

Factores que originan la distribución espacial de las coníferas

Factors influencing the spatial distribution of conifers

Samuel Alberto García-García ¹  • Joel Rascón-Solano ¹  • Sandra Pérez-Álvarez ¹ 
• Eduardo Alanís-Rodríguez ²  • Javier Hernández-Salas ¹ 

Recibido: 18/01/2024

Aceptado: 11/03/2024

Abstract

Conifers, both trees and shrubs, are dominant in several forest ecosystems, where there are approximately 546 to 670 species worldwide, with 34 % of them under some conservation risk category according to the UICN's Red List. Conifers require a specific combination of environmental, physiographic, and edaphic variables for their reproduction and distribution. The aim of this review was to identify the factors responsible for the spatial distribution and population dynamics of conifers. To achieve this, an exhaustive exploration of information in scientific articles, books, and technical reports was conducted using diverse search sources and key words related to the topic. A detailed analysis of these factors was carried out, based on the review and discussion of research results at both global and local scales. The analysis of information shows that the most important factors in conifer distribution are environmental factors such as temperature and precipitation, as they are crucial for the development of all species of conifers; the dynamics of conifers are undoubtedly affected by factors such as global warming, which causes different behavior in species and drives biodiversity loss in forest ecosystems. On the other hand, physiographic and edaphic factors may show dissimilarities according to the variation at a study scale. Understanding the impact and importance of each factor associated with the distribution and dynamics of conifers is important, since they provide accurate information on the optimal conditions for their survival. It is also important to consider the climate change effect in these conditions.

Key words: Araucariales, Cupressales, Pinales, precipitation, temperature.

1. Universidad Autónoma de Chihuahua, Facultad de Ciencias Agrícolas y Forestales, Cd. Delicias, Chihuahua, México. Alberto_Garcia23@outlook.com; forestal_rascon@hotmail.com; spalvarez@uach.mx; jhernans@uach.mx
2. Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Autónoma de Nuevo León. Linares, Nuevo León, México. eduardo.alanisrd@uanl.edu.mx

Resumen

Las coníferas, tanto árboles como arbustos, son dominantes en varios tipos de vegetación donde existen alrededor de 546 a 670 especies a nivel mundial, que de acuerdo con la UICN el 34 % de éstas se encuentra en alguna categoría de riesgo requieren de una combinación específica de variables medioambientales, fisiográficas y edáficas que determinan su reproducción y distribución. El objetivo de esta revisión fue identificar los factores responsables de la distribución espacial y la dinámica poblacional de las coníferas. Para ello, se realizó una exploración exhaustiva de información en artículos científicos, libros y folletos técnicos utilizando diversas fuentes de búsqueda y utilizando oraciones clave relacionadas con el tema. Se llevó a cabo un análisis detallado de estos factores, basado en la revisión y discusión de resultados de investigaciones científicas a escala global y local. El análisis de información realizado muestra que los factores más importantes en la distribución de las coníferas son los medioambientales como la temperatura y precipitación, ya que son cruciales para el desarrollo de todo tipo de coníferas; la dinámica de las coníferas sin duda se ve afectada por la alteración de los distintos factores como el calentamiento global el cual ocasiona un comportamiento distinto en las especies e impulsa la pérdida de biodiversidad en los ecosistemas forestales. Por otro lado, los factores fisiográficos y edáficos pueden presentar disimilitudes de acuerdo con la variación de estos a cualquier escala de estudio. Es importante conocer el impacto e importancia de cada factor asociado a la distribución y dinámica de las coníferas, ya que estos brindan información precisa de las condiciones idóneas para su supervivencia, teniendo en cuenta fenómenos actuales como el cambio climático el cual está generando cambios en estas.

Palabras clave: Araucariales, Cupressales, Pinales, temperatura, precipitación.

Introducción

Las coníferas tanto árboles como arbustos son de hojas simples y estructuras fértiles normalmente en forma de cono polínico simple y ovulados compuestos y estas suelen ser los componentes dominantes en algunos tipos de vegetación [1]. Son un grupo importante de plantas que se distribuyen principalmente en el hemisferio norte entre las latitudes 20° y 40° N y en menor medida en el hemisferio sur; se desarrollan en una gran diversidad de hábitats desde el nivel del mar hasta los 5000 m [2]. En cambio, es anormal o nula su presencia en desiertos, estepas, tundra ártica, regiones alpinas y en selvas tropicales como el Amazonas y el Congo [3].

Tradicionalmente las coníferas se componen de tres órdenes (Araucariales, Cupressales y Pinales), aunque, filogenéticamente las gnetales son cercanas a las Pinales, sin embargo, no se les considerada como coníferas debido a sus diferencias morfológicas [4]. Farjon [2] menciona que el 83 % de los géneros y más del 50 % de las especies se localizan alrededor del Océano Pacífico. Eckenwalder [5] menciona la existencia de 546 especies de coníferas a nivel mundial, Farjon [6] reporta 615 y Gernandt y Pérez de la Rosa [1] un total de 670, por lo que actualmente se desconoce con precisión el número de especies existentes. UICN [7] reporta que el 34 % de las coníferas se encuentran en alguna categoría de la “Lista Roja de Especies Amenazadas”.

Las coníferas requieren de distintos factores que determinan su distribución entre estos están los físicos, biológicos y de algunos recursos para que las especies conserven o amplíen su tamaño poblacional [8]. Estos factores componen una zona ecológica en la que las especies pueden desarrollarse, bajo una combinación de variables, estableciendo así su distribución [9]. La altitud, latitud, precipitación, temperatura y radiación solar son importantes en la distribución de las especies, ya que provocan una efectiva zonificación [10], [11]. El efecto de los diversos factores en la distribución espacial de las especies ha sido observado a distintas escalas, tanto a nivel especie [12] como a nivel comunidad [13]. La dinámica se ve afectada tanto por las restricciones fisiológicas de las especies, como por las variables climáticas, geográficas y ecológicas, determinando así la supervivencia y reproducción [14], [15].

Existen trabajos de revisión similares al presente alrededor del mundo, sin embargo, se centran en un área o factores específicos como lo evaluado por Rumeu et al., [16] donde revisan la distribución, diversidad, potencial de dispersión y estado de conservación de las coníferas insulares. McCulloh, [17] identificaron vías de investigación prometedoras que mejorarán las predicciones de la función, abundancia y distribución de las coníferas centrándose en factores como la sequía, heladas y el deshielo. Por otro lado, no se encontraron trabajos de revisión sobre factores de distribución de coníferas en general en México, únicamente una revisión sobre la diversidad y distribución de los pinos [18].

El objetivo fue identificar qué factores originan la distribución espacial y la dinámica poblacional de las coníferas: Pinales, Araucariales y Cupressales. Para ello, se plantearon las siguientes interrogantes: 1) ¿Qué factores son los más importantes en su distribución espacial? 2) ¿Cuáles son los factores similares y/o diferentes que afectan su distribución? 3) ¿En qué medida se ve afectada la dinámica poblacional de las coníferas con la alteración de los factores que la determinan?

Materiales y métodos

Definición de criterios de selección

Se establecieron criterios claros y precisos para determinar qué fuentes documentales serían consideradas pertinentes para el estudio. Estos criterios incluyeron la relevancia del contenido para los objetivos de investigación, la calidad de la fuente, la actualidad de la información y la disponibilidad del texto completo.

Identificación de palabras clave

Se realizaron búsquedas exhaustivas utilizando palabras clave relacionadas con el tema de estudio. Estas palabras clave fueron seleccionadas cuidadosamente para garantizar la inclusión de artículos pertinentes y la exclusión de información irrelevante.

Exploración de múltiples bases de datos

Se emplearon diversos buscadores y bases de datos académicas, como Scielo, Google Académico, Elsevier, Scopus, Latindex, Science Research y JSTOR, con el fin de maximizar la cobertura y variedad de fuentes consultadas.

Filtrado de resultados

Se revisaron los resultados obtenidos en las búsquedas y se aplicaron filtros para eliminar duplicados y seleccionar los artículos más relevantes según los criterios predefinidos.

Evaluación de la calidad y pertinencia

Se llevó a cabo una evaluación minuciosa de cada artículo seleccionado para determinar su calidad y pertinencia. Esto implicó la revisión de resúmenes, palabras clave, introducciones y conclusiones para asegurar que la información proporcionada fuera relevante y confiable.

Extracción de datos

Se extrajeron los datos relevantes de los artículos seleccionados, incluyendo información sobre factores medioambientales (Temperatura, precipitación, fuego y dispersión de semillas), fisiográficos (Altitud, latitud, orientación, y pendiente) y edáficos (Textura, estructura pH, profundidad y nutrientes) relacionados con la distribución de las coníferas.

Análisis de la información

Se realizó tomando en cuenta los distintos tipos de factores y considerando los tres órdenes tradicionalmente conocidos como coníferas: Pinales, Araucariales y

Cupressales. De acuerdo con Christenhusz et al., [19] existe soporte taxonómico para estos tres órdenes, respaldado en estudios morfológicos y moleculares. Presentación de resultados y discusión: Se plasmaron haciendo referencia a las regiones biogeográficas de mayor abundancia de coníferas a nivel mundial: Neártica, Neotropical, Paleártica y Oriental [20]; a nivel nacional se consideraron las ecorregiones: Sierras templadas, Elevaciones semiáridas meridionales y California Mediterránea [21]; a nivel local se tomaron en cuenta trabajos estatales del Norte de México.

Resultados y discusión

Principales factores medioambientales relacionados a la distribución espacial de las coníferas

Las especies coníferas son conocidas por ser características del hemisferio norte, las Pinales están ampliamente distribuidas en América del Norte, Europa y Asia, las Araucariales, por su parte, se sitúan en el hemisferio sur [3], mientras que las Cupressales se ubican tanto en el hemisferio norte como en el hemisferio sur [22].

En las diferentes regiones biogeográficas del mundo se encontró que la temperatura y precipitación son factores medioambientales determinantes que juegan un papel importante en la distribución y dinámica de las coníferas [23], [24]. Las Pinales, por ejemplo, se pueden desarrollar bajo temperaturas frías extremas de hasta - 40 °C (R. Neártica y Paleártica) (p. ej., *P. contorta* Douglas ex Loudon, *Picea engelmannii* Martínez y *Abies lasiocarpa* (Hooker) Nuttall) pero también a una media anual de 28 °C en bosques tropicales (p. ej., *Pinus caribea* Morelet) (R. Neotropical) [25], [26], [27].

Se deduce que la precipitación y temperatura influyen de manera importante en el desarrollo, distribución y dinámica de los tres órdenes. Coníferas de zonas frías como Pinales y Cupressales (Neártica y paleártica) requiere un mínimo de temperatura y precipitación (o agua líquida), ya que, en función del deshielo del permafrost pueden comenzar sus procesos fisiológicos [28]. Por otro lado, las coníferas de zonas cálidas como las Araucariales (Neotropical y Oriental) se caracterizan por climas menos extremos, con temperaturas y precipitaciones altas gran parte del año, su distribución puede estar definida por su tolerancia a las heladas, entre otros factores como la pendiente y elevación [29, 30]. En cambio, especies de Podocarpaceae en Bolivia se reproducen y distribuyen mejor en lugares de época seca marcada, se menciona que la radiación solar no es un factor importante en la dispersión de semillas y por lo tanto en la distribución de sus poblaciones [31].

Los frecuentes incendios sobre las coníferas han generado que estas desarrollen estrategias adaptativas a través del pirofitismo pasivo: corteza gruesa (p. ej., *Pinus ponderosa* Douglas ex Lawson), yemas apicales protegidas, auto poda, longevidad, estado cespitoso; activo: temperamento heliófilo, conos serótinicos, alta producción de semilla resistente al fuego y rebrote, el fuego en estas coníferas puede ser positivo al contrario en vegetación arbustiva o de porte bajo, generalmente con corteza más delgada (p. ej., *Picea engelmannii* y *Pinus edulis* Engelm.) [32], [33], [34], [35].

El efecto de los incendios ha sido cuantificado alrededor del mundo mostrando que existen coníferas que han modificado su distribución y dinámica después de un incendio, aunque quizás no de manera permanente. Paudel et al., [36] sugieren que en bosques mixtos de coníferas de California, EE.UU (R. neártica) el fuego reiterado de severidad baja a moderada disminuyó la densidad arbórea dentro de su rango natural, pero indican que posiblemente la composición de especies no cambie. Lo anterior es posible gracias a que las especies que alcanzan su etapa madura con mayor abundancia y cobertura suelen dominar los ecosistemas después de un disturbio [37], [38].

No obstante, se ha documentado el reemplazo de especies y cambio en la composición de las poblaciones de *Picea* y *Pinus* (R. Neártica) estas están siendo reemplazadas por árboles de hoja ancha después de incendios, además se determinó que esta conversión es más probable en bosques juveniles; un escenario similar se espera en la dinámica de recuperación para los bosques de *Pinus* del Mediterráneo (R. Paleártica) [39], [40], [41], [42].

La dispersión de semillas es un proceso ecológicamente significativo que cierra el ciclo reproductivo de las plantas estableciendo nuevos ejemplares puede darse por el viento y la gravedad principalmente para la mayoría de las coníferas; aunque, familias como *Taxaceae* y *Podocarpaceae* se distinguen por semillas suculentas y son dispersadas por aves y pequeños mamíferos [43], [3].

La capacidad de dispersión puede variar por el tamaño de las semillas y de las alas; alas más grandes se presentan especialmente en lugares con temperatura alta y variable y/o propensas al fuego y semillas sin alas están relacionadas con ambientes áridos o alta variabilidad en las precipitaciones; también, se señala que las especies de semillas grandes subsanan su desventaja en la pobre producción de semilla elevando la supervivencia durante el establecimiento [44], [45].

Un estudio realizado en Alemania (R. Paleártica) encontró una efectiva dispersión por medio del viento y la fauna, que culminó en la conversión de bosque de coníferas a

bosque caducifolio [46]. Además, la dispersión limitada abona al riesgo de difícil adaptación al cambio climático de algunas especies, porque estas probablemente no detecten los cambios en el clima a lo largo del gradiente latitudinal, lo cual pondría en riesgo su distribución [47].

A nivel nacional las coníferas están distribuidas mayormente en la ecorregión Sierras Templadas, se desarrollan desde el nivel del mar hasta los 4000 m; cuatro familias son las más representativas: *Pinaceae* (cuatro géneros y 61 especies), *Cupressaceae* (cuatro géneros y 29 especies), *Podocarpaceae* (un género y 3 especies) y *Taxaceae* (una especie), 43 especies de coníferas mexicanas son endémicas del país de un total de 94 y 18 se distribuyen en menos de tres estados [1].

Al igual que a nivel mundial se encontró que la temperatura y precipitación son factores frecuentemente empleados para conocer la distribución de las coníferas en el país, de acuerdo con el tipo de bosque estos pueden variar. Dichos factores pueden delimitar la distribución de las especies, por sus preferencias, por ejemplo, bosques de *Pinus cembroides* Zucc y *Pinus johannis* M.-F. Robert-Passini se sitúan en lugares con un rango de temperaturas de -7 °C a 42 °C y precipitaciones entre 365 a 800 mm anuales, en conjunto con otros factores como la altitud y orientación [48], [1]. En contraste existen bosques de oyamel adaptados a precipitaciones medias anuales de 1000 mm y una temperatura media entre 7 °C y 15 °C, en bosques de *Pinus* – *Quercus* la precipitación media es de 10 a 26 °C y la precipitación entre 600 y 1,200 mm [1].

En Durango (ER Sierras Templadas) reportan que la temperatura y precipitación fueron las variables más adecuadas para identificar el establecimiento, desarrollo o distribución de 20 especies de coníferas y también para la caracterización de comunidades forestales [49], [50]. Igualmente, en Jalisco (ER Sierras Templadas) analizaron patrones de distribución y diversidad en un gradiente de bosque de *Abies* los cuales resultaron estar asociados a la altitud y precipitación invernal [51].

El fuego impacta la distribución y en gran medida la dinámica de poblaciones, lo anterior se mide de acuerdo con la severidad del incendio. Una baja severidad no modifica substancialmente la cobertura del dosel y solo elimina parte del mantillo y del sotobosque [33]. Una alta severidad provoca una recuperación lenta de los ecosistemas, dejando combustibles gruesos en la superficie e incrementando así la severidad de futuros incendios [52]. La recuperación después de incendios severos depende de los cambios en composición, densidad y distribución del arbolado, así como el exitoso establecimiento del posterior renuevo [53].

Sánchez et al., [54] exhibe que el mayor restablecimiento de renuevo de *Pinus oocarpa* Shiede en Jalisco, México

(ER Sierras Templadas), fue a través de la reproducción asexual (83 %, brotes de raíz) y presentó un estado ramoso por años y la reproducción sexual reflejó el 17% restante. En esa misma ecorregión en bosques dominados por *Pinus douglasiana* Martínez se observó una recuperación en estructura, riqueza y diversidad similar a bosques más maduros después de incendios severos, esto fue posible por las condiciones del bosque, como los claros abiertos, sobrevivencia de individuos adultos, temperatura y precipitación adecuadas, lo cual fomentó una alta productividad primaria y recuperación acelerada [55].

La dispersión de semillas como factor determinante en la distribución de coníferas es transcendental, aunque, la lluvia y el banco de semillas varían entre bosques y entre años en un área dada; existen diversas variables que influyen en estos, como el área, profundidad del suelo, tamaño y tiempo de muestreo [55]. La regeneración natural de las coníferas enfrenta diversos problemas, dependiendo en gran parte de la dispersión de semillas (Cantidad, calidad y periodicidad), poblaciones de *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco en el centro de México (ET Sierras Templadas) deben generar altas cantidades de semilla viable para competir con especies asociadas que normalmente son dominantes [50], [56], [57], [58]. Semillas vanas y pobre producción de semillas llenas, además de una cantidad alta de semillas que permanecen dentro del cono, merman la posibilidad del establecimiento de las especies y por ende la expansión de su distribución [50].

De acuerdo con los estudios examinados la temperatura y precipitación son factores fundamentales ya que determinan el tipo de hábitat en el que pueden prosperar las coníferas. La temperatura afecta su crecimiento, desarrollo y adaptación a diferentes climas, mientras que la precipitación influye en la disponibilidad de agua, un recurso crucial para su supervivencia.

Principales factores fisiográficos relacionados a la distribución espacial de las coníferas

Existe evidencia a nivel mundial de que la latitud y longitud son factores que ejercen cambios en la distribución y dinámica de las coníferas a través del tiempo [59], [60]. La mayor cantidad de géneros y especies de coníferas se distribuyen entre las latitudes 20° y 40° N, donde los órdenes Pinales y Cupressales tienen gran presencia [3]. Aunque, las Cupressales también habitan en latitudes de hasta de -43° S siendo menos abundantes en este hemisferio que las Araucariales, quienes tienen amplia distribución [61], [62].

Lenoir y Svenning [63] encontraron que un cambio hacia el norte en los límites latitudinales del rango de una especie puede ser simplemente por un mayor reclutamiento en

la parte norte del rango y/o de una menor presencia en el sur. Similar a lo anterior, Proche et al., [64] realizaron un estudio global sobre la distribución de especies de *Pinus*, donde encontraron que estas se ven influenciadas únicamente por la latitud media y que las especies por arriba de los 45° N poseían un rango más amplio de distribución.

En bosques de *Pinus* – *Quercus* del Big Bend National Park, en Texas, EE.UU (R. Neártica) se reconoce que los factores determinantes en la distribución de la vegetación son la altitud y los posibles gradientes de humedad del suelo [65]. El orden Araucariales se hace presente en la región Neotropical donde se menciona que para especies de la familia Podocarpaceae los factores que más influyentes en su distribución son la altitud y latitud en bosque tropical [66].

Lo anterior coincide con lo conocido como “La regla de Rapoport” [67] quien propone que el tamaño de las áreas geográficas de las especies aumenta con la latitud gracias a las adaptaciones que estas desarrollan en climas extremos, incrementando su tolerancia y conquistando áreas más grandes; igualmente plantea una relación directa entre la altitud y la riqueza de especies, la cual desciende con el aumento de esta [68], [69], [70], [71].

También, se documenta el crecimiento de especies en latitudes y elevaciones más altas, debido a que las bajas temperaturas del verano y la corta temporada de crecimiento restringen la distribución de especies a lo largo de ambos gradientes [47]. Se ha señalado que el desarrollo de los ecosistemas está estrechamente ligado a las condiciones físicas del terreno, ya que estas redistribuyen espacialmente la radiación solar, el agua y los nutrientes, provocando una diferencia en temperatura, humedad, horas de iluminación, viento, duración estacional, tipo de suelo y condición geológica [66], [71].

En China (R. Oriental) la altitud fue factor que predijo la composición de una comunidad, las especies variaron a lo largo del gradiente altitudinal y se detectaron especies sobre nichos topográficos concretos [72]. Saima et al., [73] mencionan para un estudio realizado en el Himalaya occidental de Pakistán (R. Oriental), que la estructura del bosque cambia desde áreas bajas a altas; donde en las altas tenían *Abies pindrow* (Royle ex D. Don) y *Pinus wallichiana* A.B. Jackson con valores bajos de área basal y un dosel menor a 2 m de altura.

Por otro lado, Messaoud et al., [74] encontraron que factores como elevaciones altas y pendientes pronunciadas son importantes para la distribución y presencia *Abies balsamea* (Linnaeus) Miller en Quebec, Canadá (R. Neártica), dichas áreas se encontraron especialmente cercanas a lagos y ríos. La pendiente en

las áreas forestales tiene especial importancia, ya que puede modificar la composición florística y la estructura, está relacionada con la hidrología, disponibilidad de nutrientes, y exposición; en pendientes altas los valores de área basal y altura del arbolado disminuye y la densidad aumenta, presenta mayor mortalidad de arbolado [75], [76], [77].

La pendiente ha sido evaluada en diferentes partes del mundo, [65] en el Parque Nacional del “Big Bend”, EE.UU (R. Neártica), la mencionan como uno de los factores importantes junto con la altitud para conocer la abundancia de especies y patrones de distribución, donde hubo presencia de coníferas de géneros como Cupressus, Pinus, Juniperus y Pseudotsuga. De igual manera en esta región, pero en California, EE.UU se ha reportado que las pendientes más pronunciadas tienen un efecto mayor en la severidad del fuego de bosques bajo manejo, que sin manejo [78], lo que impacta de manera directa la distribución y dinámica de las coníferas.

Generalmente la composición de la vegetación es distinta de acuerdo con la dirección de la pendiente, es decir, la orientación ya que modifica la distribución de la insolación en la superficie y con esto los balances de agua y energía [79]. Se considera que las laderas orientadas al norte son microhábitats más fríos que los que están orientados al sur [80]; de hecho, estas características a pequeña escala provocan condiciones similares a las encontradas en altitudes mayores, llegando a modificar la evapotranspiración y la humedad [81], [82].

Renaud y Rebetez, [83] confirma que en los Alpes Suizos (R. Paleártica), las laderas orientadas al sur mostraron afinidad con la temperatura máxima (Pinus) y las orientadas al norte con las temperaturas mínimas (Abies). La orientación tiene relación con el impacto de las perturbaciones (incendios) forestales; en el Mediterráneo (R. Paleártica) precisaron que el vigor y desarrollo de la vegetación post-incendio fue mayor en laderas con orientación norte y que en orientaciones sur [84].

A nivel nacional las coníferas se distribuyen a lo largo de todo el país, se encuentran desde los 16 ° N y 91 ° O al sur de México en Chiapas hasta los 31 ° N y 115 ° O en la Sierra de San Pedro Mártir en Baja California Norte, México (California Mediterránea) [85], [86].

Por otro lado, Díaz et al., [87] en un análisis realizado para conocer la relación especie-ambiente en Aguascalientes, México (ER. Sierras Templadas) determinó que los factores más implicados fueron la altitud, la exposición solar norte, sur y la pendiente, dicho análisis tuvo presencia tanto de Pinales (*Pinus lumholtzii* B.L. Robinson et Fernald, *Pinus teocote* Schiede ex Schlechtendal et Chamisso y *Pinus leiophylla* Schiede ex Schlechtendal et Chamisso) como Cupressales (*Juniperus durangensis*

Martínez, *Juniperus flacida* Schlechtendal y *Juniperus deppeana* Steudel).

En la región de El Salto, Durango, México (ER. Sierras Templadas) se demostró que la altitud es un factor crucial para la aparición de coníferas, donde Valenzuela y Granados [88], definieron que conforme aumenta la altitud se observa que las especies de Pinus desplazan a las de Quercus y se presentan condiciones ideales para su distribución; detectando que en altitudes menores a 2,000 m sobresalen los encinares y ciertos elementos de Pinus y Juniperus aislados y posteriormente se localizan los bosques de Pinus – Quercus (2000 – 2400 msnm).

Un estudio realizado en Chiapas (ER. Sierras Templadas) relacionó el aumento de la altitud y precipitación, más el descenso de la temperatura con una mayor diversidad encontrada, donde bosque de Quercus (entre los 1900 a 2100 msnm se comienzan a presentar las coníferas como Juniperus gamboana (Mart.) R.P. Adams), bosque de Pinus – Quercus – Liquidámbar (entre 1800 y 2100 m existe alta precipitación y baja estacionalidad donde se desarrolla *Pinus oocarpa*), bosque de Pinus – Quercus (entre 2100 y 2600 m, en condiciones altamente estacionales habitan *P. ayacahuite* Ehrenberg ex Schlechtendahl, *Pinus pseudostrobus* Lindley y *Pinus tecunumanii* Eguiluz et J.P. Perry) [89].

No se detectaron estudios donde se defina cuáles son los factores determinantes para la distribución de especies de Araucariales (Podocarpaceae). Sin embargo, Puig y Bracho [90] y Zamudio [91] reportan presencia de Podocarpus reichei Buchholz et N. E. Gray en Tamaulipas, México (ER. Sierras Templadas), Michoacán, Querétaro y Guanajuato en México (ER Elevaciones Semiáridas Meridionales) entre los 800 a 2300 m de altitud.

En México la pendiente ha sido analizada en diversos estudios [92] describieron la distribución potencial de *Taxus globosa* Schlechtendahl, conífera sujeta a protección especial [93], determinando esta variable fue la de mayor peso en el modelado del hábitat, además de la precipitación del mes más seco; además se da a conocer que es viable su establecimiento en bosque de asociaciones de Pinus y Quercus, Quercus - Pinus, Pinus y bosque mesófilo en la ecorregión Sierras Templadas. Especies de los géneros Abies y Pinus en los estados de Michoacán, México y Estado de México, México (ER. Sierras Templadas) mostraron que la pendiente escarpada y orientación con alto grado de insolación son factores significativos en el crecimiento del arbolado, teniendo impacto en un limitado incremento radial y desarrollo de árboles más longevos [94].

De igual manera, en Chihuahua, México (ER. Sierras Templadas) Martínez-Salvador et al., [95] mencionan alta influencia de la pendiente sobre el crecimiento de *Pinus*

arizonica Engelman y *Pinus engelmannii* (Martínez). González et al., [96] valoraron el renuevo de vegetación después de un incendio en un bosque de *Pinus* – *Quercus* en Nuevo León, México (ER. Sierras Templadas), donde establecieron que la exposición norte presentaba mayor densidad y área basal que otras orientaciones. Por otro lado, se ha reportado que para especies de Cupressales (*Juniperus deppeana*) en Tlaxcala, México (ER. Sierras Templadas) que la pendiente y orientación no son factores que influyan en su distribución y dinámica [97].

Entre los factores fisiográficos analizados, la altitud emerge como uno de los más importantes para la distribución de las coníferas, influenciando significativamente sus patrones de presencia y abundancia. Este factor está estrechamente relacionado con la temperatura y la disponibilidad de agua, afectando la composición y estructura de los ecosistemas forestales a lo largo de gradientes altitudinales.

Principales factores edáficos relacionados a la distribución espacial de las coníferas

Los suelos son de vital importancia en la distribución y dinámica de las coníferas a nivel global debido al impacto en la composición de especies y en la sucesión de los bosques; la vegetación y los suelos forestales han evolucionado paralelamente relacionando y compartiendo elementos como la biomasa, hojarasca y raíces a través de diversos procesos [3], [98]. Por ejemplo, los bosques tropicales donde se pueden encontrar Araucariales tienen suelos Oxisoles, Ultisols y algunos Alfisoles; los bosques templados donde existen las Pinales y Cupressales, normalmente cuentan con Alfisols, Spodosols e Histosoles y los bosques boreales se desarrollan en Gelisoles y Spodosoles [98].

Los suelos tienen características físicas y químicas que influyen en el crecimiento y desarrollo del arbolado. Las propiedades físicas como textura, estructura, porosidad, densidad, etcétera establecen la habilidad de penetración de las raíces, la cantidad de oxígeno y otros gases en el suelo, así como la disponibilidad y absorción de agua; mientras que las químicas como lo son el pH, la capacidad de intercambio catiónico (CEC), la conductividad eléctrica, entre otros pueden describir los suelos forestales e influir en el crecimiento y la distribución de las especies arbóreas [98].

La textura es un factor significativo que tiene relevancia en la recarga de agua, principalmente cuando el suelo no está cubierto por vegetación [99], de acuerdo con [100] el efecto de la textura impacta comúnmente en la composición y el crecimiento de los bosques. Se ha detectado la preferencia de *Juniperus chinensis* L. (Masamune) en un nuevo registro para la India y Pakistán (R. Oriental) por los suelos con textura variable

desde arcillas pesadas hasta arena fina, donde esta últimos libera agua más fácilmente a las raíces que los suelos arcillosos [101], [102], también *Pinus sylvestris* J. Buchholz y *Picea abies* (Linnaeus) en Karelia, Rusia (R. Paleártica) se establecieron de buena manera en suelos de textura gruesa, esta condición absorbe y drena agua rápidamente [103].

La estructura del suelo regula el tamaño, número y distribución de los poros y a través de esto la retención y el movimiento del agua del suelo, incluso la infiltración, permeabilidad, percolación, drenaje y lixiviación; también, influye en la distribución de las raíces y su capacidad de absorber nutrientes [104], [98]. En un bosque templado de Uttarakhand, India (R. Oriental) se ha detectado que la capacidad de retención de agua aumentó con un mayor contenido de arcilla y fue más baja en áreas con mayor porcentaje de arena fue mayor [100].

La profundidad del suelo es un factor también importante en la distribución de las coníferas ya que las capas superiores (horizontes A, B y C) son decisivos para el establecimiento de la regeneración que normalmente posee raíces en suelos poco profundos [105], [106]. En cambio, los horizontes más profundos (horizonte Cr) pasan a ser sustanciales para el crecimiento y la productividad de ecosistemas con humedad limitada donde las coníferas presentan raíces profundas que se desarrollan hasta los sustratos de roca erosionada [106], [107].

En Tailandia (R. Oriental) se registró que la profundidad del suelo en combinación con el fósforo (P) disponible fueron factores determinantes para la aparición de nuevas plántulas de *Podocarpus neriifolius* D. Don ex Lambert, mientras que *Nageia wallichiana* (Presl.) O. Kuntze la profundidad no tuvo impacto en su abundancia [108]. Se realizó un análisis de los factores más importantes para el crecimiento de *Pinus halepensis* Miller en Tarragona, España (R. Paleártica), donde se encontró que el IE aumenta significativamente con la profundidad, esto en suelos de textura fina en altitudes de 400 a 1000 m [109].

De manera general es sabido que los factores químicos que caracterizan los suelos de los bosques, afectando el crecimiento y la distribución de las especies de árboles forestales, son el pH, la capacidad de intercambio catiónico (CEC), el intercambio aniónico (AEC), porcentaje de saturación de bases (BS), porcentaje de sodio intercambiable (ESP), conductividad eléctrica y potencial redox [98].

El pH del suelo es una propiedad que influye directamente en el crecimiento de las coníferas; cuando la acidez y la alcalinidad de los suelos es cercana a la neutralidad el COS eleva la disolución de algunos nutrientes dependiendo de las necesidades de cada especie [110].

En España y Suecia (R. Paleártica) determinaron que el pH influye en la composición de la comunidad microbiana del suelo y determina la variabilidad y disponibilidad de nutrientes en suelos forestales [111], [112]. Por ejemplo, *Pinus contorta* al oeste de los Estados Unidos (R. Neártica) se caracteriza por estar en suelos podzólicos con pH bajo, alta disponibilidad de metales como el aluminio y una capa dura que inhibe el crecimiento de raíces [113], [114].

Los nutrientes requeridos por las coníferas para su desarrollo se dividen en macronutrientes (nitrógeno, fósforo, potasio, calcio, magnesio y azufre) y o micronutrientes (hierro, cobre, cloro, manganeso, boro, zinc, níquel y molibdeno); existe la hipótesis de que muy pocas especies logran sobrevivir en condiciones extremas o con escasez de nutrientes, pero cuando estos son abundantes hay coexistencia de especies y las que mejor aprovechan los recursos pueden desplazar o dominar al resto [115].

En república Dominicana (R. Neotropical) se comparó el contenido nutricional de los suelos de bosques *Quercus* y *Pinus*, encontrando que la concentración de macronutrientes y micronutrientes en los horizontes inferiores es mayor en suelos bajo *Pinus*, excepto el hierro lo cual origina la presencia y desarrollo de *Pinus occidentalis* Swartz por encima de especies latifoliadas; además se menciona que estos resultados son por el material de origen y por el alto aporte mediante la hojarasca [116].

Al norte de Columbia Británica (R. Neártica) se confrontó el crecimiento en altura y la nutrición de *Tsuga heterophylla* (Rafinesque), *Picea sitchensis* (Bongard) y *Thuja plicata* Donn ex D. Don in Lambert, detectando que existe una fuerte correlación entre el crecimiento y las concentraciones de N, P y S, las cuales aumentaron equitativamente a la disponibilidad de N; sin embargo, dicho estudio concluyó en que hay una baja productividad de los bosques principalmente en los tipos de lecho rocoso de granodiorita y diorita gnéisica [117].

En Ontario, Canadá (R. Neártica) se comparó el aporte de nutrientes y metales de la hojarasca y la química del suelo de tres coníferas (*Abies balsamea* (Linnaeus), *Tsuga canadensis* (Linnaeus) y *Pinus strobus* Linnaeus) y dos latifoliadas (*Acer saccharum* (Chapm.) y *Betula alleghaniensis* Britton LC.). Se planteó que una abundancia mayor de coníferas por encima de latifoliadas puede acelerar el ciclo de nutrientes, aunque se encontraron similitudes en la composición de óxidos elementales del suelo mineral inferior (horizontes Bm y C inferiores) entre rodales apuntando a que estos bosques se formaron sobre material parental similar, también se reporta menor tiempo de residencia del horizonte orgánico en rodales caducifolios con pH más alto y una

relación C/N más baja comparado con áreas dominados por coníferas, además los cationes base (Ca, Mg, K) se reciclaron en menor tiempo, concluyendo que el arbolado es demandante en este sentido y que la hojarasca es un elemento trascendental en el ciclo biogeoquímico [118].

A nivel nacional los factores fisiográficos también han sido evaluados. Lozano-Trejo et al., [119] estimaron los parámetros de infiltración y escurrimiento por tipo de vegetación en Oaxaca, México (ER. Sierras Templadas) para diferenciar el impacto que ejerce el cambio de uso del suelo sobre el balance hídrico. Concluyendo que la capacidad de infiltración está coligada a varias características, pero principalmente a la clase textural distinguiéndose los suelos francos con una mayor plasticidad y porosidad para almacenar agua. La textura es un factor que puede ser modificado por distintos disturbios, por ejemplo, un incendio forestal en Hidalgo, México (ER. Sierras Templadas) originó cambios en las propiedades físicas y químicas del suelo de un bosque de *Pinus*; provocando que la capa superficial del suelo (0 a 5 cm) cambiara su clase textural de migajón arcilloso a franco después del incendio [120].

Sánchez y Chacón [121] realizaron una descripción de los suelos presentes en bosques de *Pinus* en Chihuahua, México (ER. Sierras Templadas) encontrando que *Pinus arizonica* se desarrolla en suelos con estructura prismática, poco desarrollada, consistencia frágil y ligeramente plástica donde las raíces se desarrollan en las capas superficiales y *Pinus durangensis* Martínez crece en suelos de estructura granular en la parte superficial y en prismática fina en la parte baja, frágiles, levemente adherente en las capas superficiales y profundas.

Del mismo modo, la profundidad del suelo también es un factor que se relaciona con aspectos de la vegetación como la altura de los árboles, [122] alude a que la altura de las coníferas en el Estado de México, México (ER. Sierras Templadas) se reduce conforme aumenta la altitud por consecuencia de diversos factores como una mayor densidad forestal y una menor profundidad del suelo. La profundidad de suelo es un factor usualmente correlacionado con el contenido de materia orgánica, también tiene relación de manera indirecta con la erosión y la pendiente [123].

El pH es un factor que se ha tomado en cuenta en México para modelar el nicho ecológico en especies de coníferas, como el elaborado para 12 especies de Pinaceas distribuidos en el estado de Michoacán, México (ER. Sierras Templadas), el pH es importante porque influye en numerosos procesos químicos y biológicos de los cuales algunos dependen totalmente de un rango específico; además de tiene que ver con la capacidad de intercambio catiónico, la disolución química,

meteorización química del suelo y la disponibilidad de nutrientes están influenciadas por el pH del suelo [124].

El ciclo de los nutrientes es vital para el correcto desarrollo de las coníferas y está presente en el desarrollo de los ecosistemas, tanto en escenarios como artificiales [125]. La cantidad de deposición de nutrimentos es acorde a la especie, composición química y arquitectura del dosel; [126] determinó en bosques Pinus de Durango, México (ER. Sierras Templadas) que distribución con mayor flujo nutrimental fue la precipitación directa, incorporando macronutrimentos con un orden de mayor a menor Ca>Na>K>Mg, y a los micronutrimentos Mn, Fe, Zn y Cu.

A través de la presente revisión bibliográfica se puede comprender que la distribución y dinámica de las coníferas es un tema complejo, debido a su dependencia a una gran variedad de factores (naturales y antropogénicos) que los alteran, abarcando desde fenómenos medioambientales acompañados de la fisiografía y edafología de las áreas donde se encuentra establecida este tipo de vegetación. Conocer la idoneidad total del área de distribución de una conífera es complicado, ya que hay procesos específicos en cada sitio, y cada especie tiene requerimientos fisiológicos propios lo cual provoca su presencia en ciertos lugares y su ausencia en otros; pero, procurar una mejor comprensión de los patrones de distribución y de dichos requerimientos es pertinente para el manejo y conservación de las mismas.

La comprensión de la interacción de los factores edáficos es crucial para el manejo y la conservación de los ecosistemas de coníferas, dado que cada especie presenta requisitos particulares que definen su presencia en ciertas áreas y su ausencia en otras. Es difícil identificar un factor como el más relevante, ya que todos contribuyen de manera significativa a la distribución y dinámica las coníferas.

Conclusiones

Al examinar diversos factores que influyen en la distribución y dinámica de las coníferas, concluimos que de manera general la temperatura, la precipitación y las características del suelo emergen como los elementos más determinantes. Estos factores, tanto medioambientales como edáficos, interactúan de manera compleja para facilitar el establecimiento, desarrollo y reproducción de las coníferas, ejerciendo una influencia directa en su distribución espacial. El vínculo que tienen los factores medioambientales y edáficos, así como sus variaciones, van de la mano con el aporte de los fisiográficos, que provocan diversidad y modelan los hábitats y microhábitats existentes que ocupan las coníferas. Se identificó que la temperatura y la precipitación son los factores comunes que afectan los tres órdenes de coníferas estudiados, aunque su impacto varía según la combinación con

factores fisiográficos como la altitud y la latitud. La dinámica poblacional de las coníferas se ve fuertemente afectada por la alteración de estos factores, ya sea de manera natural o antropogénica. El cambio climático inducido por el calentamiento global, especialmente la variación en la precipitación y la temperatura se presenta como una de las mayores amenazas, generando un impacto significativo en la distribución y dinámica de las coníferas a nivel mundial. Además, se evidenció que las perturbaciones naturales, como los incendios forestales, también pueden tener un efecto considerable en la dinámica de los bosques a corto plazo.

El entendimiento de los procesos y factores que influyen en la distribución y dinámica de las coníferas es crucial para conservar la biodiversidad y garantizar la sostenibilidad de los ecosistemas, así como para asegurar los servicios ecosistémicos vitales para la humanidad.

Referencias

- [1] D. S. Gernandt, J. A. Pérez-de la Rosa, "Biodiversity of Pinophyta (conifers) in Mexico", *Revista mexicana de biodiversidad*, vol. 85, no. 1, Jan., pp. 126-133, 2014.
- [2] A. Farjon, "A natural history of conifers", Timber Press, 2008.
- [3] Neale, N. C. Wheeler, "The conifers". In *The conifers: genomes, variation and evolution*, Springer, Cham, 2019, pp. 1-21.
- [4] J. C. Earle, "The Gymnosperm Database". 2014.
- [5] J. Eckenwalder, "Conifers of the World, the complete reference". Timber Press, Portland, Oregon. 2009.
- [6] A. Farjon, "A Handbook of the World's Conifers", Brill. vol. 1, 2010.
- [7] "The IUCN Red List of Threatened Species". International Union for Conservation of Nature and Natural Resources (IUCN). 2022
- [8] G.E. Hutchinson, "Concluding remarks", Cold Spring Harbor symposium on quantitative biology, vol. 22, pp. 415-427. 1957.
- [9] J. Soberon, M. Nakamura, "Niches and distributional areas: concepts, methods, and assumptions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(supplement_2)", pp.19644-19650, 2009.
- [10] P. Danserau, "Biogeography. An ecological perspective". *Biogeography*, 1957.
- [11] G. Gutiérrez-García, M. Ricker, "Influencia del clima en el crecimiento radial en cuatro especies de coníferas en la sierra de San Antonio Peña Nevada (Nuevo León, México)". *Revista Mexicana de Biodiversidad*, vol. 90, 2019.

- [12] S. P. Tiwari, P. Kumar, D. Yadav, D. K. Chauhan, "Comparative morphological, epidermal, and anatomical studies of *Pinus roxburghii* needles at different altitudes in the North-West Indian Himalayas", *Turkish Journal of Botany*, vol. 37, no.1, pp. 65-73, 2013
- [13] M. N. Högberg, P. Högberg, D. D. Myrold, "Is microbial community composition in boreal forest soils determined by pH, C-to-N ratio, the trees, or all three?", *Oecologia*, vol. 150, no.4, pp. 590-601, 2007.
- [14] F. Woodward, "Climate & plant distribution. Cambridge University Press, United Kingdom", 1987.
- [15] M.V. Lomolino, B.R. Riddle, R.J. Whittaker, J.H. Brown, "Biogeography. Fourth Edition". Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, USA, 2010.
- [16] B. Rumeu, V. Afonso, J. M. Fernández-Palacios, M. Nogales, "Diversity, distribution and conservation status of island conifers: a global review. *Diversity and Distributions*", vol. 20, no.3, 272-283, 2014.
- [17] K. A. McCulloh, S. P. Augustine, A. Goke, R. Jordan, C. P. Krieg, K. O'Keefe, D. D. Smith, "At least it is a dry cold: the global distribution of freeze-thaw and drought stress and the traits that may impart poly-tolerance in conifers". *Tree Physiology*, vol. 43, no.1, 1-15.c, 2023.
- [18] A. Sánchez-González, "Una visión actual de la diversidad y distribución de los pinos de México", *Madera y Bosques*, vol. 14, no. 1, 107-120. 2008.
- [19] M. J. Christenhusz, J. L. Reveal, A. Farjon, M. F. Gardner, R. R. Mill, M. W. Chase, "A new classification and linear sequence of extant gymnosperms". *Phytotaxa*, vol. 19, pp. 55-70, 2011.
- [20] A. R. Wallace, "Die geographische Verbreitung der Thiere: nebst e. Studie über d. Verwandtschaften d. lebenden u. ausgestorbenen Faunen in ihrer Beziehung zu d. früheren Veränderungen d. Erdoberfläche", R. v. Zahn, vol. 1. 1876.
- [21] Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). "Regiones biogeográficas", (2020a),
- [22] K. Mao, R. I. Milne, L. Zhang, Y. Peng, J. Liu, P., Thomas,... S. S. Renner, "Distribution of living Cupressaceae reflects the breakup of Pangea", *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 109, no. 20, 7793-7798. 2012.
- [23] F. Babst, O. Bouriaud, B. Poulter, V. Trouet, M. P. Girardin, D. C. Frank, "Twentieth century redistribution in climatic drivers of global tree growth", *Science Advances*, vol. 5, no.1, eaat4313. 2019.
- [24] M. A. Dakhil, Q. Xiong, E. A. Farahat, L. Zhang, K. Pan, B. Pandey,... D. Huang, "Past and future climatic indicators for distribution patterns and conservation planning of temperate coniferous forests in southwestern China". *Ecological Indicators*, vol. 107, 105559, 2019.
- [25] J. I. L. Colón, J. L. G. Cano, "Los bosques boreales". *El Ecologista*, (71), 38-40, 2011.
- [26] G. E. Rehfeldt, W. R. Wykoff, C. C. Ying, "Physiologic plasticity, evolution, and impacts of a changing climate on *Pinus contorta*", *Climatic Change*, vol. 50, no.3, pp. 355-376, 2001.
- [27] L. Sprich, "Taxonomía actual y distribución natural del género *Pinus* en el caribe", *Revista Forestal Centroamericana*, vol 5, no. 16, pp. 25-30, 1996.
- [28] N. M. Tchebakova, E. Parfenova, A. J. Soja, "The effects of climate, permafrost and fire on vegetation change in Siberia in a changing climate", *Environmental Research Letters*, vol. 4, no. 4, 045013, 2009.
- [29] M. J. G. Arco, M. A. Hadad, A. F. González, F. A. Roig, "Muerte foliar en plantines de *Araucaria araucana* (Mol.) K. Koch por efecto de temperaturas de congelamiento: Resultados preliminares", *Revista de la Facultad de Ciencias Agrarias. Universidad Nacional de Cuyo*, vol. 47, no.1, pp. 59-65, 2015.
- [30] P. K. Van de Water, S. W. Leavitt, J. L. Betancourt, "Leaf 13C variability with elevation, slope aspect, and precipitation in the southwest United States". *Oecologia*, vol. 132, no. 3, pp. 332-343, 2002.
- [31] A. I. Ayma-Romay, P. Lovera, G. Soto-Rojas, "Sobrevivencia y crecimiento de plántulas reforestadas de *Podocarpus glomeratus* (Podocarpaceae) en diferentes altitudes y micrositios en ecosistemas de pastizales de los Andes bolivianos después de cuatro años". *Ecología austral*, vol. 27, no.1, pp. 63-71, 2017.
- [32] M. North, M. Hurteau, R. Fiegner, M. Barbour, "Influence of fire and El Niño on tree recruitment varies by species in Sierran mixed conifer". *Forest Science*, vol. 51, no. 3, pp. 187-197, 2005.
- [33] A. F. Pellegrini, W. R. Anderegg, C. T. Paine, W. A. Hoffmann, T. Kartzinel, S. S. Rabin,... S. W. Pacala, "Convergence of bark investment according to fire and climate structures ecosystem vulnerability to future change", *Ecology Letters*, vol. 20, no. 3, pp. 307-316, 2017.
- [34] D. A. Rodríguez-Trejo, P. Z. Fulé, "Fire ecology of Mexican pines and a fire management proposal". *International Journal of Wildland Fire*, vol. 12, no.1, pp. 23-37, 2003
- [35] World Wildlife Fund for Nature/ Adena (WWF/Adena), "Criterios de restauración de zonas incendiadas". WWF/ Adena, Madrid, 2008.
- [36] A. Paudel, M. Coppoletta, K. Merriam, S. H. Markwith, "Persistent composition legacy and rapid structural change following successive fires in Sierra Nevada mixed conifer forests". *Forest Ecology and Management*, vol. 509, pp. 120079, 2022.
- [37] M.C. Odland, M.J. Goodwin, B. V. Smithers, M.D. Hurteau, M.P. North, "Plant community response to thinning and repeated fire in Sierra Nevada mixed-conifer forest understories". *Forest Ecology and Management*, vol. 495, 119361, 2021.
- [38] E.A. Rubio-Camacho, M.A. González-Tagle, W. Himmelsbach, D.Y. Ávila-Flores, E. Alanís-Rodríguez, J.

- Jiménez-Pérez, "Patrones de distribución espacial del arbolado en un bosque mixto de pino-encino del noreste de México". *Revista Mexicana de Biodiversidad*, vol. 88, pp.113–121, 2017.
- [39] P. S. Beck, S. J. Goetz, M. C. Mack, H. D. Alexander, Y. Jin, J. T. Randerson, M. M. Loranty, "The impacts and implications of an intensifying fire regime on Alaskan boreal forest composition and albedo". *Global Change Biology*, vol. 17, no.9, pp. 2853-2866, 2011.
- [40] C. Hély, M. Flannigan, Y. Bergeron, "Modelado de la mortalidad de los árboles después de un incendio forestal en el bosque boreal de madera mixta del sureste de Canadá". *Ciencias Forestales*, vol. 49, no. 4, pp. 566-576, 2003.
- [41] J. F. Johnstone, F. S. Chapin, "Fire interval effects on successional trajectory in boreal forests of northwest Canada". *Ecosystems*, vol. 9, no.2, pp. 268-277, 2006.
- [42] R. Marzano, E. Lingua, M. Garbarino, "Post-fire effects and short-term regeneration dynamics following high-severity crown fires in a Mediterranean forest". *iForest-Biogeosciences and Forestry*, vol. 5, no. 3, pp. 93, 2012.
- [43] A. Farjon, "The Kew review: Conifers of the world". *Kew bulletin*, vol. 73, no. 1, pp. 1-16, 2018.
- [44] D. Salazar-Tortosa, B. Saladin, N. E. Zimmermann, J. Castro, R. R. de Casas, "The evolution of seed dispersal is associated with environmental heterogeneity in *Pinus*". *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, vol. 41, pp. 125464, 2019.
- [45] M. Westoby, D.S. Falster, A.T. Moles, P.A. Veski, I.J. Wright, "Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species". *Annual Review of Ecology and Systematics*, vol. 33, pp. 125– 159, 2002.
- [46] M. Wulf, T. Heinken, "Colonization of recent coniferous versus deciduous forest stands by vascular plants at the local scale". *Applied Vegetation Science*, vol. 11, no. 3, pp. 307-316, 2008.
- [47] A. Siefert, M. R. Lesser, J. D. Fridley, "How do climate and dispersal traits limit ranges of tree species along latitudinal and elevational gradients?". *Global Ecology and Biogeography*, vol. 24, no. 5, pp. 581-593, 2015.
- [48] Comisión Nacional Forestal (CONAFOR), (2011). "*Pinus cembroides* Zucc".
- [49] P. Martínez-Antúnez, J. C. Hernández-Díaz, C. Wehenkel, C. A. López-Sánchez, "Estimación de la densidad de especies de coníferas a partir de variables ambientales". *Madera y Bosques*, 21(1), 23-33, 2015.
- [50] M. V. Velasco-García, J. López-Upton, G. Angeles-Pérez, J. Vargas-Hernández, V. Guerra-de la Cruz, "Dispersión de semillas de *Pseudotsuga menziesii* en poblaciones del centro de México". *Agrociencia*, vol. 41, no. 1, pp. 121-131, 2007.
- [51] R. Guerrero-Hernández, M. Á. Muñoz-Castro, J. A. Vázquez-García, J. A. Ruiz-Corral, "Estructura del bosque mesófilo de montaña y su reemplazo por bosque de Abies en dos gradientes altitudinales del occidente de México". *Botanical Sciences*, vol. 97, no. 3, pp. 301-322, 2019.
- [52] L. B. Lentile, Z. A. Holden, A. M. Smith, M. J. Falkowski, A. T. Hudak, P. Morgan, N. C. Benson, "Remote sensing techniques to assess active fire characteristics and post-fire effects". *International Journal of Wildland Fire*, vol. 15, no. 3, pp. 319-345, 2006.
- [53] T. L. Keyser, L. B. Lentile, F. W. Smith, W. D. Shepperd, "Changes in forest structure after a large, mixed-severity wildfire in ponderosa pine forests of the Black Hills, South Dakota, USA". *Forest Science*, vol. 54, no.3, pp. 328-338, 2008.
- [54] D. M. Sánchez, G. A. Gallegos González, G. J. C. Castañeda, O. R. G. Cabrera, "Efecto del fuego en la regeneración de *Pinus oocarpa* Schiede ex Schltdl". *Revista mexicana de ciencias forestales*, vol. 5, no. 24, pp. 126-143, 2014.
- [55] S. D. Quintero-Gradilla, E. J. Jardel-Peláez, R. Cuevas-Guzmán, F. García-Oliva, A. Martínez-Yrizar, "Cambio postincendio en la estructura y composición del estrato arbóreo y carga de combustibles en un bosque de *Pinus douglasiana* de México". *Madera y Bosques*, vol. 25, no. 3, 2019.
- [56] S. J. Warr, M. Kent, K. Thompson, Seed bank composition and variability in five woodlands in south-west England. *Journal of Biogeography*, pp. 151-168, 1994.
- [57] F. A. Domínguez Álvarez, "Análisis histórico ecológico de los bosques de *Pseudotsuga* en México". (No. Folleto 15041), (1994).
- [58] A. F. A. Domínguez, H. J. J. Vargas, U. J. López, V. P. Ramírez, N. E. Guízar, "Caracterización ecológica de *Pseudotsuga menziesii* en Pinal de Amoles, Querétaro: nueva población natural en México". *Anal. Inst. Biol. (UNAM)*, vol. 75, 2004.
- [59] S. Fei, J. M. Desprez, K. M. Potter, I. Jo, J. A. Knott, C. M. Oswalt, "Divergence of species responses to climate change". *Science advances*, 3(5), e1603055, 2017.
- [60] F. Sittaro, A. Paquette, C. Messier, C. A. Nock, "Tree range expansion in eastern North America fails to keep pace with climate warming at northern range limits". *Global Change Biology*, vol. 23, no. 8, pp. 3292-3301, 2017.
- [61] C. Donoso, M. E. González, M. Cortés, C. González, P. Donoso, M. Hernández, "Poblaciones de araucaria enana (*Araucaria araucana*) en la Cordillera de Nahuelbuta, Chile". *Bosque (Valdivia)*, vol. 29, no. 2, pp. 170-175, 2008.
- [62] M. J. Pastorino, M. M. Fariña, D. Bran, L. A. Gallo, "Extremos geográficos de la distribución natural de *Austrocedrus chilensis* (Cupressaceae)". *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, vol. 41, no. 3-4, pp. 307-311, 2006.

- [63] J. Lenoir, J. C. Svenning, "Climate-related range shifts – a global multidimensional synthesis and new research directions". *Ecography*, vol. 38, pp. 15– 28, 2015.
- [64] A. Proche, J. R. Wilson, D. M. Richardson, M. Rejmánek, Native and naturalized range size in Pinus: relative importance of biogeography, introduction effort and species traits. *Global Ecology and Biogeography*, vol 21, no. 5, pp. 513-523, 2012.
- [65] H. M. Poulos, A. E. Camp, "Vegetation-Environment relations of the Chisos Mountains, Big Bend National Park, Texas". Gottfried, Gerald J.; Gebow, Brooke S.; Eskew, Lane G.; Edminster, Carleton B., comps. Connecting mountain islands and desert seas: biodiversity and management of the Madrean Archipelago II. Proc. RMRS-P-36. Fort Collins, CO: US Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station: vol. 36, pp. 539-544, 2005.
- [66] A. Malizia, C. Blundo, J. Carilla, O. Osinaga-Acosta, F. Cuesta, A. Duque,... K. R. Young, "Elevation and latitude drives structure and tree species composition in Andean forests: Results from a large-scale plot network". *PLoS one*, vol. 15, no. 4, e0231553, 2020.
- [67] E. H. Rapoport, "Aerografía: estrategias geográficas de las especies". *Fondo cultural económica*, 1975.
- [68] C. Rahbek, "The elevation gradient of species richness: ¿a uniform pattern?" *Ecography*, vol. 18, pp. 200 – 205, 1995.
- [69] G. C. Stevens, "The latitudinal gradient in geographical range: how so many species coexist in the tropics". *The American Naturalist*, vol. 133, no. 2, pp. 240-256, 1989.
- [70] N. Gotelli, G. Graves. "Null Models in Ecology. Smithsonian Institution" Press Washington. pp. 368, 1996.
- [71] M. Xu, L. Ma, Y. Jia, M. Liu, "Integrating the effects of latitude and altitude on the spatial differentiation of plant community diversity in a mountainous ecosystem in China". *PLoS one*, vol. 12, no. 3, e0174231, 2017.
- [72] S. He, J. Xie, Y. Zhou, C. Xu, M. Lü, Y. Yang, "Limiting factors and transformation techniques for undergrowth restoration of Pinus Massonian in eroded red soil area of southern China". *Bulletin of Soil and Water Conservation*, vol. 33, pp. 118-124, 2013.
- [73] S. Saima, A. Altaf, M. H. Faiz, F. Shahnaz, G. Wu, "Vegetation patterns and composition of mixed coniferous forests along an altitudinal gradient in the Western Himalayas of Pakistan". *Austrian Journal of Forest Science*, vol. 135, no. 2, pp. 159-180, 2018.
- [74] Y. Messaoud, Y. Bergeron, A. Leduc, "Ecological factors explaining the location of the boundary between the mixedwood and coniferous bioclimatic zones in the boreal biome of eastern North America". *Global Ecology and Biogeography*, vol. 16, no. 1, pp. 90-102, 2007.
- [75] P. J. Bellingham, E. V. J. Tanner, "The influence of topography on tree growth, mortality, and recruitment in a tropical montane forest". *Biotropica*, vol. 32, no.3, pp. 378-384, 2000.
- [76] S. Liede-Schumann, S. W. Breckle, "Provisional checklists of flora and fauna of the San Francisco Valley and its surroundings (Reserva Biológica San Francisco, Prov. Zamora-Chinchipe, Southern Ecuador)", 2008.
- [77] M. Takyu, S. I. Aiba, K. Kitayama, "Effects of topography on tropical lower montane forests under different geological conditions on Mount Kinabalu, Borneo". *Plant Ecology*, vol. 159, no. 1, pp. 35-49, 2002.
- [78] H. D. Safford, J. T. Stevens, K. Merriam, M. D. Meyer, A. M. Latimer, "Fuel treatment effectiveness in California yellow pine and mixed conifer forests". *Forest Ecology and Management*, vol. 274, pp. 17-28, 2012.
- [79] J. A. Gallardo-Cruz, E. A. Pérez-García, J. A. Meave, "Diversity and vegetation structure as influenced by slope aspect and altitude in a seasonally dry tropical landscape". *Landscape Ecology*, vol. 24, no. 4, pp. 473-482, 2009.
- [80] R. Tamme, I. Hiiesalu, L. Laanisto, R. Szava-Kovats, M. Pärtel, "Environmental heterogeneity, species diversity and co-existence at different spatial scales". *Journal of Vegetation Science*, 21(4), 796-801, 2010.
- [81] K. R. Ford, A. K. Ettinger, J. D. Lundquist, M. S. Raleigh, J. H. R. Lambers, (2013). "Spatial heterogeneity in ecologically important climate variables at coarse and fine scales in a high-snow mountain landscape". *PLoS one*, vol. 8, no. 6, e65008.
- [82] G. Van Wyk, "Pinus caribaea Morelet, in: Pines of silvicultura/importance. Forestry Compendium (compiled)". CASI Publishing. UK. pp. 38-49, 2002.
- [83] V. Renaud, M. Rebetez, "Comparison between open-site and below-canopy climatic conditions in Switzerland during the exceptionally hot summer of 2003". *Agricultural and Forest Meteorology*, vol. 149, no. 5, pp. 873-880, 2009.
- [84] M. D. Flannigan, B. J. Stocks, B. M. Wotton, "Climate change and forest fires. Science of the total environment", vol. 262, no. 3, pp. 221-229, 2000.
- [85] M. I. López-Hernández, J. Cerano-Paredes, S. Valencia-Manzo, E. H. Cornejo-Oviedo, J. Villanueva-Díaz, R. Cervantes-Martínez, G. Esquivel-Arriaga, "Respuesta del crecimiento de *Pinus oocarpa* a variables climáticas en Chiapas, México". *Revista de Biología Tropical*, vol. 66, no. 4, pp. 1580-1596, 2018.
- [86] M. Luna-Cavazos, A. Romero-Manzanares, E. García-Moya, "Afinidades en la flora genérica de piñonares del norte y centro de México: un análisis fenético". *Revista Mexicana de Biodiversidad*, vol. 79, no. 2, pp. 449-458, 2008.
- [87] V. Díaz, J. Sosa, D. Pérez, "Distribución y abundancia de las especies arbóreas y arbustivas en la Sierra Fría, Aguascalientes, México". *Polibotánica*, vol. 34, pp. 99-126, 2012.
- [88] N, L. M. Valenzuela, S, D. Granados, "Caracterización fisonómica y ordenación de la vegetación en el área de influencia de El Salto, Durango, México". *Revista*

- Chapingo*. Serie ciencias forestales y del ambiente, vol. 15, no. 1, pp. 29-41, 2009.
- [89] L. Cayuela, D. J. Golicher, J. M. R. Benayas, M. González-Espinosa, N. Ramírez-Marcial, "Fragmentation, disturbance and tree diversity conservation in tropical montane forests". *Journal of Applied Ecology*, vol. 43, no. 6, pp. 1172-1181, 2006.
- [90] H. Puig, R. Bracho, "El bosque mesófilo de montaña de Tamaulipas". Publicación 21, Instituto de Ecología, México. pp. 186, 1987.
- [91] S. Zamudio, Flora del Bajío y de regiones adyacentes. "Podocarpaceae" Instituto de Ecología, AC Centro Regional del Bajío Pátzcuaro, Michoacán. Fascículo vol. 105, no. 1-2, 2002.
- [92] M. A. García-Aranda, C. Cantú-Ayala, E. Estrada-Castillón, M. Pando-Moreno, A. Moreno-Talamantes, "Distribución actual y potencial de *Taxus globosa* (Taxaceae) en México". *Journal of the Botanical Research Institute of Texas*, pp. 587-598, 2012.
- [93] Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT). "Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010 que determina las especies nativas de México de flora y fauna silvestres - Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión o cambio - Lista de especies en riesgo". Diario Oficial de la Federación, 2a sección
- [94] T. Carlón -Allende, M. E. Mendoza, J. Villanueva-Díaz, D. R. Pérez-Salicrup, "Análisis espacial del paisaje como base para muestreos dendrocronológicos: El caso de la Reserva de la Biosfera Mariposa Monarca, México". *Madera y Bosques*, vol. 21, no. 2, pp. 11-22, 2015.
- [95] M. Martínez-Salvador, R. D. Valdez-Cepeda, M. Pompa-García, "Influence of physical variables in the yield of *Pinus arizonica* and *Pinus engelmannii* in the south of Chihuahua, México", *Madera y Bosques*, vol. 19, no. 3, pp. 35-49, 2013.
- [96] M. A. González-Tagle, L. Schwendenmann, J. J. Pérez, R. Schulz, "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*, vol. 256, no. 1-2, pp. 161-167, 2008.
- [97] M, L, G. Herrerías, P, M. Nieto de Pascual, C. del Carmen, "Características estructurales y demográficas de *Juniperus deppeana* Steud. en dos localidades del estado de Tlaxcala". *Revista mexicana de ciencias forestales*, vol. 11, no. 61, pp. 124-151, 2020.
- [98] K. O. Towhid, Forest soils. "In Soils". Springer, Dordrecht, pp. 229-251, 2013.
- [99] B. R. Scanlon, K. E. Keese, A. L. Flint, L. E. Flint, C. B. Gaye, W. M. Edmunds, I. Simmers, "Global synthesis of groundwater recharge in semiarid and arid regions". *Hydrological Processes: An International Journal*, vol. 20, no. 15, pp. 3335-3370, 2006.
- [100] C. M. Sharma, S. Gairola, S. K. Ghildiyal, S. Suyal, "Physical properties of soils in relation to forest composition in moist temperate valley slopes of the Central Western Himalaya". *Journal of forest and environmental science*, vol. 26, no. 2, pp. 117-129, 2010.
- [101] W. Peterman, R. H. Waring, T. Seager, W. L. Pollock, "Soil properties affect pinyon pine-juniper response to drought". *Ecohydrology*, vol. 6, no. 3, pp. 455-463, 2013.
- [102] B. Singh, P. Sultan, Y. S. Bedi, "Juniperus chinensis L. (Cupressaceae): A new taxa record for Himalaya and extension of geographic distribution in South Asia". *National Academy Science Letters*, vol. 41, no. 1, pp. 69-73, 2018.
- [103] E. I. Bakhmet, A. N. Tomilin, "Key features of the POU transcription factor Oct4 from an evolutionary perspective". *Cellular and Molecular Life Sciences*, vol. 78, no. 23, pp. 7339-7353, 2021.
- [104] A. Pardo, M. Amato, F. Q. Chiarandà, "Relationships between soil structure, root distribution and water uptake of chickpea (*Cicer arietinum* L.). Plant growth and water distribution". *European Journal of Agronomy*, vol. 13, no. 1, pp. 39-45, 2000.
- [105] E. B., Royce, M. G. Barbour, "Mediterranean climate effects. I. Conifer water use across a Sierra Nevada ecotone". *American Journal of Botany*, vol. 88, no. 5, pp. 911-918, 2001.
- [106] K. Rose, R. Graham, D. Parker, "Water source utilization by *Pinus jeffreyi* and *Arctostaphylos patula* on thin soils over bedrock". *Oecologia*, vol. 134, no. 1, pp. 46-54, 2003.
- [107] K. R. Hubbert, J. L. Beyers, R. C. Graham, "Roles of weathered bedrock and soil in seasonal water relations of *Pinus jeffreyi* and *Arctostaphylos patula*". *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 31, no.11, pp. 1947-1957, 2001.
- [108] J. Akkarasedthanon, C. Chuea-Nongthon, P. J. Grote, "Factors affecting size distribution and sapling occurrence of Podocarpaceae at Khao Yai National Park, Thailand", *Tropical Natural History*, vol. 17, no. 2, pp. 94-110, 2017.
- [109] J. R. Olarieta, J. Molins, R. Rodríguez, R. Blanco, M. Antúnez, "Aproximación a los requerimientos del territorio para el crecimiento de pino silvestre (*Pinus sylvestris* L.) en la sierra de Odén". *Edafología*, vol. 8, no. 2, pp. 13-20, 2001.
- [110] F. J. L. Manzanedo, C. M. Oyague, "Efecto de las características físicoquímicas y biológicas del suelo en el crecimiento de *Pinus tecunumanii* en Satipo". *Prospectiva Universitaria*, vol. 16, no. 1, pp. 49-58, 2019.
- [111] M. N. Högborg, Y. Chen, P. Högborg, "Gross nitrogen mineralisation and fungi-to-bacteria ratios are negatively correlated in boreal forests". *Biology and Fertility of Soils*, vol. 44, no. 2, pp. 363-366, 2007.
- [112] P. Torres-Cañabate, M. B. Hinojosa, R. García-Ruiz, T. Daniell, J. A. Carreira, "Relación entre variabilidad biogeoquímica y rasgos estructurales de la comunidad microbiana en suelos forestales: Bosques de Abies

- pinsapo como caso de estudio". *Ecosistemas*, vol. 18, no. 2, 2009.
- [113] M. Ashman, G. Puri, "Essential soil science: a clear and concise introduction to soil science". John Wiley & Sons, 2013.
- [114] H. Jenny, R. J. Arkley, A. M. Schultz, "The pygmy forest-podsol ecosystem and its dune associates of the Mendocino coast". *Madrone*, vol. 20, no. 2, pp. 60-74, 1969.
- [115] D. B. Clark, "Los factores edáficos y la distribución de las plantas. Ecología y conservación de bosques neotropicales". LUR, Cartago, Costa Rica, pp. 193-221, 2002.
- [116] T. May, M. Heredia, "Concentración y acumulación diferencial de macro y micronutrientes en suelos bajo pinares y bosques de árboles latifoliados en la ladera Norte de la Cordillera Central Dominicana". *Moscosa* vol. 20, pp. 162-176, 2020.
- [117] J. M. Kranabetter, A. Banner, J. Shaw, "Growth and nutrition of three conifer species across site gradients of north coastal British Columbia". *Canadian journal of forest research*, vol. 33, no. 2, pp. 313-324, 2003.
- [118] N. F. Ott, S. A. Watmough, "Contrasting litter nutrient and metal inputs and soil chemistry among five common Eastern North American tree species". *Forests*, vol. 12, no. 5, pp. 613, 2021.
- [119] S. Lozano-Trejo, J. Olazo-Aquino, M. I. Pérez-León, E. Castañeda-Hidalgo, G. O. Díaz-Zorrilla, G. M. Santiago-Martínez, "Infiltración y escurrimiento de agua en suelos de una cuenca en el sur de México". *Terra Latinoamericana*, vol. 38, no. 1, pp. 57-66, 2020.
- [120] G. J. Capulín, C. L. Mohedano, Z. R. Razo, Cambios en el suelo y vegetación de un bosque de pino afectado por incendio. *Terra Latinoamericana*, vol. 28, no. 1, pp. 79-87, 2010.
- [121] C. J. Sánchez, S. J. M. Chacón, "Relación Suelo-Vegetación del Área Experimental "Madera"". *Revista mexicana de ciencias forestales*, vol. 11, no. 59, 1986.
- [122] L. F. Romahn-Hernández, D. A. Rodríguez-Trejo, A. Villanueva-Morales, A. I. Monterroso-Rivas, M. D. J. Pérez-Hernández, "Rango altitudinal: factor de vigor forestal y determinante en la regeneración natural del oyamel". *Entreciencias: diálogos en la sociedad del conocimiento*, vol. 8, no. 22, 2020.
- [123] R. J. M. Torres, "Factores ambientales y físicos que afectan la supervivencia de siete especies forestales en el Estado de México". *Revista mexicana de ciencias forestales*, vol. 12, no. 64, pp. 66-91, 2021.
- [124] K. P. O'Neill, "Soils as an indicator of forest health: a guide to the collection, analysis, and interpretation of soil indicator data in the Forest Inventory and Analysis program (Vol. 258)". USDA Forest Service, North Central Research Station, 2005.
- [125] R. I. Santa, J.F. Gallardo, "Ciclos biogeoquímicos en bosques de la Sierra de Bejar (Provincia de Salamanca)". *Revista Options Méditerranéennes Série Séminaire*, vol. 3, no. 1, pp. 147-149, 1989.
- [126] S. J. Béjar-Pulido, I. Cantú-Silva, T. G. Domínguez-Gómez, H. González-Rodríguez, J. G. Marmolejo-Monciváis, M. I. Yáñez Díaz, E. O. Luna-Robles, Redistribución de la precipitación y aporte de nutrimentos en Pinus cooperi CE Blanco. *Revista mexicana de ciencias forestales*, vol. 9, no. 50, pp. 94-1, 2018.