



Estructura y diversidad vegetal en un bosque de pino encino con disturbios en diferentes cronosecuencias

Vegetal structure and diversity in a pine-oak forest with disturbances in different chronosequences

Miguel Ángel Ruiz González¹, Gisela Virginia Campos Angeles^{2*}, Valentín José Reyes Hernández³,

Gerardo Rodríguez Ortiz² y José Raymundo Enríquez del Valle²

¹ Tecnológico Nacional de México /Instituto Tecnológico del Valle de Oaxaca. Programa de Maestría en Ciencias en Productividad en Agroecosistemas. Nazareno Xoxocotlán, Oaxaca, México. miguelruiz93@live.com.mx

² Tecnológico Nacional de México/Instituto Tecnológico del Valle de Oaxaca. División de Estudios de Posgrado e Investigación. Nazareno Xoxocotlán, Oaxaca, México.

gerardo.ro@voaxaca.tecnm.mx;
jose.ev@voaxaca.tecnm.mx

³ Colegio de Postgraduados. Campus Montecillo. Postgrado en Ciencias Forestales Montecillo, Estado de México, México. vreyes@colpos.mx

* Autora de correspondencia.
gisela.ca@voaxaca.tecnm.mx

RESUMEN

La dinámica que siguen la estructura y diversidad de la vegetación en un sitio después de sufrir un disturbio es un indicador de la resiliencia del ecosistema afectado. En este estudio se analizaron la composición florística y los cambios en la sucesión vegetal de acuerdo con la cronosecuencia de diferentes disturbios, en un bosque de pino-encino del Sur de Oaxaca, México. Se usó un muestreo selectivo estableciendo 28 sitios de muestreo de 400 m², en los cuales se realizó un censo de todos los individuos vasculares durante las temporadas de estiaje y lluvias de 2018. Se estimaron y analizaron la diversidad alfa y la beta, así como la estructura vertical y horizontal en todas las cronosecuencias: 1) incendios (IF) ocurridos hace un año (IF-1), cinco años (IF-5) y seis años (IF-6); 2) tierras de cultivo con descanso agrícola (DA) de ocho años (DA-8) y 20 años (DA-20); 3) libre pastoreo (PA) y 4) una zona de referencia, sin intervención (C1). La mayor riqueza (89) se registró durante la temporada de lluvias ($F = 0.0154$) en un área con descanso agrícola durante 20 años. En el área con incendio ocurrido un año antes se observó la diversidad más baja: Shannon = 1.26 y Shannon = 1.60 en ambas temporadas. El índice de valor de importancia más alto (86.55%) fue calculado para *Pinus lawsonii* Roetzl en el área con incendio ocurrido seis años atrás. El disturbio ocasionado por fuego fue el que causó mayor daño a la estructura y diversidad de la vegetación, sin embargo, también fue en el que la vegetación reapareció en menor tiempo. La composición florística varió de acuerdo con el tipo, severidad y tiempo transcurrido después del disturbio, mientras que la riqueza de especies se relacionó con la estructura vegetal en el sitio, que determina las condiciones microambientales. Los resultados son útiles para la aplicación de medidas de restauración y conservación.

PALABRAS CLAVE: bosque templado, herbáceas, incendio, índices de diversidad, pastoreo, regeneración.

ABSTRACT

The dynamics that the structure and diversity of the vegetation follow in a site after suffering a disturbance is an indicator of the resilience of the affected ecosystem. Therefore, the floristic composition and changes in plant succession were analyzed according to the chronosequence of different disturbances, in a pine-oak forest in southern Oaxaca, Mexico. Selective sampling was used, 28 sampling sites of 400 m² were established, in which a census of all vascular individuals was carried out during the dry and rainy seasons of 2018. Alpha and beta diversity were estimated and analyzed; the vertical and horizontal structure in all the chronosequences: 1) fires, (IF), occurred one (IF-1), five (IF-5) and six (IF-6) years ago; 2) farmland with agricultural fallow, (DA), eight (DA-8) and 20 years (DA-20); 3) free grazing (PA) and, 4) a reference area, without intervention (C1). The highest richness (89) was recorded during the rainy season ($F = 0.0154$) in an area with agricultural fallow for 20 years. In the area burned a year earlier, the lowest diversity Shannon=1.26 and Shannon=1.60 was observed in both seasons. The highest importance value index (86.55%) was calculated for *Pinus lawsonii* Roetzl in the area burned six years ago. The disturbance caused by fire is the one that caused the greatest damage to the structure and diversity of the vegetation, but it was also the one in which the vegetation appeared in less time after it. The floristic composition varied according to the type, severity and time elapsed after the disturbance, while the richness of species was related to the plant structure in the site, which determines the microenvironmental conditions. The results are useful for implementing restoration and conservation measures.

KEYWORDS: temperate forest, herbaceous, fire, diversity index, grazing, regeneration.

INTRODUCCIÓN

En México cada año se pierde superficie forestal, se estima que se pierden 775 800 ha por año de bosques y selvas (Jean-François et al., 2016). Su área de vegetación primaria se reduce constantemente para dar lugar a vegetación secundaria que, si bien cumple otras funciones ecológicas, en ocasiones son menos diversas, por lo que pueden tener funcionalidad limitada, lo que depende también de la historia de los disturbios en el sitio (Mesquita et al. 2015). Estos cambios tienen consecuencias ambientales, económicas y sociales (Chazdon, 2018, González et al., 2014; López-Hernández et al., 2017). Las características de la regeneración vegetal después de un disturbio reflejan la resiliencia del ecosistema para regresar a la estabilidad. La pérdida de biodiversidad y la respuesta de las comunidades vegetales son un criterio esencial para estimar los cambios que se generan y evaluar la capacidad productiva del bosque (Seidl et al., 2017), en especial en donde los ecosistemas han sido fragmentados (Ceccon et al., 2015; Haddad et al., 2015). Los disturbios pueden ser por causas naturales o provocados por diversas actividades antropogénicas, varían en extensión, intensidad, origen y frecuencia; la interacción entre la sociedad y la naturaleza constituyen un sistema socioecológico interdependiente. En especial en zonas marginadas en donde las personas que viven cerca del bosque aprovechan sus recursos para satisfacer necesidades básicas como la alimentación, a través de la colecta de plantas, frutos y leña; o el desmonte para actividades agrícolas y de pastoreo que en ocasiones son abandonadas, dando lugar a la regeneración natural. La estructura y composición de la vegetación varía de acuerdo con el tipo e intensidad del disturbio, así como de otros factores como la fauna dispersora, topografía, condiciones climáticas y capacidad de respuesta de las especies a condiciones adversas (Jadán et al., 2017). Cuando el factor de disturbio cesa, los procesos de regeneración requieren periodos largos para que se establezca la vegetación secundaria que da lugar a una comunidad diferente a la original, a partir de la que se recuperan algunas propiedades estructurales y funcionales del ecosistema (Chang y Turner, 2019). La

dispersión de semillas por el viento y fauna silvestre, desde las áreas con vegetación aledañas son determinantes para la expansión de poblaciones (Capulín et al., 2010; Chandra y Kumar, 2015). Los estudios longitudinales entendidos, como el análisis de los cambios que ocasiona el mismo fenómeno a través de diferentes periodos en comunidades vegetales perturbadas, permiten comprender la dinámica del proceso de sucesión, que es esencial para determinar las acciones de restauración ecológica más adecuadas (Jacovak et al., 2015). Al mismo tiempo, permiten monitorear la cobertura vegetal, realizar inventarios florísticos, describir parámetros estructurales y funcionales para evaluar el estado de conservación del recurso e implementar planes de manejo orientados al aprovechamiento sostenible y conservación de los bosques (Tewari, 2016). Después de un disturbio, se crean espacios en el bosque que son aprovechados por especies pioneras que sustituyen a las plantas muertas o en decadencia e incrementan la cobertura en el sotobosque (Tobin, 2015). Por lo anterior, dominan especies anuales de porte pequeño como arbustos y herbáceas de rápido crecimiento con mayor éxito reproductivo. Sin embargo, la vegetación se comporta de manera diferente dependiendo del tipo de disturbio y del tiempo que ha transcurrido desde el evento hasta el momento del registro, además intervienen otro tipo de factores relacionados con el sitio como la topografía, el tipo de suelo y el clima, en general. En esta investigación, se estudiaron la diversidad alfa y beta, así como la estructura y composición de la vegetación en áreas afectadas en diferente tiempo por incendios, actividades agrícolas y pastoreo y en un área sin perturbaciones en la Sierra Sur de Oaxaca, México; que es una región montañosa con gran riqueza forestal en la que destaca la vegetación de pino-encino (Castillo et al., 2016).

La hipótesis de trabajo de este estudio fue que el tipo de disturbio y el tiempo que pasa después de este determina la estructura y diversidad vegetal en el sitio, considerando que cada especie responde de manera diferente a los disturbios, de acuerdo con sus características y sus mecanismos de regeneración, tales como su capacidad de



rebrote, adaptación a condiciones adversas y presencia de estructuras reproductivas (Jaksic y Fariña, 2015).

La hipótesis principal planteada fue que la vegetación se modifica de acuerdo con el tipo de disturbio, el tiempo transcurrido desde su ocurrencia y su intensidad; y que este provoca la pérdida de la estructura vegetal, la disminución en la riqueza de especies locales y el aumento de especies.

OBJETIVOS

El objetivo del estudio fue analizar la composición florística, la estructura de la vegetación y los cambios en la sucesión vegetal ocasionados por incendios forestales, descanso agrícola de tierras de cultivo y libre pastoreo en diferentes cronosecuencias comparadas con una zona no intervenida en un bosque de pino-encino.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El estudio se realizó en un bosque de pino-encino en la comunidad de San Francisco Sola, en la Sierra Sur de Oaxaca, México, en las coordenadas 16° 30' 56.43" N y 96° 58' 29.08" O. En el sitio predomina un clima (Aw) caliente subhúmedo con lluvias en verano. La precipitación oscila entre 700 mm y 1000 mm anuales, con temperatura entre 16 °C y 22 °C, según la clasificación de García (2004). La fisiografía presenta variaciones de altitud que van de 1300 m a 2800 m (Instituto Nacional de Estadística y Geografía [Inegi], 2010).

Establecimiento de cronosecuencias

Para analizar la composición florística, la estructura y los cambios en la sucesión de la vegetación, se utilizó el método de cronosecuencias descrito por Dupuy (2017). Se realizaron recorridos en los que se identificaron los lugares en donde habían ocurrido incendios forestales: un año (IF-1), cinco años (IF-5) y seis años (IF-6) antes; tierras de cultivo con descanso agrícola (DA), de ocho años (DA-8) y 20 años (DA-20); y tierras de libre pastoreo (PA). Las anteriores corresponden a siete cronosecuencias y se consideró también una zona de referencia sin intervención

(CI). Usando un método de muestreo selectivo, como repeticiones, se establecieron 4 parcelas permanentes de 400 m² cada una, en cada condición (cuatro repeticiones). Los datos se registraron de manera independiente en la temporada de estiaje (noviembre-abril) y de lluvias (mayo-octubre) de 2018. En cada parcela se registró el número de individuos por especie y su forma de vida; con estos datos se calcularon los índices diversidad alfa y beta. Asimismo, se realizó la colecta y preparación de las muestras botánicas, para su determinación taxonómica en el herbario del Instituto Tecnológico del Valle de Oaxaca.

Análisis estructural de la vegetación

Las estructuras vertical y horizontal se analizaron con base en la densidad muestral, la riqueza por formas de vida y con el índice de valor de importancia (IVI) (Curtis y McIntosh, 1951). Este último se obtuvo con la suma de dominancia relativa (DR), abundancia relativa (AR) y frecuencia relativa (FR) (Zarco-Espinosa et al., 2010), para determinar las especies con mayor contribución a la estructura del bosque (Tabla 1).

Manejo y análisis de datos

La normalidad y homogeneidad de varianzas de los datos se verificó con la prueba de Shapiro Wilk y Bartlett, respectivamente. Con la información registrada en campo durante la temporada de lluvias, que incluye las especies que permanecen durante el estiaje, se calcularon los índices de diversidad alfa y beta por medio del programa Past 3.21®. Para la primera se usaron los índices: Shannon-Wiener (H'), dominancia de Simpson (σ) y equidad de Pielou (J'); mientras que, para la segunda, fue usado el índice de similitud de Jaccard (I_j). Para todos ellos se realizaron análisis de varianza y pruebas de comparación de medias de Tukey ($p < 0.05$) con el fin detectar diferencias entre cronosecuencias (Tabla 1). La prueba de Kruskal-Wallis ($p < 0.05$) se realizó para las variables no paramétricas, densidad de población por formas de vida y riqueza. Asimismo, la contribución de las formas de vida en la disimilitud entre las áreas afectadas por los diferentes

disturbios se determinó mediante el análisis de porcentajes de disimilitud (SIMPER) (Seaby y Henderson, 2014), utilizando el programa Past 3.21 ®. Los análisis estadísticos se realizaron con el programa InfoStat versión 2018 (InfoStat, 2008).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Composición florística

Los disturbios estudiados no ocasionaron diferencias significativas ($F = 0.2546$) en la riqueza de especies registrada durante la temporada de estiaje (a). Por el contrario, dicha riqueza de especies sí presentó diferencias significativas ($F = 0.0154$) durante la temporada de lluvias (Fig. 1). Está ampliamente demostrado que la tolerancia a la sequía condiciona la presencia de especies ya que, incluso, algunas restringen su ciclo de vida a la estación de lluvias (Yan et al., 2015). Sin embargo, en este estudio, la mayor riqueza de especies (53) se registró en el área sin intervención (C1), durante la temporada de estiaje. Este comportamiento era esperado debido a que en un bosque conservado los estratos de vegetación permiten mantener estable su estructura y composición debido a la interacción planta-planta que se establece y que tiene tanto efectos positivos como negativos para cada una de ellas (Padilla y Pugnaire, 2006). Esta estructura forma una barrera de

protección ya que la mayor intensidad de la luz se recibe en el dosel superior y se crea un microambiente en donde las condiciones son más favorables que en cualquier condición que haya sufrido algún disturbio, aun en la época de estiaje. Lo anterior, coincide con lo documentado por Pavón et al. (2012), al evaluar un bosque conservado y otro bajo manejo en Hidalgo, México, en donde el número de especies fue mayor en la zona conservada. La riqueza de especies varía de acuerdo con los estadios de sucesión, asociados al tipo de vegetación, a las condiciones topológicas y a las geológicas en el sitio (Zamora-Crescencio et al., 2011).

Durante la temporada de lluvias, la mayor riqueza (89 especies) se registró en las áreas con descanso agrícola de 20 años (DA-20) y 8 años (DA-8), en donde la mayoría de las especies fueron herbáceas de la familia Asteraceae. Rzedowski (2006) indicó que los ecosistemas más ricos en la familia mencionada son los que se encuentran en estados tempranos de sucesión. Su presencia dominante se puede atribuir a las características de propagación de sus semillas que es anemocoria, por lo que se desplazan con mucha facilidad. Esto les permite mantener el hábito anual con una dinámica poblacional marcada y directamente relacionada con la disponibilidad de agua. Esto concuerda con lo señalado por Singh et al. (2013), quienes añaden que, debido a que su ciclo de vida es corto, su demanda de recursos es mínima.

TABLA 1. Índices de diversidad alfa, en zonas perturbadas por las diferentes condiciones estudiadas.

	CI	PA	IF-1	IF-5	IF-6	DA-8	DA-20
Temporada de estiaje							
H	2.06 ± 0.20 ab	2.18 ± 0.20 ab	1.26 ± 0.20 b	2.34 ± 0.20 a	2.13 ± 0.20 ab	2.14 ± 0.20 ab	2.06 ± 0.20 ab
D	0.23 ± 0.05 ab	0.16 ± 0.05 b	0.42 ± 0.05a	0.13 ± 0.05 b	0.16 ± 0.05 b	0.18 ± 0.05 ab	0.20 ± 0.05 ab
J	0.64 ± 0.05 ab	0.74 ± 0.10 a	0.48 ± 0.05 b	0.78 ± 0.10 a	0.77 ± 0.05a	0.70 ± 0.05ab	0.68 ± 0.05ab
Temporada de lluvias							
H	2.12 ± 0.18 bc	2.65 ± 0.18 ab	1.60 ± 0.18 c	2.97 ± 0.18 a	2.31 ± 0.18 abc	2.62 ± 0.18 ab	2.87 ± 0.18 ab
D	0.22 ± 0.04 ab	0.12 ± 0.04 b	0.31 ± 0.04 a	0.067 ± 0.04 b	0.13 ± 0.04 ab	0.10 ± 0.04 b	0.07 ± 0.04 b
J	0.65 ± 0.04 ab	0.77 ± 0.04 a	0.55 ± 0.04 b	0.82 ± 0.04 a	0.72 ± 0.04 ab	0.76 ± 0.04 a	0.79 ± 0.04 a

Los valores promedio + error estándar. Valores con la misma letra dentro de las filas no difieren estadísticamente (Tukey, $P \leq 0.05$); H: índice de Shannon; D: índice de dominancia de Simpson; J= equidad de Pielou; CI: área sin intervención; PA: pastoreo; IF-1, IF-5, IF-6: incendios forestales ocurridos hace 1, 5 y 6 años antes; DA-8, DA-20: áreas con descanso agrícola de 8 y 20 años.

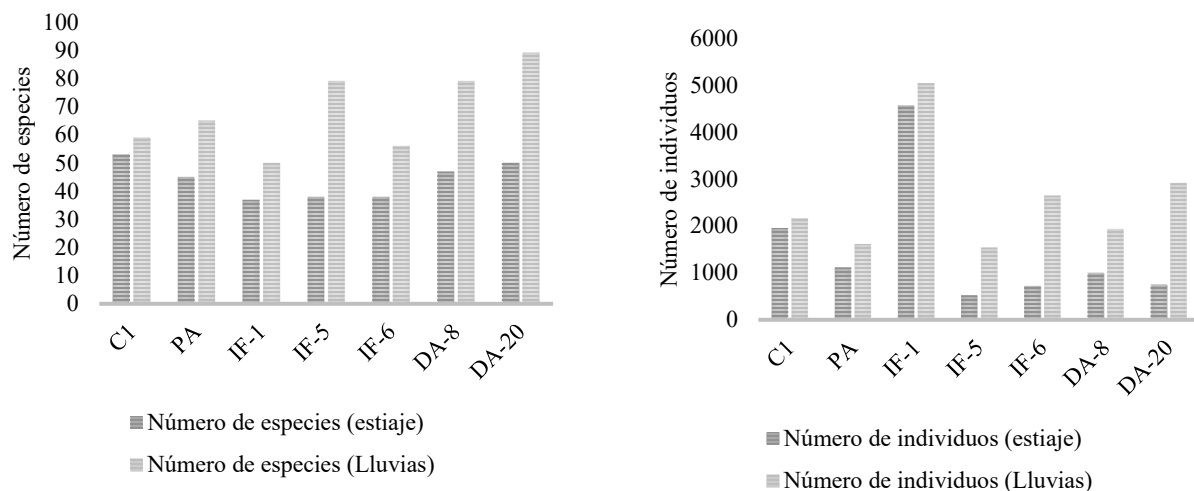


FIGURA 1. Riqueza (a) y densidad (b) de individuos durante la temporada de estiaje y de lluvias.

CI: área sin intervención; PA: pastoreo; IF-1, IF-5, IF-6: incendios forestales ocurridos hace 1, 5 y 6 años antes; DA-8, DA-20: áreas con descanso agrícola de 8 y 20 años.

La menor riqueza se encontró en ambas épocas en el área afectada un año antes por incendio (IF-1) con 37 y 50 especies, respectivamente. El grado de destrucción que causa el fuego ocasiona que se pierda la estructura del dosel (Mahdizadeh y Russell, 2021), por lo que los sitios quedan totalmente descubiertos y están disponibles hábitats extensos para todas las especies presentes (Capitanio y Carcaillet, 2008). Esto aplica tanto para los individuos de los estratos altos que no fueron consumidos totalmente, que pueden morir si perdieron su capacidad de rebrote, como para otros que pueden permanecer por rebrote de tocones o raíces (especies reclutadas asexualmente). En cualquier caso, el disturbio disminuye la diversidad y la capacidad funcional del ecosistema (Pradhan et al., 2018). Sin embargo, en el momento en que las especies pioneras pueden establecerse por germinación de semillas almacenadas en el banco del suelo del dosel o por cualquier otra forma de propagación, la densidad de especies tiende a ser más alta. Si la regeneración es intensiva, la vegetación cubre rápidamente el suelo, entonces la competencia por los recursos limita la germinación de nuevos individuos y elimina progresivamente a las especies menos competitivas; la densidad por especies, por lo tanto, disminuye (Capitanio y Carcaillet, 2008) y se incrementa la uniformidad en la vegetación (Moradizadeha et al., 2020). Los sitios sufren

modificaciones físicas severas, por lo que la sucesión de la vegetación es el resultado de la interacción de muchos factores (Malik y Bhatt, 2016). En el caso de este estudio, la zona IF-1 quedó con escasa cobertura y espacios claros generados por el disturbio; la densidad total registrada fue de 4556 individuos durante la temporada de estiaje ($F = 0.1083$) y 5039 en lluvias ($F = 0.1550$) (Fig. 1). Autores como Chapungu y Nhamo (2016) coinciden en señalar que los cambios ambientales influyen en la fenología, la riqueza, la abundancia y la distribución de especies. Tanto la riqueza como la densidad de individuos en la temporada de estiaje estuvieron representadas por las familias Asteraceae, Fagaceae, Bromeliaceae, Orchidaceae, Fabaceae y Poaceae. Cada una de ellas cuenta con diferentes ventajas competitivas, por lo que pueden convivir aun en las condiciones limitantes que caracterizan a esta temporada. En cambio, durante la temporada de lluvias, la familia dominante fue Asteraceae, que cuenta con la mayor diversidad (1040 especies) en el estado de Oaxaca (Villaseñor, 2018), además de ser una de las más representativas a escala global, por la diversificación de su proceso evolutivo, que incluye sus exitosos mecanismos de dispersión (Panero y Crozier, 2016; Lohbeck et al. 2014; Villaseñor, 2018). Lo anterior concuerda con lo documentado por Martínez-Icó et al. (2015), en

comunidades vegetales de pino-encino en Los Altos de Chiapas, México, donde Asteraceae, Poaceae, Orchidaceae y Fabaceae fueron las familias más abundantes. Según Llamas y Acedo (2016), las especies de la familia Fabaceae también tienen una amplia distribución geográfica (son comunes en vegetación secundaria) y éxito evolutivo, y mejoran la calidad del suelo al fijar nitrógeno. La familia Poaceae exhibe una ventaja fisiológica debido a su metabolismo de fotosíntesis y a algunas modificaciones fisiológicas y ecológicas (Giraldo-Cañas, 2010) que propician un uso más eficiente de los recursos. Según Linder et al. (2018), esta familia se caracteriza por su persistencia, colonización, modificación de ambientes, alta flexibilidad ecológica y su resistencia a disturbios. Las especies del género *Quercus* de Fagaceae son resistentes al fuego debido a sus cortezas gruesas (Graves et al., 2014), por esta razón se asocian a ellas las especies epífitas de las familias Orchidaceae y Bromeliaceae (Espejo-Serna y López-Ferrari, 2018). En el área sin intervención, la diversidad alfa (índice de Shannon) durante ambas temporadas indicó una diversidad media ($H = 2.06$ durante el estiaje y $H = 2.12$ en lluvias, Tabla 1). Lo que puede relacionarse con el hecho de que en las áreas sin intervención las condiciones se mantienen uniformes respecto a otras, debido a que la hojarasca mantiene la humedad y temperatura del suelo (Kremer et al., 2014), además de que la estructura de la vegetación mantiene constante la intensidad de luz, la humedad relativa y la temperatura del ambiente, en especial las leñosas que están asociadas con la biodiversidad o la función del ecosistema en los bosques y afectan a otros taxones, al proporcionar microhábitats como las cavidades de los árboles (Remm y Lõhmus 2011; Larrieu et al., 2018). En la tabla 1 se puede observar que, en el caso del índice de Shannon, los disturbios mostraron diferencias estadísticas en ambas temporadas ($p < 0.05$). En el caso de la temporada de estiaje, las mayores diferencias estadísticas ($p < 0.05$) se presentaron entre la zona con IF-1 con un valor de diversidad bajo ($H = 1.26$) y la IF-5 con valor medio ($H = 2.34$). Este valor es similar al obtenido por (Capitanio y Carcaillet, 2008) para un sitio con incendio seis años antes. El índice fue estadísticamente igual para los demás

disturbios, incluida el área C1 ($H = 2.06$); esto indica que, a través del tiempo, la riqueza de especies se ha recuperado incluso hasta rebasar ligeramente a la zona sin disturbios. Al respecto, Odland et al. (2021) observaron que existe menor diversidad y riqueza de especies en sitios que no han estado expuestos al fuego y lo atribuyen a un efecto positivo de este al retroalimentar el sitio, lo que propicia el desarrollo del sotobosque. También mencionan que la severidad del incendio y las condiciones del sitio determinan el comportamiento posterior de la vegetación. Cabe hacer notar el contraste en la temporada de lluvias en donde los mismos disturbios provocaron diferencias estadísticas ($p < 0.05$). Al considerar los otros índices, tanto en la temporada de estiaje como en la de lluvias, las diferencias estadísticas mayores según la prueba de medias siguieron siendo las zonas IF-1 y IF5. Los valores del índice de dominancia de Simpson indicaron que la zona IF-1 fue la menos diversa con un valor de $D = 0.42$ durante el estiaje y $D = 0.31$ durante las lluvias; lo que indica que durante esta última temporada la diversidad se incrementó ligeramente. Aunque el valor ($D = 0.13$ en estiaje y $D = 0.067$ en lluvias) de la zona IF-5 indicó que era la más diversa durante ambas temporadas, durante el estiaje fue estadísticamente igual a la zona PA, mientras que durante las lluvias no existieron diferencias estadísticas con PA; DA-8 y DA-20. Al considerar la equidad (índice de Pielou) se puede notar la misma tendencia, en ambas temporadas la zona IF-1 fue la que mostró valores que reflejan menor equilibrio en la abundancia de las especies presentes, en ambos casos fue estadísticamente ($p < 0.05$) diferente a las demás zonas. Los resultados antes mencionados, coinciden con lo señalado por Moradzadeha et al. (2020), quienes mencionan que un incendio severo puede eliminar la mayoría de las plantas, sean sensibles o no al fuego, modificando la composición original de la comunidad, pero que con el paso del tiempo la diversidad aumenta, creando cierto grado de homogeneidad a pequeña escala y esta última lleva a la heterogeneidad a gran escala. Chandra y Kumar (2015) y Gagnon et al. (2015) mencionan que los incendios y actividades antrópicas determinan la diversidad en un sitio; Pritchett (1991) y Capulín et al. (2010) atribuyen este hecho



a las modificaciones que un incendio provoca en el suelo, que se manifiestan por la presencia de un número significativo de individuos, pero baja diversidad, que fue el caso de IF-1 (Fig. 1). Aunque las zonas que fueron usadas para la agricultura y las zonas con incendio tienen en común la pérdida de la vegetación, el impacto de ambos disturbios en el suelo es diferente; en el primer caso, su estructura es modificada de forma severa: la extracción de nutrientes es rápida con una tasa de retorno mínima hasta que se agotan, además de que la erosión hídrica y eólica es constante. En el segundo caso, se modifican las comunidades microbianas en el suelo: los ciclos biogeoquímicos de algunos nutrientes se alteran de forma abrupta e, incluso, pueden abrirse sin que puedan completarse en el corto plazo; en el caso del N, su disponibilidad se vuelve alta de inmediato, en especial en épocas de estiaje, ya que la lluvia hace que se lixivie, por lo que después de un incendio las especies nitrófilas pueden ser exitosas (Rivas et al., 2012). En cambio, el libre pastoreo provoca efectos positivos y negativos en especies con diferentes mecanismos de propagación y formas de vida; ya que puede modificar la germinación de algunas semillas por pisoneo pero no elimina por completo la vegetación, el ramoneo provoca el consumo de ramas tiernas, eliminando los centros de dominancia apical y promoviendo la formación de ramas nuevas, lo que recupera el área foliar y genera mayor cobertura hacia estratos inferiores en donde estos individuos pueden actuar como nodrizas para especies menos resistentes, lo que puede explicar los valores obtenidos en este estudio. También durante ambas temporadas la zona IF-5 ($J = 0.78$ en estiaje y $J = 0.82$ en lluvias) fue la que mostró los valores que reflejan el mayor equilibrio entre las especies registradas, aunque durante la temporada de estiaje fue estadísticamente igual a PA ($J = 0.74$) e IF-6 ($J = 0.77$); mientras que durante las lluvias fue igual a PA ($J = 0.77$), DA-8 ($J = 0.76$) y DA-20 ($J = 0.79$). Dicha dominancia y equidad estuvieron dadas por especies herbáceas que presentaron altas densidades poblacionales. Es importante destacar que la zona C1 reflejó valores

intermedios en los tres índices referidos, muy similares a la IF-6 en la mayoría de los casos y a DA-8 y DA-20. A pesar de la severidad de los disturbios, las zonas llegaron a recuperar la riqueza y diversidad, por lo que recuperaron la composición vegetal. Dado que los valores encontrados fueron similares, se puede inferir que llegaron a un equilibrio análogo al de la zona sin intervención, aunque es imposible saber cuánto tiempo pasó en cada caso, ya que la sucesión ecológica es el resultado de factores de sitio como suelo, fisiografía, cobertura, microorganismos del suelo (diversidad funcional), pH, fauna y materia orgánica, y de factores ambientales como la lluvia, la temperatura, el viento, el efecto de borde y la estructura del paisaje (Cepelová y Münzbergová, 2012; Tian et al. 2015). Por su parte, López-Hernández et al. (2017) obtuvieron resultados similares al evaluar distintas fases de sucesión, donde la riqueza de especies mostró diferencias significativas ($p < 0.01$) en bosques templados mixtos de Puebla, México.

La diversidad beta (índice de Jaccard) difirió en todas las áreas en ambas temporadas. Se observaron porcentajes de 15.93% en IF-5 y 25.34% en el área con libre pastoreo. Estas variaciones están condicionadas por la afectación de los disturbios durante la temporada de estiaje y, según Norden (2014), también están dadas por la regeneración natural mediante la producción, dispersión y germinación de semillas, además de la capacidad de rebrote que muestran algunas especies. Asimismo, en el área con libre pastoreo, DA-8 y DA-20, se presentó una mayor disimilitud con porcentajes entre 10.51% y 19.93% en la temporada de lluvias, con diferencias no significativas ($p > 0.05$) (Fig. 2). Dichas variaciones se incrementan debido a la presencia de especies con ciclos de vida anuales y a que las áreas evaluadas presentan intervalos de tiempo entre 1 año y 20 años, después del disturbio. Además, Redondo et al. (2011) y Álvarez-Lopezello et al. (2016) mencionan que los cambios en la vegetación y su restauración están determinados por la evolución de las características del suelo tanto físicas como químicas.

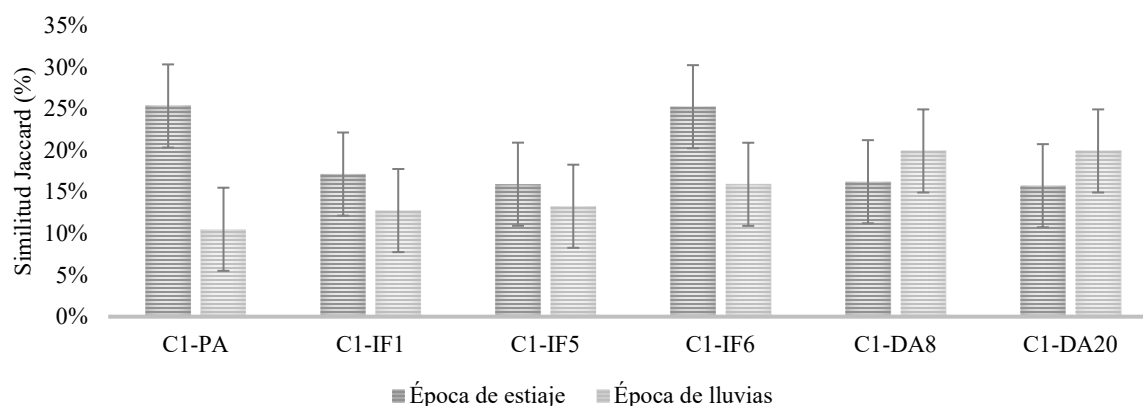


FIGURA 2. Índice de similitud de Jaccard en las áreas en la temporada de estiaje (media \pm 8.44 desviación estándar) y de lluvias (media \pm 6.76 d.e.).

No existieron diferencias estadísticas significativas (Tukey, $P \leq 0.05$) por lo cual se omiten las letras en las barras; C1: área sin intervención; PA: pastoreo; IF-1, IF-5, IF-6: incendios forestales ocurridos hace 1, 5 y 6 años antes; DA-8, DA-20: áreas con descanso agrícola de 8 y 20 años.

Estructura de la vegetación y cambios en la sucesión

En las zonas afectadas por los disturbios, se encontraron diferencias estadísticas entre todas las áreas durante ambas temporadas de estudio usando los niveles de significancia de $p = 0.05$. Las especies herbáceas fueron el estrato con mayor presencia durante ambas temporadas, 14 spp en IF-1, 18 en DA-8 y 16 en DA-20 en estiaje (Fig. 3). Las especies herbáceas juegan un papel muy importante en la productividad primaria de cualquier sitio, Gómez-Romero et al. (2013) mencionan que, debido a su ciclo anual, no son competidoras fuertes; aunque, según Castro y Leverkus (2019), sí compiten con especies locales que se establecen mediante germinación, no obstante, su efecto desaparece algunos años después del disturbio. Además, contribuyen al aporte de materia fresca y seca, proveen cobertura y nutrientes al suelo, hacen menos bruscos los cambios de temperatura y humedad. En este estudio, se encontraron diferencias entre la estructura de la vegetación de la zona de referencia y las otras zonas después de los disturbios y periodos estudiados. Dicha estructura refleja las características particulares de cada disturbio y las consecuencias que produce. En las zonas afectadas tanto por pastoreo (PA) como por IF-1 la estructura es similar, a pesar de que en el primer caso el disturbio es permanente. El disturbio por pastoreo es selectivo y menos drástico que

el ocasionado por fuego, ya que el ganado no tiene la misma afinidad por el consumo de todas las especies presentes en la zona, además de que su talla determina los estratos que se afectan siendo el herbáceo el más dañado por consumo o por pisoteo; durante este disturbio se deposita materia orgánica a través de los restos de vegetación y las heces, lo que repercute sobre la dinámica de nutrientes y la flora microbiana (Rivas et al. 2012). En cambio, como se ha mencionado antes, el disturbio por fuego es abrupto y menos selectivo; durante este se consume la biomasa depositada en el piso forestal, los individuos de estratos bajos son consumidos totalmente y se modifica el ciclo del nitrógeno. Ball et al. (2010) también señalan que, dependiendo de las características del suelo antes del incendio, las tasas brutas y netas de nitrificación pueden modificarse significativamente. Los procesos de mineralización de algunos nutrientes y la composición de la vegetación y la temperatura que se alcance pueden acumular en el suelo cantidades importantes de calcio y potasio en forma de óxidos, además de que sus efectos más notables son sobre el N y el P (Capulín et al., 2010). Lo anterior puede explicar la similitud entre la estructura de las dos zonas referidas, en ambos casos es frecuente que sobrevivan los individuos de estratos altos y con ellos las especies epífitas. Menini et al. (2019) registraron 65% de especies epífitas arriba de 3 m de altura sobre forofitos

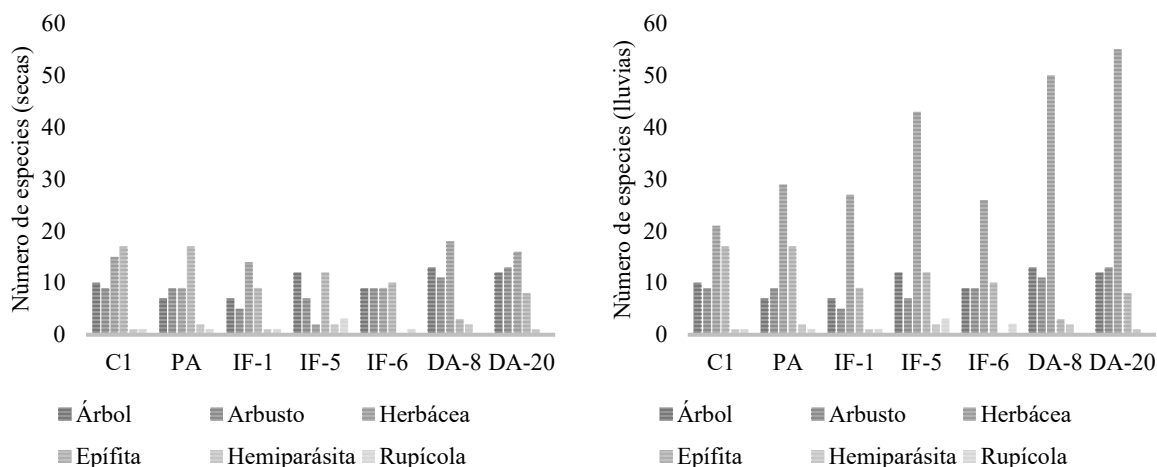


FIGURA 3. Riqueza de especies entre las áreas evaluadas, de acuerdo con sus formas de vida.

C1: área sin intervención; PA: pastoreo; IF-1, IF-5, IF-6: incendios forestales ocurridos hace 1, 5 y 6 años antes; DA-8, DA-20: áreas con descanso agrícola de 8 y 20 años.

vivos y muertos. Estos autores atribuyen este hecho a que, a esa altura, el calor y el fuego mismo causan menos daño que a nivel de las plantas herbáceas, además de que dichos forofitos pueden presentar grietas o espacios en sus ramas donde se puede acumular materia orgánica que provee los nutrientes necesarios a las epífitas. En este caso, no existió diferencia estadística entre la estructura vegetal de C1 (17 especies epífitas), del área de libre pastoreo (17 especies) y de IF-5 (12 especies); pero estas fueron significativamente diferentes ($p = 0.007$) con respecto a las demás áreas evaluadas.

En este estudio, la presencia de árboles y arbustos de menor altura en DA-8 ocasionó que las plantas epífitas se redujeran a solo tres especies. La estructura del dosel determina las variaciones en el microclima: de forma general, entre más abierto sea el dosel, la radiación fotosintéticamente activa y la temperatura son mayores y la humedad relativa es menor en comparación con un dosel más denso (Susan-Tepetlan et al., 2015). El análisis de porcentajes de disimilitud (SIMPER) mostró que epífitas y árboles contribuyeron con 60% y 30%, respectivamente, en C1 y PA; además, dichas áreas mostraron una disimilitud media (DM) de 10.42% (Tabla 2). En zonas sin intervención, existen árboles de mayor tamaño y son unidades de mayor riqueza de especies de hábito epífita

(Flores-Palacios y García-Franco, 2006). De la misma forma, las plantas herbáceas (56.52%), las epífitas (21.74%), los árboles (8.69%), los arbustos (8.69%) y las hemiparásitas (4.34%) propiciaron una disimilitud media de 26.44%, entre C1 e IF-5 (Tabla 3). Como se ha mencionado anteriormente, los disturbios generan cambios en la composición y aumento en la riqueza de especies herbáceas, las cuales son importantes dado que son fuente de alimento de diversos organismos (O-Toris et al., 2012; Mushtaq et al., 2017). Por otro lado, las especies con los mayores índices de valor de importancia (IVI) fueron: *Pinus pseudostrobus* var. *apulcensis* (IVI = 36.01) y *Quercus acutifolia* Née (IVI = 21.28) en C1; *Quercus acutifolia* Née (IVI = 42.53) y *Quercus peduncularis* (IVI = 41.01) en PA. *Pinus lawsonii* Roetzl, con IVI de 79.94, 86.55 y 35.85, sobresalió en IF-1, IF-6 y DA-8, respectivamente. *Quercus peduncularis* se registró en C1, PA, IF-5, IF-6 y DA-20. Dichas especies mostraron tolerancia a los disturbios estudiados y, mediante mecanismos de rebrote o germinación, incrementaron sus densidades poblacionales. Martín-Alcón y Coll Mir (2016) describen una tendencia similar en *Pinus nigra*, por su capacidad resiliente al fuego, lo cual es determinante en la futura regeneración de los sitios. Algunos estudios han señalado que *Quercus magnoliifolia* y *Quercus rysophylla* muestran resistencia a las quemadas de baja intensidad,

presentan capacidad de rebrote e incrementan su densidad poblacional después de algún disturbio (López et al., 2015; González-Tagle et al., 2008). Al respecto, Johnstone et al. (2016) mencionan que los rasgos de la historia de vida de una especie son un mecanismo de adaptación ante las perturbaciones y Bond y Keane (2017) señalan que dicha resistencia se debe a características propias de las especies tales como mayor producción de semillas, cortezas gruesas, copas abiertas, tolerancia a condiciones adversas o raíces profundas. Hierbas como *Crotalaria incana* L. (IVI = 44.29) en IF-1 (Tabla 3) aprovechan los espacios generados por el disturbio y su población es numerosa. Dicha especie es ruderal y característica de vegetación secundaria en bosques de pino y de pino-encino, es una especie leguminosa por lo que mejora la fertilidad del suelo. Por otra parte, en C1, *Tillandsia calathyrsus* se registró con un IVI de 9.21, en PA la misma especie obtuvo un IVI de 13, en IF-5 de 11.95 y en DA-20 de 7.29. *Prostechea citrina* con un IVI de 7.27 sobresale en IF-6. Dichas especies son responsables de

albergar fauna y de mantener condiciones de humedad dentro de los bosques.

Las plantas epífitas son indicadoras de calidad en un determinado ecosistema, porque dependen de condiciones específicas para sobrevivir (Fernández et al. 2016). Por ello, es fundamental describir mecanismos de respuesta vegetal en ambientes con disturbios, para conocer el estado de conservación de bosques, comprender y describir características estructurales, además de generar bases y estas sean consideradas en futuras acciones de restauración y elaboración de programas de manejo forestal. Es evidente que las especies herbáceas marcan la dinámica en ambas temporadas, sus porcentajes de contribución son muy importantes en los casos de IF-1 e IF-5; lo anterior, comprueba que durante la recuperación de un ecosistema intervienen especies herbáceas pioneras que migran mediante diversos mecanismos y que son favorecidas por las lluvias y la escasa distribución de especies de mayor altura (Hernández Benalcázar, 2016).

TABLA 2. Análisis SIMPER que muestra el porcentaje de similitud, la disimilitud media y porcentaje de contribución de cada estrato.

Estratos vegetales	CI-PA		CI-IFI		CI-IF5	
	DM	C (%)	DM	C (%)	DM	C (%)
Herbácea	0	0	9.09	50	14.94	56.52
Árbol	30.12	30	4.54	25	5.74	21.74
Hemiparásita	1.04	10	3.40	18.75	2.29	8.69
Epífita	6.25	60	1.13	6.25	2.29	8.69
Arbusto	0	0	0.0	0	1.14	4.34
PD (%)	10.42		18.18		26.44	
	CI-IF6		CI-DA8		CI-DA20	
Herbácea	1.12	6.66	2.02	8.69	0.98	6.25
Árbol	1.12	6.66	3.03	13.04	1.96	12.5
Hemiparásita	0	0	1.01	4.34	0	0
Epífita	7.86	46.67	14.14	60.87	8.82	56.25
Arbusto	6.74	40.0	3.03	13.04	3.92	25
PD (%)	16.85		23.23		15.69	

DM= disimilitud media; C %: porcentaje de contribución; PD: porcentaje de disimilitud. Se utiliza una zona sin intervención (CI) como referencia.



TABLA 3. Dominancia relativa (DR), densidad relativa (DN), frecuencia relativa (FR) e índice de valor de importancia (IVI) de especies con mayores registros en áreas evaluadas durante dos temporadas anuales.

Especie	DR (%)	DN (%)	FR (%)	IVI				
					DR (%)	DN (%)	FR (%)	IVI
CI					PA			
<i>Pinus pseudostrobus</i> var. <i>apulcensis</i> (Lindl.) Shaw	2.39	2.61	31.00	36.01	-	-	-	-
<i>Quercus acutifolia</i> Née	13.55	4.38	3.34	21.28	27.87	11.01	3.64	42.53
<i>Rumfordia floribunda</i> DC.	0.08	14.96	1.43	16.49	-	-	-	-
<i>Quercus peduncularis</i> Née	8.74	2.65	3.34	14.75	28.50	8.85	3.64	41.01
<i>Quercus candicans</i> Née	12.91	0.57	0.95	14.44	-	-	-	-
<i>Tillandsia calothyrsus</i> Mez	-	6.82	2.39	9.21	-	10.4	2.60	13.00
<i>Pinus lawsonii</i> Roehl ex Gordon	-	-	-	-	26.32	7.08	2.60	36.02
<i>Quercus crassifolia</i> Bonpl.	-	-	-	-	7.66	7.01	3.12	17.80
IF-1					IF-5			
<i>Pinus lawsonii</i> Roehl ex Gordon	69.16	7.57	3.20	79.94	-	-	-	-
<i>Crotalaria incana</i> L.	-	43.01	1.28	44.29	-	-	-	-
<i>Quercus candicans</i> Née	14.80	6.85	1.28	22.94	-	-	-	-
<i>Quercus crassifolia</i> Bonpl.	1.84	8.52	3.84	14.22	-	-	-	-
<i>Arbutus xalapensis</i> Kunth	8.29	1.10	4.48	13.88	3.81	2.12	5.07	11.00
<i>Quercus acutifolia</i> Née	3.64	0.90	4.48	9.03	36.66	12.56	5.07	54.30
<i>Quercus peduncularis</i> Née	51.47	21.59	5.07	78.12	-	-	-	-
<i>Tillandsia calothyrsus</i> Mez	-	7.61	4.34	11.95	-	-	-	-
IF-6					DA-8			
<i>Pinus lawsonii</i> Roehl ex Gordon	62.66	21.11	2.77	86.55	21.63	11.26	2.95	35.85
<i>Pinus pseudostrobus</i> var. <i>apulcensis</i> (Lindl.) Shaw	18.50	1.76	2.77	23.05	-	13.29	2.95	16.24
<i>Baccharis salicifolia</i> Nutt.	1.79	10.87	3.33	16.00	11.45	7.86	3.55	22.86
<i>Juniperus flaccida</i> var. <i>flaccida</i>	2.78	7.20	3.33	13.32	1.71	13.29	2.95	17.96
<i>Quercus acutifolia</i> Née	3.58	5.81	3.88	13.28	7.01	1.62	4.14	12.77
<i>Quercus peduncularis</i> Née	7.21	1.76	3.88	12.87	-	-	-	-
<i>Euchile citrina</i> (Lex.) Withner	-	5.05	2.22	7.27	-	-	-	-
DA-20								
<i>Quercus peduncularis</i> Née	39.78	10.89	3.70	54.38	-	-	-	-
<i>Quercus acutifolia</i> Née	25.69	5.75	3.70	35.15	-	-	-	-
<i>Calliandra houstoniana</i> (Mill.) Standl.	4.93	22.88	3.70	31.53	-	-	-	-
<i>Pinus pseudostrobus</i> var. <i>apulcensis</i> (Lindl.) Shaw	14.11	4.77	2.64	21.53	-	-	-	-
<i>Tillandsia calothyrsus</i> Mez	-	4.65	2.64	7.29	-	-	-	-

El signo "-" indica que no se registró la especie en el sitio evaluado

Matayaya et al. (2017) y Wragget al. (2018) mencionan que los disturbios, y en particular el fuego, propician la riqueza de especies herbáceas. Por otra parte, la contribución de las epífitas en todos los disturbios estudiados da una idea general de la capacidad para reestablecer la diversidad funcional del ecosistema. Los resultados de este estudio pueden contribuir a comprender la dinámica de la sucesión y las características estructurales de la vegetación en los casos estudiados.

CONCLUSIONES

Las variables estudiadas permitieron establecer que el disturbio ocasionado por fuego fue el que causó mayor daño a la estructura y diversidad de la vegetación, sin embargo, fue el que permitió que la vegetación se estableciera en menor tiempo después de su ocurrencia. Las áreas con descanso agrícola fueron las que tardaron más en presentar una recuperación similar a la zona no intervenida. El periodo que transcurre desde que sucede un disturbio hasta la recuperación de la estructura y diversidad de la vegetación depende de la severidad de este, ya que la sucesión vegetal presenta dinámicas diferentes relacionadas con el grado de daño ocasionado a los componentes bióticos y abióticos del ecosistema. La composición florística varió de acuerdo con el tipo, severidad y tiempo transcurrido después del disturbio, mientras que la riqueza de especies se relacionó con la estructura vegetal en el sitio, que determina las condiciones micro ambientales.

REFERENCIAS

- Álvarez-Lopezello, J., Rivas-Manzano, I. V., Aguilera-Gómez, L. I., & Gonzalez-Ledesma, M. (2016). Diversidad y estructura del pastizal en El Cerrillo, Piedras Blancas, Estado de México, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 87(3), 980-989. <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2016.06.006>
- Ball, P.N., MacKenzie, M.D., DeLuca, T.H., & Holben, W. E. (2010). Wildfire and charcoal enhance nitrification and ammonium-oxidizing bacterial abundance in dry montane forest soils *Journal of Environmental Quality*, 39(4), 1243-53. <https://doi.org/10.2134/jeq2009.0082>
- Bond, W. J., & Keane, R. E. (2017). *Fires, ecological effects of*. Reference Module in Life Sciences, 1-11. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-809633-8.02098-7>
- Capitaino, R., & Carcaillet, C. (2008). Post-fire Mediterranean vegetation dynamics and diversity: A discussion of succession models. *Forest Ecology and Management*, 255, 431-439. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.09.010>
- Capulín G. J., Mohedano C. L., & Razo Z. R., (2010). Cambios en el suelo y vegetación de un bosque de pino afectado por incendio. *Terra Latinoamericana*, 28(1), 79-87.
- Castillo González, C. F., Arango Canseco, L. L., Vásquez Pacheco, E., Barragan Mendoza, M., Morales Cruz, J., & Celis Mendoza, D. (2016). *Estudio de cuenca de abasto: caracterización y estrategias de desarrollo industrial forestal maderable de la Cuenca Sierra Sur Miabnatlán-Oeste del estado de Oaxaca*. Semarnat-Conafor.
- Castro, G. J. & Leverkus, A. B. (2019). Effect of herbaceous layer interference on the post-fire regeneration of a serotinous pine (*Pinus pinaster* Aiton) across two seedling ages. *Forests*, 10(1), 1-13. <https://doi.org/10.3390/f10010074>
- Ceccon, E., Barrera-Cataño, J. I., Aronson, J., & Martínez-Garza, C. (2015). The socioecological complexity of ecological restoration in Mexico. *Restoration Ecology*, 23(4), 331-336. <https://doi.org/10.1111/rec.12228>
- Cepelová, B., & Münzbergová, Z. (2012). Factors determining the plant species diversity and species composition in a suburban landscape. *Landscape and Urban Planning*, 106(4), 336-346. <http://dx.doi.org/10.1016/j.landurbplan.2012.04.008>
- Chandra, K. K., & Kumar B. A. (2015). Incidence of forest fire in India and its effect on terrestrial ecosystem dynamics, nutrient and microbial status of soil. *International Journal of Agriculture and Forestry*, 5(2), 69-78. <https://doi.org/10.5923/j.ijaf.20150502.01>
- Chang, C. C., & Turner, B. L. (2019). Ecological succession in a changing world. *Journal of Ecology*, 107, 503-509. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13132>
- Chapungu, L., & Nhamo, L. (2016). An assessment of the impact of climate change on plant species richness through an analysis of the normalised difference water index (NDWI) in Mutirikwi Sub-catchment, Zimbabwe. *South African Journal of Geomatics*, 5(2), 244-268. <http://dx.doi.org/10.4314/sajg.v5i2.1>
- Chazdon, R.L. (2018). Protecting intact forests requires holistic approaches. *Nature Ecology and Evolution*, 2, 915. <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0546-y>



- Curtis, J. T., & McIntosh, R. P. (1951). An upland forest continuum in the pariré-forest border region of Wisconsin. *Ecology*, 32(3), 476-496. <https://doi.org/10.2307/1931725>
- Dupuy R., J. M. (2017). *La sucesión secundaria de bosques*. Agencia Informativa Conacyt. <http://www.conacytprensa.mx/index.php/ciencia/latierra/17269-sucesion-secundaria-bosques>
- Espejo-Serna, A., & López-Ferrari, A. R. (2018). La familia Bromeliaceae en México. *Botanical Sciences*, 96(3), 533-554. <https://doi.org/10.17129/botsci.1918>
- Fernández, R., Moreno-Chacón, M., Canessa, R., Mardones, D., Viveros, N., & Saldaña, A. (2016). Relación entre la amplitud ecológica de epífitas vasculares y sus respuestas ecofisiológicas a la disponibilidad de luz y humedad en el bosque esclerófilo mediterráneo costero de Chile. *Gayana Botánica*, 73(1), 68-76. <http://dx.doi.org/10.4067/S0717-66432016000100009>
- Flores-Palacios, A., & García-Franco, J. G. (2006). The relationship between tree size and epiphyte species richness: testing four different hypotheses. *Journal of Biogeography*, 33(2), 323-330. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2005.01382.x>
- García, E. (2004). Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Koeppen para adaptarlo a las Cndiciones de la República Mexicana. Serie libros, número 6. Instituto de Geografía. Universidad Autónoma de México.
- Gagnon, P. R., Passmore, H. A., Slocum, M., Myers, J. A., Harms, K. E., Platt, W. J., & Timothy Paine, C. E. (2015). Fuels and fires influence vegetation via above-and belowground pathways in a high-diversity plan community. *Journal of Ecology*, 103(4), 1009-1019. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12421>
- Giraldo-Cañas, D. (2010). Distribución e invasión de gramíneas C3 y C4 (poaceae) en un gradiente altitudinal de los Andes de Colombia. *Caldasia*, 32(1), 65-86.
- Gómez-Romero, M., De la Barrera, E., Villegas, J., & Lindig-Cisneros, R. (2013). Fertilización y asociación con especies pioneras herbáceas en el crecimiento de *Pinus pseudostrabus*. *Phyton*, 82, 135-143. <https://doi.org/10.17129/botsci.193>
- González-Tagle, M. A., Schwendenmann, L., Jiménez P. J., & Schulz, R. (2008). Forest structure and woody plant species composition along a fire chronosequence in mixed pine-oak forest in the Sierra Madre Oriental, Northeast Mexico. *Forest Ecology and Management*, 256(1-2), 161-167. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.04.021>
- Graves, S. J., Rifai, S. W., & Putz, F. E. (2014). Outer bark thickness decreases more with height on stems of fire-resistant than fire-sensitive Floridian oaks (*Quercus spp.*; Fagaceae). *American Journal of Botany*, 101(12), 2183-2188. <https://doi.org/10.3732/ajb.1400412>
- Haddad, N. M., Brudvig, L. A., Clobert, J., Davies, K. F., González, A., Holt, R. D., Lovejoy, T. E., Sexton, J. O., Austin, M. P., Collins, C. D., Cook, W. M., Damschen, E. I., Ewers, R. M., Foster, B. L., Jenkins, C. N., King, A. J., Laurance, W. F., Levey, D. J., Margules, C. R., Melbourne, B. A., Nicholls, A. O., Orrock, J. L., Song, D. X., & Townshend, J. R. (2015). Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Sciences Advances*, 1(2), 1-9. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1500052>
- Larrieu L., Paillet Y., Winter S., Büttler R., Kraus D., Krumm F., Lachat T., Michel A. K., Regnery B., & Vandekerckhove K. (2018). Tree related microhabitats in temperate and Mediterranean European forests: A hierarchical typology for inventory standardization. *Ecological Indicator*, 84, 194-207. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2017.08.051>
- Malik, A. Z., & Bhatt, A. B. (2016). Regeneration status of tree species and survival of their seedlings in kedarnath wildlife sanctuary and its adjoining areas in western Himalaya, India. *Tropical Ecology*, 57, 677-690. ISSN 0564-3295.
- Menini, N. L., Maradini, A., Moura, F., Lima, P., & Furtado, S. (2020). Out of the frying pan into the fire: the community structure of epiphytes in Brazilian savanna after the passage of fire. Edinburgh. *Journal of Botany*, 77(1), 77-87. <https://doi:10.1017/S0960428619000180>
- Moradzadeha, H., Heydaria, M., Omidipourb, R., Mezbanic, A., & Prevosto, B. (2020). Ecological effects of fire severity and time since fire on the diversity partitioning, composition and niche apportionment models of post-fire understory vegetation in semi-arid oak forests of Western Iran. *Ecological Engineering*, 143, 105694. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2019.105694>
- Hernández Benalcázar, H. (2016). Recuperación de un ecosistema perturbado en el cerro El Castillo del Bosque Protector Mindo Nambillo. *Siembra*, 3(1), 83-90. <https://doi.org/10.29166/siembra.v3i1.263>
- InfoStat (2008). InfoStat, versión (2008). Manual de usuario. Grupo InfoStat. FCA, Universidad Nacional de Córdoba.
- Instituto Nacional de Estadística y Geografía [Inegi]. (2010). Compendio de información geográfica municipal 2010. San Francisco Sola, Oaxaca. México.
- Jacovak, C. C., Peña-Claros, M., Kuiper, T. W., & Bongers, F. (2015). Loss of secondary-forest resilience by land-use intensification in the Amazon. *Journal of Ecology*, 103(1), 67-77. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12298>
- Jadán, O., Toledo, C., Tepán, B., Cedillo, H., Peralta, A., Zea, P., Castro, P., & Vaca, C. (2017). Comunidades forestales en bosques secundarios alto-andinos (Azuay, Ecuador). *Bosque (Valdivia)*, 38(1), 141-154. <http://dx.doi.org/10.4067/S0717-92002017000100015>

- Jaksic, F. M., & Fariña, J. M. (2015). Incendios, sucesión y restauración ecológica en contexto. *Anales Instituto Patagonia (Chile)*, 43(1), 23-24. <http://dx.doi.org/10.4067/S0718-686X2015000100003>
- Jean-François, M., Lemoine-Rodríguez, R., & Taud, H. (2016). Hacia un sistema de monitoreo forestal casi en tiempo real (nota técnica). *Investigaciones Geográficas*, 91, 168-175. <http://dx.doi.org/10.14350/ig.56889>
- Johnstone, J. F., Allen, C. G., Franklin, J. J., Frelich, L. E., Harvey, B. J., Higuera, F. E., Mack, M. C., Meentemeyer, R. K., Metz, M. R., Perry, J. L. W., Schoennagel, T., & Turner, M. (2016). Changing disturbance regimes, ecological memory, and forest resilience. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 14(7), 369-378. <https://doi.org/10.1002/fee.1311>
- Kremer, A., Potts, B. M., & Delzon, S. (2014). Climate change and species range shifts. Genetic divergence in forest trees: understanding the consequences of climate change. *Functional Ecology*, 28(1), 22-36. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12169>
- Llamas, F., Acedo, C. (2016). Las Leguminosas (Leguminosae o Fabaceae): una síntesis de los usos y de las clasificaciones, taxonomía y filogenia de la familia a lo largo del tiempo. *AmbioCiencias*, 14, 5-18.
- Llamas, G. F., & Acedo, C. (2016). A fondo, las leguminosas (Leguminosae o Fabaceae): una síntesis de las clasificaciones, taxonomía y filogenia de la familia a lo largo del tiempo. *AmbioCiencias*, 14, 5-18.
- Linder, H. P., Lehmann, C. E. R., Archibald, S., Osborne, C. P., & Richardson, D. M. (2018). Global grass (Poaceae) success underpinned by traits facilitating colonization, persistence and habitat transformation. *Biological Reviews Cambridge Philosophical Society*, 93(2), 1125-1144. <https://doi.org/10.1111/brv.12388>
- Lohbeck, M., Poorter, L., Martínez-Ramos, M., Rodríguez-Velázquez, J., van Breugel, M., & Bongers, F. (2014). Changing drivers of species dominance during tropical forest succession. *Functional Ecology*, 28(4), 1052-1058. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12240>
- López, M. M. A., Rodríguez, T. D. A., Santiago, C. F., Sereno, C. V. A., & Granados, S. D. (2015). Tolerancia al fuego en *Quercus magnoliifolia*. *Revista Árvore*, 39(3), 523-533. <http://dx.doi.org/10.1590/0100-67622015000300013>
- López-Hernández, J. A., Aguirre-Calderón, O. A., Alanís-Rodríguez, E., Monarrez-Gonzalez, J. C., González-Tagle, M. A., & Jiménez-Pérez, J. (2017). Composición y diversidad de especies forestales en bosques templados de Puebla, México. *Madera y Bosques*, 23(1), 39-51. <http://dx.doi.org/10.21829/myb.2017.2311518>
- Mahdizadeh, M. & Russell, W. (2021). Initial floristic response to high severity wildfire in an old-growth coast redwood (*Sequoia sempervirens* (D. Don) Endl.) *Forest. Forests*, 12(8) 1135. <https://doi.org/10.3390/f12081135>
- Martin-Alcón, S., & Coll Mir, L. (2016). Unraveling the relative importance of factors driving post-fire regeneration trajectories in non-serotinous *Pinus nigra* forests. *Forest Ecology and Management*, 361, 13-22. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.11.006>
- Martínez-Icó, M., Cetzal-Ix, W., Noguera-Savelli, E., & Hernández-Juárez, R. (2015). Flora vascular de la comunidad de Bazom, Los Altos de Chiapas, México. *Botanical Sciences*, 93(1), 53-72. <http://dx.doi.org/10.17129/botsci.136>
- Matayaya, G., Wuta, M., & Nyamadzawo, G. (2017). Effects of different disturbance regimes on grass and herbaceous plant diversity and biomass in Zimbabwean dambo systems. *International Journal of Biodiversity Science, Ecosystem Services and Management*, 13(1), 181-190. <https://doi.org/10.1080/21513732.2017.1299222>
- Mesquita, G. R. C., Massoca, S. P. E., Jacovac, C. C., Bentos, T. V. & Willimson, G. B. (2015). Amazon rain forest succession: stochasticity or land-use legacy? *BioSciences*, 65, 849-861. <http://ctfs.si.edu/Public/pdfs/BioScience-2015-Mesquita-849-61.pdf>
- Mushtaq, H., Ahmad, W. A., Ahmad, N., & Hai, A. (2017). Phytodiversity of herbaceous vegetation in disturbed and undisturbed forest ecosystems of Pahalgam Valley, Kashmir Himalaya, India. *British Journal of Environment and Climate Change*, 7(3), 148-167. <https://doi.org/10.9734/BJECC/2017/31696>
- Norden, N. (2014). Del porqué la regeneración natural es tan importante para la coexistencia de especies en los bosques tropicales. *Colombia Forestal*, 17(2), 247-261. <http://dx.doi.org/10.14483/udistrital.jour.colomb.for.2014.2.a08>
- Odland, M. C., Goodwin, M. J., Smithers, B. V., Hurteau, M. D., & North, M. P. (2021). Plant community response to thinning and repeated fire in Sierra Nevada mixed-conifer forest understories. *Forest Ecology and Management*, 495, 119361. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119361>
- O-Torís, J., Maldonado, B., & Martínez-Garza, C. (2012). Efecto de la perturbación en la comunidad de herbáceas nativas y ruderales de una selva estacional mexicana. *Botanical Sciences*, 90(4), 469-480. <https://doi.org/10.17129/botsci.475>
- Padilla, F. M., & Pugnaire, F. I. (2006) The role of nurse plants in the restoration of degraded environments. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 4, 196-202. [https://doi.org/10.1890/1540-9295\(2006\)004\[0196:TRONPI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1540-9295(2006)004[0196:TRONPI]2.0.CO;2)



- Panero, J. L., & Crozier, B. S. (2016). Macroevolutionary dynamics in the early diversification of Asteraceae. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 99(12), 116-132. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2016.03.007>
- Pavón, N. P., Moreno, C. E., & Ramírez-Bautista, A. (2012). Biomasa de raíces en un bosque templado con y sin manejo forestal en Hidalgo, México. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 18(3), 303-312. <http://dx.doi.org/10.5154/r.rchscfa.2011.07.052>
- Pradhan, A., Ormsby, A. & Behera N. (2018). Diversity population structure, and regeneration potential of tree species in five sacred forests of western Odisha, India. *Écoscience*, 26(1), 85-97 <https://doi.org/10.1080/11956860.2018.1522148>
- Pritchett, W. L. (1991). *Suelos forestales. Propiedades, conservación y mejoramiento*. LIMUSA.
- Rivas, Y., Huygens, D., Knicker, H., Godoy, R., Matus, F., & Boeckx P. (2012). Soil nitrogen dynamics three years after a severe Araucaria–Nothofagus forest fire. *Austral Ecology* 37(2), 153-163 <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2011.02258.x>
- Redondo P. B., Calabuig, E. L., Puerto Martín, A., & Gómez, J. M. (2011). Descripción de cuatro etapas de la sucesión secundaria en pastizales sayagueses. *Pastos*, 4(2), 235-245. <http://polired.upm.es/index.php/pastos/article/view/537>
- Remm, J., & Löhmus, A. (2011). Tree cavities in forests – The broad distribution pattern of a keystone structure for biodiversity. *Forest Ecology and Management*, 262, 579-585. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.04.028>
- Rzedowski, J. (2006). *Vegetación de México* (1a. ed. Digital). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Seaby, R., & Henderson, P. (2014). Community analysis package 5.0. Searching for structure in community data. PISCES Conservation Ltd.
- Seidl, R., Thom, D., Kautz, M., Martin-Benito, D., Peltoniemi, M., Vacchiano, G., Wild, J., Ascoli, D., Petr, M., Honkaniemi, J., Lexer, M. J., Trotsiuk, V., Mairota, P., Svoboda, M., Fabrika, M., Nagel, T. A., & Reyer, C. P. O. (2017). Forest disturbances under climate change. *Nature Climate Change*, 7, 395-402. doi:10.1038/nclimate3303
- Singh, G., Mishra, D., Singh, K., & Parmar, R. (2013). Effects of rainwater harvesting on plant growth, soil water dynamics and herbaceous biomass during rehabilitation of degraded hills in Rajasthan, India. *Forest Ecology and Management*, 310, 612-622. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.09.002>
- Susan-Tepetlan, T. M., Velásquez-Rosas, N., & Krömer, T. (2015). Cambios en las características funcionales de epífitas vasculares de bosque mesófilo de montaña y vegetación secundaria en la región central de Veracruz, México. *Botanical Sciences*, 93(1), 153-163. <https://doi.org/10.17129/botsci.228>
- Tewari, V. P. (2016). Forest inventory, assessment, and monitoring, and long-term forest observational studies, with special reference to India. *Forest Science and Technology*, 12(1), 24-32. <https://doi.org/10.1080/21580103.2015.1018962>
- Tian, J., Luke McCormack, M., Wang, J., Guo, D., Wang, Q. F., Zhang, X., Yu, G., Blagodatskaya, E., & Kuzyakov, Y. (2015). Linkages between the soil organic matter fractions and the microbial metabolic functional diversity within a broad-leaved Korean pine forest. *European Journal of Soil Biology*, 66, 57-64. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2014.12.001>
- Tobin, P. C. (2015). Ecological consequences of pathogen and insect invasions. *Current Forestry Reports*, 1, 25-32. <https://doi.org/10.1007/s40725-015-0008-6>
- Villaseñor, J. L. (2018). Diversidad y distribución de la familia Asteraceae en México. *Botanical Sciences*, 9(2), 332-358. <https://doi.org/10.17129/botsci.1872>
- Wragg, P. D., Mielke, T., & Timan, D. (2018). Forbs, grasses, and grassland fire behavior. *Journal of Ecology*, 106(5), 1983-2001. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12980>
- Yan, H., Liang, C., Li, Z., Liu, Z., Miao, B., He, C., & Sheng, L. (2015). Impact of precipitation patterns on biomass and species richness of annuals in a dry steppe. *Plos One*, 10(4), 1-14. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0125300>
- Zamora-Crescencio, P., Domínguez-Carrasco, M. del R., Villegas, P., Gutiérrez-Báez, C., Manzanero-Acevedo, L. A., Ortega-Haas, J. J., Hernández-Mundo, S., Pug-Garrido, E. C., & Puch-Chávez, R. (2011). Composición florística y estructura de la vegetación secundaria en el norte del estado de Campeche, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 89, 27-35.
- Zarco-Espinosa, V. M., Valdez-Hernández, J. I., Ángeles-Pérez, G., & Castillo-Acosta, O. (2010). Estructura y diversidad de la vegetación arbórea del parque estatal agua blanca, Macuspana, Tabasco. *Universidad y Ciencia*, 26(1), 1-17. http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0186-9792010000100001&lng=es&tlng=es

Manuscrito recibido el 12 de agosto de 2020

Aceptado el 8 de marzo de 2022

Publicado el 19 de julio de 2022

Este documento se debe citar como:

Ruiz González, M. Á., Campos Angeles, G. V., Reyes Hernández, V. J., Rodríguez Ortiz, G., & Enríquez del Valle, J. R. (2022). Estructura y diversidad vegetal en un bosque de pino encino con disturbios en diferentes cronosecuencias. *Madera y Bosques*, 28(1), e2812245. <https://doi.org/10.21829/myb.2022.2812245>



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