



DOI: [10.29298/rmcf.v16i92.1587](https://doi.org/10.29298/rmcf.v16i92.1587)

Artículo de investigación

Cambios en la estructura y composición de la vegetación en un gradiente altitudinal y antrópico

Changes of the vegetation structure and composition along and altitudinal and antropogenic gradient

Leticia Bonilla-Valencia^{1*}, Silvia Castillo-Agüero², Efraín Velasco Bautista¹,
Marisela Cristina Zamora-Martínez¹, Yuriana Martínez-Orea², Alma Delia
Ortiz-Reyes¹

Fecha de recepción/Reception date: 8 de julio de 2025

Fecha de aceptación/Acceptance date: 12 de septiembre de 2025

¹Centro Nacional de Investigación Disciplinaria en Conservación y Mejoramiento de Ecosistemas Forestales, Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias. México.

²Departamento de Ecología y Recursos Naturales, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México

*Autor para correspondencia; correo-e: bonilla.leticia@inifap.gob.mx

*Corresponding author; e-mail: bonilla.leticia@inifap.gob.mx

Resumen

Son pocos los estudios que han evaluado cómo las actividades antropogénicas modifican los patrones de estructura y composición en la vegetación a lo largo de gradientes de altitud, para la identificación de zonas con distinta resiliencia y susceptibilidad. En este estudio se evaluaron los efectos antrópicos en la composición y estructura de un bosque de *Abies religiosa*, en la cuenca del río Magdalena, en la Ciudad de México. Se establecieron 15 parcelas de 30×30 m² en tres cotas altitudinales: alta (3 449 msnm), intermedia (3 202 msnm) y baja (3 092 msnm). Se determinaron variables ambientales e índices de perturbación antropogénicos (actividades humanas, de ganado y deforestación). A través de un modelo de disimilitud y un análisis multivariado, se evaluaron los cambios de composición y estructura. De acuerdo con los resultados se registraron 42 especies (ocho arbóreas y 34 herbáceas). Las parcelas de altitud media a pesar de tener una alta intervención del ganado mostraron mayor riqueza de especies, tanto para el sotobosque como para el dosel, con árboles de 20 a 40 m de altura que aportan mayor área basal y tienen una respuesta directa a la luz y la temperatura. Mientras que, en las parcelas de menor altitud, la mayor área basal correspondió a árboles de alrededor de 10 m de altura. Los resultados demostraron que la altitud y la perturbación antropogénica son factores determinantes en los patrones de diversidad y composición vegetal, tanto en la estructura del dosel como en el sotobosque.

Palabras clave: Biomasa, bosque templado, dosel, sotobosque, disimilitud, resiliencia.

Abstract

Few studies have examined how human activities influence the structure and composition of vegetation ecological patterns along altitudinal gradients, to identify areas with different resilience or susceptibility. This study evaluated the impact of anthropogenic effects on the composition and structure of an *Abies religiosa* forest in the *Magdalena* River basin, near Mexico City. We established 15 plots, each measuring 30×30 m², at three different altitudes: high (3 449 masl), intermediate (3 202 masl), and low (3 092 masl). Some environmental variables and calculated indexes of anthropogenic disturbances, including human activities, livestock presence and deforestation were assumed. Changes in composition and structure were analyzed using a dissimilarity model and multivariate analysis. Our findings recorded a total of 42 species, consisting of eight tree species and 34 herb species. Notably, mid-altitude plots, despite experiencing a high level of livestock activities, displayed greater species richness in both the understory and canopy. The trees in these plots, ranging from 20 to 40 m high, contributed to a larger basal area and showed a direct response to light and temperature. In contrast, the lower-altitude plots had the greatest basal area attributed to trees around 10 m tall. The results showed that altitude and anthropogenic disturbance are determining factors in the patterns of plant diversity and composition, in the canopy structure and in the understory.

Key words: Biomass, temperate forest, canopy, understory, dissimilarity, resilience.

Introducción

Los bosques templados proveen de servicios ecosistémicos, como la regulación hídrica y climática, además del soporte a la biodiversidad (Castillo-Argüero et al., 2016). En estos ecosistemas, la estructura, definida como la configuración y distribución vertical y horizontal de la vegetación (Pommerening, 2002), genera microhábitats para la coexistencia de especies (Smyčková et al., 2024). Por el contrario, en áreas con presencia de perturbaciones antropogénicas, la pérdida de la biomasa arbórea con frecuencia favorece una estructura uniforme que reduce la diversidad de especies; no obstante, la relación entre la perturbación y la diversidad no siempre es lineal. La pérdida de cobertura arbórea genera nichos disponibles para las especies (Silva-González et al., 2024a). De acuerdo con la hipótesis de la perturbación intermedia, niveles intermedios de perturbación pueden fomentar una mayor diversidad, debido a la reducción competitiva entre especies (Connell, 1978). Por ejemplo, en Durango, Silva-González et al. (2024b) demostraron que los bosques sometidos a un manejo

silvícola presentan una mayor diversidad, sin alterar significativamente la estructura (densidad, área basal, volumen).

A lo largo de gradientes altitudinales, se ha propuesto que las áreas de mayor altitud presentan una menor riqueza de especies, debido a las bajas temperaturas y la disminución de la disponibilidad de nutrientes del suelo (Worku et al., 2023; Yirga et al., 2019). Estas tendencias apuntan a que las zonas más altas son más propensas a la pérdida de taxa debido a las perturbaciones (Worku et al., 2023; Yirga et al., 2019). No obstante, la evidencia empírica reciente indica que la respuesta de la vegetación arbórea y del sotobosque es altamente dependiente del intervalo de altitud (Worku et al., 2023). A través de gradientes altitudinales en México, se han documentado diferentes patrones. En un bosque de pino-encino en Oaxaca (1 900-2 850 msnm), la estructura arbórea en términos de área basal, altura y cobertura aumenta en relación con la altitud (Velasco-Luis et al., 2023). Por otro lado, en un gradiente altitudinal más amplio en Guerrero (450-2 800 m), se registró un patrón en forma de "U", en el cual la riqueza de especies fue mayor en los extremos del gradiente y menor en las altitudes intermedias (Ávila-Sánchez et al., 2018).

Comprender las relaciones entre la biomasa y la estructura de los bosques templados en gradientes de altitud, es clave para distinguir zonas más susceptibles a cambios en la composición de especies (Worku et al., 2023; Yirga et al., 2019). Si bien, las evaluaciones de las comunidades mediante recuentos de taxa por sitio (riqueza de especies), así como su incidencia de individuos (abundancia) han permitido describir los patrones de las comunidades, no incluyen el aporte de biomasa y cobertura de las especies, los cuales pueden modificarse por las perturbaciones antropogénicas (De Cáceres et al., 2013; Holopainen & Kalliovirta, 2006). Por lo que son necesarios enfoques que evalúen, simultáneamente, la diversidad y la estructura, para caracterizar de forma completa la respuesta de la vegetación. Al respecto, con el marco estadístico propuesto por De Cáceres et al. (2013) se evalúa de manera

conjunta la composición, abundancia y estructura de la vegetación, ya que integra datos de disimilitud entre comunidades.

El bosque templado de *Abies religiosa* (Kunth) Schltdl. & Cham. de la cuenca del río Magdalena, Ciudad de México es un ecosistema estratégico para el estudio de las perturbaciones, porque es uno de los últimos remanentes de bosque en esta ciudad (Ávila-Akerberg, 2004; Castillo-Argüero et al., 2016). Pese a su importancia presenta continuas perturbaciones, por su cercanía con el área urbana, que ponen en riesgo su papel como proveedor de servicios ecosistémicos (Ávila-Akerberg, 2004; Castillo-Argüero et al., 2016). Entender cómo responden estas comunidades vegetales a la perturbación es clave para anticipar cambios en su estructura y composición. Por lo cual, el objetivo de este estudio fue determinar el efecto ambiental de la altitud y de la intensidad de los disturbios antropogénicos sobre la composición de las especies y la estructura, en términos de altura, área basal y cobertura en el dosel y sotobosque. En ese contexto, la hipótesis plantea que la altitud y la intensidad de los disturbios antropogénicos son factores limitantes en la composición y estructura de la vegetación. Por lo tanto, se espera que en áreas de mayor altitud los efectos del disturbio antropogénico promuevan una menor riqueza, área basal, cobertura y altura en el dosel y sotobosques, en comparación con áreas de menor altitud.

Materiales y Métodos

Área de estudio

El bosque templado de *Abies religiosa* de la cuenca del río Magdalena se ubica al suroeste del Valle de México (entre 19°13'53"–19°18'12" N y 99°14'50"–99°20'30" O)

y cubre 3 100 ha. Presenta un clima templado subhúmedo (C(w₂)(w)b(i')), con una temperatura media de 13 °C. La precipitación anual oscila entre 950 y 1 300 mm (Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática [INEGI], 2010). Forma parte del área de conservación de la Ciudad de México; sin embargo, muestra deforestación derivada de la extracción no autorizada de recursos maderables y de cambios de uso del suelo para ganadería (Castillo-Argüero et al., 2016).

Diseño de muestreo

Disturbios antropogénicos. Se seleccionaron aleatoriamente 15 parcelas de 30×30 m² (13 500 m² en total). En tres cotas altitudinales (alta=3 449 msnm, parcelas 1 a 5; intermedia=3 202 msnm, parcelas 6 a 10; baja=3 092 msnm, parcelas 11 a 15) se determinó una clasificación de los principales agentes de perturbación antropogénica: ganadería (AG), actividad humana (AH) y deterioro del hábitat (DH). Para la variable AG se cuantificó el número de m² con excrementos de ganado, caminos pecuarios (distancia entre los caminos y las parcelas) y compactación del suelo, mediante el cálculo de densidad aparente, para esto se obtuvieron tres muestras de suelo independientes con un nucleador (*FieldScout® SC900soil*) (106.02 cm³), cada una tuvo un peso aproximado de 250 g. Las muestras se secaron en horno (*Felisa® FM-392*) a 105 °C, durante 24 h y luego se pesaron (*Ohaus Trimple Beam® 311-00*). La densidad aparente se estimó con la ecuación de Keller y Håkansson (2010):

$$DA = \frac{100 \times DS}{V} \times 100 \quad (1)$$

Donde:

DA = Densidad aparente (g cm^3)

DS = Peso del suelo seco (g)

V = Volumen del cilindro (cm^3)

Para el DH se cuantificaron los metros cuadrados con presencia de deshierbe (chaponeo), medido como el número de m^2 con presencia de suelo desprovisto de vegetación, pero con evidencia de residuos de vegetación. Deforestación y apertura del dosel, medido como la presencia de m^2 con tocones en función de áreas desprovistas de cobertura arbórea. Para la AH, se contabilizó el número de m^2 con de basura inorgánica, basura orgánica y la distancia a carreteras (Martorell & Peters, 2005). Se cuantificó la distancia a carreteras cercanas, como un inverso de la distancia (m) entre parcelas y los dos caminos humanos más cercanos. Los índices de perturbación antropogénica (AG, AH y DH) se obtuvieron mediante reducción de dimensiones con un Análisis de Componentes Principales (ACP) siguiendo la metodología propuesta por Martorell y Peters (2005), en el programa estadístico *R* versión 4.2 (R Development Core Team, 2024). Se calculó el índice de cada agente de perturbación a partir de la suma de las puntuaciones en el primer componente. La suma de los índices de los tres agentes correspondió al índice de perturbación total por parcela.

Variables ambientales. Tanto en la temporada de lluvias, como en la de secas se midieron las siguientes variables ambientales: cantidad de luz, temperatura y humedad, así como las propiedades químicas del suelo: N, P, K, pH, materia orgánica (MO) y conductividad eléctrica (CE).

Para conocer la temperatura de los sitios se colocó durante un año en el centro de cada parcela un medidor de temperatura *HOBO® Data Logger* (modelo 2016 easy *LogUSB-ONSET*, Massachusetts, EE. UU.). La cantidad de luz se calculó mediante la toma de tres fotografías hemisféricas por cuadro, con una cámara *Nikon® D80* con

lente EX SIGMA 4.5 1:28 DC HSM (cámara digital, *Nikon® D80, fisheye lens EX SIGMA 4.5 2:28 DCHSM*, Tokio, JP), durante los meses de julio-septiembre (lluvias) y de marzo-mayo (seca). Las fotografías se tomaron a las 8:00 am dirigiendo la parte superior del lente hacia el norte geográfico; posteriormente, se analizaron con el programa *Gap Light Analyzer GLA 2.0* (Frazer et al., 1999) para determinar la cantidad de luz por el factor de sitio global (*FSG*; moles de luz) que se define como el porcentaje de transmisión de luz total en moles (Frazer et al., 1999).

En cada una de las parcelas se recolectaron dos grupos de muestras de suelo en los meses de julio (lluvias) y de mayo (seca); tres muestras para el análisis de humedad y tres para el análisis químico del suelo. Para cada grupo de tres muestras, dos se obtuvieron en las esquinas de la parcela y una en el centro de forma sistemática hasta una profundidad aproximada de 30 cm con el uso de un nucleador (*FieldScout® SC900soil*). Cabe aclarar que estas muestras fueron independientes al análisis de compactación del suelo de AG. Para el análisis de humedad del suelo, se pesaron y secaron las muestras en un horno (*Felisa® FM-392*) a 100 °C durante tres días para registrar el peso seco (*Ohaus Trimple Beam® 311-00*). La humedad del suelo se determinó con la ecuación de Reynolds (1970):

$$H\% = \frac{PeHu - PeSe}{PeSe} \times 100 \quad (2)$$

Donde:

$H\%$ = Humedad del suelo

$PeHu$ = Peso del suelo húmedo

$PeSe$ = Peso del suelo seco

Las muestras de suelo se enviaron al Laboratorio de Fertilidad de Suelos del Colegio de Postgraduados *Campus Montecillo* (Colpos) para la determinación de sus propiedades químicas. Las variables analizadas fueron: *pH* en agua (relación 1:2), conductividad eléctrica (*CE*) en agua (relación 1:5), medida con un puente de conductividad; porcentaje de materia orgánica (*MO*) mediante digestión húmeda; concentración de fósforo inorgánico disponible según Olsen et al. (1954), extraído con NaHCO_3 0.5 M a *pH* 8.5 y determinado colorimétricamente; y el porcentaje de nitrógeno, determinado por digestión húmeda con ácido sulfúrico y una destilación semimicro *Kjeldahl* por arrastre de vapor, seguida de titulación con ácido sulfúrico 0.05 N (Bradstreet, 1954).

Estructura y composición de la vegetación

En las parcelas se midieron la altura, el diámetro a la altura del pecho (*DAP*, 1.30 m) y dos diámetros perpendiculares de copa (norte-sur y este-oeste) (Flexómetro *Truper*® 14393) de los árboles. La altura se registró con una pistola (*Trimble*® *LaserAce* 100) y el *DAP* se midió con una cinta diamétrica *Forestry Suppliers*® modelo 283D. Para cada especie arbórea, la biomasa se determinó mediante ecuaciones alométricas disponibles (Cuadro 1), y para el área basal se utilizó la ecuación 3 (Mostacedo & Fredericksen, 2000).

Cuadro 1. Fórmulas para estimar la biomasa de las especies arbóreas. Se muestran las fórmulas de biomasa de cada especie considerando el diámetro normal (*DN*) a la altura de 1.30 m, su referencia y localidad.

Especies arbóreas	Fórmula de biomasa	Referencia	Ubicación
<i>Abies religiosa</i> (Kunth) Schltdl. & Cham.	$(0.0754) \times (DAP^{2.512})$	Avendaño-Hernández et al. (2009)	Tlaxcala
<i>Buddleja cordata</i> Kunth	$(260.343) \times \frac{(3.1416 \times (DAP^2))^{1.026}}{4}$	Cano-Santana (1994)	Ciudad de México
<i>Buddleja parviflora</i> Kunth	$(258.487) \times \frac{(3.1416 \times (DAP^2))^{0.968}}{4}$	Cano-Santana (1994)	Ciudad de México
<i>Cupressus lusitanica</i> Mill.	$0.5266 \times (DAP^{1.7712})$	González-Iturbe (2019)	Puebla
<i>Garrya laurifolia</i> Hartw. ex Benth.	$e^{-2.14+2.23 \times \ln(DAP)}$	Gobierno del Distrito Federal (2000)	Ciudad de México
<i>Pinus aff. ayacahuite</i> C. Ehrenb. ex Schltdl.	$((0.5306 \times DAP)^2) - (2.2519 \times DAP) + 16.086$	Arias-Téllez & García-Martínez (2017)	Estado de México
<i>Salix paradoxa</i> Kunth	$e^{-2.2094+2.3867 \times \ln(DAP)}$	Chojnacky et al. (2014) Jenkins et al. (2003)	Norte América
<i>Sambucus nigra</i> L.	$(0.180506 \times DAP)^{0.7987}$	Dyderski & Jagodziński (2019) Jagodziński et al. (2019)	Estados Unidos

DAP = Diámetro a la altura de 1.30 m; *ln* = Logaritmo natural.

$$AB = \frac{\pi DAP^2}{4} \quad (3)$$

Donde:

$\pi = 3.1416$

AB = Área basal (m^2)

DAP = Diámetro a la altura del pecho

La identificación de las especies arbóreas, arbustivas y herbáceas se realizó a través de la comparación con ejemplares del microherbario del Laboratorio de Dinámica de Comunidades de la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México y con las descripciones de Calderón de Rzedowski y Rzedowski (2001). El sotobosque incluyó plántulas de árboles producto de la regeneración natural, especies herbáceas y arbustivas con altura menor a 1.57 m de altura, mientras que el estrato arbóreo se caracterizó por árboles mayores a 1.57 m de altura. La cobertura de los taxa del sotobosque se determinó bajo el supuesto de que la cobertura de la copa de cada individuo tiende a ser un círculo: con los dos diámetros perpendiculares de la copa de las especies (D1 y D2) y se calculó con la ecuación 4 (Mueller-Dombois & Ellenberg, 1976).

$$C = \pi \frac{D_1 + D_2^2}{4} \quad (4)$$

Donde:

D1 = Diámetro 1 de la copa

D2= Diámetro 2 de la copa

π = 3.1416

Análisis estadístico

Se realizó un Análisis de Correspondencia Canónica (ACC) con 999 permutaciones ($P<0.05$) para observar la relación de las abundancias de las especies con los factores

ambientales y un Análisis de Componentes Principales (ACP) para conocer el efecto ambiental en la estructura, estos análisis se hicieron con el paquete estadístico *Vegan* versión 2.7-2 (Oksanen et al., 2025).

Se aplicó un análisis de disimilitud de estructura y composición acorde con el método propuesto por De Cáceres et al. (2013) con el paquete *vegclust* versión 1.1, el cual considera los valores de la estructura de cada especie, ponderados por la estructura general en la comunidad muestreada. De esta forma, las variables de estructura por taxón se simplifican en clases de tamaño, ordenadas en s (o estratos verticales), y la abundancia de cada especie dentro de cada clase de tamaños, en relación con el área basal para los taxa del dosel y con la cobertura para el sotobosque ($t=1, \dots, s$). CAP se define como el vector de valores definido por s y el valor para una clase dada t es la suma de las abundancias de las especies en todas las clases (ecuación 5).

$$CAP = \sum_{u=t}^s x(u) \quad (5)$$

Donde:

CAP = Vector de valores

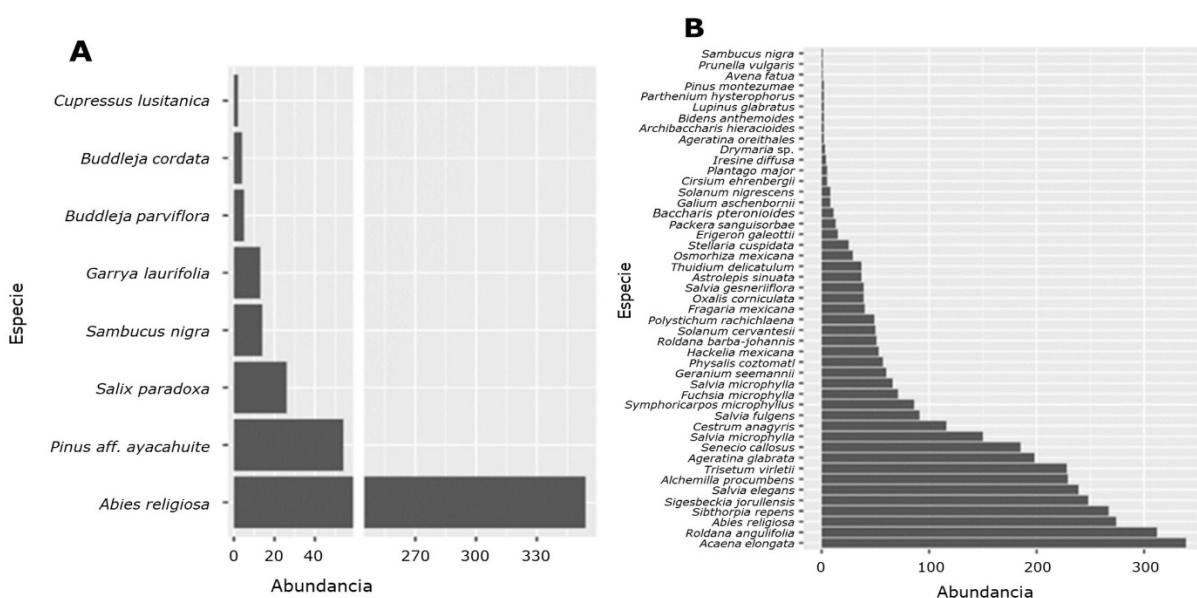
$x(u)$ = Abundancia registrada de la especie objetivo en la clase de tamaño

Los análisis se realizaron en el programa estadístico *R* versión 4.2 (R Development Core Team, 2024).

Resultados

Composición del bosque de *Abies religiosa*

En el área de estudio se identificaron ocho especies arbóreas, las más dominantes fueron *Abies religiosa* con 356 individuos, *Pinus aff. ayacahuite* C. Ehrenb. ex Schltl. con 54 individuos y *Salix paradoxa* Kunth con 26 individuos (Figura 1A). En el sotobosque se registraron 34 especies; destacaron por su mayor abundancia los arbustos *Acaena elongata* L., con 339 individuos, y *Roldana angulifolia* (DC.) H. Rob. & Brettell, con 312 individuos; así como las herbáceas *Sibthorpia repens* (L.) Kuntze, con 267 individuos, y *Sigesbeckia jorullensis* Kunth, con 248 individuos. La distribución de los taxa se presenta en la Figura 1B.



A = Abundancia de especies del dosel; B = Abundancia de especies del sotobosque.

Figura 1. Abundancia de las especies (número de individuos).

Riqueza y abundancia de especies en las tres cotas altitudinales

El ACC demostró una relación significativa entre la composición de especies del sotobosque y del dosel con la altitud, la temperatura, la luz, el fósforo, el pH y la humedad del suelo ($p<0.005$). Acorde con esto, en el sitio de mayor altitud se observó una asociación positiva entre la altitud y la humedad del suelo con la abundancia de malezas herbáceas y arbustivas, como *Acaena elongata*, *Plantago major* L. y *Avena fatua* L. (Figura 2), esta última fue la más abundante (Cuadro 2).

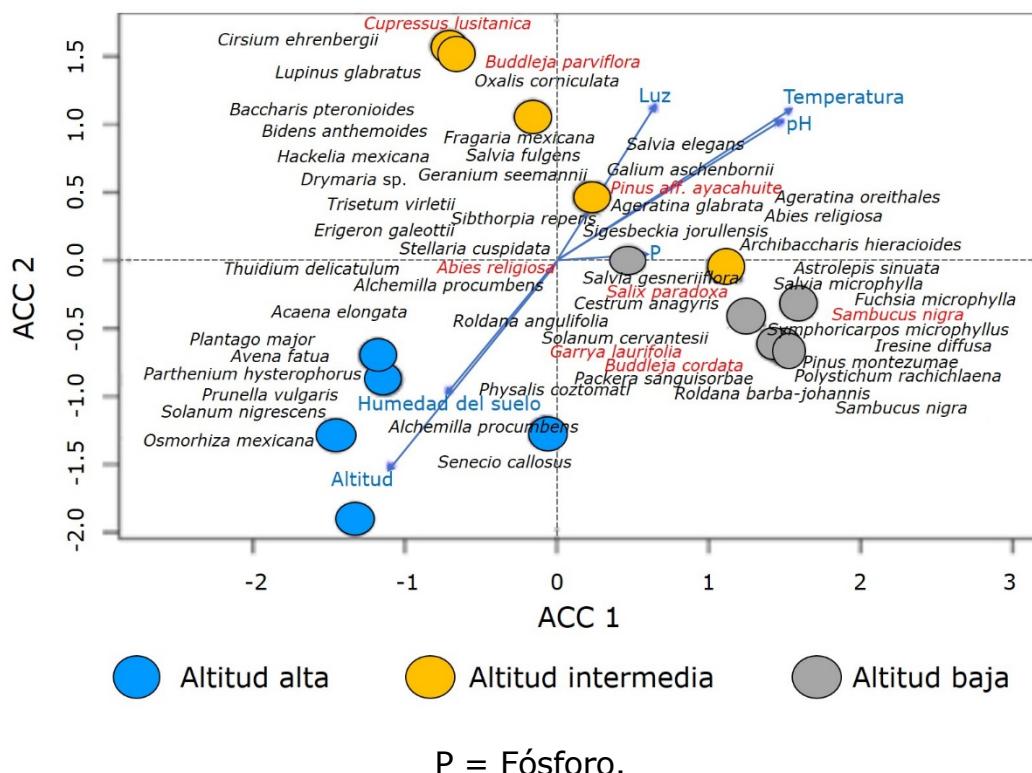


Figura 2. Análisis de Correspondencia Canónica (ACC) que muestra la relación entre las variables ambientales significativas con la composición de especies del dosel y el sotobosque.

Cuadro 2. Caracterización de los sitios de estudio.

	Sitio 1: alta altitud	Sitio 2: media altitud	Sitio 3: baja altitud
Variables ambientales			
Altitud	3 449	3 202	3 092
DH	0.933-47.02	-27.48-42.10	-40.1-40.55
AH	-5.67-3.42	-2.57-5.45	-3.55-2.18
AG	-21.80-5.56	18.48-50.67	-19.67-21.95
Temperatura	6.73±0.003	9.30±0.093	10.07±0.18
Humedad	48.11±1.79	42.88±3.34	42.54±2.80
Dosel (abundancia-frecuencia)			
Riqueza de especies	2	4	6
Densidades de individuos	140	192	139
Especies con mayor dominancia	<i>Abies religiosa</i> (Kunth) Schltdl. & Cham. (árboles, 136)	<i>Abies religiosa</i> (Kunth) Schltdl. & Cham. (138)	<i>Abies religiosa</i> (Kunth) Schltdl. & Cham. (68)
		<i>Pinus aff. ayacahuite</i> C. Ehrenb. ex Schltdl. (26)	<i>Pinus aff. ayacahuite</i> C. Ehrenb. ex Schltdl. (6)
Sotobosque (abundancia-frecuencia)			
Riqueza de especies	21	25	22
Densidades de individuos	1 050	1 372	1 032
Especies dominantes	<i>Abies religiosa</i> (Kunth) Schltdl. & Cham. (plántulas, 30) <i>Acaena elongata</i> L. (206) <i>Senecio callosus</i> Sch. Bip. (185)	<i>Abies religiosa</i> (Kunth) Schltdl. & Cham. (138) <i>Sibthorpia repens</i> (L.) Kuntze (159)	<i>Abies religiosa</i> (Kunth) Schltdl. & Cham. (plántulas, 68) <i>Roldana angulifolia</i> (DC.) H. Rob. & Brettell (103)

DH = Deterioro del hábitat; AH = Actividad humana; AG = Actividades ganaderas.

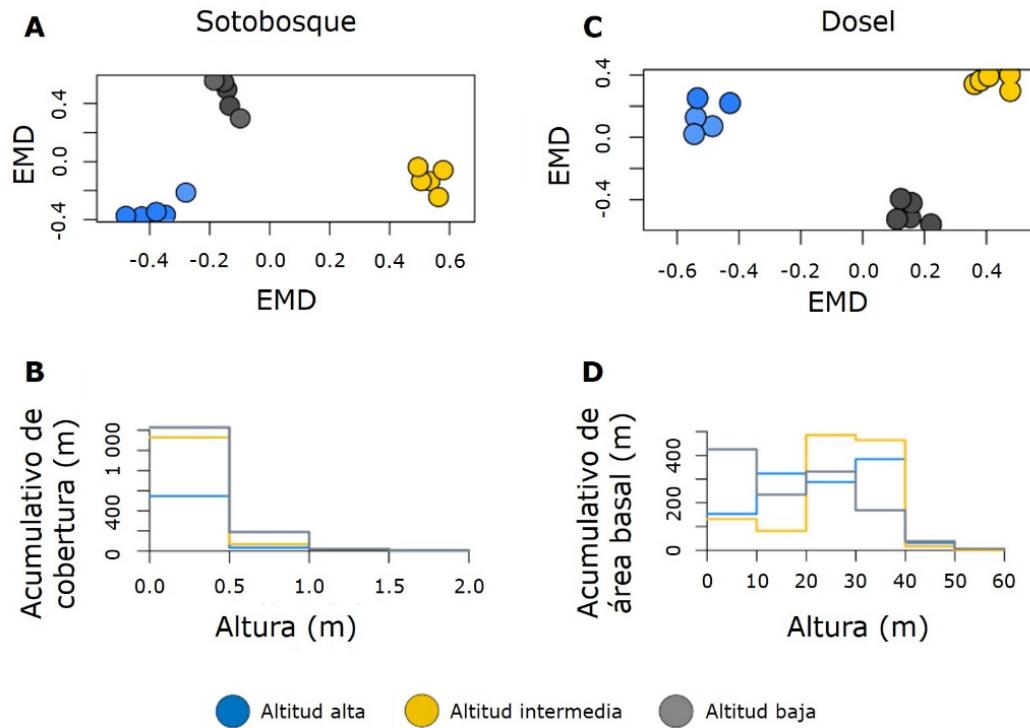
En el sitio de altitud intermedia, a pesar de presentar una mayor predominancia de actividades ganaderas (AG), se registró una alta riqueza y abundancia de especies (Cuadro 2). En estas parcelas de altitud intermedia, el ACC evidenció una relación positiva entre la luz, la temperatura y el pH del suelo con especies arbóreas (*Cupressus lusitanica* Mill., *Buddleja parviflora* Kunth y *Pinus aff. ayacahuite*) (Figura

2). Asimismo, se observó una alta abundancia de plántulas de *Abies religiosa*, producto de la regeneración natural (Cuadro 2). El sitio de menor altitud presentó valores más altos de temperatura, la mayor riqueza de especies arbóreas y una asociación directa con la maleza arbórea: *Sambucus nigra* L. (Figura 2).

Cambios de estructura a lo largo del gradiente altitudinal

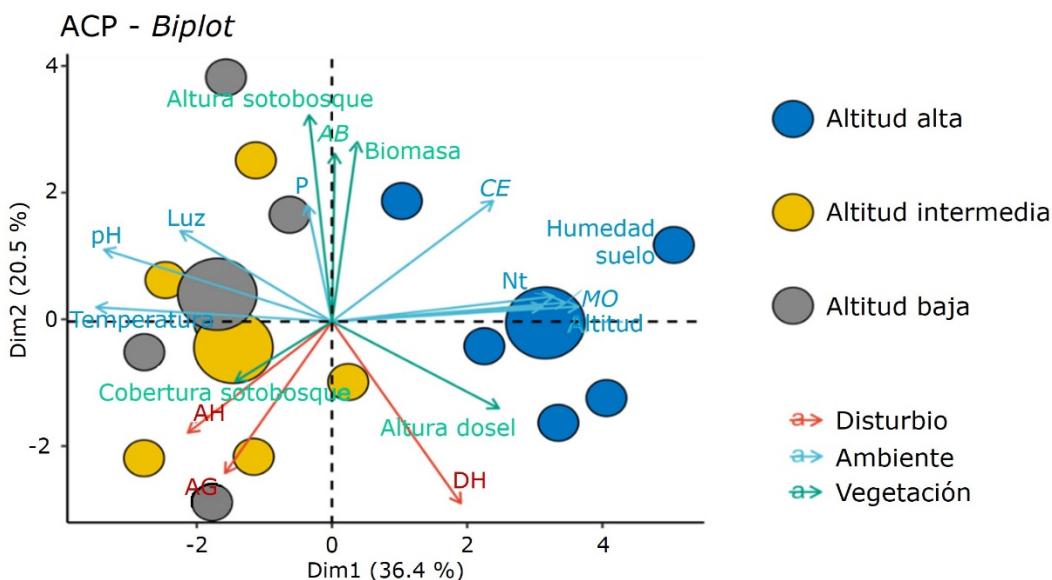
El análisis de disimilitud de De Cáceres et al. (2013) demostró que en los tres sitios de estudio las plántulas, herbáceas y arbustos del sotobosque con una altura de 0.03 a 0.5 m fueron los de mayor cobertura (Figura 3A y 3B). En el dosel se confirmaron diferencias significativas ($P<0.05$) en el sitio de mayor altitud. Los árboles que miden entre 10 y 40 m de altura presentaron valores superiores de área basal (Figura 3C y 3D); el sitio de altitud intermedia registró un mayor aporte de área basal en individuos entre los 20 y 40 m de altura (Figura 3C y 3D), tendencia que contrasta con el sitio de menor altitud, en donde se observó una contribución más grande de área basal en los individuos de menor altura, de 1.8 a 10 m (Figura 3C y 3D).

El ACP evidenció que la altura de las especies del sotobosque, la biomasa y el área basal del estrato del dosel se relacionaron de forma positiva con las variables ambientales y de manera negativa con las actividades antrópicas. La altura de los árboles tuvo una relación positiva con el deterioro del hábitat (DH) (Figura 4). Mientras que la cobertura de las especies del sotobosque mostró una relación directa con las actividades humanas (AH) y el ganado (AG).



A = Escalamiento Multidimensional (EMD) del sotobosque; B = Perfil de cobertura y altura del sotobosque; C = Escalamiento Multidimensional (EMD) del dosel; D = Perfil de área basal y altura del dosel.

Figura 3. Estructura de la vegetación del sotobosque y dosel.



AH = Actividades humanas; AG = Actividades del ganado; DH = Deterioro del hábitat; MO = Materia orgánica; Nt = Nitrógeno total; CE = Conductividad eléctrica; P = Fósforo; AB = Área basal.

Figura 4. Análisis de Componentes Principales (ACP) de la relación entre la estructura de la vegetación del dosel y sotobosque y las variables ambientales y de disturbio antropogénico.

Discusión

La riqueza del bosque de *Abies religiosa*, con 42 especies (ocho arbóreas y 34 herbáceas y arbustivas) fue superior que lo consignado para otras localidades de México, como en Michoacán, con 39 especies (Cornejo-Tenorio & Ibarra-Manríquez, 2017), y en el Nevado de Toluca con 33 especies (Mejía-Canales et al., 2018) o 36

especies (Zepeda-Gómez et al., 2023). Esta diferencia puede atribuirse a la intensidad del muestreo, así como a los intervalos altitudinales considerados. En Michoacán y Nevado de Toluca, los muestreos abarcan altitudes entre 2 400 y 4 680 m; mientras que, en este estudio el intervalo fue más restringido, de 3 092 a 3 449 msnm. Sin embargo, la riqueza en este bosque fue menor a la de otros sitios de Jalisco, con 64 especies (Cuevas-Guzmán et al., 2011) y 84 especies (Guerrero-Hernández et al., 2014). Lo anterior se debe a que en los bosques templados de Jalisco se ha descrito una mayor humedad y condiciones intermedias de perturbación, factores que favorecen tanto la riqueza como la estructura de la vegetación.

En relación con la composición de especies, a pesar de la presencia de actividades antrópicas, se presentó una alta dominancia de taxa nativos, entre las cuales destaca *Abies religiosa* (356 individuos), tanto en el componente arbóreo como en la regeneración natural (plántulas). No obstante, en el sotobosque los mayores valores de abundancia fueron para *Acaena elongata*, considerada maleza nativa e indicadora de perturbación antrópica. Además de otras especies, como *Plantago major*, herbácea introducida (Castillo-Argüero et al., 2016) y la maleza arbórea *Sambucus nigra* (Bonilla-Valencia et al., 2022).

A lo largo del gradiente de altitud, las condiciones abióticas varían considerablemente e influyen en la estructura y composición de los bosques templados (Silva-González et al., 2024a). En el presente estudio, pese a que el sitio de mediana altitud presentó valores altos de actividades ganaderas, se favoreció una alta riqueza de especies en el sotobosque y en el dosel, además de presentar una gran abundancia de plántulas de *Abies religiosa*; por lo que, se infiere la existencia de una buena regeneración natural (Cruzado-Vargas, 2017). Ello puede deberse a que las regiones de altitud intermedia son más heterogéneas, debido a la intersección de microclimas que propician la coexistencia de especies con diferentes requerimientos ecológicos (Worku et al., 2023).

Este resultado coincide con lo obtenido en el ACC, en el cual se observó una relación positiva entre la temperatura, la luz y el pH del suelo con especies arbóreas nativas, como *Cupressus lusitanica*, *Buddleja parviflora* y *Pinus aff. Ayacahuite*; además, el ganado contribuye en cierto grado al aporte de nutrientes mediante la deposición de heces y orina, lo que enriquece el suelo con nitrógeno, fósforo y materia orgánica (Dorrough et al., 2006; Trejo-Escareño et al., 2013).

Se esperaba que, en el sitio de mayor altitud, la biomasa y área basal estuvieran limitadas por factores como las bajas temperaturas; no obstante, el análisis de disimilitud mostró que los individuos de entre 10 y 40 m de altura hacen un gran aporte de área basal, por lo que se infiere una dominancia de individuos con mayor inversión de recursos en biomasa (Weemstra et al., 2021). De forma contraria, en el sitio de menor altitud se observó una mayor área basal en árboles de baja altura (1.8-10 m). La dominancia en biomasa de árboles pequeños podría asociarse a una estrategia de crecimiento adaptativo, en la cual priorizan el ensanchamiento del tronco para maximizar la estabilidad, y el almacenamiento de recursos (Weemstra et al., 2021).

El ACP evidenció una relación negativa entre la biomasa arbórea y la altura de las especies en el sotobos con la ganadería y actividades humanas en el sitio de menor altitud. Esto podría deberse a que la compactación del suelo por el pisoteo del ganado reduce la capacidad de las raíces para penetrar y acceder a nutrientes y agua. Esos impactos conducen a una disminución en la biomasa total, en parte por el consumo del ganado, ya que las especies no tienen recursos suficientes para crecer y acumular biomasa (Dorrough et al., 2006; Trejo-Escareño et al., 2013).

Desde una perspectiva ecológica, las áreas de altitud intermedia con mayor diversidad de especies pueden funcionar como sumideros de diversidad. En las zonas de menor altitud, donde las especies arbóreas de pequeña altura dominan en biomasa, se registró una media altura de 2.11 m en *Abies religiosa* y de 4.30 m en *Pinus aff.*

ayacahuite. Por ello, se debe implementar un aclareo selectivo que permita el crecimiento en la biomasa de árboles.

Las áreas de mayor altitud deben tener un monitoreo de la regeneración natural, con un enfoque selectivo que asegure el establecimiento y la protección de los individuos jóvenes, los cuales pueden tener dificultades para sobrevivir en un entorno con competencia por árboles de mayor tamaño y en condiciones ambientales restrictivas con bajas temperaturas y más radiación solar.

Conclusiones

A partir de los resultados se concluye que, a pesar de la presencia de actividades antrópicas, como la ganadería, las zonas de altitud intermedia presentan una alta riqueza de especies y condiciones ambientales favorables para la regeneración de *Abies religiosa*; lo que demuestra la importancia de esas áreas en la conservación de la biodiversidad de los bosques templados de México.

Agradecimientos

Este estudio fue posible gracias al apoyo brindado por el proyecto DGAPA-PAPIME PE201817 “Ecología de la vegetación secundaria y los hongos como indicadores del estado de conservación de un bosque templado de la cuenca del río Magdalena, Ciudad de México”.

Conflicto de intereses

Los autores declaran no tener conflicto de intereses.

Contribución por autor

Leticia Bonilla-Valencia: diseño metodológico, modelación y análisis estadístico, elaboración del escrito; Silvia Castillo-Agüero: diseño y supervisión de la investigación, ejecución en campo, y corrección del documento; Efraín Velasco Bautista: análisis de resultados, revisión; Marisela Cristina Zamora-Martínez: interpretación de resultados, revisión y corrección del documento; Yuriana Martínez Orea: supervisión de la investigación, ejecución en campo, corrección del documento; Alma Delia Ortiz-Reyes: corrección del documento, interpretación de resultados.

Referencias

Arias-Téllez, A., & García-Martínez, R. (2017). Almacén de carbono en plantaciones de *Pinus patula* y *Pinus ayacahuite* en San Miguel Tenextepet, Amanalco, Estado de México. En V. J. C. Vinay, V. A. Esqueda E., O. H. Tusquy V., A. Ríos U., M. V. Vázquez H. & C. Perdomo M. (Comps.), *Avances en investigación agrícola, pecuaria, forestal, acuícola, pesquería, desarrollo rural, transferencia de tecnología, biotecnología, ambiente, recursos naturales y cambio climático* (pp. 1057-1065). Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias.

https://www.researchgate.net/publication/322448012_Almacen_de_carbono_en_plant

aciones de *Pinus patula* y *Pinus ayacahuite* en San Miguel Tenextepec Amanalco Estado de Mexico

Avendaño-Hernández, D. M., Acosta-Mireles, M., Carrillo-Anzures, F., & Etchevers-Barra, J. D. (2009). Estimación de biomasa y carbono en un bosque de *Abies religiosa*. *Revista Fitotecnia Mexicana*, 32(3), 233-238.

https://www.researchgate.net/publication/317440213_Estimacion_de_biomasa_y_carbono_en_un_bosque_de_Abies_religiosa

Ávila-Akerberg, V. D. (2004). *Autenticidad de los bosques en la cuenca alta del Río Magdalena: Diagnóstico hacia la restauración ecológica* [Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas con orientación en Restauración Ecológica, Universidad Nacional Autónoma de México]. Repositorio universitario UNAM.

<https://hdl.handle.net/20.500.14330/TES01000329636>

Ávila-Sánchez, P., Sánchez-González, A., Catalán-Heverástico, C., Almazán-Núñez, R. C., & Jiménez-Hernández, J. (2018). Patrones de riqueza y diversidad de especies vegetales en un gradiente altitudinal en Guerrero, México. *Polibotánica*, (45), 101-113. <https://doi.org/10.18387/polibotanica.45.8>

Bonilla-Valencia, L., Hernández-Apolinar, M., Zúñiga-Vega, J. J., Espinosa-García, F. J., Martínez-Orea, Y., & Castillo-Argüero, S. (2022). Incorporating rainy season and reproductive phenology into the survival and transition rates of the invasive species *Sambucus nigra*: an approximation with multistate models. *Invasive Plant Science and Management*, 15(1), 16-24. <https://doi.org/10.1017/inp.2021.37>

Bradstreet, R. B. (1954). Determination of nitro nitrogen by Kjeldahl method. *Analytical Chemistry*, 26(1), 235-236. <https://doi.org/10.1021/ac60085a044>

Calderón de Rzedowski, G., & Rzedowski, J. (2001). *Flora fanerogámica del Valle de México*. Instituto de Ecología, A. C. https://www.biodiversidad.gob.mx/publicaciones/librosDig/pdf/Flora_del_Valle_de_Mexico_1.pdf

Cano-Santana, Z. (1994). *Flujo de energía a través de Sphenarium purascens (Orthoptera: Acrididae) y productividad primaria neta aérea en una comunidad xerófila* [Tesis de Doctorado en Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México]. Repositorio universitario UNAM.

<https://hdl.handle.net/20.500.14330/TES01000217751>

Castillo-Argüero, S., Martínez-Orea, Y., & Romero-Romero, M. A. (Coords.). (2016). *Las malezas de la cuenca del río Magdalena*, Ciudad de México. Prensa de Ciencias. <https://tienda.fciencias.unam.mx/es/inicio/200-las-malezas-de-la-cuenca-del-rio-magdalena-ciudad-de-mexico-9786070280078.html>

Chojnacky, D. C., Heath, L. S., & Jenkins, J. C. (2014). Updated generalized biomass equations for North American tree species. *Forestry: An International Journal of Forest Research*, 87(1), 129-151. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpt053>

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(4335), 1302-1310. <https://doi.org/10.1126/science.199.4335.1302>

Cornejo-Tenorio, G., & Ibarra-Manríquez, G. (2017). Flora of the core zones of the Monarch Butterfly Biosphere Reserve, Mexico: Composition, geographical affinities, and beta diversity. *Botanical Sciences*, 95(1), 103-129. <https://doi.org/10.17129/botsci.803>

Cruzado-Vargas, A. L. (2017). *Variación de caracteres cuantitativos entre procedencias de Abies religiosa originadas en un gradiente altitudinal en la Reserva de la Biosfera de la Mariposa Monarca: etapa de vivero* [Tesis de Maestría en Ciencias Forestales, Universidad Autónoma Chapingo]. Repositorio universitario UACH.

<https://repositorio.chapingo.edu.mx/items/16fd31d4-72db-40fa-83d1-dc99933bff28>

Cuevas-Guzmán, R., Cisneros-Lepe, E. A., Jardel-Peláez, E. J., Sánchez-Rodríguez, E. V., Guzmán-Hernández, L., Núñez-López, N. M., & Rodríguez-Guerrero, C. (2011). Análisis estructural y de diversidad en los bosques de *Abies* de Jalisco, México. *Revista*

Mexicana de *Biodiversidad*, 82(4), 1219-1233.

<https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2011.4.741>

De Cáceres, M., Legendre, P., & He, F. (2013). Dissimilarity measurements and the size structure of ecological communities. *Methods in Ecology and Evolution*, 4(12), 1167-1177. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12116>

Dorrough, J., Moxham, C., Turner, V., & Sutter, G. (2006). Soil phosphorus and tree cover modify the effects of livestock grazing on plant species richness in Australian grassy woodland. *Biological Conservation*, 130(3), 394-405.

<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.12.032>

Dyderski, M. K., & Jagodziński, A. M. (2019). Similar impacts of alien and native tree species on understory light availability in a temperate forest. *Forests*, 10(11), 951.

<https://doi.org/10.3390/f10110951>

Frazer, G. W., Canham, C. D., & Lertzman, K. P. (1999). *Gap Light Analyzer (GLA): Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs. Users manual and program documentation, Version 2.0*. Simon Fraser University. <https://rem-main.rem.sfu.ca/downloads/Forestry/GLAV2UsersManual.pdf>

Gobierno del Distrito Federal. (2000). *Programa General de Ordenamiento Ecológico del Distrito Federal 2000-2003*. Gobierno del Distrito Federal.

<https://paot.org.mx/centro/programas/pgoedf.pdf>

González-Iturbe, O. A. (2019). *Ecuaciones alométricas para la estimación de la biomasa en la parte aérea de la vegetación: caso de algunas especies de coníferas en la localidad de San Juan Cuauhtémoc, Tlahuapan, México* [Tesis de Maestría en Ciencias Ambientales, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla]. Repositorio universitario BUAP. <https://repositorioinstitucional.buap.mx/items/dd569aa6-5e20-4cf8-9b85-24d9141bdf69>

Guerrero-Hernández, R., González-Gallegos, J. G., & Castro-Castro, A. (2014). Análisis florístico de un bosque de *Abies* y el bosque mesófilo de montaña adyacente en Juanacatlán, Mascota, Jalisco, México. *Botanical Sciences*, 92(4), 541-562. <http://dx.doi.org/10.17129/botsci.119>

Holopainen, M., & Kalliovirta, J. (2006). Modern data acquisition for forest inventories. In A. Kangas & M. Maltamo (Eds.), *Forest Inventory. Methodology and Applications* (pp. 343-362). Springer Dordrecht. https://doi.org/10.1007/1-4020-4381-3_21

Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. (2010). *Compendio de información geográfica municipal 2010. La Magdalena Contreras. Distrito Federal*. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. https://www.inegi.org.mx/contenidos/app/mexicocifras/datos_geograficos/09/09008.pdf

Jagodziński, A. M., Dyderski, M. K., Gęsikiewicz, K., & Horodecki, P. (2019). Effects of stand features on aboveground biomass and biomass conversion and expansion factors based on a *Pinus sylvestris* L. chronosequence in Western Poland. *European Journal of Forest Research*, 138, 673-683. <https://doi.org/10.1007/s10342-019-01197-z>

Jenkins, J. C., Chojnacky, D. C., Heath, L. S., & Birdsey, R. A. (2003). National-scale biomass estimators for United States tree species. *Forest Science*, 49(1), 12-35. <https://doi.org/10.1093/forestscience/49.1.12>

Keller, T., & Håkansson, I. (2010). Estimation of reference bulk density from soil particle size distribution and soil organic matter content. *Geoderma*, 154(3-4), 398-406. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2009.11.013>

Martorell, C., & Peters, E. M. (2005). The measurement of chronic disturbance and its effects on the threatened cactus *Mammillaria pectinifera*. *Biological Conservation*, 124(2), 199-207. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.01.025>

Mejía-Canales, A., Franco-Maass, S., Endara-Agramont, Á. R., & Ávila-Akerberg, V. (2018). Caracterización del sotobosque en bosques densos de pino y oyamel en el Nevado de Toluca, México. *Madera y Bosques*, 24(3), Artículo e2431656. <https://doi.org/10.21829/myb.2018.2431656>

Mostacedo, B., & Fredericksen, T. S. (2000). *Manual de métodos básicos de muestreo y análisis en ecología vegetal*. Proyecto de Manejo Forestal Sostenible (Bolfor). <https://www.bio-nica.info/Biblioteca/Mostacedo2000EcologiaVegetal.pdf>

Mueller-Dombois, D., & Ellenberg, H. (1976). *Aims and methods of vegetation ecology. Geographical Review*, 66(1), 114-116. <https://doi.org/10.2307/213332>

Oksanen, J., Simpson, G. L., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O'Hara, R. B., Solymos, P., Stevens, M. H. H., Szoecs, E., Wagner, H., Barbour, M., Bedward, M., Bolker, B., Borcard, D., Borman, T., Carvalho, G., Chirico, M., De Caceres, M., ... Weedon, J. (2025). Package 'vegan'. Community ecology package (versión 2.7-2) [Software]. Comprehensive R Archive Network. <https://mirror.ibcp.fr/pub/CRAN/web/packages/vegan/vegan.pdf>

Olsen, S. R., Cole, C. V., Watanabe, F. S., & Dean, L. A. (1954). *Estimation of available phosphorus in soils by extraction with sodium bicarbonate* (Circular No. 939). United States Department of Agriculture. <https://ia903207.us.archive.org/21/items/estimationofavai939olse/estimationofavai939olse.pdf>

Pommerening, A. (2002). Approaches to quantifying forest structures. *Forestry*, 75(3), 305-324. <https://doi.org/10.1093/forestry/75.3.305>

R Development Core Team. (2024). *R: A language and environment for statistical computing* (Version 4.2) [Software]. R Fundación for Statistical Computing. <https://www.r-project.org/>

Reynolds, S. G. (1970). The gravimetric method of soil moisture determination, Part I: A study of equipment and methodological problems. *Journal of Hydrology*, 11(3), 258-273. [https://doi.org/10.1016/0022-1694\(70\)90066-1](https://doi.org/10.1016/0022-1694(70)90066-1)

Silva-González, E., Aguirre-Calderón, O. A., Alanís-Rodríguez, E., Treviño-Garza, E. J., González-Tagle, M. A., & Corral-Rivas, J. J. (2024a). Changes in tree diversity and structure of a temperate forest under two silvicultural treatments in Durango, Mexico. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 30(1), 1-17. <https://doi.org/10.5154/r.rchscfa.2022.12.093>

Silva-González, E., Colín, J. G., Aguirre-Calderón, O. A., Treviño-Garza, E. J., Corral-Rivas, J. J., & Manzanilla-Quijada, G. E. (2024b). Diversidad y estructura de especies arbóreas en tres tipos de vegetación forestal al sur de Durango, México. *Polibotánica*, (58), 103-118. <https://doi.org/10.18387/polbotanica.58.7>

Smyčková, M., Koutecký, T., Ujházyová, M., Ujházy, K., Verheyen, K., Volařík, D., Šebesta, J., Friedl, M., Máliš, F., & Hofmeister, J. (2024). Herb layer species richness declines with heterogeneity of the forest structure in primary beech-dominated forests while proportion of forest specialists increases. *Forest Ecology and Management*, 556, Article 121728. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2024.121728>

Trejo-Escareño, H. I., Salazar-Sosa, E., López-Martínez, J. D., & Vázquez-Vázquez, C. (2013). Impacto del estiércol bovino en el suelo y producción de forraje de maíz. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas*, 4(5), 727-738. <https://doi.org/10.29312/remexca.v4i5.1171>

Velasco-Luis, M. U., Velázquez-Martínez, A., Hernández-de la Rosa, P., Fierros-González, A. M., & Vera-Castillo, J. A. G. (2023). Caracterización de un bosque templado en un gradiente altitudinal en Oaxaca, México. *Madera y Bosques*, 29(1), Artículo e2912465. <https://doi.org/10.21829/myb.2023.2912465>

Weemstra, M., Zambrano, J., Allen, D., & Umaña, M. N. (2021). Tree growth increases through opposing above-ground and below-ground resource strategies. *Journal of Ecology*, 109(10), 3502-3512. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13729>

Worku, B. B., Muluneh, M. G., & Molla, T. (2023). Influence of elevation and anthropogenic disturbance on woody species composition, diversity, and stand structure in Harego Mountain Forest, northeastern Ethiopia. *International Journal of Forestry Research*, 2023(1), Article 8842408. <https://doi.org/10.1155/2023/8842408>

Yirga, F., Marie, M., Kassa, S., & Haile, M. (2019). Impact of altitude and anthropogenic disturbance on plant species composition, diversity, and structure at the Wof-Washa highlands of Ethiopia. *Helicon*, 5(8), Article e02284. <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2019.e02284>

Zepeda-Gómez, C., Estrada-Zúñiga, M. E., Burrola-Aguilar, C., Manjarrez, J., & White-Olascoaga, L. (2023). Diversidad, estructura y regeneración del bosque de *Abies religiosa* en una zona de hibernación de la mariposa monarca del centro de México. *Madera y Bosques*, 29(2), Artículo e2922488. <https://doi.org/10.21829/myb.2023.2922488>



Todos los textos publicados por la **Revista Mexicana de Ciencias Forestales** –sin excepción– se distribuyen amparados bajo la licencia *Creative Commons 4.0 Atribución-No Comercial (CC BY-NC 4.0 Internacional)*, que permite a terceros utilizar lo publicado siempre que mencionen la autoría del trabajo y a la primera publicación en esta revista.