	<b>AICc</b>	<b>ANOVA</b>
1	$\alpha_{\text{plan}} \sim \text{FID} + \text{Cob}$	0.08	3	37.69	NS
2	$\beta_{\text{plan}} \sim \text{FID} + \text{Cob}$	0.04	3	39.96	NS
3	$\gamma_{\text{plan}} \sim \text{FID} + \text{Cob}$	0.05	3	48.48	NS
4	<b><math>R \sim \text{FID} + \text{Cob}</math></b>	<b>0.31</b>	<b>3</b>	<b>1492.47</b>	<b>***</b>

Los GLMs en relación a las propiedades fisicoquímicas del suelo, resolvieron una relación estadísticamente significativa entre la diversidad beta ( $\beta$ ) y gamma ( $\gamma$ ) de plántulas arbóreas con el carbono orgánico (CO) (modelo dos;  **$\beta_{\text{plan}} \sim \text{pH} + \text{Tex} + \text{DA} + \text{P} + \text{MO} + \text{CO}$** ,  $p = 0.0150$ ; modelo tres;  **$\gamma_{\text{plan}} \sim \text{pH} + \text{Tex} + \text{DA} + \text{P} + \text{MO} + \text{CO}$** ,  $p = 0.003$ ). En cuanto al reclutamiento, también hubo relación estadísticamente significativa con todas las propiedades fisicoquímicas del suelo (modelo cuatro;  **$R \sim \text{pH} + \text{Tex} + \text{DA} + \text{P} + \text{MO} + \text{CO}$** ,  $p = 0.0003$ ) (Tabla 6, Anexo 2).

**Tabla 6.** Modelos lineales generalizados de la diversidad aditiva de plántulas arbóreas y el reclutamiento (R), en función a las propiedades fisicoquímicas de suelo.  $r^2$  = coeficiente de determinación, g. l. = grados de libertad, AICc = Criterio de Información de Akaike corregido (Hurvich y Tsai 1989), ANOVA = Análisis de Varianza,  $\alpha$  = diversidad alfa,  $\beta$  = diversidad beta,  $\gamma$  = diversidad gamma, plan = plántulas, NS = no significativo, pH = potencial de Hidrógeno, Tex= textura, DA = densidad aparente ( $\text{g}/\text{cm}^3$ ), P = porcentaje de porosidad (%), MO = porcentaje de materia orgánica (%), CO = porcentaje de carbono orgánico (%). Letras en negrita indican la significancia estadística ( $p = 0.001^*$ ).

	<b>Modelo</b>	<b><math>r^2</math></b>	<b>g. l.</b>	<b>AICc</b>	<b>ANOVA</b>
1	$\alpha_{\text{plan}} \sim \text{pH} + \text{Tex} + \text{DA} + \text{P} + \text{MO} + \text{CO}$	0.46	8	90.09	NS
2	<b><math>\beta_{\text{plan}} \sim \text{pH} + \text{Tex} + \text{DA} + \text{P} + \text{MO} + \text{CO}</math></b>	<b>0.92</b>	<b>8</b>	<b>85.66</b>	<b>*</b>
3	<b><math>\gamma_{\text{plan}} \sim \text{pH} + \text{Tex} + \text{DA} + \text{P} + \text{MO} + \text{CO}</math></b>	<b>0.74</b>	<b>8</b>	<b>94.45</b>	<b>**</b>
4	<b><math>\mathbf{R} \sim \text{pH} + \text{Tex} + \text{DA} + \text{P} + \text{MO} + \text{CO}</math></b>	<b>0.70</b>	<b>8</b>	<b>744.59</b>	<b>***</b>

La asociación de la diversidad y reclutamiento de plántulas con la diversidad aditiva de nodrizas, mostró relaciones estadísticamente significativas entre el reclutamiento de plántulas (R) y la diversidad alfa ( $\alpha$ ) y beta ( $\beta$ ) de las nodrizas (modelo cuatro;  **$\mathbf{R} \sim \alpha_{\text{nod}} + \beta_{\text{nod}} + \gamma_{\text{nod}}$** ,  $p = 0.0001$ ) (Tabla 7, Anexo 3).

**Tabla 7.** Modelos lineales generalizados del reclutamiento (R) y la diversidad aditiva de plántulas arbóreas, en función a la diversidad aditiva de las especies nodrizas.  $r^2$  = coeficiente de determinación, g. l. = grados de libertad, AICc = Criterio de Información de Akaike corregido (Hurvich y Tsai 1989), ANOVA = Análisis de Varianza,  $\alpha$  = diversidad alfa,  $\beta$  = diversidad beta,  $\gamma$  = diversidad gamma, plan = plántulas, nod = nodrizas, NS = no significativo. Letras en negrita indican la significancia estadística ( $p = 0.001^*$ ).

	<b>Modelo</b>	<b><math>r^2</math></b>	<b>g.l.</b>	<b>AICc</b>	<b>ANOVA</b>
1	$\alpha_{\text{plan}} \sim \alpha_{\text{nod}} + \beta_{\text{nod}} + \gamma_{\text{nod}}$	0.05	3	37.92	NS
2	$\beta_{\text{plan}} \sim \alpha_{\text{nod}} + \beta_{\text{nod}} + \gamma_{\text{nod}}$	0.02	3	40.18	NS
3	$\gamma_{\text{plan}} \sim \alpha_{\text{nod}} + \beta_{\text{nod}} + \gamma_{\text{nod}}$	0.03	3	48.76	NS
4	<b><math>\mathbf{R} \sim \alpha_{\text{nod}} + \beta_{\text{nod}} + \gamma_{\text{nod}}</math></b>	<b>0.01</b>	<b>3</b>	<b>2097.26</b>	<b>***</b>

En todos los modelos de la abundancia de plántulas arbóreas se detectó significancia estadística: modelo uno (**Ab\_plan ~ FID + Cob**,  $p = 0.009$ ); modelo dos, con sólo la textura y el porcentaje de materia orgánica del suelo (**Ab\_plan ~ pH + Tex + DA + P + MO + CO**,  $p = 0.005$ ); modelo tres, con la diversidad alfa y beta de las nodrizas (**Ab\_plan ~  $\alpha_{\text{nod}}$  +  $\beta_{\text{nod}}$  +  $\gamma_{\text{nod}}$** ,  $p = 0.0001$ ); y modelo cuatro, con la abundancia de nodrizas (**Ab\_plan ~ Ab\_nod**,  $p = 7.022e-10$ ) (Tabla 8, Anexo 4).

**Tabla 8.** Modelos lineales generalizados de la abundancia de plántulas arbóreas (Ab\_plan) en relación al disturbio, las propiedades fisicoquímicas del suelo, la abundancia (Ab\_nod) y diversidad aditiva de especies nodrizas (nod). FID = Factor de Impacto de Disturbio, Cob = porcentaje de cobertura arbórea (%), pH = potencial de hidrógeno, Tex = textura, DA = densidad aparente ( $\text{g}/\text{cm}^3$ ), P = porcentaje de porosidad (%), MO = porcentaje de materia orgánica (%), CO = porcentaje de carbono orgánico (%),  $\alpha$  = diversidad alfa,  $\beta$  = diversidad beta,  $\gamma$  = diversidad gamma,  $r^2$  = coeficiente de determinación, g. l. = grados de libertad, AICc = Criterio de Información de Akaike corregido (Hurvich y Tsai 1989), ANOVA = Análisis de Varianza. Letras en negrita indican la significancia estadística ( $p = 0.001$  \*).

	<b>Modelo</b>	<b><math>r^2</math></b>	<b>g. l.</b>	<b>AICc</b>	<b>ANOVA</b>
1	<b>Ab_plan ~ FID + Cob</b>	<b>0.51</b>	<b>3</b>	<b>95.92</b>	<b>**</b>
2	<b>Ab_plan ~ pH + Tex + DA + P + MO + CO</b>	<b>0.57</b>	<b>8</b>	<b>145.83</b>	<b>**</b>
3	<b>Ab_plan ~ <math>\alpha_{\text{nod}}</math> + <math>\beta_{\text{nod}}</math> + <math>\gamma_{\text{nod}}</math></b>	<b>0.48</b>	<b>3</b>	<b>97.86</b>	<b>***</b>
4	<b>Ab_plan ~ Ab_nod</b>	<b>0.47</b>	<b>2</b>	<b>94.93</b>	<b>***</b>

En cuanto a las regresiones logísticas, se encontraron cinco asociaciones de la presencia de cuatro especies con las nodrizas y/o con el nivel de disturbio (*Prunus serotina*, *Quercus crassipes*, *Arbutus xalapensis* y *Salix oxylepis*) (ver Tabla 9).

**Tabla 9.** Regresiones logísticas de las especies de plántulas arbóreas. Las variables explicativas fueron el nivel de disturbio (ND), ubicación de las plántulas (bajo dosel/sin dosel; Ubicación) y las nodrizas.  $r^2$  = coeficiente de determinación, g. l. = grados de libertad, AICc = Criterio de Información de Akaike corregido (Hurvich y Tsai 1989), ANOVA = Análisis de Varianza, NS = no significativo. Letras en negrita indican la significancia estadística ( $p = 0.001$  \*).

	<b>Modelo</b>	<b><math>r^2</math></b>	<b>g. l.</b>	<b>AICc</b>	<b>ANOVA</b>
1	<i>Prunus serotina</i> ~ ND	0.00	3	42.72	NS
2	<i>Prunus serotina</i> ~ Ubicación	0.09	2	37.14	NS
<b>3</b>	<b><i>Prunus serotina</i> ~ Nodrizas</b>	<b>0.25</b>	<b>2</b>	<b>31.26</b>	<b>**</b>
<b>4</b>	<b><i>Quercus crassipes</i> ~ ND</b>	<b>0.20</b>	<b>3</b>	<b>38.48</b>	<b>*</b>
5	<i>Quercus crassipes</i> ~ Ubicación	0.00	2	43.98	NS
6	<i>Quercus crassipes</i> ~ Nodrizas	0.00	2	43.98	NS
7	<i>Pinus montezumae</i> ~ ND	0.02	3	66.35	NS
8	<i>Pinus montezumae</i> ~ Ubicación	0.00	2	65.37	NS
9	<i>Pinus montezumae</i> ~ Nodrizas	0.00	2	65.37	NS
<b>10</b>	<b><i>Salix oxylepis</i> ~ ND</b>	<b>0.27</b>	<b>3</b>	<b>18.60</b>	<b>**</b>
11	<i>Salix oxylepis</i> ~ Ubicación	0.00	2	20.89	NS
12	<i>Salix oxylepis</i> ~ Nodrizas	0.00	2	20.89	NS
13	<i>Abies religiosa</i> ~ ND	0.13	3	26.08	NS
14	<i>Abies religiosa</i> ~ Ubicación	0.02	2	26.35	NS
15	<i>Abies religiosa</i> ~ Nodrizas	0.02	2	26.35	NS
16	<i>Pinus pseudostrobus</i> ~ ND	0.23	3	14.03	NS
17	<i>Pinus pseudostrobus</i> ~ Ubicación	0.14	2	12.58	NS
18	<i>Pinus pseudostrobus</i> ~ Nodrizas	0.14	2	12.58	NS
<b>19</b>	<b><i>Arbutus xalapensis</i> ~ ND</b>	<b>0.31</b>	<b>3</b>	<b>21.99</b>	<b>**</b>
20	<i>Arbutus xalapensis</i> ~ Ubicación	0.02	2	26.35	NS
<b>21</b>	<b><i>Arbutus xalapensis</i> ~ Nodrizas</b>	<b>0.19</b>	<b>2</b>	<b>22.35</b>	<b>*</b>

## 8. DISCUSIÓN

A diferencia de lo que se esperaba, los resultados rechazan la hipótesis de disturbio intermedio (Connell 1978), esto puede deberse a la heterogeneidad del PNLM conferida por el gradiente altitudinal y la orientación de las laderas (López-Gómez y cols. 2012), factores no medidos en este trabajo; o bien, por la alta dominancia de *P. montezumae*. Sin embargo, los resultados

indican que, a pesar del decreto de Área Natural Protegida, el disturbio antropogénico influye en el reclutamiento. En total, se registraron siete especies de plántulas arbóreas y once especies nodrizas en el sitio de estudio, de las cuales, *P. montezumae* fue la más abundante en ambos casos. Este resultado se explica por el rango altitudinal en el que se realizó el muestreo, en el cual se esperaba la mayor dominancia de esta especie, además, debido a su afinidad pionera en la sucesión ecológica, esta conífera persiste en sitios con disturbio de bajo y mediano impacto (Díaz-Hernández y cols. 2020), lo que posiblemente influyó en los resultados obtenidos.

Por otro lado, se encontraron relaciones estadísticamente significativas entre el reclutamiento de plántulas arbóreas y los parámetros fisicoquímicos del suelo; también, el disturbio (FID, Cob) se asoció positivamente con la abundancia y el reclutamiento de plántulas arbóreas, mientras que, con la diversidad aditiva no se encontró ninguna relación. Además, la abundancia de plántulas arbóreas aumentó conforme la abundancia de especies nodrizas, y la presencia de cuatro especies de plántulas arbóreas (*Prunus serotina*, *Quercus crassipes*, *Salix oxylepis* y *Arbutus xalapensis*) estuvo asociada con las nodrizas y con el nivel de disturbio, lo que demuestra la importancia del nodricismo para el establecimiento de plántulas arbóreas, y que la afinidad sucesional puede determinar el establecimiento en suelos perturbados (Xue y cols. 2014).

Ya se ha reportado que los suelos se degradan como una consecuencia del disturbio, y esto afecta al establecimiento de especies vegetales (Xue y cols. 2014; Johnston y Johnston 2004). En la mayoría de los ensamblajes de este trabajo, se observó un patrón similar al que se propuso en la predicción basada en el gradiente de disturbio, es decir: en ensamblajes con mayor FID, se encontraría (a) una disminución del porcentaje de materia orgánica (MO), carbono orgánico (CO), y porcentaje de porosidad (P); así como (b) un aumento de la densidad aparente (DA) y del pH. Una posible explicación a lo encontrado en las propiedades fisicoquímicas del suelo es que todos estos ensamblajes presentaron evidencia de incendios recientes, así como de pastoreo y tala, lo que podría indicar una fuerte afectación en la degradación del suelo, limitando la disponibilidad de recursos edáficos para el establecimiento de las plántulas arbóreas. En relación con esto, Scharenbroch y cols. (2005) encontraron en suelos de parques urbanos recientemente

incendiados, un aumento de DA y pH y un decremento de MO, lo que coincide con los resultados que se obtuvieron en el presente trabajo.

Pocas características del suelo se asociaron con la diversidad de plántulas arbóreas en esta investigación, únicamente la diversidad beta y gamma se relacionaron positivamente con el porcentaje de CO, es decir conforme aumentó el CO, el reclutamiento y la diversidad regional de plántulas arbóreas incrementó. Esto puede deberse al importante papel del CO en el reemplazo de individuos, ya que este es un regulador del clima, mantiene la fertilidad del suelo, retiene el agua y conserva la diversidad de organismos edáficos que benefician la germinación y el crecimiento de las plántulas arbóreas (Balbontín y cols. 2009), condiciones que favorecen el establecimiento de distintas especies y evitan la sobre dominancia de unas cuantas (Muñoz-Rojas 2018; Muñoz-Rojas y cols. 2021). Esta propuesta se soporta con la asociación de la diversidad y el aumento de CO de bosques templados mexicanos, reportado por Cruz-Flores y Etchevers–Barra (2011). Otro factor de suma importancia para la presencia de CO en el suelo, es la presencia de micorrizas en el suelo, participando con la germinación y promoviendo un mejor establecimiento de las plántulas arbóreas (Baar y cols. 1999).

La hipótesis de disturbio intermedio de Connell (1978), predice que en los extremos del disturbio (i.e. alto y bajo) la diversidad disminuye. En sitios con disturbio bajo se promueve una baja diversidad debido a la exclusión competitiva de especies no dominantes, mientras que, el disturbio alto causa la pérdida de especies que no colonizan rápidamente, es decir especies tolerantes a la sombra. Así que, el disturbio intermedio tiene las condiciones que favorecen la diversidad de especies, por ser la transición entre el disturbio bajo y alto, manteniendo un balance entre las especies altamente competitivas y las colonizadoras (Wilkinson 1999).

Se registraron niveles altos de diversidad aditiva de plántulas arbóreas ( $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\gamma$ ) en E2, en la mayoría de los casos; sin embargo, los GLM's no detectaron asociaciones con el FID, posiblemente por la alta dominancia de *Pinus montezumae*, situación que puede estar enmascarando el efecto del disturbio. Sin embargo, es importante resaltar que debido a la afinidad sucesional pionera de *Pinus montezumae*, su presencia no es esperable en sitios con

disturbio bajo (Díaz-Hernández y cols. 2020), no obstante, esta condición no se observó en mi estudio, pues esta conífera se presentó en todos los ensamblajes muestreados.

El mayor número de plántulas arbóreas se encontró en ensamblajes con alto FID y bajo porcentaje de cobertura arbórea y MO, lo que pueden explicarse por la rápida colonización de especies pioneras en sitios perturbados, las cuales son beneficiadas por los incendios de baja intensidad y frecuencia, así como por áreas con baja cobertura de dosel (Ocampo-Zuleta y Bravo 2019; Ramírez-Marcial y cols. 2001). Este resultado se puede comparar con el trabajo realizado por Peña-Ramírez y Bonfil (2003), quienes analizaron el efecto de los incendios superficiales en la estructura poblacional y en la cobertura, en bosques de encinos en la región de La Montaña en Guerrero, los autores encontraron que la regeneración de dos especies de *Quercus* puede tolerar incendios superficiales de baja intensidad, sin embargo, cuando la intensidad aumenta, su regeneración es gravemente afectada, debido a los cambios en las propiedades del suelo. También, los cambios en las propiedades del suelo a largo plazo pueden causar la sobre-representación de pocas especies, cambios en la composición vegetal y reducción de la riqueza y diversidad (Tessler y cols. 2016). Adicionalmente, un dato importante es que la mayor tasa de mortalidad se presentó en los ensamblajes con FID bajo (E1) de las laderas Norte y Oeste, posiblemente por la baja disponibilidad de luz en el sotobosque, condiciones inadecuadas para el crecimiento de las plántulas arbóreas de especies pioneras (Buttgenbach y cols. 2012).

*Pinus montezumae* fue notablemente dominante, lo que confirma el rango de distribución altitudinal (2900-3100 msnm) descrito previamente por Fernández y López-Domínguez (2005). Es posible que el disturbio beneficie la colonización de esta conífera, como sucede con otras especies de pinos (Cayuela y cols. 2006; Richardson y cols. 2007); sin embargo, es un aspecto que deberá evaluarse en estudios posteriores. González y cols. (2010 y 2010) han reportado en regiones volcánicas de la cordillera de los Andes del centro-sur de Chile, que el efecto de los incendios de alta intensidad (de copa) y de baja intensidad (los superficiales) dependen del tipo de asociaciones arbóreas; especies que han desarrollado características adaptativas por los incendios (e.g. corteza gruesa) pueden germinar fácilmente después de su exposición al fuego. Es el caso de *Pinus montezumae*, que presenta una corteza gruesa, no obstante, para asegurar la

regeneración natural de esta especie los incendios pueden ser de intensidad baja a media por el alto contenido de resina que produce (Díaz-Hernández y cols. 2020).

Dada la importancia de los incendios en el reclutamiento, es un aspecto que debe evaluarse a mayor profundidad en investigaciones subsecuentes, puesto que la sobre-representación de una especie como resultado del disturbio aumenta el riesgo de desaparición de especies con baja representación, lo que provoca la disminución de la diversidad de especies arbóreas (Melic 1993). Ramírez-Marcial y cols. (2001) reportaron que más del 60% de la afectación para el suelo de bosques compuestos por *Pinus-Quercus-Liquidambar* y *Pinus* se relaciona con la extracción de madera y leña, así como por el pastoreo, mientras que, en menor porcentaje se presentó el ocoteo y los incendios forestales (5-15%). En el presente trabajo no se evaluó por separado a cada uno de los tipos de disturbio (e.g. pastoreo, extracción forestal, incendios forestales), lo que puede limitar el conocimiento del efecto específico de cada uno en la diversidad, y no permite concluir contundentemente acerca de la sobre representación de *Pinus montezumae*.

Una interacción de gran relevancia en el reclutamiento es la facilitación, esta es una relación positiva en la que especies nodrizas ( arbustos, árboles y pastos) brindan protección a plántulas y favorecen su sobrevivencia mediante el resguardo del sol y de la herbivoría, atracción de polinizadores, disponibilidad de agua y mantenimiento de nutrientes del suelo (Filazzola y Lortie 2014), todo lo cual determina la estructura vegetal y permite el mayor reclutamiento en los claros de dosel, principalmente, en bosques donde estos espacios son necesarios para mantener la diversidad (Altman y cols. 2016; Beckage y cols. 2000). Las especies nodrizas se asocian a áreas muy perturbadas donde colonizan suelos poco profundos y su presencia es fundamental para el reclutamiento de plántulas (Bullied y cols. 2012; Coha 2016; Navarro-Cano y cols. 2019).

Es importante mencionar que la abundancia de especies nodrizas se relacionó de manera positiva con la mayor abundancia de plántulas arbóreas, lo que corrobora información previa respecto al conocimiento de estas especies, es decir, la intensidad del disturbio modifica el micrositio y crea oportunidades para el establecimiento de especies nodrizas que interactúan con el microclima (e.g. suelo, temperatura, humedad) y propician las condiciones idóneas para el establecimiento



de especies arbóreas (Bullied y cols. 2012). Además, la relación positiva entre la abundancia de plántulas arbóreas y la diversidad alfa y beta de nodrizas, expone la notable importancia del nodricismo en el establecimiento y prevalencia de plántulas en el PNLM (Navarro-Cano y cols. 2019). A pesar de incluir el registro de nodrizas en esta investigación, la información obtenida es muy general, por lo que se sugiere continuar su estudio en el PNLM.

El nivel de disturbio y las nodrizas determinaron la presencia de cuatro especies de plántulas arbóreas: *Prunus serotina* se relacionó con las nodrizas, *Quercus crassipes* y *Salix oxylepis* con el disturbio, y *Arbutus xalapensis* con el disturbio y las nodrizas. Estos resultados pueden estar relacionados a la historia de vida de cada especie, características que determinan su establecimiento (Reyna 1998). Por ejemplo, *Prunus serotina* es una especie pionera e intolerante a la sombra, se desarrolla principalmente en claros y domina áreas de sucesión secundaria, posterior a eventos de disturbio, por lo que permanece en sotobosques asociados a bosques mesófilos de montaña, de pino, encino, pino-encino, y pastizales (McVaugh 1951). *Quercus crassipes* es un encino perenne del bosque de pino de etapas sucesionales intermedias, por lo que se relaciona con el disturbio (Arriola y cols. 2014). Por su parte, *Salix oxylepis* es una especie sucesional, considerada normalmente abundante en un rango altitudinal de entre los 2300 a los 3200 msnm, en asociaciones vegetales como bosque de pino, encino, pino-encino y matorral de *Juniperus*; esta especie incrementa su abundancia en un estado medio sucesional, para posteriormente ser sustituida por otras especies tardías como *Senecio callosus* y *Trisetum irazuense* (Rodríguez 2002; Muñoz y cols. 2012). Y finalmente, de *Arbutus xalapensis* se conoce que su abundancia incrementa en condiciones de alta presencia de especies nodrizas (Davis 2017), similar a lo encontrado en los resultados del presente trabajo.

Dado que los registros del disturbio en campo (e.g. extracción forestal, incendios), utilizados para estimar el FID, son dinámicos y pueden cambiar de un momento a otro, es necesario continuar con el monitoreo de la pérdida y fragmentación del hábitat en el PNLM. Es importante considerar medidas locales y regionales del disturbio, porque evidencian distintas afectaciones; por ejemplo, mientras el disturbio regional puede afectar la dispersión y conectividad de las poblaciones, el disturbio local puede modificar procesos poblacionales, tales como la natalidad

y mortalidad, de modo que, en conjunto influyen fuertemente en la regeneración natural de las especies arbóreas (Belote y cols. 2012; Laurance y cols. 1998).

Si bien, se corrobora la importante función del nodricismo en el reclutamiento para amortiguar la afectación del disturbio, son necesarios más estudios en este aspecto que mejoren la comprensión de esta interacción. Para atender los cambios negativos en la composición y reclutamiento de especies arbóreas como resultado del disturbio, es prescindible detener inmediatamente los cambios de uso de suelo que destruyen el hábitat de muchas especies de flora y fauna y que modifican los patrones de dispersión e intercambio reproductivo, lo que amenaza contra el mantenimiento de la biodiversidad y los servicios ecosistémicos que el PNLM provee a la sociedad.

## 9. CONCLUSIONES

- Se detectaron siete especies de plántulas y 11 especies de nodrizas, siendo en ambos casos *Pinus montezumae* la más abundante.
- La sobre-representación de pocas especies como un posible resultado indirecto del disturbio (e.g. *Pinus montezumae*), puede disminuir la diversidad de especies arbóreas.
- La tasa de reclutamiento de plántulas arbóreas se relacionó positivamente con el disturbio, por lo que se rechaza la hipótesis del disturbio intermedio.
- La abundancia de plántulas arbóreas se relacionó de manera positiva con el disturbio antropogénico.
- La diversidad aditiva de plántulas arbóreas no es afectada por el disturbio antropogénico.
- Todas las propiedades fisicoquímicas del suelo afectaron el reclutamiento de plántulas arbóreas.
- La abundancia de especies nodrizas determina la abundancia de plántulas arbóreas.
- La presencia de *Prunus serotina*, *Quercus crassipes*, *Salix oxylepis* y *Arbutus xalapensis* está determinada por el disturbio y el nodricismo.

## 10. PERSPECTIVAS

Puesto que, la tasa de reclutamiento obtenida en este trabajo puede ser sobreestimada debido al corto tiempo entre el 1ro y 2do muestreo, se recomienda considerar las parcelas establecidas en este trabajo como parcelas permanentes, así como la ampliación del área de estudio, para continuar con el monitoreo de reclutamiento de plántulas arbóreas.

Es deseable que se continúen e incrementen los estudios sobre el nodricismo y su función en la conservación de la diversidad en ambientes altamente perturbados, como los que se encuentran en el PNLM.

Se recomienda incluir en estudios posteriores factores como la altitud y las laderas, puesto que estos modifican la temperatura y exposición al sol.

Para evitar incendios de alta intensidad (de copa), se podrían regular los incendios para que sean de baja intensidad y frecuencia, en un tiempo previo a la dispersión de semillas. Esta estrategia mejoraría el recambio arbóreo y evitaría otras consecuencias adversas potenciales, como la degradación del suelo, la presencia de plagas, la pérdida de algunas especies y la sobre dominancia de pocas especies; todas, consecuencias de alto riesgo para la humanidad por la pérdida de la producción de bienes directos, culturales y de servicios ecosistémicos para la región.

## 11. REFERENCIAS

- Aerts R, Negussie A, Maes W, Noviembre E, Hermy M, Muys B. 2007. Restauración de Bosque Seco Afromontano Usando Arbustos Pioneros como Plantas Nodrizas para *Olea europaea* ssp. *cuspidata*. *Eco Rest* 15: 129-138.
- Alanís-Rodríguez E, Jiménez-Pérez J, Valdecantos-Dema A, González-Tagle MA, Aguirre-Calderón OA, Treviño-Garza EJ. 2012. Composición y diversidad de la regeneración

natural en comunidades de *Pinus-Quercus* sometidas a una alta recurrencia de incendios en el noreste de México. *Rev Mex Biod* 83: 1208-1214.

Altieri RMJ. 2019. Los impactos de los procesos urbano-territoriales y de gestión en la Cuenca del Alto Atoyac. Tesis de Doctorado en Procesos Territoriales. Benemérita Universidad Autónoma de Puebla.

Altman J, Fibich P, Leps J, Uemura S, Hara T, Dolezal J. 2016. Linking spatio temporal disturbance history with tree regeneration and diversity in an old-growth forest in northern Japan. *Perspectives in Plant Ecology. Syst. Evol* 21: 1-13.

Aragón-Parada J, Rodríguez A, Munguía-Lino G, De-Nova JA, Salinas-Rodríguez MM, Carrillo-Reyes P. 2021. Las plantas vasculares endémicas de la Sierra Madre del Sur, México. *Bot Sci* 99: 643-660.

Arriola PVJ, Estrada ME, Ortega-Rubio A, Pérez MR, Giron HAR. 2014. Deterioro en áreas naturales protegidas del centro de México y del Eje Neovolcánico Transversal. *Invest Cienc* 22: 37-49.

Baar J, Horton TR, Kretzer AM, Bruns TD. 1999. Mycorrhizal colonization of *Pinus muricata* from resistant propagules after a standreplacing wildfire. *New Phytol* 143: 409-418.

Balbontín CC, Cruz O, Paz F, Etchevers J. 2009. Soil carbon sequestration in different ecorregions of México. En: *Soil carbon sequestration and the greenhouse effect*, 2a. ed. SSA Special Publication 57. ASA–CSSA–SSSA. Madison, Wisconsin, USA. pp 71–96.

Beckage B, Clark JS, Clinton BD, Haines BL. 2000. A long-term study of tree seedling recruitment in southern Appalachian forests: the effects of canopy gaps and shrub understories. *Can J For Res* 30: 1617-1631.

Belote RT, Jones RH, Wieboldt TF. 2012. Compositional stability and diversity of vascular plant communities following logging disturbance in Appalachian forests. *Ecol Appl* 22: 502-516.

- Bonilla-Luna N, Cuesta CH, Valois CH. 2011. Efectos de la extracción forestal sobre la estructura y composición de un bosque pluvial del Pacífico Colombiano. *Rev Bio Neotrop* 1: 48-54.
- Buduba C. 2004. Muestreo de suelos. Criterios básicos. *Patagonia Forest* 1:9-12.
- Buendía-Rodríguez E, Teviño GEJ, Alanís RE, Aguirre COA, González TMA, Pompa GM. 2019. Estructura de un ecosistema forestal y su relación con el contenido de carbono en el noreste de México. *Rev Mex de Cienc Forestales* 10: 54.
- Bullied WJ, Van Acker RC, Bullock PR. 2012. Microsite characteristics influencing weed seedling recruitment and implications for recruitment modeling. *Can J Plant Sci* 92: 627-650.
- Buttgenbach VH, Vargas SC, Reynel RC. 2012. Dinámica forestal en un bosque premontano del Valle de Chanchamayo (dp. de Junín, 1200 msnm). Edición del Herbario de la Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Nacional Agraria La Molina. Av. La Universidad s/n La Molina, Lima. pp 108.
- Calderón-Patrón JM, Moreno CE, Zuria I. 2012. La diversidad beta: medio siglo de avances. *Rev Mex de Biod* 83: 879-891.
- Capers RS, Chazdon RL, Redondo BA, Vilchez AB. 2005. Successional dynamics of woody seedling communities in wet tropical secondary forests. *Ecol* 93: 1071–1084.
- Castañeda RMF, Endara AAR, Villers RMdeL, Nava BEG. 2015. Forest and forest fuels evaluation in *Pinus hartwegii* forests of the State of Mexico, in relation to cover densities and fire vulnerability. *Madera y Bosques* 21: 2.
- Cayuela L, Golicher DJ, Rey BJM, González-Espinosa M, Ramírez-Marcial N. 2006. Fragmentation, disturbance and tree diversity conservation in tropical montane forests. *Ecol Appl* 43: 1172-1181.

- Coha VLM. 2016. Dinámica sucesional en claros bajo aprovechamiento forestal del ejido 20 de noviembre, municipio de Calakmul, Campeche. Tesis de Licenciatura. Instituto Tecnológico de la Zona Maya, Juan Sarabia. Quintana Roo. pp. 58.
- CONABIO. 2020. Biodiversidad mexicana:  
<https://www.biodiversidad.gob.mx/ecosistemas/bosqueTemplado>
- Connell JH. 1978. On the roles of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest. En: Proceedings of the Advanced Study Institute on Dynamics of Numbers in Population, Oosterbeek. Den Boer PJ, Grandwell GR. (eds). Editorial Center of Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen, The Netherlands. pp. 312.
- Cornejo-Tenorio G, Ibarra-Manríquez G. 2010. Plantas de la Reserva de la Biosfera Mariposa Monarca. Rapid Color Guide #289 versión 1.
- Cornejo-Tenorio G, Ibarra-Manríquez G. 2011. Plantas del Cerro El Águila. Rapid Color Guide #321 versión 1.
- Cruz-Flores G, Etchevers-Barra JD. 2011. Organic carbon content of shallow soils in pine and spruce forest located in mexican protected areas. *Agrociencia* 45: 8.
- Davis A. 2017. Characteristics and Distribution of *Arbutus xalapensis* (Texas Madrone) in the Edwards Plateau Region of Central Texas. Tesis de Maestría. The University of Texas at San Antonio, United States of America. 58 pp.
- Díaz-Hernández D, Rodríguez-Laguna R, Rodríguez-Trejo DA, Acevedo-Sandoval A, Maycotte-Morales CC. 2020. Dinámica de la regeneración de *Pinus montezumae* posterior a un incendio y a quema prescrita. *Bot Sci* 99: 58-66.
- Fernández FJA, López-Domínguez JC. 2005. Descripción del Parque Nacional La Malinche. *Biodiversidad del Parque Nacional La Malinche*. Tlaxcala, México: Rosete Editores. pp.24.
- Filazzola A, Lortie CJ. 2014. A systematic review and conceptual framework for the mechanistic pathways of nurse plants. *Globo Ecol Biogeogr* 23: 1335-1345.

- Franquiz DF. 2016. Germinación y sobrevivencia de plántulas de *Abies religiosa* en diferentes condiciones microambientales en el Parque Nacional La Malinche. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de Tlaxcala.
- Franquiz DF. 2018. Factores asociados a la fenología de *Pinus hartwegii* Lindl. Tesis de Maestría. Universidad Autónoma de Tlaxcala.
- García-Fayos P, Verdú M. 1998. Soil seed bank, factors controlling germination and establishment of a Mediterranean shrub: *Pistacia lentiscus* L. *Acta Ecol* 19: 357-366.
- Garibay-Orijel R, Morales ME, Domínguez GM, Flores GA. 2013. Caracterización morfológica y genética de las ectomicorrizas formadas entre *Pinus montezumae* y los hongos presentes en los bancos de esporas en la Faja Volcánica Transmexicana. *Rev Mex Biod* 84: 153-169.
- George-Miranda S, Guillén S, Viveros-Viveros H, Montero-Nava R, Martínez y Pérez JL. 2022. Low germination rate of *Pinus hartwegii* seeds from trees growing at high elevations: Vulnerability to climate change? *For Ecol Manag* 507: 120001.
- Giacomotti TJ, Reynel RC. 2018. Tree mortality and recruitment in a late secondary forest of the Chanchamayo valley, Peru. *RFP* 33: 42-51.
- González ME, Veblen TT, Sibold J. 2010. Influencia de la severidad de los fuegos en el desarrollo de *Araucaria araucana*–*Nothofagus pumilio* en la Cordillera Andina del Centro-Sur de Chile. *Ecol Austral* 35: 597-615.
- González ME, Szejner M, Muñoz A, Silva J. 2010. Incendios catastróficos en bosques andinos de *Araucaria-Nothofagus*: efecto de la severidad y respuesta de la vegetación. *Bosque Nativo* 46: 12-17.
- Granger CWJ, Newbold P. 1976. The use of R2 to determine the appropriate transformation of regression variables. *Econom. J.* 4: 205-210.
- Guerra-De la Cruz V, Galicia L. 2017. Plantaciones de bosques templados tropicales y de tierras altas en México: vías para la mitigación del cambio climático y la prestación de servicios ecosistémicos. *Bosques* 8: 1-14.

- Guillén S, Martínez y Pérez JL. 2015. Mecanismos y consecuencias ecológicas de las interacciones planta-planta. En: Interacciones Biológicas. Montiel GAM, Hernández CLV, Estrada TA. (eds.) Editorial. Rosete. Tlaxcala, México. pp. 35-56.
- Gutiérrez-Granados G, Dirzo R. 2009. Remoción De Semillas, Herbivoría Y Reclutamiento De Plántulas De *Brosimum alicastrum* (Moraceae) En Sitios Con Manejo Forestal Contrastante De La Selva Maya, Quintana Roo, México. Bol Soc Bot Méx 85: 51-58.
- Halfpeter G, Rös M. 2013. A strategy for measuring biodiversity. Acta Zoo Mex 29: 400-411.
- Hamilton AJ. 2005. Species diversity or biodiversity?. Environ Manag 75: 89-92.
- Hurvich CM. y Tsai CL. 1989. Regression and time series model selection in small samples. Biometrika 72: 297-307.
- INAH 2015. <https://www.inah.gob.mx/en/boletines/1112-pervive-veneracion-a-la-malinche-entre-los-otomies-de-tlaxcala>
- Janzen DH. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forest. Amer Naturalist 104: 501-528.
- Jardel EJ, Sánchez-Velázquez LR. 1989. La sucesión forestal: fundamento ecológico de la silvicultura. Ciencia y Desarrollo 14: 33-43.
- Johnston FM, Johnston SW. 2004. Impacts of road disturbance on soil properties and on exotic plant occurrence in subalpine areas of the Australian Alps. Arctic, Antarctic, and Alpine Research 36: 201-207.
- Jost L. 2006. Entropy and diversity. OIKOS. 113: 363-375.
- Kuiters AT, Kirby KJ. 1999. Forest grazing research methodologies. For Ecol Manag 120: 1-2.
- Laurance WF, Ferreira LV, Rankin-De Merona JM, Laurance SG, Hutchings RW, Lovejoy TE. 1998. Effects of forest fragmentation on recruitment patterns in Amazonian tree communities. Conserv Biol 12: 460-464.



- López-Gómez IV, Zedillo-Avelleyra P, Anaya-Hong S, González-Lozada E, Cano-Santana Z. 2012. Slope orientation effect in population structure and ecomorphology of *Neobuxbaumia tetetzo* (Cactaceae). *Bot. sci.* 90: 4.
- Martínez RM. 1994. Regeneración natural y diversidad de especies arbóreas en selvas húmedas. *Bol Soc Bot México* 54: 179-224.
- McVaugh. 1951. *Prunus serotina* subsp. *capuli* (Cav.). *Brittonia* 7: 299.
- Medina GH, García CJ, Núñez AD. 2007. El método del hidrómetro: base teórica para su empleo en la determinación de la distribución del tamaño de partículas de suelo. *Cie Téc Agr* 16: 19-24.
- Melic A. 1993. Biodiversidad y riqueza biológica. Paradojas y problemas. *Zapateri* 3: 97-103.
- Merlín-Uribe Y, Villamil-Echeverri L, Martínez CJ, Astier CM, Gavito ME. 2014. Plantas silvestres asociadas al cultivo de aguacate. 494. Versión 2.
- Monárrez-González JC, Pérez-Verdín G, López-González C, Márquez-Linares MA, González-Elizondo MS. 2018. Efecto del manejo forestal sobre algunos servicios ecosistémicos en los bosques templados de México. *Madera y Bosques* 24: 1-16.
- Monrroy LRM. 2018. Dinámica sucesional de sitios sometidos a diferentes disturbios en un bosque de pino en el Sur del Estado de Hidalgo. Tesis de Maestría en Ciencias del Ambiente. Universidad Veracruzana.
- Montero NRM. 2020. Diferenciación de los indicadores reproductivos, sobrevivencia y crecimiento de plántulas de *Pinus hartwegii* procedentes de un gradiente altitudinal en el Parque Nacional La Malinche. Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas. Universidad Autónoma de Tlaxcala.
- Moreno EC, Verdú RJ, Arita TH. 2007. Elementos ecológicos e históricos como determinantes de la diversidad de especies en comunidades. *Sociedad Entomológica* 7: 179–192.

- Muñoz JJ, García RA, Alaníz ARM. 2012. Colonización y sucesión vegetal en el fondo de una barranca afectada por flujos hidrovolcánicos recientes: la barranca Huiloac (vertiente NE del estratovolcán Popocatepetl, México). *Ería* 87: 19-38.
- Muñoz-Rojas M. 2018. Soil quality indicators: critical tools in ecosystem restoration. *Curr Opin Environ Sci Health* 5: 47-52.
- Muñoz-Rojas M, Delgado-Baquerizo M, Lucas-Borja ME. 2021. La biodiversidad y el carbono orgánico del suelo son esenciales para revertir la desertificación. *Ecosistemas* 30: 2238.
- Muro PG, Sánchez SJ, Jurado E, Flores J. 2011. Importancia de las plantas nodrizas en la sobrevivencia de cactáceas. *Bol Soc Latinoam y del Caribe de Cactáceas y otras Suculentas* 8: 12-14.
- Navarro-Cano JA, Goberna M, Verdú M. 2019. La facilitación entre plantas como herramienta de restauración de diversidad y funciones ecosistémicas. *Ecosistemas* 28: 20-31.
- NMX-FF-109-SCFI-2007. Humus de lombriz (lombricomposta). Especificaciones y métodos de prueba. pp 29.
- Norma Oficial Mexicana NOM-021-SEMARNAT-2000 que establece las especificaciones de fertilidad, salinidad y clasificación de suelos, estudio, muestreo y análisis.
- Ocampo-Zuleta K, Bravo S. 2019. Reclutamiento de especies leñosas en bosques tropicales expuestos a incendios: una revisión. *Ecosistemas* 28: 106-117.
- Pensado-Fernández JA, Sánchez-Velásquez LR, Pineda-López MDR, Díaz-Fleischer F. 2014. Plantaciones forestales vs. Regeneración natural *in situ*: el caso de los pinos y la rehabilitación en el Parque Nacional Cofre de Perote. *Bot Sci* 92: 617-622.
- Peña-Ramírez VM, Bonfil C. 2003. Efecto del fuego en la estructura poblacional y la regeneración de dos especies de encinos (*Quercus liebmanii* Oerst. y *Quercus magnoliifolia* Née) en la región de La Montaña (Guerrero), México. *Bol Soc Bot Mex* 72: 5-20.

- Pérez LP, López BF, García OF, Cuevas RP, González RA. 2013. Procesos de regeneración natural en bosques de encino: factores facilitadores y limitantes. *Biológicas*, Publicación especial 1: 18-34.
- Portillo DCI. 2017. Estructura vertical y horizontal de bosques de *Pinus hertwegii* Lindl. en el Parque Nacional La Malinche: análisis de la regeneración natural y los factores que la afectan. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de Tlaxcala.
- Quinto MH, Rengifo IR, Ramos PYA. 2009. Mortalidad y reclutamiento de árboles en un bosque pluvial tropical de Chocó (Colombia). *Rev. Fac. Nal. Agr. Medellín* 62: 4855-4868.
- Ramírez A, Gutiérrez-Fonseca PE. 2015. Sobre ensamblajes y ensamblajes ecológicos - respuesta a Monge-Nájera. *Biol Trop* 64: 817-819.
- Ramírez CA, Rodríguez TDA. 2004. Efecto de calidad de planta, exposición y micrositio en una plantación de *Quercus rugosa*. *Rev Chapingo Ser Cienc For y del Ambient* 1: 5-11.
- Ramírez CA, Rodríguez TDA. 2009. Plantas nodriza en la reforestación con *Pinus hartwegii* Lindl. *Rev Chapingo Ser Cienc For y del Ambient* 15: 43-48.
- Ramírez-Marcial N, González EM, Williams LG. 2001. Anthropogenic disturbance and tree diversity in Montane Rain Forests in Chiapas, Mexico. *For Eco Manag* 154: 311-326.
- Rebottaro SL, Cabrelli DA. 2011. Regeneración natural de *Pinus elliottii* en claros silvícolas: Dinámica poblacional durante siete años. *Madera y Bosques* 17: 49-70.
- Reimoser F, Armstrong H, Suchant R. 1999. Measuring forest damage of ungulates: what should be considered. *Ecología y Manejo Forestal* 120: 47-58.
- Reyna OEM. 1998. Evaluación de la regeneración natural de coníferas en el área incendiada en 1975, en la Sierra La Marta, Arteaga, Coahuila. Tesis de Ingeniero Agrónomo Forestal. Universidad Autónoma Agraria "Antonio Narro".
- Richardson DM, Rundel PW, Jackson ST, Teskey RO, Aronson J, Bytnerowicz A, Wingfield MJ y Procheş Ş. 2007. Human impacts in pine forests: past, present, and future. *Rev Anual de Ecol Evol Sistem* 38: 275-297.

- Rodríguez GC. 2002. Contribución al estudio de los *Salix* spp. en México. Tesis de Licenciatura. División de Ciencias Forestales, Universidad Autónoma Chapingo, Chapingo, Texcoco, Estado de México. 146 pp.
- Rodríguez-Fuentes H, Rodríguez-Absi J. 2002. Métodos de análisis de suelos y plantas, criterios de interpretación. Editorial Trillas. pp. 196.
- Rojas-García F, Villers-Ruiz L. 2008. Estimación de la biomasa forestal del Parque Nacional Malinche: Tlaxcala – Puebla. Cienc For Mex 33: 104.
- Rousset O, Lepart J. 2000. Positive and negative interactions at different life stages of a colonizing species (*Quercus humilis*). Ecology 88: 401-416.
- Ruiz J. 2010. Ecología de dispersión y reclutamiento de bosques húmedos tropicales. Programa Científico Complementario 19-30.
- Ruoqiang N, Baiketuerhan Y, Zhang C, Zhao X. 2014. Analizando la diversidad estructural en dos bosques templados en el noreste de China. Ecol Ordenacion For 316: 139-147.
- Sagar R, Raghubanshi SA, Singh SJ. 2003. Tree species composition, dispersion and diversity along a disturbance gradient in a dry tropical forest region of India. For Ecol Manag 186: 61-71.
- Sánchez-González A. 2008. Una visión actual de la diversidad y distribución de los pinos de México. Madera y Bosques 14.
- Sapkota IP, Tigabu M, Odén PC. 2010. Changes in tree species diversity and dominance across a disturbance gradient in Nepalese Sal (*Shorea robusta* Gaertn. f.) forests. For Res 21: 25–32.
- Scharenbroch BC, Lloyd JE y Johnson-Maynard JL. 2005. Distinguishing urban soils with physical, chemical, and biological properties. Pedobiologia 49: 283-296.
- Schlönvoigt M. 2019. La importancia de los corredores biológicos como estrategia de conservación de la biodiversidad y adaptación al cambio climático. Ambientico 272: 13-18.

SEMARNAT 2010.

[http://dgeiawf.semarnat.gob.mx:8080/ibi\\_apps/WFServlet?IBIF\\_ex=D3\\_RFORESTA01\\_04&IBIC\\_user=dgeia\\_mce&IBIC\\_pass=dgeia\\_mce&NOMBREANIO=\\*](http://dgeiawf.semarnat.gob.mx:8080/ibi_apps/WFServlet?IBIF_ex=D3_RFORESTA01_04&IBIC_user=dgeia_mce&IBIC_pass=dgeia_mce&NOMBREANIO=*)

SEMARNAT 2015.

[https://apps1.semarnat.gob.mx:8443/dgeia/informe\\_resumen14/04\\_biodiversidad/4\\_1.html](https://apps1.semarnat.gob.mx:8443/dgeia/informe_resumen14/04_biodiversidad/4_1.html)

Stachowicz JJ. 2001. Mutualism, Facilitation, and the Structure of Ecological Communities. *BioScience* 51: 235-246.

Suárez-Mota ME, Téllez-Valdés O. 2014. Red de áreas prioritarias para la conservación de la Biodiversidad del Eje Neovolcánico Transmexicano analizando su riqueza florística y variabilidad climática. *Polibotanica* 38: 67-93.

Svriz M, Damascos MA, Zimmermann, H, Hensen I. 2013. The exotic shrub *Rosa rubiginosa* as a nurse plant. Implications for the restoration of disturbed temperate forests in Patagonia, Argentina. *For Ecol Manag* 289: 234-242.

Tapella MP. 2018. Efecto del nodricismo sobre el establecimiento de dos leñosas nativas y una invasora codominantes en las Sierras Grandes de Córdoba. Tesina de Licenciatura. Universidad Nacional de Córdoba, Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales.

Tessler N, Wittenberg L, Greenbaum N. 2016. Vegetation cover and species richness after recurrent forest fires in the Eastern Mediterranean ecosystem of Mount Carmel, Israel. *Cienc del Medio Ambient Total* 572: 1395-1402.

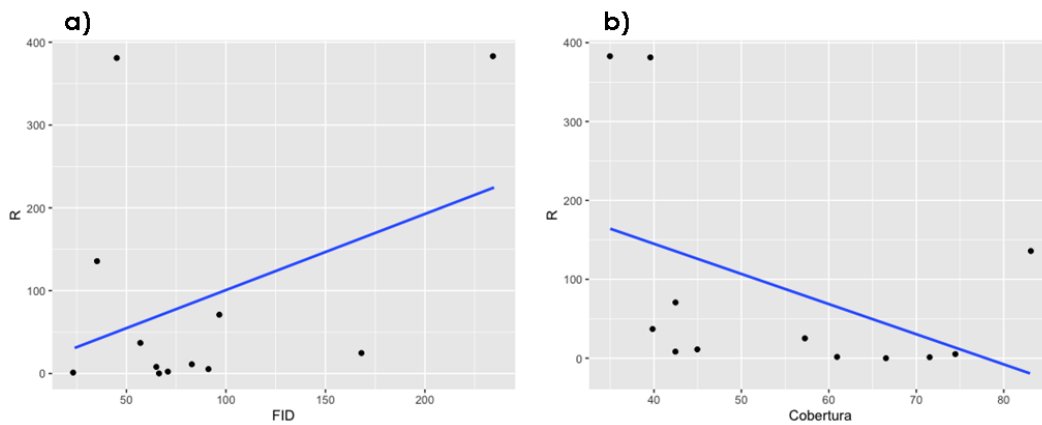
Varela HS, Aguilera RM. 1999. Breve descripción de los recursos forestales de México. *Turrialbas Costa Rica* 17-21.

Whittaker RH. 1960. Vegetation of the Siskiyou mountains, Oregon y California. *Ecol Monogr* 30: 279-338.

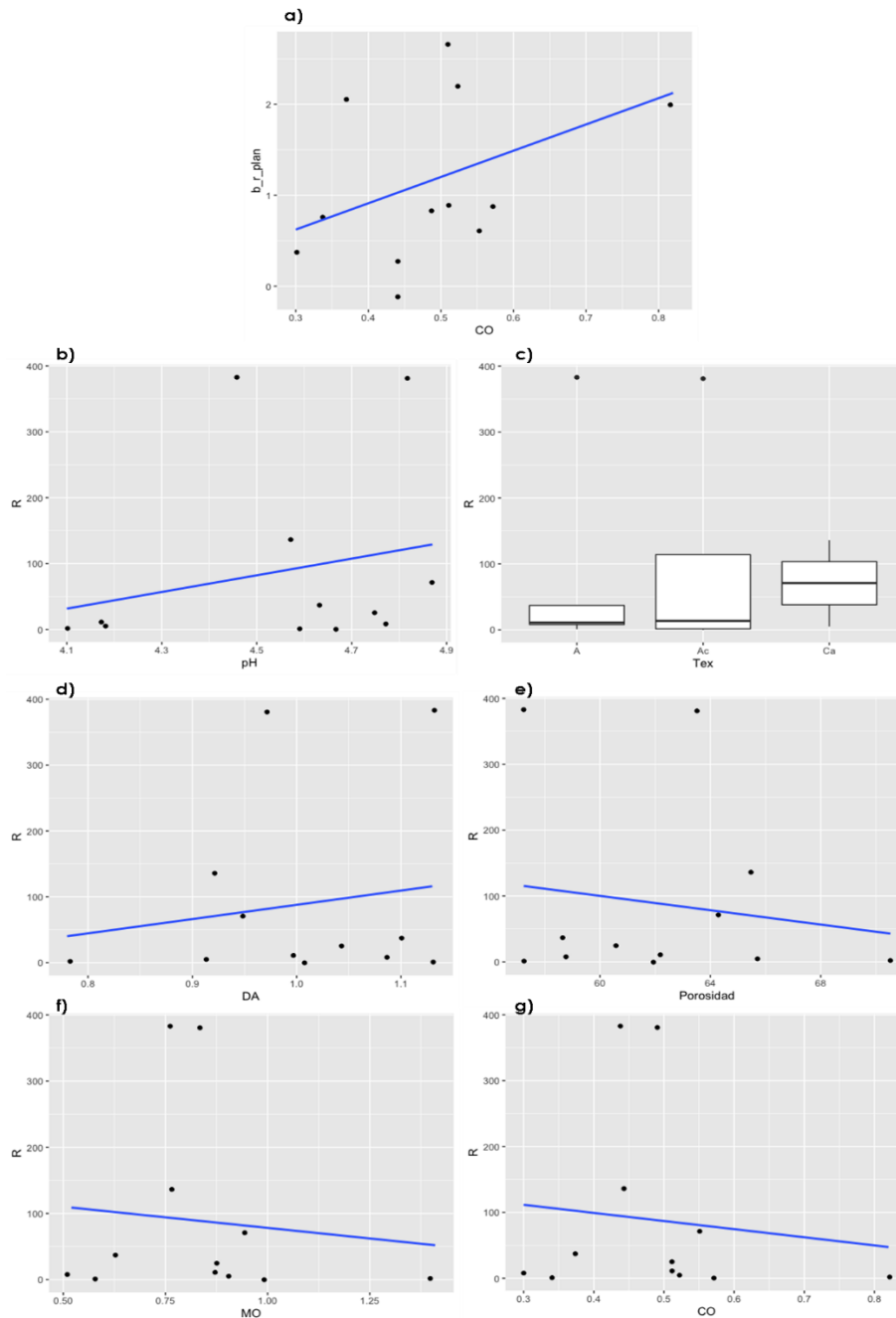
Wilkinson DM. 1999. The disturbing history of intermediate disturbance. *Opinion* 84: 145-161.

Xue L, Li Q, Chen H. 2014. Effects of a wildfire on selected physical, chemical and biochemical soil properties in a *Pinus massoniana* forest in South China. *Forests* 5: 2947-2966.

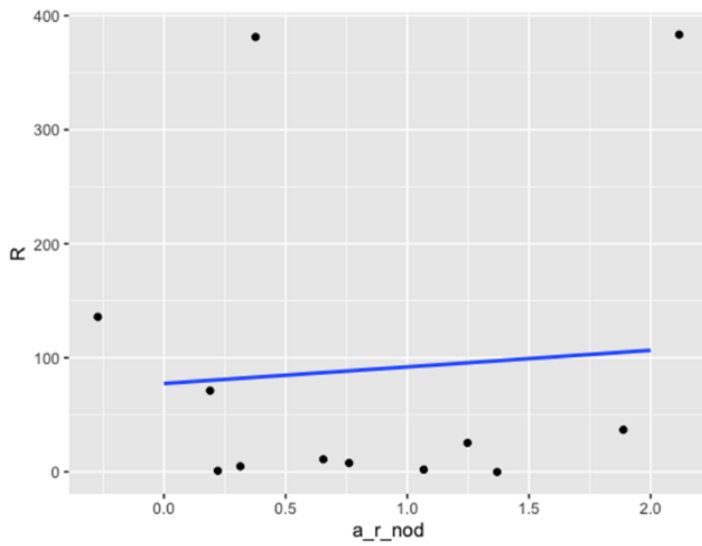
## 12. ANEXOS



**Anexo 1.** Relaciones mejor evaluadas por el Criterio de Información de Akaike corregido (Hurvich y Tsai 1989), obtenidas con modelos lineales generalizados, entre el reclutamiento (R) de plántulas del Parque Nacional La Malinche (PNLM) y las variables explicativas a) Factor de Impacto de Disturbio (FID; correlación = 0.383) (Sapkota y cols. 2010) y b) la cobertura arbórea (Cobertura; correlación = -0.434).

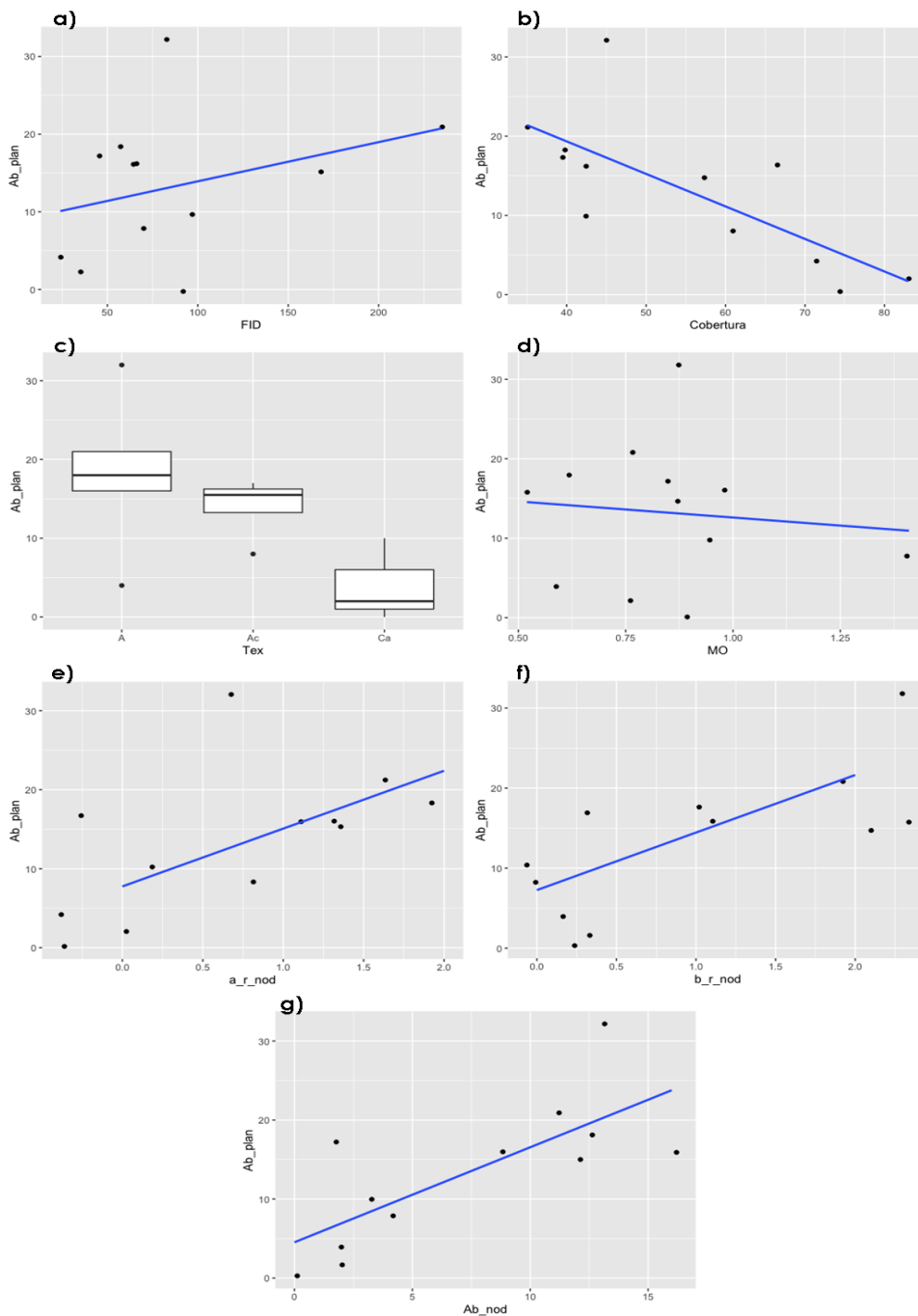


**Anexo 2.** Relaciones mejor evaluadas por el Criterio de Información de Akaike corregido (Hurvich y Tsai 1989), obtenidas con modelos lineales generalizados. a) diversidad beta de plántulas arbóreas ( $b_r\_plan$ ) y como variable de respuesta el porcentaje de carbono orgánico del suelo (CO; correlación = 0.414). Así como del reclutamiento (R) de plántulas del Parque Nacional La Malinche (PNLM) y como variables explicativas, las propiedades fisicoquímicas del suelo b) pH = potencial de Hidrógeno (correlación = 0.235), c) Tex= textura, d) DA = densidad aparente ( $g/cm^3$ ) ( $r^2 = 0.158$ ), e) P = porcentaje de porosidad (%) ( $r^2 = -0.152$ ), f) MO = porcentaje de materia orgánica (%) ( $r^2 = -0.103$ ), g) CO = porcentaje de carbono orgánico (%) ( $r^2 = -0.116$ ).



**Anexo 3.** Relación mejor evaluada por el Criterio de Información de Akaike corregido (Hurvich y Tsai 1989), obtenidas con modelos lineales generalizados entre el reclutamiento (R) de plántulas del Parque Nacional La Malinche (PNLM) y como variables explicativas la diversidad alfa de las especies nodrizas (a\_r\_nod) ( $r^2 = 0.076$ ).





**Anexo 4.** Relaciones mejor evaluadas por el Criterio de Información de Akaike corregido (Hurvich y Tsai 1989), obtenidas con modelos lineales generalizados entre la abundancia de plántulas (Ab\_plan) del Parque Nacional La Malinche (PNLM) y como variables explicativas, a) Factor de Impacto de Disturbio = FID ( $r^2 = 0.333$ ), b) cobertura arbórea = Cobertura ( $r^2 = -0.739$ ), c) textura = Tex, d) materia orgánica = MO ( $r^2 = -0.104$ ), de las especies nodrizas: e) diversidad alfa = a\_r\_nod ( $r^2 = 0.613$ ), f) diversidad beta = b\_r\_nod ( $r^2 = 0.748$ ), y g) abundancia = Ab\_nod ( $r^2 = 0.748$ ).

## 13. PUBLICACIONES

### 13.1. Ponencias en Congresos

VIII Congreso Mexicano de Ecología, Sociedad Científica Mexicana de Ecología.

22 – 27 de mayo de 2022.

#### Reclutamiento y diversidad de plántulas de especies arbóreas en un gradiente de disturbio en el Parque Nacional La Malinche

Tlapa Haro Aidee <sup>1\*</sup>, Cruz Salazar Bárbara<sup>2</sup>.

<sup>1</sup>Posgrado en Ciencias Biológicas, CTBC. <sup>2</sup>Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, Estación

Científica La Malinche, Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta, Universidad Autónoma de Tlaxcala, Carretera Federal Tlaxcala-Puebla, Km. 1.5 Tlaxcala, Tlaxcala, México. [\\*dracscar19@gmail.com](mailto:*dracscar19@gmail.com)

El Parque Nacional La Malinche (PNLM) alberga 20,970.38 ha de bosque templado, cuya permanencia y biodiversidad son gravemente afectados por el disturbio antropogénico. Entre las consecuencias, destaca la reducción de la regeneración arbórea con efectos en la producción de biomasa, el secuestro de carbono y captación de agua, lo cual vulnera la biodiversidad y los servicios ecosistémicos de la región. Sin embargo, aunque el disturbio antropogénico modifica el recambio arbóreo, no siempre influye de manera negativa para todas las especies, por lo que estudiar los efectos en el PNLM es un tema relevante para su conservación. Nuestro objetivo fue analizar el impacto del disturbio antropogénico sobre el reclutamiento y la diversidad de plántulas en el PNLM. El muestreo se realizó en cuatro laderas del Parque, entre los 2,500 y 3,100 msnm, en tres niveles de disturbio antropogénico (bajo, medio, alto); cada nivel se consideró una comunidad. En cada comunidad se establecieron 20 subparcelas de 10 m<sup>2</sup>, donde se registraron las plántulas arbóreas (<0.5 m de altura) de todas las especies, así como la presencia de nodrizas. Después de un año, se realizó el remuestreo para obtener el reclutamiento. Se obtuvo la diversidad aditiva de plántulas y nodrizas. Mediante modelos lineales generalizados mixtos y regresiones logísticas se identificó la asociación de la abundancia, diversidad y reclutamiento de plántulas con la de nodrizas. Se registraron siete especies de plántulas arbóreas (*Prunus serotina*, *Quercus crassipes*, *Pinus montezumae*, *Salix oxylepis*, *Abies religiosa*, *Pinus pseudostrobus*, *Arbutus xalapensis*), de estas, *Pinus montezumae*, fue la más abundante. El reclutamiento se asoció con el Factor de Impacto de Disturbio (FID) y el porcentaje de cobertura ( $p= 2.2e-16$ ), con las propiedades fisicoquímicas del suelo ( $p= 0.0003$ ), y con la diversidad alfa y beta de nodrizas ( $p= 0.0001$ ). La diversidad de plántulas (beta, gamma), se relacionó con el porcentaje de carbono orgánico ( $p= 0.0150$ ), en tanto que, la abundancia de plántulas con el FID, el porcentaje de cobertura y de materia orgánica y la textura, así como, con la abundancia y diversidad alfa y beta de nodrizas ( $p= 0.009$ ,  $5.794e-09$ ,  $0.005$ ,  $7.022e-10$ ,  $0.0001$ , en orden). La presencia de *Prunus serotina* estuvo dada por las nodrizas ( $p= 0.002$ ), *Quercus crassipes* y *Salix oxylepis* por el disturbio ( $p= 0.012$ ,  $0.032$ ), *Arbutus xalapensis* por el disturbio y las nodrizas ( $p= 0.008$ ,  $0.036$ , respectivamente). Esta investigación revela

información importante para comprender el efecto del disturbio en la regeneración natural de bosques templados de México.

#### Palabras clave

Bosque templado, Eje Neovolcánico Transversal, *P. montezumae*.

Modalidad de presentación (infografía)

### 13.2. Artículos Enviados

Artículo científico sometido a la revista Acta Botánica Mexicana.

**Influence of anthropogenic disturbance, at two spatial scales, on the recruitment and diversity of temperate forest tree seedlings, in central Mexico**

**Influencia del disturbio antropogénico, a dos escalas espaciales, en el reclutamiento y diversidad de plántulas arbóreas de bosque templado, en el centro de México**

Aidee Tlapa-Haro<sup>1</sup>, Bárbara Cruz-Salazar<sup>2\*</sup>, Saúl George-Miranda<sup>3</sup>, José Luis Martínez y-Pérez<sup>4</sup> and Arturo Estrada-Torres<sup>5</sup>

<sup>1</sup>Maestría en Ciencias Biológicas, Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta, Universidad Autónoma de Tlaxcala. Carretera Federal Puebla-Tlaxcala km 1.5, La Loma de Xicohtécatl, CP 90062 Tlaxcala, Mexico. ORCID: 0000-0002-0891-9519

<sup>2\*</sup>Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología-Universidad Autónoma de Tlaxcala, Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta-Estación Científica La Malinche. Carretera Federal Puebla-Tlaxcala km 1.5, La Loma de Xicohtécatl, CP 90062 Tlaxcala, Mexico. ORCID: 0000-0001-5426-3306

<sup>3</sup>Doctorado en Ciencias Biológicas, Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta, Universidad Autónoma de Tlaxcala. Carretera Federal Puebla-Tlaxcala km 1.5, La Loma de Xicohtécatl, CP 90062 Tlaxcala, Mexico. ORCID: 0000-0001-8504-4632.

<sup>4</sup>Centro de Investigaciones en Genética y Ambiente, Universidad Autónoma de Tlaxcala. Carretera Federal Km 10.5 Autopista Tlaxcala-San Martín, Ixtacuixtla, CP 90120 Tlaxcala, Mexico. 0000-0003-0657-1691

<sup>5</sup>Estación Científica La Malinche, Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta, Universidad Autónoma de Tlaxcala. Carretera Federal Puebla-Tlaxcala km 1.5, La Loma Xicohtécatl, CP 90062 Tlaxcala, Mexico. ORCID: 0000-0001-5691-7844

\***Corresponding author:** bcruz@conacyt.mx

## **Seedling recruitment in a disturbance gradient**

## **Reclutamiento en un gradiente de disturbio**

### **Abstract:**

#### **Background and Aims:**

Anthropogenic disturbance alters forest dynamics and species composition, and its effect may differ between study scales. We analyzed the impact of disturbance at two spatial scales on replacement tree in a temperate forest of central Mexico.

#### **Methods:**

On the four slopes of La Malinche National Park, three sampling sites were spatially located with evident variation in tree cover and land use. Each sampling site was considered a tree assemblage, where the

local disturbance was measured by the Disturbance Impact Factor, and regional disturbance was defined based on the percentage of tree cover. In each assemblage, five 1000 m<sup>2</sup> plots were placed and, within each, four 10 m<sup>2</sup> subplots to record tree seedlings (<0.5 m high; 20 by assemblage). After one year, a second sampling was conducted to estimate recruitment. Seedling diversity was estimated using the additive model. Species dominance was identified using rank-abundance curves. The effects of local and regional disturbance on seedling recruitment and diversity were assessed through generalized linear models, generalized mixed effects models and logistic regressions.

### **Key results:**

We recorded seven species of tree seedlings; of these, *Pinus pseudostrabus* showed the lowest abundance, suggesting a high probability of local extinction. Seedling richness was not associated with disturbance, either locally or regionally; nevertheless, the regional disturbance determined the tree seedling abundance, and the interaction of disturbance at both scales explained recruitment.

### **Conclusions:**

Seedling abundance is associated with regional disturbance. Interaction between local and disturbance determined the recruitment. This study provides important information for understanding the effect of disturbance on the natural regeneration of temperate forests in Mexico.

**Keywords:** assemblages, changes in land use, conifers, conservation, La Malinche National Park, replacement tree.

### **Resumen:**

### **Antecedentes y Objetivos:**

El disturbio antropogénico modifica la dinámica y composición de especies, y su efecto puede variar entre escalas de estudio. Analizamos el impacto del disturbio a dos escalas espaciales en el recambio arbóreo en un bosque templado del centro de México.

### **Métodos:**

En las cuatro laderas del Parque Nacional La Malinche (PNLM), se ubicaron espacialmente tres sitios de muestreo con variación evidente de cobertura arbórea y de uso de suelo. Cada sitio de muestreo se consideró un ensamble arbóreo, en el cual se midió el disturbio local, mediante el Factor de Impacto de Disturbio, y el disturbio regional con base al porcentaje de cobertura arbórea. En cada ensamble se establecieron cinco parcelas de 1000 m<sup>2</sup> y, dentro de cada una, cuatro subparcelas de 10 m<sup>2</sup> para registrar las plántulas arbóreas (<0.5 m de altura; 20 por ensamblaje). Después de un año, se realizó un remuestreo para obtener el reclutamiento. La diversidad de plántulas se estimó usando el modelo aditivo. La dominancia de especies se obtuvo mediante curvas de rango abundancia. A través de modelos lineales generalizados, modelos de efectos mixtos generalizados y regresiones logísticas se evaluó el efecto del disturbio local y regional sobre el reclutamiento y diversidad de plántulas.

### **Resultados clave:**

Registramos siete especies de plántulas arbóreas; de estas, *Pinus pseudostrobus* mostró la menor abundancia, sugiriendo una alta probabilidad de extinción local. La diversidad de plántulas no se asoció con el disturbio, ni local ni regionalmente; no obstante, la abundancia de plántulas estuvo determinada por el disturbio regional, y el reclutamiento se explicó por la interacción del disturbio en ambas escalas.

### **Conclusiones:**

La abundancia de plántulas se asoció con el disturbio regional. La interacción entre el disturbio local y regional determinó el reclutamiento. Esta investigación revela información importante para comprender el efecto del disturbio en la regeneración natural de bosques templados de México.

**Palabras clave:** cambios de uso de suelo, ensambles, coníferas, conservación, recambio arbóreo, Parque Nacional La Malinche.

## Introduction

Changes of land use modify biological interactions (e.g., plant-plant, plant-fungi, plant-animal) and resource availability in soil and the environment (e.g., humidity, temperature, canopy), which together provide the microenvironmental requirements needed for the establishment of tree species (Ramírez-Marcial et al., 2001; Garibay-Orijel et al., 2013; Montiel et al., 2015).

Anthropogenic disturbance directly affects the recruitment of replacement trees because it determines fertile seed production, pollination, germination, and growth. Depending on the intensity and frequency of disturbance, it can lead to the over-representation of some tree species, affecting long-term composition and diversity (Gutiérrez-Granados and Dirzo, 2009; Rebottaro and Cabrelli, 2011; Monárrez-González et al., 2018).

However, anthropogenic disturbance does not always adversely affect tree communities (Pérez et al., 2013); for example, selective logging favors seed bank germination by producing canopy clearings (Gutiérrez-Granados and Dirzo, 2009; Pérez et al., 2013). Alternatively, natural disturbances such as the fall of old trees and the impact of hurricanes in mature forests create the light conditions required for seed germination of multiple tree species, which otherwise remain dormant under the mature forest canopy (Martínez, 1994; Ruiz, 2010).

The effect of the disturbance on plant communities varies according to the taxa and the spatial scale of observation; habitat loss, agriculture, and urbanization are detrimental for different biodiversity dimensions at local scale, including functional diversity (Matuoka et al., 2020). According to Hill and Hamer (2004), after a disturbance event, tree diversity increases at the regional level but decreases at

the local level. Therefore, scale is an important dimension of community structure, dynamics, and recovery from disturbance (Reice et al., 1990).

The intermediate disturbance hypothesis describes that locally diversity decreases at both extremes along a disturbance gradient. Low disturbance promotes low diversity because of the competitive exclusion of non-dominant species, while high disturbance favors the loss of species that are slow to settle, as is the case of shade-tolerant species (late colonizers in ecological succession). Thus, intermediate disturbance is the condition that promotes the highest diversity level by maintaining a balance between highly competitive species and colonizing species (Connell, 1978). On a regional scale, sites with intermediate disturbance comprise mosaics with patches of different level of local disturbance, which would be reflected in variable levels of diversity (Bendix et al., 2017)

The temperate forest is the second most deforested ecosystem in Mexico, covering only 16.6% of the national territory (SEMARNAT, 2016; Guerra-de la Cruz and Galicia, 2017). The Trans-Mexican Volcanic Belt (TVB) preserves part of the temperate forests of the country and is located in an area of convergence between the Nearctic and Neotropical regions. This area promotes complex and unique environmental characteristics that have given rise to high biodiversity and endemism (Domínguez-Domínguez and Pérez-Ponce de León, 2009; Padilla et al., 2014; Villaseñor and Ortiz, 2014). Given its diversity, La Malinche National Park (LMNP) is one of the ten Priority Inland Regions (PIR) of the Central and Trans-Mexican Volcanic Belt Region (CONANP-GIZ, 2018); however, it faces a strong pressure from human activities despite of having been decreed as a Protected Natural Area in 1938 (Fernández and López-Domínguez, 2005). Today, a large portion of the area in LMNP (54%) consists of rainfed cropland, human settlements, and induced pastures (Rojas-García and Villers-Ruíz, 2008). The main human activities that seriously affect these forests are changes of land use, fires, and logging, for all these reasons, it is considered the most significantly isolated mountain in the country (SEMARNAT-CONANP, 2013; CONABIO, 2020).



Although LMNP is a major contributor to biodiversity conservation and connectivity in TVB, only physiological aspects of some tree species have been investigated to date (Franquiz, 2016; Portillo, 2017; Franquiz, 2018; Montero, 2020; George-Miranda et al., 2022). This study aimed to analyze the impact of anthropogenic disturbance on replacement tree at LMNP. Our expectation was that intermediate regional disturbance favors seedling recruitment and diversity of tree assemblages, and this effect decreasing if local anthropogenic disturbance increases. This research reports valuable information to understand the consequences of human activities on natural regeneration dynamics, which may be useful in the design of conservation strategies for LMNP and other temperate forests in the country.

## Materials and Methods

### Study area

LMNP stretches across 46.093 hectares, covering the states of Tlaxcala (33.161 ha) and Puebla (12.932 ha) between coordinates 19°06'30"–19°20'19" N and 97°55'32"–98°09'55" W. The climate in the LMNP is temperate subhumid, with a mean annual temperature of 6-8 °C and a mean annual precipitation of 800 to 1,000 mm, with more intense rains from June to September (Fernández and López-Domínguez, 2005).

*Pinus montezumae* Lamb. covers the largest territorial extension of the LMNP (59%) from 2500 to 3100 meters above sea level (m a.s.l.). This conifer forms plant associations with *Pinus pseudostrabus* Lindl., *Pinus teocote* Schiede ex Schltdl. & Cham., *Alnus jorullensis* Kunth, *Abies religiosa* (Kunth) Scgltdl. & Cham., *Quercus laurina* Bonpl., *Quercus crassipes* Humb. & Bonpl., and *Arbutus xalapensis* Kunth (Fernández and López-Domínguez, 2005; Rojas-García and Villers-Ruiz, 2008). As the *Pinus montezumae* forest is the one with the highest importance value (García and Villers-Ruiz, 2008), the study was carried out on the four slopes of the LMNP within this altitudinal range.

## Anthropogenic disturbance

Three sampling sites (S1, S2, and S3) were located on each of four slopes (North, N; South, S; East, E; and South-East, SE) in the LMNP. In these, the evident reduction of forest cover and changes of land use in the matrix were evaluated, using Landsat 5 images downloaded from GloVis (<https://glovis.usgs.gov>) and visually analyzed with ArcGIS v. 10.4 (ESRI, 2018). The first sampling site (S1) corresponds to an area with a relatively unaltered matrix of mature forest with continuous vegetation. The second (S2) is an area with a discontinuous vegetation matrix, i.e., patches of altered or fragmented vegetation. The third (S3) represents an area with productive activities or open areas with patches of natural vegetation (Fig 1). On these sites, the percentage of forest land use was measured to categorize the regional disturbance by levels, according to the Regional Disturbance Gradient (RDG): low (LD; >80% of unaltered vegetation), intermediate (ID; 80%-50%) and high (HD; <50%) (Fig 1).

Local anthropogenic disturbance was estimated through the Disturbance Impact Factor (DIF; Sapkota et al., 2010), which was calculated for three local disturbance indicators (fires, stumps, and fire starter-wood collection, locally called *ocoteo*, which refers to fragments of resin-impregnated wood cut for use to start a fire) (Ramírez-Marcial et al., 2001; Sapkota et al., 2010). First, the relative density and basal area of damaged individuals within plots were estimated for each indicator using the following formulas: (1)  $D_{dind} = \Sigma D_{dind} / TD$ , where  $D_{dind}$  is the relative density of damaged individuals,  $\Sigma D_{dind}$  is the sum of the relative density of damaged individuals, and TD is the total density; and (2)  $RG_{dind} = \Sigma G_{dind} / TG$ , where  $RG_{dind}$  is the relative basal area of damaged individuals,  $\Sigma G_{dind}$  is the sum of the basal area of damaged individuals, and TG is the total basal area. Subsequently, to determine the relative DIF, the values for the plot of interest were divided by the lowest value in both cases of density and basal area for the entire PNLM. The overall DIF for each assemblage was obtained through the arithmetic mean of the values of the respective plots, which represented the sum of the density and basal area per indicator (Sapkota et al., 2010).

## Sampling

For each sampling site, five 1,000 m<sup>2</sup> circular plots were established at random (Ramírez-Marcial et al., 2001), with an edge-to-edge separation of at least 50 m in each plot; the set of five replicates was considered a tree assemblage. Within each 1,000 m<sup>2</sup> plot, four 10 m<sup>2</sup> circular subplots were established, oriented according to the four cardinal points (N, S, E, W), with 10 m from the center to the edge of the subplot (Ramírez-Marcial et al., 2001). A total of 20 subplots per assemblage were obtained.

In all subplots, each tree seedling (<0.5 m in height) was recorded, marked (Ramírez-Marcial et al., 2001) and identified based on botanical guides (Cornejo-Tenorio and Ibarra-Manríquez, 2010; 2011; Merlín-Urbe et al., 2014). One year after plots were established (November 2020), a second sampling was performed to record the number of new individuals and estimate seedling recruitment by plot, excluding those seedlings counted in the first sampling (Giacomotti and Reynel, 2018).

Seedling abundance was recorded as the number of individuals per species for the first sampling, while recruitment was defined as the number of new individuals established and detected in the second sampling (Giacomotti and Reynel, 2018; Ocampo-Zuleta and Bravo, 2019). Both measurements were obtained per plot.

## Analysis

Seedling diversity was determined by the method of additive partitioning of species diversity introduced by Whittaker (1960):  $\gamma = \alpha + \beta$ , using species richness estimates (Lande, 1996). Alpha diversity ( $\alpha$ ) is within-community diversity, beta diversity ( $\beta$ ) is the exchange of species between communities, and gamma diversity ( $\gamma$ ) is regional diversity (Pereyra and Moreno, 2013). These three components ( $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\gamma$ ) are considered a set of additive elements, expressed in the same units, which allow comparing diversity between sites of interest (Calderón-Patrón et al., 2012). Additionally, dominant species were

identified from rank-abundance curves of each species. Due to the lack of records in all subplot and plots, these analyzes were performed for each assemblage for subsequent statistics.

To determine the potential effects of anthropogenic disturbance on diversity ( $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\gamma$ ), generalized linear models (GLMs) were performed using the Poisson family; for these, a ratio probability test was performed to determine the significance of the model relative to the null model (with no predictors). For recruitment and abundance, generalized mixed effects models (GMEM) were built, whose random variable was the plot; the parsimony of the models was evaluated using an analysis of variance (ANOVA). For all models, the independent variables were regional (RDG) and local (DIF) disturbance. In addition, a logistic regression was run to assess the influence of predictive variables (i.e., regional and local disturbance) on the probability of presence of each seedling species. All models were evaluated using the Akaike Information Criterion (AIC; Akaike, 1974). These analyzes were performed with the program R v. 3 (adipart, AICcmodavg, betapart, Biodiversity, car, lme4, lmerTest, MASS, MuMIn and vegan packages; R Core Team, 2017).

## **Results**

### **Recruitment**

The largest numbers of recruits were recorded under ID on the West (R = 37) and North (R = 71) slopes, and under HD on the East (R = 383) and South-East (R = 381) slopes. In contrast, the lowest recruitment was observed under LD (R = 1–5), except for the South-East slope, with the lowest recruitment occurring under ID (R = 0) (Table 1).

### **Seedling diversity**

Seedlings of seven tree species were identified: *Prunus serotina* Ehrh., *Quercus crassipes*, *Pinus montezumae*, *Salix oxylepis* C.K. Schneid, *Abies religiosa*, *Pinus pseudostrobus*, and *Arbutus xalapensis*.

In general, *Pinus montezumae* was the dominant species, except in the North slope under ID and HD, and in the South-East slope under LD and ID, where the most abundant species were *Salix oxylepis*, *Quercus crassipes*, *Prunus serotina* and *Arbutus xalapensis*, in that order (Fig 2). Conversely, *Pinus pseudostrobus* was the least abundant species over the entire LMNP ( $Ab = 1$ ).

Seedling abundance ( $Ab$ ) was highest under ID in the East ( $Ab = 32$ ) and West ( $Ab = 18$ ) slopes, while in the North and South-East slopes, the highest abundance was found associated with HD ( $Ab = 15$  and  $17$ , respectively). The lowest abundances were recorded under LD in four slopes ( $Ab = 0-8$ ; Table 1).

Alpha diversity ( $\alpha$ ) was higher under ID in most cases ( $\alpha = 2$ , North, West, and South-East slopes); in LD of the East slope the alpha diversity was zero. Beta diversity ( $\beta$ ) was heterogeneous, being highest in assemblages under ID on the East ( $\beta = 3$ ) and West ( $\beta = 2$ ) slopes. Species replacement was nil ( $\beta = 0$ ) under HD of the West slope, and under LD in the East and South-East slopes. The lowest gamma diversity ( $\gamma$ ) was observed under LD in the East and South-East slopes ( $\gamma = 0$ ,  $\gamma = 0$ ; respectively), and associated with HD in the West ( $\gamma = 1$ ) (Table 1).

## Relationships

Generalized linear models did not identify any association between diversity and explanatory variables. Generalized mixed effects models detected 10 statistically significant models that showed the association of seedling recruitment and abundance with regional (RDG) and local disturbance (DIF). Of these, the best models, according to the AIC (Akaike, 1974) and ANOVA, were those that explained the abundance of seedlings ( $Ab$ ) based on regional disturbance ( $Ab \sim RDG + (1|plot)$ ,  $AIC = 344$ ,  $P < 0.001$ ), and recruitment based on the interaction between regional and local disturbance ( $R \sim DIF * RDG + (1|plot)$ ,  $AICc = 3584$ ,  $P < 0.001$ ) (Table 2). Abundance was higher with greater regional disturbance, while recruitment was higher in assemblages with local and regional disturbance (Fig 3a, b). Logistic regressions detected six statistically significant models that showed the effect of disturbance on the

presence of four tree species (*Pinus pseudostrobus*, *Salix oxylepis*, *Arbutus xalapensis* and *Quercus crassipes*). All of them were the best evaluated for each species according to the AIC (Table 3).

## Discussion

Disturbance gradually modifies ecosystems by influencing species succession and forest dynamics (Trigueros-Banuelos et al., 2014). The effect on diversity depends on the frequency, intensity, and extent of disturbance, as well as on the life history and the requirements of each species, and the particular environmental conditions that remain after disturbance (Leibold et al., 2004; Pérez et al., 2013; Stork et al., 2016). This study reports the effect of the interaction of local and regional disturbance on tree regeneration in a temperate forest located in central Mexico. The results did not fully match our expectation since the highest diversity was not observed under intermediate disturbance, but recruitment was.

On the local scale, habitat destruction changes microenvironmental conditions and limits the establishment of species, which directly impacts demographics (Sherman et al., 2001). On the regional scale, fragmentation may cause local extinctions and hamper recolonization (Niemela, 1999) because it affects seed production and dispersal, thus reducing the recruitment of forest plants. Nevertheless, the response is species- and disturbance-specific (Lawes et al., 2007). In our case, regional disturbance largely explained seedling abundance, while the interaction of both disturbance scales influenced recruitment. These results indicate that both fragmentation and changes in microenvironmental conditions affect tree regeneration, showing the importance of understanding biodiversity responses to human disturbance at multiple scales to identify effective conservation plans (de Castro et al., 2016). Although our investigation reports a relationship between recruitment and disturbance, as each disturbance event can generate a particular effect and, in turn, the magnitude of the effect declines over time (Hissa et al., 2019), the type of disturbance and historical records should be measured in future studies (Bendix et al., 2017).

According to Hubbell et al. (1999), local disturbance triggers the progression of natural regeneration because it increases the variety of available niches relative to mature forests, while promoting the coexistence of species that have different strategies of resource use, competition, and dispersal. The intermediate disturbance hypothesis proposes this condition as a local diversification factor associated with community imbalance (Connell, 1978) because it promotes a balance between competition and life-history trade-offs, which would explain the coexistence of species (Bonsall et al., 2004). Besides, Bendix et al. (2017) indicate that the intermediate regional disturbance creates different local and regional conditions that favor diversity.

Our data did not show higher seedling species richness associated with intermediate disturbance, although the highest seedling abundance was found in assemblages under a higher regional disturbance, while recruitment was higher under intermediate local and regional disturbance. The intensity of disturbance at the local and regional levels affects microsites and ecological processes that modify seedling recruitment due to the effect on microclimate, surface, soil properties, and dispersal (Bullied et al., 2012), which could explain the results recorded in the present study.

In a stable system (e.g., mature forest), strong competitors dominate and exclude poor competitors. In communities subjected to low disturbance levels, shade-intolerant species, which are commonly adapted to colonize open areas (successional pioneers) are poorly represented; the opposite is observed in highly disturbed sites, where shade-tolerant species (late-successional species) are lost as a result of the transformation of the microenvironment required for them to thrive (Connell, 1978; Sheil and Burslem, 2003). Competitive exclusion is prevented when the disturbance regime provides intermittent opportunities for the recruitment of species at all points throughout the life-history spectrum, i.e., from late-succession competitors to early-succession colonizers (Sheil and Burslem, 2003).

The present study recorded the dominance of *Pinus montezumae* in most assemblages regardless of the disturbance level, suggesting a high competitive exclusion, consistent with the observation of low species replacement along the entire disturbance gradient at the local and regional levels. Although a high abundance of *Pinus montezumae* was expected due to the altitudinal range covered during field sampling, which corresponds to the natural altitudinal distribution of the species (2900–3100 m a.s.l.), disturbance is likely to facilitate the colonization by this conifer species, similar to other pine species (Richardson et al., 2007).

Of the seven species of seedlings detected (*Salix oxylepis*, *Quercus crassipes*, *Pinus montezumae*, *Pinus pseudostrobus*, *Prunus serotina*, *Abies religiosa*, and *Arbutus xalapensis*), the low representation of *Pinus pseudostrobus* reveals a very limited replacement tree that jeopardizes the permanence of this species in the LMNP. According to Ern (1976), *Pinus pseudostrobus* forms plant associations with *Abies religiosa* on the LMNP West slope at 2400 m a.s.l.; this author also proposes that before the intensive clearing of the natural vegetation in the LMNP, this area was likely covered by mixed forests of *Abies religiosa* and *Pinus pseudostrobus*.

Interestingly, the highest probability of the presence of *Pinus pseudostrobus* was found associated with a high level of local disturbance, which is consistent with the pioneer successional affinity of the species (Tavera-Carrero et al., 2019). Nevertheless, the low representation in the LMNP suggests its exclusion, possibly as a result of the higher competitive capacity of the other dominant species, which are also pioneers (e.g., *Pinus montezumae*). Additionally, it has been reported that deforestation in Mexico has severely affected populations of *Pinus pseudostrobus*, a species highly susceptible to drought stress and soil degradation associated with severe disturbance (Gómez-Romero et al., 2013). Therefore, future studies should analyze the relationship of *P. pseudostrobus* with soil conditions that may be limiting its establishment (e.g., nutrients).



Manzanilla-Quiñones et al. (2019) reported that the ideal ecological niche of *Pinus pseudostrabus* lies within a temperature range of 9°C to 22.2°C, across an altitudinal range of 1600 to 3200 m a.s.l. in Andosol soils, and an annual mean precipitation of 1162 mm. Although the low abundance of some species may result from the sampling design, the high loss of forest cover in the LMNP (Valdez et al. 2016) changes the microhabitat conditions needed for the permanence and establishment of some species (even pioneers in ecological succession). Therefore, controlling the change of land use in the LMNP is of the utmost importance to mitigate the impact of disturbance on the survival of poorly represented tree species. According to our results, specific conservation measures should be implemented in the LMNP to ensure the recruitment and conservation of *Pinus pseudostrabus*.

Likewise, the presence of *Salix oxylepis*, *Arbutus xalapensis* and *Quercus crassipes* was associated with local and regional disturbance. The successional affinity of *Salix oxylepis* probably explains this relationship, since this species is distributed across an altitudinal range of 2300 to 3200 m a.s.l. in association with plant communities such as pine forest, pine-oak forest, and *Juniperus* shrubland (Rodríguez, 2002), but its abundance increases in intermediate successional stages, being subsequently replaced by other late-successional species such as *Senecio callosus* and *Trisetum irazuense* (Muñoz-Jiménez et al. 2012).

As for *Arbutus xalapensis*, to date, it is not documented whether needs disturbance for the establishment and growth of individuals, but the abundance of seedlings is considered to increase below nurse plant species (Davis, 2017). Also, according to Arriola et al. (2014) *Quercus crassipes* is a perennial plant that characterizes intermediate successional stages, which explains its association with the disturbance.

The information reported herein reveals the effect of regional and local disturbance on natural regeneration and the composition of temperate forest tree species. Disturbance was not associated with seedling richness but was associated with recruitment and abundance. The poor representation of *Pinus*

*pseudostrobus* underlines the need to study the effect of microclimatic conditions as a result of disturbance to identify the causes of low recruitment and define immediate conservation actions to preserve the diversity levels safeguarded by the LMNP.

Although the diversity of seedlings recorded in the present study did not show an apparent association with disturbance, the information reported is key for understanding the effects of disturbance on interactions that govern the composition and structure of tree assemblages. The influence of disturbance on diversity may not be clear because of the high abundance of *Pinus montezumae*; therefore, we recommend replicating the present study in tree assemblages with other plant associations.

Further sampling efforts should be made over time aiming at a more detailed recording of seedling recruitment and its relationship to disturbance. Also, it is essential to preserve the taxonomic and functional diversity of the temperate forest in the LMNP to maintain the ecological processes that make up the communities and allow them to cope with disturbance (Chao et al., 2014).

This study outlines basic knowledge to understand how anthropogenic disturbance influences tree assemblages in temperate forests, and also raises new questions (e.g., recruitment dynamics) that will help define particular actions to conserve biodiversity in the LMNP and other temperate forests of Mexico.

## **Contributions of authors**

All the authors contributed to the design and conception of the study. BCS proposed the idea. ATH and SGM conducted the fieldwork. BCS and ATH performed the statistical analyses and interpreted the results. The first draft was written by ATH and BCS. JLM and AET critically reviewed the manuscript content. All authors read, edited, and approved the final version of the manuscript.

## **Funding**

This study was supported by the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (FORDECYT-PRONACES-Project # 15033, granted to BCS; grant # 1081400 awarded to ATH).

## Acknowledgments

To the Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas and the Coordinación de Ecología de Tlaxcala, México, for giving access to LMNP for field work. To Raúl Montero Nava, Miguel Adrián Domínguez Godoy, Guadalupe Andraca Gómez, Jessica Juan Espinoza, and Braulio Ricardo Pérez Alva for their assistance in sampling activities. To the Masters of Biological Sciences Program of the Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta, Universidad Autónoma de Tlaxcala, for the academic formation of ATH. to the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología for facilitating the financial resources that supported this study.

## Literature cited

Akaike, H. 1974. A new look at statistical model identification. *IEEE Transactions on Automatic Control* 19: 716-723. DOI: <https://ieeexplore.ieee.org/document/1100705>

Arriola, P. V. J., M. E. Estrada, A. Ortega-Rubio, R. M. Pérez and A. R. Giron H. 2014. Deterioro en áreas naturales protegidas del centro de México y del Eje Neovolcánico Transversal. *Investigación y Ciencia* 22: 37-49.

Bendix, J., Jr. J. J. Wiley and M. G. Commons. 2017. Intermediate disturbance and patterns of species richness. *Physical Geography* 38: 393-403. DOI: <https://doi.org/10.1080/02723646.2017.1327269>

Bonsall, M. B., V. A. Jansen and M. P. Hassell. 2004. Life history trade-offs assemble ecological guilds. *Science* 306: 111-114. DOI: <https://doi.org/10.1126/science.1100680>

Bullied, W. J., R. C. Van Acker and P. R. Bullock. 2012. Microsite characteristics influencing weed seedling recruitment and implications for recruitment modeling. *Canadian Journal of Plant Science* 92: 627-650. DOI: <https://doi.org/10.4141/cjps2011-281>

Calderón-Patrón, J. M., C. E. Moreno and I. Zuria. 2012. La diversidad beta: medio siglo de avances. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 83: 879-891. DOI: <https://doi.org/10.7550/rmb.25510>

Chao, A., C. H. Chiu and L. Jost. 2014. Unifying species diversity, phylogenetic diversity, functional diversity, and related similarity and differentiation measures through Hill numbers. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 45: 297-324. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-120213-091540>

CONABIO. 2020. Biodiversidad mexicana:

<https://www.biodiversidad.gob.mx/ecosistemas/bosqueTemplado>. Consultada 20 abril 2022.

CONANP-GIZ. 2018. Prontuario Estadístico y Geográfico de las Áreas Naturales Protegidas de la Región Centro y Eje Neovolcánico. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas, Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. Ciudad de México, México. Consult 20 April 2022.

Connell, J. H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs: high diversity of trees and corals is maintained only in a nonequilibrium state. *Science* 199:1302-1310. DOI: <http://doi.org/10.1126/science.199.4335.1302>

Cornejo-Tenorio, G. and G. Ibarra-Manríquez. 2010. Plantas de la Reserva de la Biosfera Mariposa Monarca. Rapid Color Guide #289 versión 1.

Davis, A. 2017. Characteristics and Distribution of *Arbutus xalapensis* (Texas Madrone) in the Edwards Plateau Region of Central Texas. Master thesis. The University of Texas at San Antonio, United States of America. 58 pp.

de Castro S., R. R., J. Barlow, A. N. Andersen, J. H. Schoereder, E. Berenguer, J. N. Ferreira and T. A. Gardner. 2016. Biodiversity consequences of land-use change and forest disturbance in the Amazon: A multi-scale assessment using ant communities. *Biological Conservation* 197: 98-107. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.03.005>

Domínguez-Domínguez, O. and G. Pérez-Ponce de León. 2009. ¿La mesa central de México es una provincia biogeográfica? Análisis descriptivo basado en componentes bióticos dulceacuícolas. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 80: 835-852. DOI: <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2009.003.178>

Ern, H. 1976. Descripción de la vegetación montañosa en los estados mexicanos de Puebla y Tlaxcala. *Botanischer Garten und Botanisches Museum* 1-128.

ESRI. 2018. ArcGIS Desktop: Version 10.6. Redlands, CA: Environmental Systems Research Institute.

Fernández, J. A. F. and J. C. López-Domínguez. 2005. Parque Nacional La Malinche. Coordinación General de Ecología del Gobierno del Estado de Tlaxcala, México. 223 pp.

Franquiz, D. F. 2016. Germinación y sobrevivencia de plántulas de *Abies religiosa* en diferentes condiciones microambientales en el Parque Nacional La Malinche. Tesis de licenciatura, Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta. Universidad Autónoma de Tlaxcala, México. 82 pp.

Garibay-Orijel, R., E. Morales-Marañón, M. Domínguez-Gutierrez and A. Flores-García. 2013. Morphologic and genetic characterization of ectomycorrhizae formed by *Pinus montezumae* and spore bank fungi in the Transmexican Volcanic Belt. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 84: 153-169. DOI: <https://doi.org/10.7550/rmb.29839>

George-Miranda, S., S. Guillén, H. Viveros-Viveros, R. Montero-Nava and J. L. Martínez y Pérez. 2022. Low germination rate of *Pinus hartwegii* seeds from trees growing at

high elevations: Vulnerability to climate change? *Forest Ecology and Management* 507: 120001. DOI: <http://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.120001>

Giacomotti, T. J. G. and C. R. Reynel. 2018. Mortalidad y reclutamiento de árboles en un bosque secundario tardío del valle de Chanchamayo, Perú. *Revista Forestal del Perú* 33: 42-51. DOI: <http://dx.doi.org/10.21704/rfp.v33i1.1154>

Gómez-Romero, M., E. De la Barrera, J. Villegas and R. Lindig-Cisneros. 2013. Fertilización y asociación con especies pioneras herbáceas en el crecimiento de *Pinus pseudostrabus*. *Phyton (Buenos Aires)* 82: 135-143. DOI: <http://www.scielo.org.ar/pdf/phyton/v82n1/v82n1a19>

Guerra-De la Cruz, V. and L. Galicia. 2017. Tropical and highland temperate forest plantations in Mexico: Pathways for climate change mitigation and ecosystem services delivery. *Forests* 8: 489. DOI: <https://doi.org/10.3390/f8120489>

Gutiérrez-Granados, G. and R. Dirzo. 2009. Remoción de semillas, herbivoría y reclutamiento de plántulas se *Brosimum alicastrum* (Moraceae) en sitios con manejo forestal contrastante de la Selva Maya, Quintana Roo, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 85: 51-58.

Hill, J. K. and K. C. Hamer. 2004. Determining impacts of habitat modification on diversity of tropical forest fauna: the importance of spatial scale. *Journal of Applied Ecology* 41: 744-754. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.0021-8901.2004.00926.x>

Hissa, S. N. V., L. F. M. Silva, S. R. Goncalves and C. E. R. S. Goncalves. 2019. Atlantic Forest topsoil nutrients can be resistant to disturbance and forest clearing. *Biotropica* 51: 342-354. DOI: <https://doi.org/10.1111/btp.12658>

Hubbell, S. P., R. B. Foster, S. T. O'Brien, K. E. Harms, R. Condit, B. Wechsler, S. J. Wright and S. Loo de Lao. 1999. Light-gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a neotropical forest. *Science* 283: 554-557. DOI: <http://doi.org/10.1126/science.283.5401.554>

Lande, R. 1996. Statistics and partitioning of species diversity and similarity among multiple communities. *Oikos* 76: 5-13. DOI: <https://doi.org/10.2307/3545743>

Lawes, M. J., R. Joubert, M. E. Griffiths, S. Boudreau and C. A. Chapman. 2007. The effect of the spatial scale of recruitment on tree diversity in Afromontane Forest fragments. *Biological Conservation* 139: 447-456. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2007.07.016>

Leibold, M. A., M. Holyoak, N. Mouquet, P. Amarasekare, J. M. Chase, M. F. Hoopes, R. D. Holt, J. B. Shurin, R. Law, D. Tilman, M. Loreau and A. Gonzalez. 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters* 7: 601-613. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00608.x>

Manzanilla-Quiñones, U., P. V. Delgado, J. R. Hernández, A. S. Molina, J. J. M. García and M. D. C. G. Rocha. 2019. Similaridad del nicho ecológico de *Pinus montezumae* y *P. pseudostrobus* (Pinaceae) en México: implicaciones para la selección de áreas productoras de semillas y de conservación. *Acta Botánica Mexicana* 126: e1398. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm126.2019.1398>

Martínez, R. M. 1994. Regeneración natural y diversidad de especies arbóreas en selvas húmedas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 54: 179-224. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.1431>

Matuoka, M. A., M. Benchimol, J. M. de Almeida-Rocha and J. C. Morante-Filho. 2020. Effects of anthropogenic disturbances on bird functional diversity: A global meta-analysis. *Ecological Indicators* 116: 106471. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.106471>

Merlín-Uribe, Y., L. Villamil-Echeverri, J. C. Martínez, M. C. Astier and E. M. Gavito. 2014. Plantas silvestres asociadas al cultivo de aguacate. 494. Versión 2.

Monárrez-González, J. C., G. Pérez-Verdín, C. López-González, M. A. Márquez-Linares and M. S. González-Elizondo. 2018. Efecto del manejo forestal sobre algunos servicios ecosistémicos en los bosques templados de México. *Madera y Bosques* 24: 1-16. DOI: <https://doi.org/10.21829/myb.2018.2421569>

Montero, N. R. M. 2020. Diferenciación de los indicadores reproductivos, sobrevivencia y crecimiento de plántulas de *Pinus hartwegii* procedentes de un gradiente altitudinal en el Parque Nacional La Malinche. Tesis de maestría, Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta, Universidad Autónoma de Tlaxcala, México. 35 pp.

Montiel, G. A. M., L. V. C. Hernández and A. T. Estrada. 2015. Mecanismos y consecuencias ecológicas de las interacciones planta-planta. *Interacciones biológicas*. Tlaxcala, México: Rosete Editores. pp. 35-56.

Muñoz-Jiménez, J., A. García-Romero and R. M. A. Alanís. 2012. Colonización y sucesión vegetal en el fondo de una barranca afectada por flujos hidrovolcánicos recientes: la barranca Huiloac (vertiente NE del estratovolcán Popocatepetl, México). *Ería*: 19-37.



Niemelä, J. 1999. Management in relation to disturbance in the boreal forest. *Forest Ecology and Management* 115: 127-134. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(98\)00393-](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(98)00393-4)

4

Ocampo-Zuleta, K. and S. J. Bravo. 2019. Reclutamiento de especies leñosas en bosques tropicales expuestos a incendios: una revisión. *Ecosistemas* 28: 106-117. DOI: <https://doi.org/10.7818/ECOS.1642>

Padilla, V. J. A., E. E. Martínez, A. Ortega-Rubio, R. P. Miranda and A. R. G. Hernández. 2014. Deterioro en áreas naturales protegidas del centro de México y del Eje Neovolcánico Transversal. *Investigación y Ciencia* 22: 37-49.

Pereyra, L. C. and C. E. Moreno. 2013. Divide y vencerás: revisión de métodos para la partición de la diversidad regional de especies en sus componentes alfa y beta. *Revista Chilena de Historia Natural* 86: 231-240. DOI: <http://dx.doi.org/10.4067/S0716-078X2013000300001>

Pérez, L. P., B. F. López, O. F. García, P. Cuevas-Reyes and A. G. Rodríguez. 2013. Procesos de regeneración natural en bosques de encinos: factores facilitadores y limitantes. *Biológicas Revista de la DES Ciencias Biológico Agropecuarias* 15(Especial): 18-24.

Portillo, D. C. I. 2017. Estructura vertical y horizontal de bosques de *Pinus hartwegii* Lindl. En el Parque Nacional La Malinche: análisis de la regeneración natural y los factores que la afectan. Master thesis. Tlaxcala Center of the Behavior Biology, University Autonomous of Tlaxcala, México. 93 pp.

R Core Team. 2017. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/>

Ramírez-Marcial, N., M. González-Espinosa and G. Williams-Linera. 2001. Anthropogenic disturbance and tree diversity in montane rain forests in Chiapas, Mexico. *Forest Ecology Management* 154: 311-326. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(00\)00639-3](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00639-3)

Rebottaro, S. L. y D. A. Cabrelli. 2011. Regeneración natural de *Pinus elliottii* en claros silvícolas: Dinámica poblacional durante siete años. *Madera y Bosques* 17: 49-70.

Reice, S. R., R. C. Wissmar and R. J. Naiman. 1990. Disturbance regimes, resilience, and recovery of animal communities and habitats in lotic ecosystems. *Environmental Management* 14: 647-659. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF02394715>

Richardson, D. M., P. W. Rundel, S. T. Jackson, R. O. Teskey, J. Aronson, A. Bytnerowicz, M. J. Wingfield and Ş. Procheş. 2007. Human impacts in pine forests: past, present, and future. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 38: 275-297. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.38.091206.095650>

Rodríguez, G. C. 2002. Contribución al estudio de los *Salix* spp. en México. Tesis de licenciatura. División de Ciencias Forestales, Universidad Autónoma Chapingo, Chapingo, Texcoco, Estado de México. 146 pp.

Rojas-García, F. and L. Villers-Ruíz. 2008. Estimación de la biomasa forestal del Parque Nacional Malinche Tlaxcala-Puebla. *Revista de Ciencia Forestal en Mexico* 33:59-86

Ruiz, J. 2010. Ecología de dispersión y reclutamiento de bosques húmedos tropicales. Programa Científico Complementario 19-30. DOI: <https://doi.org/10.5377/wani.v59i0.256>

Sapkota, I. P., M. Tigabu and P. C. Odén. 2010. Changes in tree species diversity and dominance across a disturbance gradient in Nepalese Sal (*Shorea robusta Gaertn. f.*) forests. *Journal of Forest Research* 21: 25-32. DOI: <http://doi.org/10.1007/s11676-010-0004-4>

SEMARNAT-CONANP. 2013. Programa de Manejo Parque Nacional La Montaña Malinche o Matlalcuéyatl. 1ª Edición. Ciudad de México. 206 pp.

SEMARNAT. 2016. Informe de la Situación del Medio Ambiente en México. Compendio de Estadísticas Ambientales. Indicadores Clave, de Desempeño Ambiental y de Crecimiento Verde, Edición 2015. Ciudad de México, México. 470 pp.

Sheil, D. and D. F. Burslem. 2003. Disturbing hypotheses in tropical forests. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 18-26. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(02\)00005-8](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(02)00005-8)

Sherman, R. E., T. J. Fahey and J. J. Battles. 2001. Small-scale disturbance and regeneration dynamics in a neotropical mangrove forest. *Journal of Ecology* 88: 165-178. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2000.00439.x>

Stork, N. E., D. S. Srivastava, P. Eggleton, M. Hodda, G. Lawson, R. R. B. Leakey and A. D. Watt. 2016. Consistency of effects of tropical-forest disturbance on species composition and richness relative to use of indicator taxa. *Conservation Biology* 31: 924-933. DOI: <https://doi.org/10.1111/cobi.12883>

Tavera-Carreño, M., N. Ramírez-Marcial, M. González-Espinosa and D. A. Navarrete-Gutiérrez. 2019. Functional traits of rare and abundant tree species in mountain Forests of Southern Mexico. *Polibotánica* 48: 29-41. DOI: <https://doi.org/10.18387/polibotanica.48.3>

Trigueros-Bañuelos, A. G., R. Villavicencio-García and A. L. Santiago-Pérez. 2014. Mortalidad y reclutamiento de árboles en un bosque templado de pino-encino en Jalisco. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales* 5: 160-183.

Valdez, P. M. E., G. G. González, I. R. Morales and S. R. Y. Bolaños. 2016. Reserva de carbono en biomasa forestal y suelos minerales en el Parque Nacional Malinche (Mexico). *Revista Colombiana de Geografía* 25: 207-215. DOI: <https://doi.org/https://dx.doi.org/10.15446/rcdg.v24n1.40382>

Villaseñor, J. L. and E. Ortiz. 2014. Biodiversidad de las plantas con flores (División Magnoliophyta) en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85: S134-S142. DOI: <https://doi.org/10.7550/rmb.31987>

Whittaker, R. H. 1960. Vegetation of the Siskiyou mountains, Oregon y California. *Ecological Monographs* 30: 279-338. DOI: <https://doi.org/10.2307/1943563>

**Table 1:** Recruitment (R), abundance (Ab), and additive diversity of tree seedlings, in assemblages on the four slopes of La Malinche National Park (E, East; W, West; N, North; SE, South-East). S1, sampling site 1; S2, sampling site 2; S3, sampling site 3; RDG, regional disturbance gradient; DIF, Disturbance Impact Factor (Sapkota et al., 2010); LD, low disturbance; ID, intermediate disturbance; HD, high disturbance;  $\alpha$ , alpha diversity;  $\beta$ , beta diversity;  $\gamma$ , gamma diversity (Whittaker, 1960).

<b>Assemblage</b>	<b>RDG</b>	<b>DIF</b>	<b>R</b>	<b>Ab</b>	<b><math>\alpha</math></b>	<b><math>\beta</math></b>	<b><math>\gamma</math></b>
E-S1	LD	91.58	5	0	0	0	0
E-S2	ID	83.53	11	32	1	3	4
E-S3	HD	234.76	383	21	2	2	4
W-S1	LD	23.97	1	4	1	1	2
W-S2	ID	57.50	37	18	2	2	3
W-S3	HD	64.36	8	16	1	0	1
N-S1	LD	70.57	2	8	1	1	2
N-S2	ID	96.65	71	10	2	1	3
N-S3	HD	167.65	25	15	1	1	2
SE-S1	LD	35.84	136	2	1	0	1
SE-S2	ID	66.33	0	16	2	1	2
SE-S3	HD	45.69	381	17	1	1	2

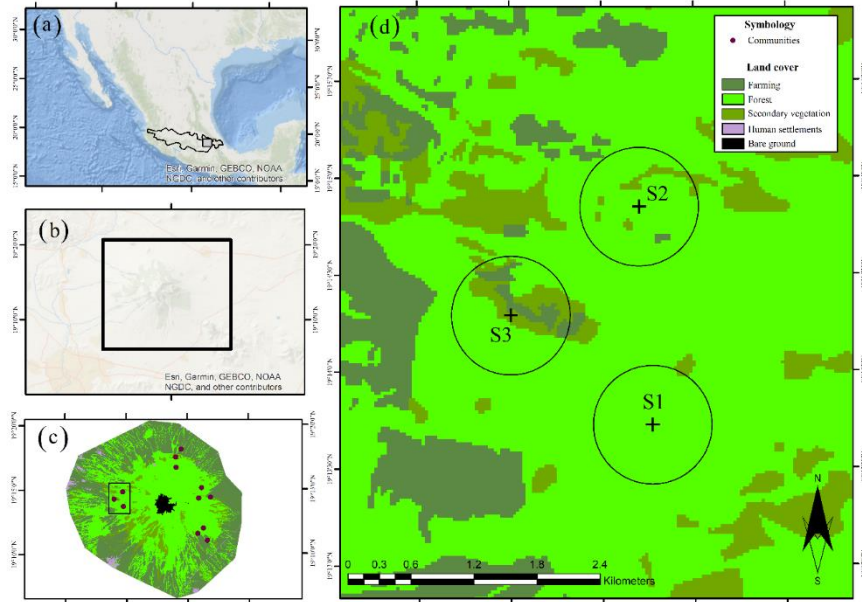
**Table 2:** Non-linear mixed effects models of tree seedling species in La Malinche National Park. The best models, according to the Akaike Information Criterion (AIC; Akaike, 1974), for each dependent variable are highlighted in bold. RDG, regional disturbance gradient; DIF, Disturbance Impact Factor (Sapkota et al., 2010); plot, random variable, plot of 1000 m<sup>2</sup> for sampling; SE, standard error; EC, estimated coefficients. The most parsimonious models according to the ANOVA are indicated with significance, \*  $P < 0.05$ , \*\*  $P < 0.01$ , \*\*\*  $P < 0.001$ .

	Model	AIC	BIC	logLik	Deviance
(a) Abundance (Ab)					
1	Ab ~ DIF + (1 plot)	394	400	-194	275
2	<b>Ab ~ RDG + (1 plot)***</b>	<b>344</b>	<b>352</b>	<b>-168</b>	<b>223</b>
3	Ab ~ DIF + RDG + (1 plot)	343	353	-166	219
4	Ab ~ DIF * RDG + (1 plot)	346	361	-166	219
5	Ab ~ DIF : RDG + (1 plot)	359	370	-175	236
(b) Recruitment (R)					
6	R ~ DIF + (1 plot)	4315	4321	-2155	4191
7	R ~ RDG + (1 plot)***	3920	3929	-1956	3793
8	R ~ DIF + RDG + (1 plot)***	3839	3849	-1914	3710
9	<b>R ~ DIF * RDG + (1 plot)***</b>	<b>3584</b>	<b>3598</b>	<b>-1785</b>	<b>3451</b>
10	R ~ DIF : RDG + (1 plot)	4120	4130	-2055	3992

**Table 3:** Logistic regressions models best evaluated by the Akaike Information Criterion (AIC; Akaike, 1974) and statistically significant, by tree seedling species in La Malinche National Park. DIF, Disturbance Impact Factor (Sapkota et al., 2010); RDG, regional disturbance gradient. \*  $P < 0.05$ , \*\*  $P < 0.01$ , \*\*\*  $P < 0.001$ , according to the ratio probability test.

	<b>Models</b>	<b>AICc</b>	<b>Estimated coefficient</b>	<b>Std Error</b>
1	<i>Pinus pseudostrobus</i> ~ DIF	8.77*	-66.55	21235.65
2	<i>Salix oxylepis</i> ~ RDG + DIF	14.48*		
	RDG Low + DIF		220.43	96201.69
	RDG Intermediate + DIF		236.12	85421.54
	DIF		1.54	570.32
3	<i>Salix oxylepis</i> ~ RDG : DIF	14.48*		
	RDG High : DIF		0.53	280.22
	RDG Low : DIF		1.37	704.4
	RDG Intermediate : DIF		1.54	557.24
4	<i>Arbutus xalapensis</i> ~ RDG + DIF	21.37*		
	RDG Low + DIF		-2.45	8248.11
	RDG Intermediate + DIF		20.58	5442.15
	DIF		-0.09	0.07
5	<i>Arbutus xalapensis</i> ~ RDG : DIF	21.37*		
	RDG High : DIF		-0.55	135.68
	RDG Low : DIF		-1.06	309.34
	RDG Intermediate : DIF		-0.09	0.07
6	<i>Quercus crassipes</i> ~ RDG : DIF	41.38*		
	RDG High : DIF		0.004	0.01
	RDG Low : DIF		-0.68	91.95
	RDG Intermediate : DIF		-0.01	0.02

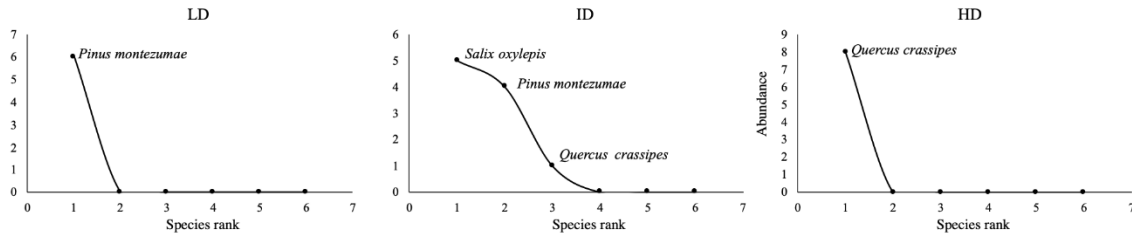
**Figure 1:** Location of sampling sites with different level of regional anthropogenic disturbance, for the sampling of seedlings to estimate recruitment and diversity, in La Malinche National Park. S1, area with a relatively unaltered matrix of mature forest; S2, area with a discontinuous vegetation matrix; S3, area with productive activities.



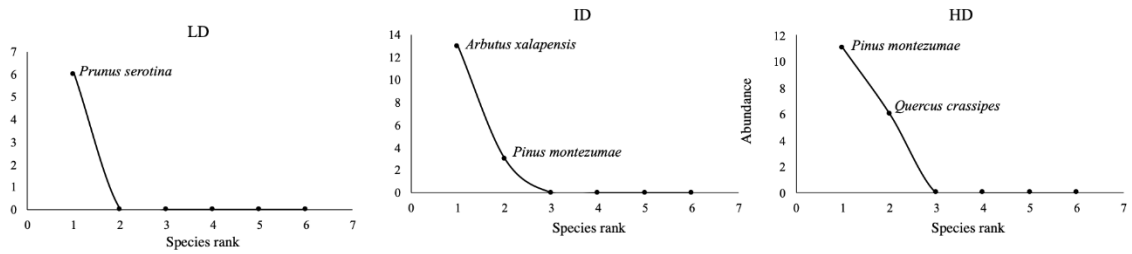


**Figure 2:** Rank-abundance curves of tree seedlings by regional anthropogenic disturbance on the four slopes of La Malinche National Park. LD, low disturbance; ID, intermediate disturbance; HD, high disturbance.

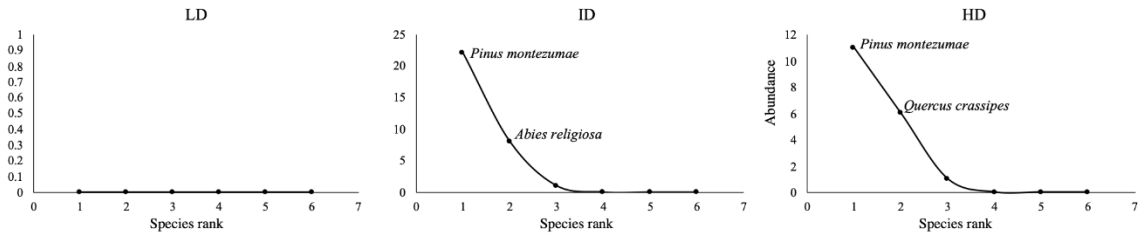
(a) North slope



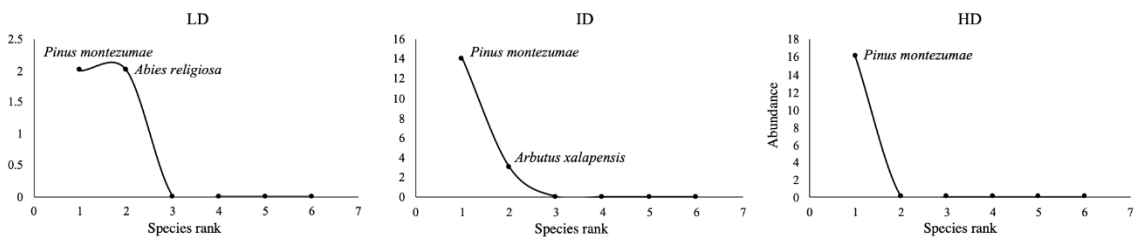
(b) South-East slope



(c) East slope



(d) Weast slope



**Figure 3:** Relationships best evaluated by the Akaike Information Criterion (AIC; Akaike, 1974), obtained with generalized linear models, between abundance (a) and recruitment (b) of seedlings from La Malinche National Park (LMNP) and the explanatory variables (local and regional disturbance). DIF, Disturbance Impact Factor (Sapkota et al., 2010); RDG, regional disturbance gradient.

