

EFFECTO DE LA SEVERIDAD DE INCENDIO EN LA ESTRUCTURA Y REGENERACIÓN DEL BOSQUE TROPICAL DE PINO-IMPLICACIONES PARA SU RESTAURACIÓN

 IRIS BETSABE JUAN BAEZA¹,  CRISTINA MARTÍNEZ-GARZA^{1*},  ENRIQUE J. JARDEL-PELÁEZ²

¹ Centro de Investigación en Biodiversidad y Conservación, Universidad Autónoma del Estado de Morelos, Cuernavaca, México.

² Departamento de Ecología y Recursos Naturales, Centro Universitario de la Costa Sur, Universidad de Guadalajara, Autlán de Navarro, México.

*Author for correspondence: cristina.martinez@uaem.mx

Resumen:

Antecedentes: En los bosques tropicales de pino, los incendios propician el mantenimiento de la biodiversidad.

Hipótesis: Los incendios favorecen la regeneración natural; el aumento en la severidad de incendio y la topografía afectan la estructura, composición y regeneración del bosque.

Sitio y años de estudio: El bosque tropical de pino en El Fresno, Morelos un año después de un incendio.

Métodos: La estructura, composición y regeneración se evaluaron en 13 parcelas en un bosque no quemado y en 45 parcelas de 500 m² que experimentaron severidad de incendio baja, media y alta. Además, la estructura del bosque antes del incendio se reconstruyó incluyendo a los árboles muertos.

Resultados: Se registraron 4,727 individuos vivos, 1,134 muertos y 2,130 rebrotes de 11 especies en ocho familias: tres especies son reclutadoras y siete rebrotadoras. La mayor abundancia de plántulas se registró en la severidad media: > 98 % fueron plántulas de *Pinus pringlei* (Pinaceae). La mayor abundancia de rebrotes se registró en la severidad alta: > 72 % fueron rebrotes de *Quercus* spp. (Fagaceae). El aumento en la severidad de incendio disminuyó el área basal y la cobertura del dosel. A mayor altitud hubo mayor densidad de árboles adultos y juveniles mientras que en superficies con mayor pendiente se registró un aumento en el área basal de árboles muertos.

Conclusiones: El evento de incendio aumentó la regeneración y cambió la composición del bosque. La severidad media de incendio aumentó la densidad de plántulas de pino, mientras que la severidad alta de incendio favoreció el rebrote de encinos.

Palabras clave: *Pinus pringlei*, *Quercus* sp., rebrotadoras, reclutadoras, regeneración no asistida, Santa María Ahuacatlán

Abstract

Background: In tropical pines forest, fire favors the maintenance of biodiversity.

Hypotheses: Fires favor tree regeneration; the increase in fire severity and topography affect forest structure, composition, and tree regeneration.

Study site and dates: A tropical pine forest in El Fresno, Morelos, one year after a fire.

Methods: Forest structure, composition and tree regeneration were evaluated in 13 plots in an unburned forest and in 45 of 500 m² plots affected by low, medium, and high fire severity.

Results: We registered 4,727 trees, 1,134 dead trees and 2,130 resprouts from 11 species in eight families: three species were seeders, and seven species were resprouters. The highest abundance of recruits was registered in the low fire severity: > 98 % were *Pinus pringlei* (Pinaceae) seedlings. The highest abundance of resprouters was registered in the high severity: > 72 % were *Quercus* spp (Fagaceae) resprouts. With the increase in fire severity, basal area and tree cover decreased. At higher altitudes, there was a higher density of adult trees and juveniles while at places with higher slopes, a higher basal area of dead trees was registered.

Conclusions: The fire event increased regeneration and changed forest composition. In medium fire severity, the density of pine seedlings increased while high fire severity favored oak resprouts.

Keywords: *Pinus pringlei*, *Quercus* spp., resprouters, Santa María Ahuacatlán, seeders, unassisted forest regeneration

Los bosques de pino de latitudes intertropicales son considerados como ecosistemas dependientes o adaptados al fuego (Myers & Rodríguez-Trejo 2009, Rodríguez-Trejo 2014). Este tipo de vegetación se encuentran en condiciones climáticas relativamente cálidas y húmedas para acumular biomasa, que constituye el combustible potencial; además, el bosque de pino tiene una sequía estacional lo suficientemente larga para favorecer la disponibilidad de combustible para la propagación del fuego (Jardel-Peláez *et al.* 2014, 2018). Las especies del género *Pinus* (Pinaceae) presentan diversos atributos morfofuncionales de adaptación a los regímenes de incendios que forman parte de la dinámica de estos bosques (Agee 1996, Keeley 2009, Keeley & Pausas 2022). Los bosques de pino mexicanos tienen un régimen histórico de incendios superficiales frecuentes de severidad baja a moderada (p.ej., Fulé *et al.* 2011, Yocom & Fulé 2012, Cerano-Paredes *et al.* 2015, Sáenz-Ceja & Pérez-Salicrup 2019). En estos bosques, después de un incendio llegan a formarse claros en el dosel que proveen de espacio y recursos para el establecimiento de nuevas generaciones de árboles (Rodríguez-Trejo & Fulé 2003). Este proceso, llamado regeneración natural, inicia con la germinación de semillas del banco del suelo o de aquellas que llegan mediante eventos de dispersión y el posterior reclutamiento de plántulas (Harper 1977). Además, la regeneración también incluye el desarrollo de nuevos tallos a partir de yemas inactivas (*i.e.*, rebrotes vegetativos), por ejemplo, de las especies de encinos, entre otras (Keeley & Pausas 2022). Durante el proceso de regeneración, en el intervalo entre incendios, las plantas crecen para alcanzar el dosel del bosque, estos individuos son llamados juveniles de la regeneración de avanzada (Martínez-Ramos & Soto-Castro 1993). El proceso de regeneración natural en los bosques tropicales de pino a partir de semillas o rebrotes está asociado a la formación de claros por incendios.

El efecto de los incendios en la cobertura vegetal puede categorizarse mediante la evaluación de su severidad. Esta categorización se puede realizar primero con herramientas de percepción remota para luego hacer una comprobación en el campo (Key & Benson 2006, Parks *et al.* 2018, Silva-Cardoza *et al.* 2022). Para categorizar la severidad de incendio en el campo se utilizan varios indicadores: (i) el nivel de consumo de combustibles superficiales, por ejemplo la hojarasca y el material leñoso caído, (ii) la presencia de vegetación en el sotobosque, como las hierbas, arbustos y los árboles jóvenes, (iii) el sofamado de las copas, (iv) la mortalidad de árboles adultos y (v) los cambios en la densidad y en el área basal (Agee 1996). Los incendios que son considerados de baja severidad son aquellos que no tienen efecto en el estrato arbóreo (Ryan & Noste 1985, Ávila-Flores *et al.* 2012). Por otra parte, los incendios considerados de severidad media son aquellos en donde se ha registrado una baja mortalidad de árboles adultos; la severidad de incendio baja y media favorecen la regeneración por semillas y rebrotes (Fulé & Covington 1997, Keeley 2009). Finalmente, los incendios que son considerados de severidad alta son los que provocan la muerte de la mayor parte de los árboles y reinician el ciclo de desarrollo del bosque, lo que es llamado reemplazo de rodal (Fulé & Covington 1997, Keeley 2009). Para predecir el efecto de la severidad de incendio en la regeneración del bosque se puede recurrir a la hipótesis de la perturbación intermedia (Grime 1973, Connell 1978). Esta hipótesis señala que a niveles de perturbación muy altos (*i.e.*, alta severidad de incendio) o muy bajos (*i.e.*, supresión de incendios), la biodiversidad disminuye debido a la falta de regeneración mientras que a niveles intermedios, la biodiversidad se maximiza (Grime 1973, Connell 1978). Así, se espera que los incendios favorezcan la regeneración pero que el aumento en la severidad de incendio tenga un efecto negativo en la estructura del bosque.

El efecto de la severidad del incendio en la estructura y regeneración del bosque puede estar relacionado a la heterogeneidad del paisaje y la composición de especies. En términos del paisaje, la probabilidad de incendios se asocia a las siguientes condiciones topográficas: (i) humedad suficiente para producir biomasa, (ii) pendiente pronunciada que favorece la propagación del fuego, (iii) una elevación donde la ignición puede comenzar por causas naturales (*i.e.*, relámpagos) o debido a actividades antropogénicas y (iv) en el hemisferio norte, la exposición sur, que caracteriza a los sitios más cálidos (Jardel-Peláez *et al.* 2014, Fulé & Covington 1999, Taylor & Skinner 2003). Además, las plantas de estos bosques responden a diferentes severidades de incendio: por ejemplo, algunos pinos tienen conos serótinos que solo se abren con la exposición a altas temperaturas, permitiendo la dispersión de semillas después de un incendio (Rodríguez-Trejo & Fulé 2003). De las 47 especies de *Pinus* que se reconocen para México se han identificado 12 con conos serótinos (Farjon & Styles 1997, Rodríguez-Trejo & Fulé 2003). En contraste, cuando un incendio quema la biomasa aérea pero no la subterránea, un árbol puede desarrollar rebrotes (Pausas 2012). En

general, solo unas pocas especies de pinos, como *Pinus oocarpa*, tienen la capacidad de rebrotar (Rodríguez-Trejo & Fulé 2003). Por otra parte, los encinos son reconocidos por su alta capacidad de rebrote, por lo que son clasificados como especies rebrotadoras (Agee 1996). Inicialmente, las especies rebrotadoras acumulan más biomasa que las que se establecen a partir de semillas, que son llamadas reclutadoras (Pausas 2012). Adicionalmente, después de incendios de alta severidad, la composición original del bosque podría tardar más tiempo en restablecerse debido a la presencia de especies que inhiben la sucesión (Agee 1996). En estos bosques, la inhibición puede ocurrir debido al reclutamiento masivo de especies sucesionales tempranas de rápido crecimiento (Connell & Slatyer 1977, Agee 1996). Estas especies aumentan su abundancia en paisajes con alta intensidad de uso de suelo (Poorter *et al.* 2023). Así, la respuesta del bosque a un incendio dependerá de la topografía, la severidad de incendio y la composición de especies.

En el estado de Morelos, centro de México, del 2013 al 2016 se registraron 563 incendios que afectaron 7,077.8 ha (3.5 % de la superficie forestal del estado; revisado en Juan-Baeza 2020). El bosque tropical de pino en Morelos solo representa el 7 % de la vegetación y del 2013 al 2016, el 34 % de los incendios registrados y el 42.7 % de la superficie quemada se concentró en esos bosques debido a quemas agropecuarias (Sorani-Dalbon *et al.* 2020, Juan-Baeza 2020). Específicamente, en el 2017 ocurrió un incendio en el bosque tropical de pino del paraje El Fresno, localizado en el Municipio de Cuernavaca, Morelos (Figura 1). El objetivo de este estudio fue evaluar, después de un año, los efectos de este incendio sobre la estructura del bosque y el potencial de regeneración, en contraste con un bosque no quemado. A partir de imágenes multispectrales tomadas antes y después del incendio se designaron áreas con tres severidades de incendio (*i.e.*, baja, media, alta). Adicionalmente, se evaluó el efecto de la altitud, la pendiente y la exposición de los sitios en la estructura del bosque y en su regeneración. Las siguientes hipótesis y predicciones se pusieron a prueba: (1) el incendio modifica la estructura y composición del bosque y aumenta la

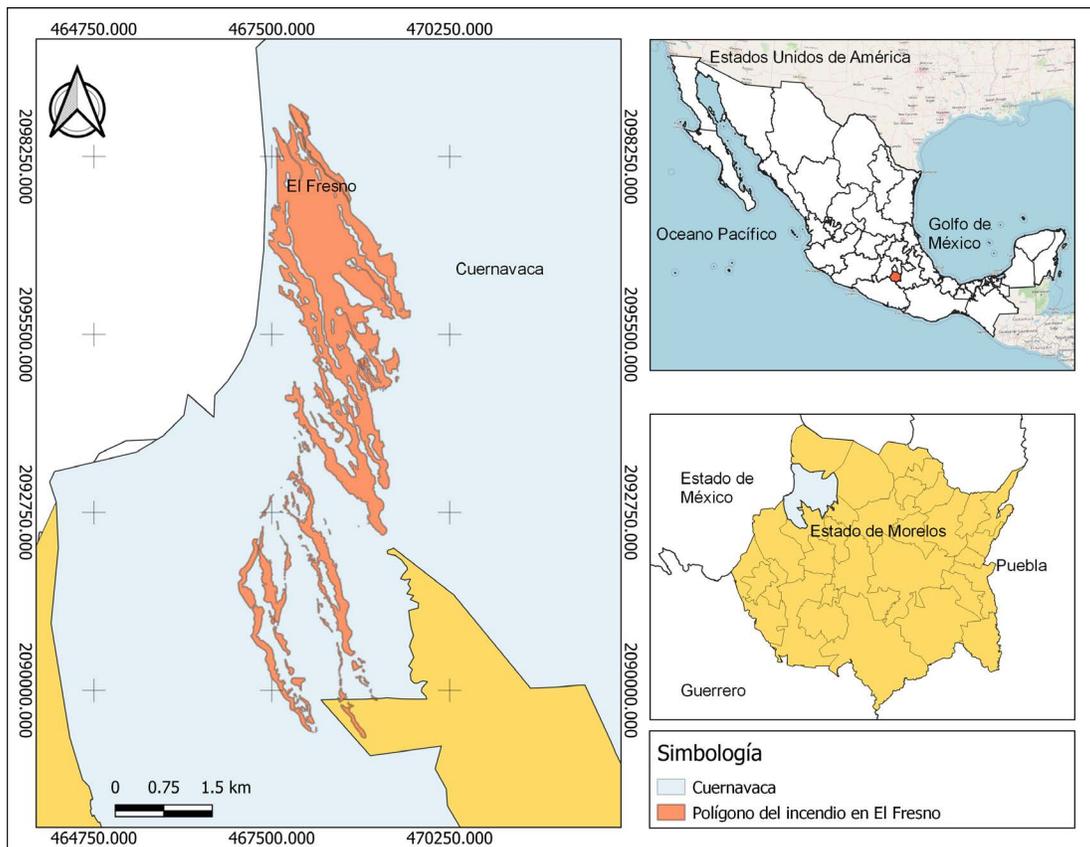


Figura 1. Localización del polígono de Incendio en el paraje de El Fresno en el Municipio de Cuernavaca, Estado de Morelos, México.

regeneración por plántulas y rebrotes; (2) el aumento en la severidad de incendio disminuye la densidad, área basal y cobertura de árboles adultos y juveniles; (3) el potencial de regeneración natural es más alto en la severidad media de incendio y (4) la topografía tiene un efecto en la estructura y regeneración del bosque. Además, se reconstruyó la estructura del bosque antes del incendio mediante la medición de los árboles muertos para evaluar (a) si la estructura del bosque antes del incendio es similar al bosque no quemado y, (b) si el cambio en la estructura del bosque se debe a la severidad de incendio o a la heterogeneidad preexistente. La evaluación del bosque y de su potencial de regeneración natural después de un incendio permite tomar decisiones para su conservación y para priorizar las zonas que podrían requerir una intervención para su recuperación.

Materiales y métodos

El paraje de El Fresno, Ejido de Santa María Ahuacatlán, Cuernavaca se localiza a 18° 57' 38"-18° 59' 16" latitud Norte y 99° 17' 23"-99° 18' 49" longitud Oeste. Este paraje tiene un rango altitudinal de 1,513 a 2,320 m snm. (INEGI 2005). En esta región, denominada Glacis de Buenavista, se presentan suelos calcáreos, Andosoles, Luvisoles, y los llamados paleosuelos (Sorani-Dalbon & Rodríguez-Gallegos 2020). El tipo de vegetación que domina es el llamado bosque tropical de pino, que se incluye dentro del ecosistema Bosque de coníferas y latifoliadas (Rzedoswki 2006). Este ecosistema contiene, a escala nacional, el 25 % de la flora de México, la mayoría en el sotobosque y pocas especies dominantes del dosel (Challenger & Soberón 2008). El sotobosque está dominado por gramíneas y plantas de la familia Asteraceae, además de que resalta la diversidad de hongos macroscópicos (Rzedoswki 2006). Esta vegetación alberga fauna endémica como el gorrión serrano (*Xenospiza baileyi*), la rana leopardo de Moctezuma (*Lithobates moctezumae*), el ratón de los volcanes (*Neotomodon alstoni*), el tlaconete dorado (*Pseudoeuryce leprosa*) y la lagartija escamosa de mezquite (*Sceloporus grammicus*) (Sorani-Dalbon *et al.* 2020). El clima predominante es semicálido subhúmedo con régimen de lluvias en verano (Sorani-Dalbon & Rodríguez-Gallegos 2020). La temperatura media anual es de 21 °C con una precipitación media anual entre 970 y 1,500 mm (Sorani-Dalbon *et al.* 2020).

El área de estudio se seleccionó evaluando los polígonos de incendios del 2012 al 2016 elaborados por la Comisión Nacional Forestal (CONAFOR) y los del año 2017 elaborados por la Secretaría de Desarrollo Sustentable del Estado de Morelos. A partir de estos polígonos se realizó una sobreposición para seleccionar un área que sólo se hubiera incendiado una vez en un periodo de 5 años. El incendio en El Fresno ocurrió en marzo del 2017 y afectó 643 ha, de las cuales 241 ha correspondían a bosque tropical de pino (SEDESU 2017).

Los niveles de severidad de incendio se determinaron mediante dos imágenes multispectrales Sentinel-2, una del 28 de diciembre de 2016 (pre-incendio) y otra del 23 de noviembre de 2017 (post-incendio), utilizando el visor de visualización global (GloVis) del Servicio Geológico de los Estados Unidos. Las imágenes fueron procesadas en el programa ArcMap versión 10.5 siguiendo la metodología de Key & Benson (2006): para cada imagen se calculó el índice normalizado de área quemada (NBR; *Normalized Burn Ratio*) para resaltar las áreas quemadas e indexar la severidad de incendio. Aquí se utilizaron las bandas 8 (842 nm) y 12 (2,190 nm) del Sentinel-2 equivalentes a las bandas 4 (760-900 nm) y 7 (2,080-2,350 nm) del LandSat TM utilizadas por Key & Benson (2006).

El NBR se calculó con la siguiente fórmula:

$$NBR = \frac{B_8 - B_{12}}{B_8 + B_{12}}$$

Donde B_8 corresponde a la Banda 8 y B_{12} corresponde a la Banda 12.

Los niveles de severidad de incendio se determinaron a partir de los valores de la *diferencia normalizada de área quemada* (dNBR, por sus siglas en inglés; [Tabla S1](#)) mediante la fórmula:

$$dNBR = NBR_{pre-incendio} - NBR_{post-incendio}$$

En marzo del 2018 se realizaron recorridos en campo para verificar los niveles de severidad; a partir de estos recorridos, los valores de severidad fueron ajustados (Figura 2). Para el ajuste, en los recorridos en campo se utilizaron atributos ecológicos del dosel, sotobosque y suelo (Tabla S2) para comprobar que los puntos que el mapa indicaba que presentaron una severidad de incendio, tuvieran esos niveles en sus atributos ecológicos; por ejemplo, en los puntos marcados en el mapa como que experimentaron una severidad media de incendio, se esperaba encontrar una mezcla de árboles vivos y muertos mientras que en los puntos marcados como que experimentaron una severidad alta se esperaba encontrar que todos los árboles del dosel estuvieran muertos (ver Tabla S2). Después de este ajuste, se registró que el 29 % del área (70.4 ha) no sufrió cambios en el dosel, el 46 % del área (111.9 ha) experimentó un incendio de severidad baja, el 21 % del área (52.1 ha) experimentó un incendio de severidad media y el 4 % del área (6.8 ha) sufrió un incendio de severidad alta. Las áreas de bosque no quemado se seleccionaron fuera del polígono del incendio.

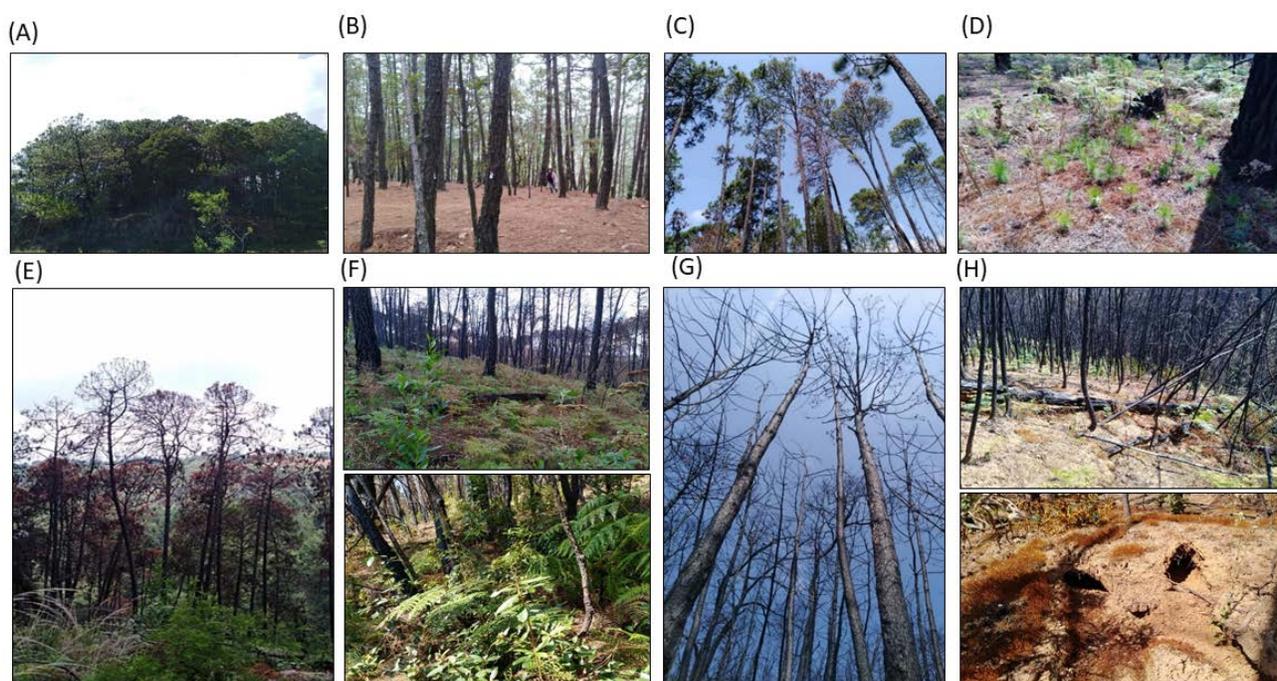


Figura 2. Dosel (A) y sotobosque (B) del Bosque no quemado, y de áreas que experimentaron severidad de incendio baja (C y D). Dosel (E), sotobosque y suelo (F) en áreas que experimentaron severidad media de incendio y dosel (G), sotobosque y suelo (H) en áreas que experimentaron severidad alta de incendio en el 2017 en el bosque de pino de El Fresno, Cuernavaca, Morelos, México. Fotos: I. B. Juan-Baeza.

Evaluación de la vegetación y de variables topográficas. La vegetación y las variables topográficas se evaluaron en 58 parcelas, 15 parcelas por severidad de incendio y 13 en el bosque no quemado. Para establecer el centro de las parcelas en las tres severidades de incendio y en el bosque no quemado, se seleccionaron aleatoriamente 15 puntos utilizando la herramienta “Create random points” del programa ArcMap 10.5 (Figura 3). La distancia mínima entre las parcelas fue de 25 m. El muestreo de la vegetación se realizó de abril a julio de 2018 siguiendo la metodología de Morfín-Ríos *et al.* (2012). Cada parcela, de diseño circular, tenía 12.62 m de radio y un área de 500 m² (Figura S1). Para cada parcela, se registró la pendiente, la altitud y la exposición (clinómetro digital, Haglof, modelo EC II) y se midieron todos los árboles ≥ 2.5 cm de diámetro a la altura del pecho (DAP; medido a 1.3 m del suelo). Para cada árbol se registró el DAP, se determinó la especie, se contaron los rebrotes y se registró si la parte aérea estaba viva. Usando los datos de densidad y DAP de los árboles vivos y muertos se realizó la reconstrucción del bosque antes del incendio. Para los análisis con clases diamétricas se consideraron siete clases de DAP: (i) 2.5-12.5 cm, (ii) 12.6-22.5 cm, (iii) 22.6-32.5 cm, (iv) 32.6-42.5 cm, (v) 42.6-52.5 cm, (vi) 52.6-62.5 cm y (vii) > 62.6 .

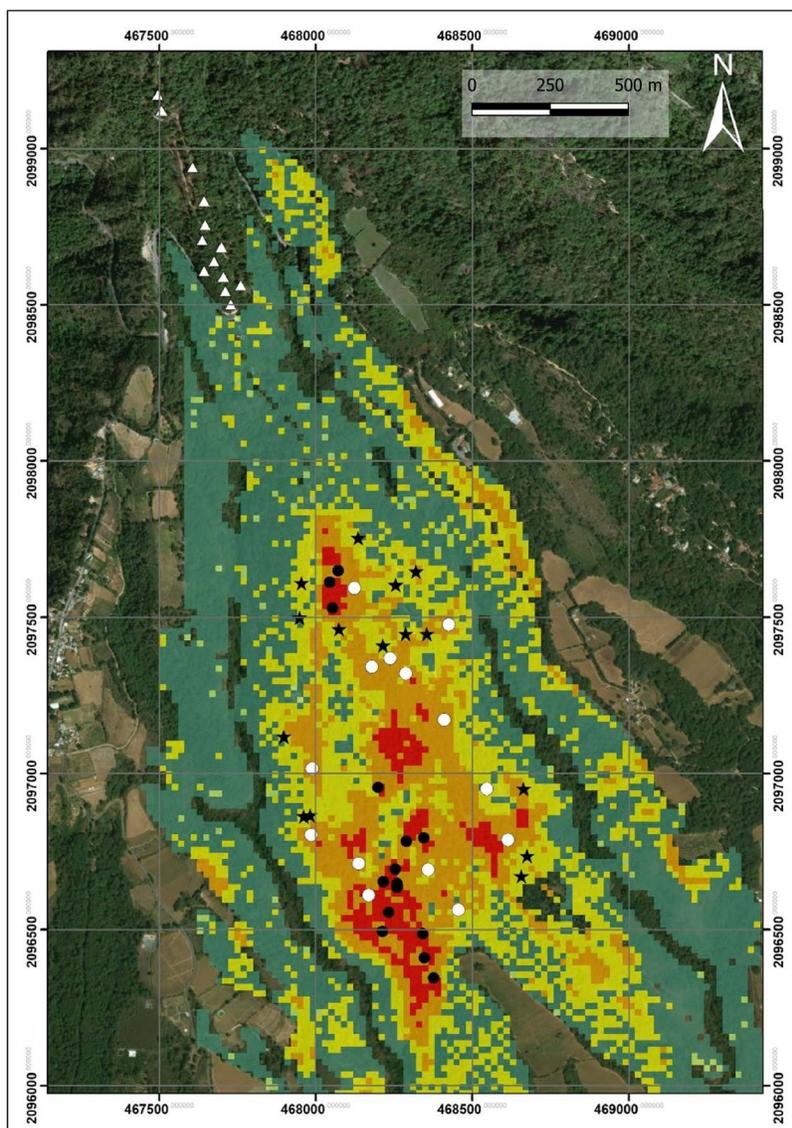


Figura 3. Localización de parcelas en el bosque no quemado (Δ en cuadros verdes) y en la severidad de incendio baja (\star en cuadros amarillos), media (\circ en cuadros naranjas) y alta (\bullet en cuadros rojos) en el bosque de pino de El Fresno, Cuernavaca, Morelos, México. El sistema de coordenadas usado fue WGS 84/UTM zona 14N.

Para estimar el porcentaje de cobertura del dosel se realizaron 24 mediciones sistemáticas distribuidas en cuatro transectos de 12 m de longitud a partir del centro de cada parcela y orientados hacia los cuatro puntos cardinales ([Figura S1](#)). En cada transecto se realizaron seis lecturas con un densitómetro vertical tipo GRS de fabricación casera; la separación entre lecturas fue de 2 m. Para el bosque no quemado solo se pudieron evaluar 13 parcelas que fue posible acceder de las 15 marcadas en el mapa. Se colectaron ejemplares de los árboles y se ingresaron al Herbario HUMO del Centro de Investigación en Biodiversidad y Conservación (CIByC) de la Universidad Autónoma del Estado de Morelos (UAEM), para su determinación con la ayuda de especialistas.

Para evaluar la regeneración de avanzada se registró en toda la parcela la densidad de juveniles con DAP < 2.5 cm y altura de > 1.30 m ([Figura S1](#)). Para evaluar el reclutamiento de plántulas (altura de < 130 cm) se establecieron cuatro cuadrángulos de 2×2 m en cada parcela. Los cuadrángulos fueron ubicados al lado de cada transecto a una distancia de 5 m del centro de la parcela ([Figura S1](#)).

Análisis estadísticos. Para evaluar la estructura del bosque previo al incendio (*i.e.*, incluyendo árboles vivos y muertos), se realizó una prueba no-paramétrica de Kruskal-Wallis con la densidad de árboles y dos análisis de varianza de una vía, uno con el DAP y el otro con el área basal. La densidad de árboles vivos por hectárea, el área basal (m²/ha), la cobertura (%) y la densidad de la regeneración de avanzada (juveniles/ha) fueron analizados con cuatro pruebas de Kruskal-Wallis; la condición del bosque fue el factor independiente con cuatro niveles (tres niveles de severidad y el bosque no quemado).

Para evaluar el efecto de la condición del bosque sobre la regeneración por plántula (reclutas/ha) o de rebrotes (rebrotes/ha) se realizaron dos pruebas de Kruskal-Wallis con la condición del bosque como factor independiente con cuatro niveles. Para todas las pruebas de Kruskal-Wallis, cuando el efecto de la condición del bosque fue significativo, la diferencia entre niveles se analizó mediante comparaciones múltiples de rangos medios (Siegel & Castellan 2005). En la sección de resultados se reportan las medianas.

Para evaluar la variación en la composición de leñosas para las cuatro condiciones, se realizó un análisis de Escalamiento Multidimensional No Métrico (NMDS, por sus siglas en inglés); se utilizó una matriz de la abundancia absolutas de 11 especies en 58 parcelas usando la similitud de Bray-Curtis como medida de distancia. La solución final tuvo dos dimensiones y el valor del estrés fue 0.11. La diferencia en composición entre los tres niveles de severidad de incendio y el bosque no quemado se evaluaron mediante un análisis de varianza multivariado, con base en permutaciones (PERMANOVA; Anderson 2001) usando la función Adonis del paquete Vegan. Estos análisis fueron realizados en el programa RStudio (v. 1.1.423; RStudio Team 2015).

Para ordenar las 58 parcelas mediante las variables topográficas, se realizó un Análisis de Componentes Principales (ACP) incluyendo dos variables continuas, (pendiente y altitud) y una variable categórica (exposición; [Tabla S3](#)). El ACP permitió integrar más de dos variables en sólo dos ejes que después se usaron para explicar la estructura del bosque y la regeneración por plántulas y rebrotes. Los coeficientes de determinación (r^2) se muestran en las gráficas para los resultados significativos mientras que los coeficientes de Pearson se muestran para todas las correlaciones. Estos análisis se realizaron en Statistica 7.0 (StatSoft 2004). Las variables evaluadas para poner a prueba cada hipótesis/predicción y las unidades de cada variable se detallan en la [Tabla S4](#).

Resultados

En total se registraron 4,727 árboles vivos de todos los estados ontogenéticos (*i.e.*, adultos, juveniles o plántulas), 1,134 árboles muertos y 2,130 rebrotes de 11 especies en ocho familias; se reconocieron tres especies reclutadoras, tres especies rebrotadoras y de cuatro especies se registraron rebrotes y plántulas; de una especie no se registró regeneración ([Tabla 1](#)). Incluyendo las cuatro condiciones del bosque, el 68 % de los adultos, el 92 % de los juveniles y el 76 % de las plántulas fueron de *Pinus pringlei* Shaw (Pinaceae). Dos especies de encinos (*Quercus castanea* Née [Fagaceae], *Q. candicans* Née [Fagaceae]) y *Arbutus xalapensis* Kunth (Ericaceae) contribuyeron con el 76 % de los rebrotes registrados ([Apéndice 1](#)).

Estructura del bosque pre-incendio. La reconstrucción de la estructura del bosque previo al incendio sumando los datos de los árboles vivos y los muertos reveló que la densidad de árboles en la reconstrucción (Kruskal-Wallis $H_{(3,58)} = 2.80$; $P > 0.05$) y el DAP ($F_{(3,54)} = 0.99$; $P > 0.05$) eran similares en las cuatro condiciones del bosque ([Figura S2A](#) y [S2B](#)). La reconstrucción también reveló que el área basal fue similar para los tres niveles de severidad de incendio mientras que, en comparación con el bosque no quemado, en la severidad media y alta de incendio se registró significativamente menor área basal previo al incendio ([Figura S2C](#)).

Estructura del bosque post-incendio (densidad, área basal, cobertura). Después del incendio, la densidad de árboles vivos con DAP ≥ 2.5 cm difirió significativamente entre condiciones del bosque (Kruskal-Wallis $H_{(3,58)} = 32.46$; $P < 0.001$; [Figura 4A](#)). La comparación múltiple de rangos medios reveló que la mediana de la densidad de árboles fue significativamente mayor en el bosque no quemado (1,020 árboles/ha) en comparación con la densidad registrada en la severidad de incendio baja (220 árboles/ha), media (120 árboles/ha) y alta (100 árboles/ha). La densidad de árboles fue estadísticamente similar en los tres niveles de severidad ([Tabla S5](#)).

Tabla 1. Familia y estrategia de regeneración (*i.e.*, rebrotadora, reclutadora) de 11 especies leñosas registradas en El Fresno, Cuernavaca, Morelos, México. Para las especies para las que se encontró las dos estrategias, siempre se registró un mayor número de rebrotes que de plántulas (ver [Apéndice 1](#)).

Especie	Familia	Estrategia de regeneración
<i>Annona cherimola</i> Mill.	Anonaceae	Rebrotadora
<i>Clethra mexicana</i> DC.	Clethraceae	Rebrotadora, Reclutadora
<i>Arbutus xalapensis</i> Kunth	Ericaceae	Rebrotadora, Reclutadora
<i>Mimosa galeottii</i> Benth.	Fabaceae	Rebrotadora, Reclutadora
<i>Quercus candicans</i> Née	Fagaceae	Rebrotadora
<i>Quercus castanea</i> Née	Fagaceae	Rebrotadora
<i>Fraxinus uhdei</i> (Wenz.) Lingelsh.	Oleaceae	†
<i>Pinus pringlei</i> Shaw	Pinaceae	Reclutadora
<i>Pinus patula</i> Schltdl. & Cham.	Pinaceae	Reclutadora
<i>Salix paradoxa</i> Kunth	Salicaceae	Reclutadora
<i>Ternstroemia lineata</i> DC.	Theaceae	Rebrotadora, Reclutadora

† sin registro de regeneración en este estudio; rebrotadora *sensu* Francis (1990)

El área basal difirió significativamente entre condiciones del bosque (Kruskal-Wallis $H_{(3,58)} = 41.76$; $P < 0.001$; [Figura 4B](#)). La comparación múltiple reveló que la mediana del área basal de árboles adultos en el bosque no quemado (33.6 m²/ha) fue estadísticamente similar al área basal registrada en la severidad de incendio baja (19.6 m²/ha). El área basal en la severidad alta (0.8 m²/ha) fue 42 veces más baja que la registrada en el bosque no quemado y estadísticamente similar al área basal registrada en la severidad media (6.2 m²/ha; [Tabla S5](#)).

La cobertura del dosel difirió significativamente entre condiciones del bosque (Kruskal-Wallis $H_{(3,1682)} = 643.00$; $P < 0.001$; [Figura 4C](#)). La comparación múltiple reveló que la cobertura fue significativamente mayor en el bosque no quemado (93.6 %) en comparación con los tres niveles de severidad de incendio; la cobertura en la severidad baja (64.6 %) difirió significativamente de la registrada en la severidad alta (34.2 %) mientras que en la severidad media se registró 50.3 % de cobertura ([Tabla S5](#)).

En cuanto a las clases diamétricas, en la severidad baja de incendio, el porcentaje de árboles vivos aumentó y el porcentaje de árboles muertos disminuyó conforme la clase diamétrica fue mayor; en esta severidad no se detectaron árboles muertos en la clase diamétrica de DAP > 62.6 cm ([Figura S3](#)). En la severidad media de incendio, el más alto porcentaje de mortalidad (90 %) ocurrió en la clase diamétrica de DAP de 2.5-12.5 cm seguido de los individuos con DAPs de 32.6-42.5 cm (85 % de mortalidad); en las clases diamétricas de DAP > 42.6 cm y < 62.5 cm, el porcentaje de mortalidad fue menor al 65 %, llegando a 45 % de mortalidad de los individuos de DAP > 62.6 cm ([Figura S3](#)). En la severidad alta de incendio, se registró 100 % de mortalidad en los individuos de DAP > 42.6 cm y 95 % de mortalidad en los individuos de DAP entre 2.5 y 12.5 cm mientras que entre los individuos con un DAP > 12.6 y < 42.5 cm se registró un rango de mortalidad de entre el 50 y el 80 % ([Figura S3](#)).

Regeneración de avanzada (DAP < 2.5 cm, > 1.3 m de altura). En el bosque no quemado y en los tres niveles de severidad de incendio se registraron en total 210 juveniles de ocho especies en seis familias ([Apéndice 1](#)). La densidad de juveniles difirió significativamente entre condiciones del bosque (Kruskal-Wallis $H_{(3,58)} = 15.63$; $P < 0.001$; [Figura 5A](#)). La comparación múltiple de rangos medios reveló que la mediana de la densidad de juveniles fue significativamente mayor en el bosque no quemado (100 juveniles/ha) en comparación con la densidad registrada en la severidad de incendio baja (20 juveniles/ha) y alta (0 juveniles/ha); en la severidad media se registraron 40 juve-

nils/ha; la densidad en la severidad media fue estadísticamente similar a lo registrado en el bosque no quemado y en la severidad baja y alta de incendio ([Tabla S5](#)).

Regeneración post-incendio. En el bosque no quemado y en los tres niveles de severidad de incendio se registraron en total 2,273 plántulas de ocho especies en siete familias ([Apéndice 1](#)). El 98 % de las plántulas fueron de Pinaceae. La mediana de la densidad de plántulas difirió estadísticamente por efecto de la condición del bosque (Kruskal-Wallis $H_{(3,58)} = 38.16$; $P < 0.001$; [Figura 5B](#)). La comparación múltiple reveló un reclutamiento significativamente mayor en la severidad baja (2,461 plántulas/ha) y media (1,641 plántulas/ha) de incendio, en comparación con el reclutamiento en el bosque no quemado (0 plántulas/ha). El reclutamiento en la severidad alta (508 plántulas/ha) fue estadísticamente similar al registrado en la severidad media.

En el bosque no quemado y en los tres niveles de severidad de incendio se registraron en total 2,130 rebrotes pertenecientes a siete especies en seis familias ([Apéndice 1](#)). La densidad de rebrotes fue estadísticamente diferente por efecto de la condición del bosque (Kruskal-Wallis $H_{(3,58)} = 20.32$; $P < 0.001$; [Figura 5C](#)). La comparación múltiple reveló que la mediana de rebrotes registrada en el bosque no quemado (0 rebrotes/ha) fue estadísticamente similar a la registrada en la severidad baja (180 rebrotes/ha). La densidad de rebrotes fue casi del doble en la severidad alta (960 rebrotes/ha) en comparación con la densidad registrada en la severidad media de incendio (500 rebrotes/ha). La densidad de rebrotes fue estadísticamente similar en los tres niveles de severidad ([Figura 5C](#)).

Composición. EL PERMANOVA para las leñosas de todos los estados ontogenéticos (*i.e.*, plántulas, juveniles y adultos) reveló diferencias en la composición por efecto de la condición del bosque (Pseudo- $F = 17.47$; $P < 0.001$; [Figura 6](#)). La mayor similitud en composición, que fue donde se detectó la menor distancia entre condiciones, se registró entre el bosque no quemado y la severidad baja (83.12), mientras que la similitud del bosque no quemado con la severidad media y alta fue de 92.86 y 92.15, respectivamente. La composición de leñosas en el bosque no quemado difirió de la composición registrada en los tres niveles de severidad de incendio. La composición de leñosas en la severidad media fue estadísticamente similar a la composición registrada en la severidad de incendio baja y alta; la composición de la severidad baja y alta difirió significativamente.

Efecto de la topografía. El Análisis de Componentes Principales (ACP) para la altitud, pendiente y exposición reveló que los dos primeros ejes explicaron el 75.4 % de la variación en las variables topográficas para las 58 parcelas. El eje 1 explicó el 41.09 % de la varianza y el eje 2 explicó el 34.26 % de la varianza ([Figura S4](#)). El eje 1 del ACP estuvo correlacionado negativamente con la pendiente (-0.80) y esta variable explicó el 52 % de la varianza de este eje; también, el eje 1 estuvo correlacionado positivamente con la altitud (0.22) y esta variable explicó el 4 % de la varianza en este eje. El eje 2 del ACP estuvo correlacionado positivamente con la altitud (0.93) y esta variable explicó el 84 % de la varianza en este eje. También, el eje 2 estuvo correlacionado negativamente con la pendiente (-0.11) y esta variable explicó el 1 % de la varianza de este eje. En el eje 1, la pendiente aumenta hacia la izquierda; en el eje 2, la altitud aumenta hacia la derecha ([Figura S4](#)).

Los valores del Eje 1 del ACP de las variables topográficas explicaron el área basal de los árboles vivos ([Figura S5A](#)) y el área basal ([Figura S5B](#)) y el DAP ([Figura S5C](#)) de los árboles muertos en las 58 parcelas. Además, los valores del Eje 2 del ACP de las variables topográficas explicaron la densidad ([Figura S5D](#)) y el área basal ([Figura S5E](#)) de los árboles vivos, el área basal ([Figura S5F](#)) y el DAP ([Figura S5G](#)) de los árboles muertos y la densidad de juveniles de la regeneración de avanzada ([Figura S5H](#); [Tabla S6](#)).

Discusión

El objetivo de este estudio fue evaluar el efecto de la severidad de incendio sobre la estructura y regeneración del bosque tropical de pino. Los sitios que experimentaron una severidad media de incendio mostraron el más alto potencial de regeneración debido a la abundancia de pinos juveniles que sobrevivieron al incendio y que potencialmente

tendrán altas tasas de crecimiento gracias al espacio liberado por el fuego; en esta severidad también se registró mayor abundancia de plántulas, apoyando la hipótesis de la perturbación intermedia. Por otra parte, en las áreas que experimentaron alta severidad de incendio se registró un aumento de rebrotes. Además, a mayor altitud hubo mayor densidad de árboles vivos y de juveniles mientras que a mayor pendiente se registró mayor área basal de árboles muertos.

Estructura del bosque post-incendio. Como se esperaba, el incendio en el bosque tropical de pino provocó una disminución en la densidad, el área basal y la cobertura forestal con respecto al bosque no quemado. Para bosques templados de coníferas de Estados Unidos de América (EUA) se ha reportado una reducción en los parámetros de

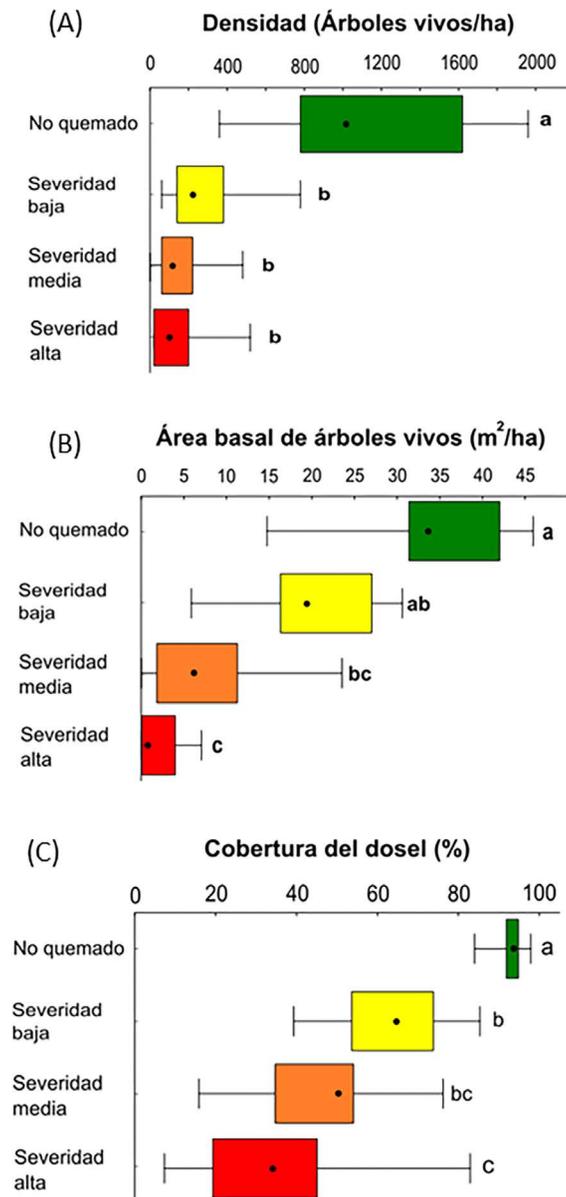


Figura 4. Variables estructurales en un bosque no quemado y en tres niveles de severidad de incendio en el bosque de pino de El Fresno, Cuernavaca, Morelos, México. (A) Densidad de árboles ($DAP \geq 2.5$ cm); (B) Área Basal; (C) Cobertura del dosel. Los límites de los rectángulos indican los percentiles 25 y 75, los puntos indican la mediana y las líneas horizontales indican los límites de distribución superior e inferior. Letras diferentes indican diferencias significativas ($P < 0.05$) evaluadas con comparación múltiple de rangos medios.

la estructura del bosque desde el primer año después de un incendio (Keyser *et al.* 2008) y hasta 15 años después (Rother & Veblen 2016, Stoddard *et al.* 2018). También, en un bosque de pino en Nuevo León, México, la reducción del área basal y la cobertura fue evidente aún después de 19 años del incendio (López-Martínez *et al.* 2017). La reconstrucción de la estructura del bosque antes del incendio reveló que la densidad de árboles era similar a la registrada en el bosque no quemado, lo que indica que la disminución en la densidad que se registró se debe principalmente al incendio. Los efectos de un incendio en la estructura del bosque pueden ser visibles hasta después de casi dos décadas del evento de perturbación.

Como se esperaba, el aumento en la severidad de incendio magnificó la reducción del área basal y la cobertura forestal mientras que la densidad de árboles fue similar en los tres niveles de severidad. Resultados similares han sido reportados para un bosque de pino en Nuevo León, México (Ávila-Flores *et al.* 2012), donde el aumento en la severidad de incendio reveló una mayor disminución en el área basal mientras que no se detectó un efecto en la densidad de árboles después de 13 años del incendio. Por otra parte, en un bosque de pino de Dakota del Sur, EUA, el aumento en la severidad de incendio si reveló una mayor disminución en la densidad de árboles desde el primero y hasta el quinto año después del incendio, sobre todo en contraste con la alta severidad de incendio, donde todos los árboles murieron (Keyser *et al.* 2008). La reconstrucción del bosque antes del incendio reveló que la densidad y el DAP eran similares en los tres niveles de severidad por lo que se puede concluir que en este estudio, el cambio en estos atributos de la estructura del bosque fue consecuencia de la severidad del incendio y no de una heterogeneidad preexistente. Por otra parte, la reconstrucción también reveló que el área basal fue menor en los sitios que experimentaron severidad media y alta de incendio en comparación con el bosque no quemado, lo que se discute más abajo en relación con la topografía.

Regeneración de avanzada. De acuerdo con nuestra predicción, el incendio disminuyó la densidad de juveniles de la regeneración de avanzada en comparación con el bosque no quemado. Contrario a nuestra predicción, el aumento en la severidad de incendio no disminuyó la densidad de juveniles. La regeneración de avanzada corresponde a los individuos que se reclutaron en eventos de perturbación anteriores y que aún no alcanzan la altura del dosel (Martínez-Ramos & Soto-Castro 1993). Una alta densidad de juveniles de regeneración de avanzada predice un alto potencial de regeneración natural pero también puede aumentar el riesgo de incendios debido a la continuidad de combustibles horizontales y verticales (Pollet & Omi 2002, Spies *et al.* 2006). Debido al tamaño de estos individuos (< 2.5 cm DAP, > 1.3 m altura), no fue posible reconstruir la estructura de esta comunidad antes del incendio, por lo que en este caso, se desconoce el efecto de la densidad de juveniles en la severidad de incendio. Los juveniles tienen diámetros menores y cortezas delgadas por lo que el calor afecta al cambium; además, debido a su menor altura, sus copas son alcanzadas fácilmente por las llamas, lo que aumenta su mortalidad (Lentile *et al.* 2006). En este estudio, la densidad de juveniles presentó una variabilidad de 0 a 700 juveniles/ha en el bosque no quemado y de 0 a 235 juveniles/ha en la severidad media de incendio. Esta variabilidad puede estar relacionada al rápido crecimiento de plántulas; por ejemplo, en un bosque boreal de pino en Noruega se encontró que la tasa de crecimiento de los árboles sobrevivientes después de los incendios aumentó debido a la disminución en la competencia (Blanck *et al.* 2013). La pérdida de juveniles debido a los incendios puede retrasar la recuperación del bosque, pero en la severidad media de incendio, los juveniles sobrevivientes y las plántulas que crecieron rápidamente después del incendio aumentaron el potencial de regeneración.

Regeneración post-incendio. Acorde con la hipótesis planteada, el incendio favoreció el establecimiento de plántulas en comparación con el bosque no quemado mientras que la severidad de incendio redujo el reclutamiento. En estos bosques, el mantenimiento de la biodiversidad es posible gracias a los incendios que liberan espacio, nutrientes y luz para la regeneración del arbolado (Rodríguez-Trejo & Fulé, 2003, González-Tagle *et al.* 2008). Por ejemplo, un metaanálisis que incluyó 33 estudios mostró que una capa gruesa de hojarasca puede disminuir la germinación (Wang *et al.* 2022), aunque este efecto depende de la fuente de la hojarasca y las especies que se ponen a germinar (Camacho-Cruz *et al.* 2000). En el paraje de El Fresno se registró que el grosor de la hojarasca era 13 veces más bajo

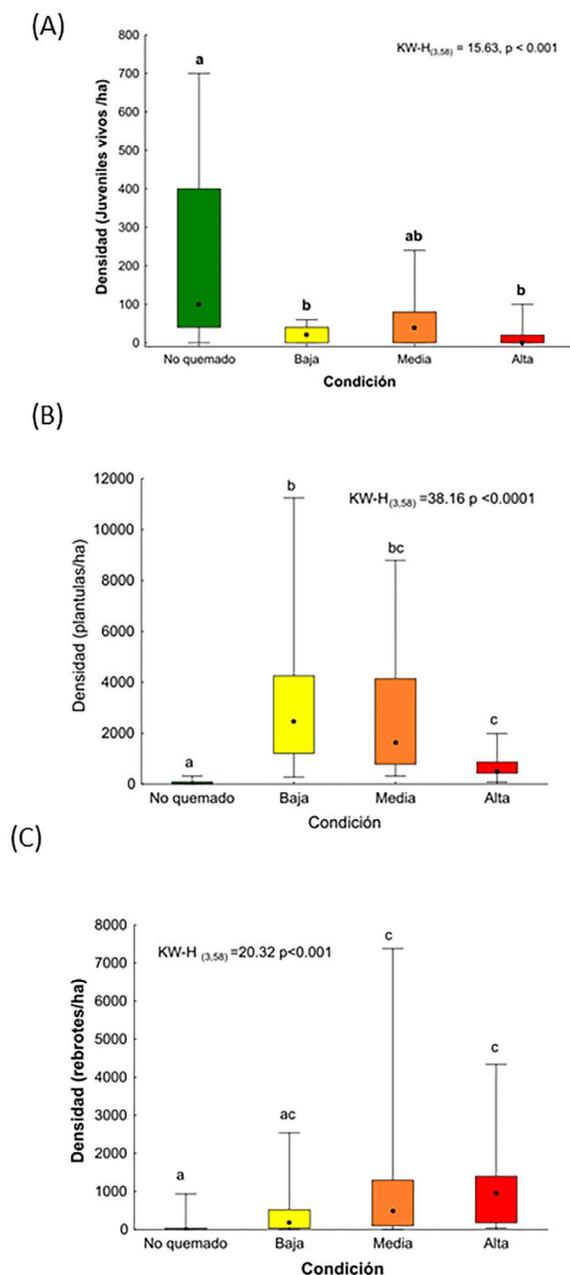


Figura 5. (A) Densidad de juveniles (DAP < 2.5 cm y > 1.3 m de altura), (B) densidad de plántulas y (C) densidad de rebrotes en un bosque no quemado y tres niveles de severidad de incendio (baja, media y alta) en el bosque de pino de El Fresno, Cuernavaca, Morelos, México. Los límites de los rectángulos indican los percentiles 25 y 75, los puntos indican la mediana y las líneas verticales indican los límites de distribución.

en la severidad alta y 4 veces más bajo en la severidad media de incendio en comparación con el bosque no quemado, mientras que en baja severidad se detectó un grosor de la hojarasca similar al del bosque no quemado (León-Carvajal 2021). Los incendios, al quemar la hojarasca y provocar la muerte de parte del arbolado favorecen la germinación de semillas para comenzar el proceso de regeneración natural.

Los incendios favorecen la dispersión de semillas de pino. Los conos serótimos, que representan el banco de semillas aéreo en estos bosques, requieren del calor para dispersar las semillas (Jardel-Peláez *et al.* 2014). En este estudio, más del 97 % de las plántulas registradas fueron de *Pinus pringlei* (Pinaceae), que tiene conos serótimos y reclutó

en todas las severidades de incendio. La mayor abundancia de reclutas se registró en la severidad media ([Apéndice 1](#)), aunque con alta variación. Esto coincide con lo registrado en tres bosques de coníferas en México, donde se encontró que la mayor abundancia de pinos se registró en áreas que experimentaron severidad media de incendio, principalmente en la Sierra de Quila, Jalisco (Flores-Rodríguez *et al.* 2021). Una mayor abundancia de reclutas en la severidad media apoya la hipótesis de la perturbación intermedia (Grime 1973, Connell 1978). Por otra parte, en la severidad alta se registraron cuatro veces menos plántulas de pino en comparación con la severidad media. Esto coincide con un estudio en España que incluyó matorrales, bosque de encino y bosque de pino, donde se encontró que tres años después de un incendio, aun no se recuperaba la biomasa de especies reclutadoras en la alta severidad de incendio (Fernández-Guisuraga *et al.* 2022). También, en bosques templados de coníferas en California, EUA ha sido registrado, hasta nueve años después, un bajo reclutamiento en áreas que experimentaron alta severidad de incendio (Crotteau *et al.* 2013). Por otra parte, especies sucesionales tempranas que son reclutadoras, pueden compensar por el bajo reclutamiento de pinos gracias a su alta capacidad de establecerse en áreas abiertas y su rápido crecimiento (Connell & Slatyer 1977). Por ejemplo *Salix paradoxa* Kunth (Salicaceae), considerada sucesional temprana (Rodríguez-García 2002), reclutó más plántulas en la severidad alta de incendio. En estos bosques, el pino es la reclutadora más importante y una menor densidad de plántulas en la alta severidad de incendio se ha relacionado con (i) la eliminación del banco aéreo de semillas debido a que el fuego alcanza las copas (Keyser *et al.* 2008, Vega *et al.* 2008, Otto *et al.* 2010), (ii) la depredación de semillas por roedores (Broncano *et al.* 2008), y (iii) la proliferación rápida de pastos y herbáceas en el sotobosque que impide el crecimiento de las plántulas (Bonnet *et al.* 2005). En las áreas que experimentaron severidad media de incendio se registró la mayor abundancia de reclutas mientras que factores bióticos y abióticos en la alta severidad de incendio están retrasando la regeneración por plántula.

El incendio favoreció a las especies rebrotadoras en la media y alta severidad de incendio en comparación con el bosque no quemado; contrario a lo esperado, la densidad de rebrotes fue similar en todos los niveles de severidad de incendio. En el estudio en España antes mencionado, se encontraron resultados similares: tres años después de un incendio, la biomasa de especies rebrotadoras fue similar en los tres niveles de severidad de incendio (Fernández-Guisuraga *et al.* 2022). Una revisión del tema mostró que la biomasa de rebrotes después de un incendio está más relacionada a la composición del bosque en términos de la frecuencia de especies reclutadoras o rebrotadoras que a la severidad de incendio (Keeley 2009). En este estudio, más del 50% de todos los rebrotes registrados fueron de dos especies de encinos pero también se registraron rebrotes de otras cuatro especies: de ellas, destaca *Annona cherimola* Mill. (Annonaceae) que sólo tuvo rebrotes en la alta severidad de incendio y cuya capacidad rebrotadora se ha registrado en condiciones de laboratorio (Higuchi *et al.* 1999). La capacidad de varias especies de encinos y de *Arbutus xalapensis* (Ericaceae) de rebrotar, ya ha sido registrada para varios tipos de vegetación en América y Europa: en México se ha registrado en el bosque tropical mixto (Bravo-Juárez *et al.* 2012) y en el bosque templado mixto (Alanís-Rodríguez *et al.* 2008), en Estados Unidos se ha registrado en el bosque de encinos (Fry 2008) y el bosque mixto (Nemens *et al.* 2018), mientras que en Portugal y en España se ha registrado en el bosque de encino (Moreira *et al.* 2009, Pausas 1997). Por otra parte, la capacidad de rebrotar en respuesta al corte y a los incendios se ha registrado para varias especies del género *Mimosa* (Camargo-Ricalde & Grether 1998). Finalmente, para *Ternstroemia lineata* DC. (Theaceae), la literatura sólo menciona su regeneración por plántula (Camacho-Cruz *et al.* 2000) mientras en este estudio se registró una gran cantidad de rebrotes en la severidad media. Tomando en cuenta todas las especies, la densidad de rebrotes fue similar en todos los niveles de severidad, pero los encinos fueron los más beneficiados por el incendio.

Composición. De acuerdo con la predicción establecida, el incendio en el bosque tropical de pino cambió la composición, con respecto al bosque no quemado, de la comunidad de leñosas de todos los estados ontogenéticos (*i.e.*, adultos, juveniles y plántulas). Además, la composición difirió entre la baja y la alta severidad de incendio: los sitios que experimentaron baja severidad de incendio son los que más se parecen al bosque no quemado. La composición de leñosas se puede modificar después de un incendio debido a: (i) la alta mortalidad de árboles adultos y juveniles, (ii) el establecimiento de otras especies en los nuevos microhábitats (Burkle *et al.* 2015) y (iii) el cambio en la fre-

cuencia de las especies debido a su estrategia de regeneración (Reilly *et al.* 2006). Sobre el primer proceso, en este estudio se registró una densidad similar de árboles muertos en las tres severidades de incendio; todas las especies perdieron individuos, pero aquellas especies que eran poco abundantes fueron las más afectadas. Por ejemplo, en el bosque no quemado se registraron pocos individuos de *Clethra mexicana* DC. y *Fraxinus uhdei* (Wenz.) Lingelsh. De *C. mexicana*, se registró un adulto muerto en áreas de baja severidad de incendio (*datos no publicados*) mientras que de *F. uhdei* no se encontraron árboles vivos, ni indicios de regeneración de estas especies en las áreas incendiadas ([Apéndice 1](#), celdas en amarillo). Sobre el segundo proceso, las plántulas de *Salix paradoxa* solo se registraron en el bosque incendiado, por lo que se puede considerar que su regeneración depende del evento de incendio. Sobre el tercer proceso, la mayoría de las leñosas registradas aumentó su frecuencia con el incendio (9 especies; [Apéndice 1](#), celdas en verde) mientras que la frecuencia de *P. pringlei*, *T. lineata*, *M. galeottii* y *A. xalapensis* disminuyó en alta severidad de incendio. De estas especies destaca la reclutadora *P. pringlei*; el número de plántulas de *P. pringlei* disminuyó dos órdenes de magnitud en la alta severidad (24 plántulas) en comparación con la media severidad de incendio (1044 plántulas). En contraste, los dos encinos aumentaron su abundancia de rebrotes entre 22 (*Q. castanea*) y 45 veces (*Q. candicans*) en la alta severidad en comparación con la baja severidad de incendio ([Apéndice 1](#)). En conclusión, la composición de leñosas cambió con el incendio debido a: (i) la mortalidad de especies que se encontraban en baja densidad (dos especies), (ii) el establecimiento de especies que solo se regeneraron en el bosque no quemado (una especie) y (iii) el aumento en la frecuencia de las especies debido a su estrategia de regeneración: más plántulas en la severidad media y más rebrotes en la severidad alta.

Topografía. Como se esperaba, la topografía tuvo un efecto en la estructura y regeneración del bosque. Los análisis revelaron que a mayor altitud hubo mayor densidad y DAP de árboles vivos y también mayor densidad de juveniles. Estos resultados coinciden con lo encontrado en el bosque de coníferas de Durango, México y en el de Hayfork, California, Estados Unidos donde en sitios con mayor altitud y exposición norte, se registró un mayor intervalo de retorno de fuego debido a condiciones más frías y con menor producción de biomasa (Fulé & Covington 1999, Taylor & Skinner 2003). Además, en este estudio se registró mayor área basal de árboles muertos en sitios con mayor pendiente, lo que coincide con registros de incendios de mayor intensidad en pendientes pronunciadas (Fulé & Covington 1999). Finalmente, en un bosque de coníferas en Colorado, Estados Unidos se encontró que en sitios más secos debido a la exposición sur y lejos de la fuente de semillas, el reclutamiento de plántulas es menor (Rother & Veblen 2016). Los sitios con cierta humedad para producir combustible pero suficientemente secos para que esta se queme, favorecen los incendios, que además, se propagaran más rápido en pendientes pronunciadas.

Implicaciones para la conservación y restauración del bosque tropical de pino. Debido a los incendios en los 90's que resultaron en desastres naturales y pérdidas humanas, se buscó suprimir este factor de perturbación natural en los bosques dependientes del fuego (Cochrane 2009). La supresión de los incendios puede detener los procesos de regeneración del arbolado, cambiar la composición del bosque, disminuir su biodiversidad y a largo plazo provocar incendios de alta severidad debido a la acumulación de combustibles (Sáenz-Ceja & Pérez-Salicrup 2019). Además, la sinergia entre dos disturbios, por ejemplo, cuando aumentan los incendios en sitios asolados por huracanes, puede provocar que los procesos naturales de recuperación ya no se lleven a cabo (Buma 2015, Kleinman *et al.* 2019). Actualmente, se ha buscado un manejo integrado del fuego y favorecer la recuperación de este proceso para asegurar la conservación de los ecosistemas dependientes del fuego (Cochrane 2009, Pérez-Salicrup *et al.* 2016, CONAFOR 2021). Después de un evento de incendio, se desea la recuperación del ecosistema, lo que es posible realizar mediante acciones de restauración ecológica, que son aquellas encaminadas a la recuperación de un ecosistema que ha sido dañado o destruido (Gann *et al.* 2019). A continuación, de acuerdo con la guía internacional en materia de restauración (Martínez-Garza *et al.* 2021), se proponen los pasos para planear proyectos de restauración ecológica haciendo énfasis en la perturbación ocasionada por fuego en el bosque tropical de pino ([Tabla S7](#)):

1. Incluir a todos los actores clave.- Dado que la supresión de fuego se debe a políticas públicas, al enlistar los actores claves, van primero los dueños de la tierra y los actores de gobierno federal, estatal y municipal; la inclusión de los académicos y las organizaciones no gubernamentales, también es fundamental (Pérez-Salicrup *et al.* 2016).

2. Justificar la restauración.- Aquí se incluyen las metas establecidas por los actores clave y el establecimiento del área geográfica a intervenir delimitando las áreas de conservación y aprovechamiento para disminuir las amenazas al ecosistema (ver [vi]. Evaluación del contexto).

3. Describir las condiciones iniciales y evaluar el potencial de regeneración natural.- (Tabla S7, en amarillo). La evaluación de las amenazas a la integridad del ecosistema se considera en la línea base de la descripción socio ecológica (renglón 1). Por ejemplo, los remanentes de madera después de actividades de extracción aumentan la ocurrencia de incendios de alta severidad (Buma 2015). En la planeación se debe incluir el establecimiento de los niveles de severidad del incendio mediante imágenes satelitales (renglón 7) seguido de una comprobación en campo con variables ecológicas (renglón 2). Para predecir el potencial de regeneración natural se pueden medir las variables usadas en la línea base (Tabla S7, *Potencial de regeneración*, en naranja): Por ejemplo, en sitios alejados de la fuente de semillas (*i.e.*, bosque contiguo, renglón 7), aquellos con menor elevación, mayor pendiente y más secos debido a la exposición, habrá un menor potencial de regeneración (Rother & Veblen 2016; renglón 3). Por otra parte, la composición de especies predice también el potencial de regeneración (renglón 2; ver [v]. Asignación del ecosistema de referencia), lo que también está asociado al régimen histórico de incendios. Solo cuando el potencial de regeneración es muy bajo o hay alto riesgo de erosión, se sugiere establecer plantaciones de especies nativas (Gann *et al.* 2019). Cuando el reclutamiento y el rebrote son altos, las acciones de reforestación aumentan las probabilidades de incendio debido al incremento de combustibles; así, se sugiere disminuir la densidad de juveniles y realizar quemadas controladas como acciones de manejo integral de fuego (Pollet & Omi 2002, Kaufmann *et al.* 2003).

4. Objetivos.- (Tabla S7, en azul). La meta primordial de la restauración es detener la fuente de perturbación, incluyendo la extracción de recursos (renglón 1), ya que en muchos casos, detener la perturbación permite que el ecosistema se recupere de forma natural (Chazdon & Guariguata 2016). La extracción de recursos puede disminuir la capacidad del bosque para continuar con su proceso de regeneración; por ejemplo, *Salix paradoxa* es utilizada por los

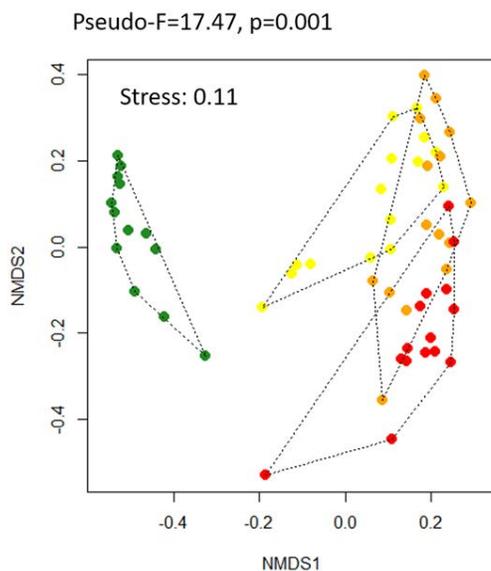


Figura 6. Escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) de la composición de árboles de todos los estados ontogenéticos en (●) un bosque no quemado y áreas que experimentaron (●) severidad baja, (●) media y (●) alta de incendio en el bosque de pino de El Fresno, Cuernavaca, Morelos, México.

pobladores para hacer cajas (*huacales*; Rodríguez-García 2002) y la madera de *T. lineata* y sus flores son extraídas (*i.e.*, tila; Marshall & Newton 2003). La extracción de estas dos especies sucesionales tempranas puede detener el proceso de regeneración del bosque. Por otra parte, excluir el fuego en los primeros dos años después de un incendio permite el crecimiento de las plántulas de pino para que puedan tolerar los incendios, lo que podría favorecerse en lugar de establecer plantaciones de esta especie (Rodríguez-Trejo 2001). Cuando se tiene como objetivo la recuperación del hábitat, deben vigilarse las condiciones abióticas (renglón 3), bióticas (renglón 5) y las del movimiento de plantas y animales en el paisaje (renglón 7); en este objetivo también se puede incluir la recuperación de las interacciones entre plantas y animales (*i.e.*, función del ecosistema; renglón 4; Aerts & Honnay 2011). También, dentro de los objetivos sociales se encuentra la recuperación de los *beneficios de la naturaleza para las personas* (antes llamados servicios ecosistémicos; Díaz *et al.* 2015); estos beneficios también están conectados a la recuperación del hábitat (renglón 3 y 7) y a la función del ecosistema (renglón 6). Por último, la restauración del proceso de fuego es un objetivo ambicioso porque se requiere de un conocimiento detallado del régimen histórico de incendios del ecosistema original (renglón 2), del ordenamiento del territorio para que los sitios no estén cercanos a áreas urbanizadas (renglón 7) y de acciones de manejo intensivo, como las quemas prescritas y los aclareos.

5. Designación del ecosistema de referencia.- Designar el ecosistema de referencia permite evaluar si los objetivos de la restauración se están cumpliendo y es necesario para: (i) hacer predicciones sobre los cambios en la composición del bosque, (ii) proponer la recuperación del régimen histórico de incendios (renglón 3) y (iii) seleccionar especies para introducir en diferentes etapas sucesionales (renglón 6). Para conocer el régimen histórico de incendios se puede recurrir, por ejemplo, a evaluaciones dendrocronológicas, paleoecológicas o cartográficas (Sáenz-Ceja & Pérez-Salicrup 2019). El conocimiento generado en los bosques templados es útil porque hay especies y procesos que se comparten con los bosques tropicales, pero la diferencia en las condiciones abióticas (*i.e.*, como temperatura y humedad) y el efecto de los ciclos de El Niño-Oscilación del Sur a diferentes latitudes, hace imprescindible el estudio particular de los bosques tropicales (Cochrane 2009).

6. Evaluación del contexto y atributo 7 del Ecosistema de Referencia (Intercambio).- Mediante la asignación de niveles de severidad de incendio se pueden priorizar los sitios a restaurar, ya que usualmente solo los que experimentaron alta severidad de incendio, requerirán de intervención. También, se deben asignar áreas de conservación, alejadas de la urbanización. En las áreas asignadas para aprovechamiento, hay más probabilidad de incendio por lo que se sugieren acciones de monitoreo y de supresión de incendios (*i.e.*, brechas cortafuego).

7. Planes, cronogramas, presupuestos.- La evaluación nacional de proyectos de restauración de 1979 a 2017 mostró que la mayoría tenía un plan financiero enfocado a la ejecución (> 80 %) y muy poco a la planeación (ca. 40 %; Méndez-Toribio *et al.* 2018). En México, el actual Programa de Manejo del Fuego 2020-2024 (<https://idefor.cnf.gob.mx/documents/829/download>), establece acciones para disminuir la alteración de los regímenes históricos de incendios. Además, las acciones de emergencia de este programa tienen presupuestos bien establecidos mientras que las estrategias y líneas de acción de este programa, no lo tienen. Por ejemplo, el financiamiento para el monitoreo de las camas de combustible en los bosques propensos a incendios debe estar considerado como un recurso de prevención de incendios mientras que el financiamiento para evaluar el potencial de regeneración debe formar parte del presupuesto de planeación de la restauración.

8. Protocolos de monitoreo.- El monitoreo nos permite evaluar si las metas y objetivos se están alcanzando y la necesidad de acciones de manejo adaptativo, que se refiere al cambio en algún tratamiento debido a resultados inesperados (Gann *et al.* 2019). Entre las variables a medir se sugiere: (i) el monitoreo de la continua mortalidad de árboles adultos que puede afectar el reclutamiento (Stoddard *et al.* 2018, Keyser *et al.* 2008) y el establecimiento de helechos (ver abajo); (ii) cambios en la composición de leñosas; por ejemplo, los rebrotes de encinos pueden evitar la regeneración de los pinos (p.ej., Barton & Poulos 2018). En el caso de los bosques mixtos, se espera que la existencia de parches con pinos y otros con encinos incrementen la heterogeneidad y la resiliencia del bosque (Ramia-

dantsoa *et al.* 2023); (iii) monitoreo de especies invasoras que pueden detener la sucesión natural como los helechos *Pteridium aquilinum* (Gliessman & Muller 1978) o *P. arachnoideum* (de Jesus-Jatoba *et al.* 2016).

9. Protección y mantenimiento a corto, mediano y largo plazo.- La protección de las áreas asignadas a conservación debe incluir la exclusión de las actividades de extracción. El mantenimiento puede incluir (i) quemas prescritas, (ii) aclareo de juveniles y/o (iii) el manejo de especies invasoras.

10. Seguimiento de un sitio no tratado.- Se sugiere incluir un sitio sin intervención. En todo proyecto de restauración se deben establecer réplicas de tratamientos contrastantes, lo que es llamado *Restauración Experimental Sistémica* (sensu Howe & Martínez-Garza 2014).- Tratar cualquier proyecto de restauración como si fuera un experimento, permite obtener información relevante del éxito de la intervención; además, las réplicas de tratamientos contrastantes resultan en áreas heterogéneas, más parecidas a las comunidades naturales. Por otra parte, dejar áreas sin quemas prescritas y/o aclareo, puede aumentar el riesgo de incendio, sobre todo si están cerca de áreas urbanizadas; ahí el uso de brechas cortafuego es vital para delimitar las áreas de conservación y las de aprovechamiento; esta delimitación debe ser el resultado de un análisis de priorización (ver vii. Evaluación del contexto).

Este estudio mostró que la severidad media de incendio favoreció una mayor regeneración, apoyando la hipótesis de la perturbación intermedia mientras que la alta severidad de incendio favoreció un aumento de rebrotes. Además, las variables topográficas fueron útiles para predecir la estructura y la regeneración: a mayor altitud hubo mayor densidad de árboles vivos y de juveniles mientras que a mayor pendiente hubo una mayor área basal de árboles muertos. Siguiendo el conocimiento actual en materia de ecología del fuego, se puede concluir que después de un incendio no siempre es recomendable establecer plantaciones para favorecer la restauración del bosque. Antes de tomar una decisión sobre las acciones de restauración necesarias, se debe evaluar la severidad del incendio y la capacidad de regeneración natural. Por último, resulta imprescindible para la conservación del bosque que se evalúe la frecuencia histórica de incendios, la sinergia con otras fuentes de perturbación natural o antropogénica y la ordenación del territorio para establecer áreas de aprovechamiento y de conservación. Esta información permitirá decidir donde realizar quemas controladas, aclareos y/o plantaciones de restauración para asegurar el mantenimiento de este ecosistema tropical a largo plazo.

Material Suplementario

El material suplementario de este artículo puede ser consultado aquí: <https://doi.org/10.17129/botsci.3411>

Agradecimientos

Agradecemos los comentarios y sugerencias de Pedro Álvarez Icaza, Mariana Tarín Toledo, Marines de la Peña Domené, Valentino Sorani, dos personas revisoras anónimas y Numa Pavón, Editora de sección. Agradecemos al Comisariado ejidal de Santa María Ahuacatlán y especialmente al Sr. Margarito Farías. La Gerencia estatal de CONAFOR y la Subdirección de redes de medición y sistemas de CONAGUA del estado de Morelos, proporcionaron bases de datos. Agradecemos a Luz María Ayestarán por su apoyo en el trabajo de campo, a Gabriel Flores por la determinación de ejemplares botánicos y a Edith Rivas por el apoyo con los análisis estadísticos.

Literatura citada

Aerts R, Honnay O. 2011. Forest restoration, biodiversity and ecosystem functioning. *BMC Ecology* **11**: 29. <https://doi.org/10.1186/1472-6785-11-29>
Agee JK. 1996. *Fire ecology of Pacific Northwest forests*. Island press, Washington, DC, USA. ISBN:1559632305

- Alanís-Rodríguez E, Jiménez-Pérez J, Espinoza-Vizcarra D, Jurado-Ybarra E, Aguirre-Calderón OA, González-Tagle MA. 2008. Evaluación del estrato arbóreo en un área restaurada post-incendio en el Parque Ecológico Chipinque, México. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* **14**: 113-118.
- Anderson MJ. 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology* **26**: 32-46. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2001.01070.pp.x>
- Ávila-Flores D, González-Tagle M, Jiménez-Pérez J, Aguirre-Calderón O, Treviño-Garza E, Vargas-Larreta B. 2012. Estructura de rodales de *Pinus hartwegii* afectados por incendios utilizando parámetros de vecindad en la Sierra Madre Oriental, México. *Tropical and Subtropical Agroecosystems* **15**: 377-387.
- Barton AM, Poulos HM. 2018. Pine vs. oaks revisited: Conversion of Madrean pine-oak forest to oak shrubland after high-severity wildfire in the Sky Islands of Arizona. *Forest Ecology and Management* **414**: 28-40. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.02.011>
- Blanck Y-L, Rolstad J, Storaunet KO. 2013. Low-to moderate-severity historical fires promoted high tree growth in a boreal Scots pine forest of Norway. *Scandinavian Journal of Forest Research* **28**: 126-135. <https://doi.org/10.1080/02827581.2012.706635>
- Bonnet VH, Schoettle AW, Shepperd WD. 2005. Postfire environmental conditions influence the spatial pattern of regeneration for *Pinus ponderosa*. *Canadian Journal of Forest Research* **35**: 37-47. <https://doi.org/10.1139/x04-157>
- Bravo-Juárez JE, Rodríguez-Trejo DA, Myers RL. 2012. Fire tolerance of three tree species in pine-oak forests of Chignahuapan, Puebla, Mexico. *International Journal of Wildland Fire* **21**: 873-881. <https://doi.org/10.1071/WF11134>
- Broncano MJ, Rodrigo A, Retana J. 2008. Post-dispersal seed predation in *Pinus halepensis* and consequences on seedling establishment after fire. *International Journal of Wildland Fire* **17**: 407-414. <https://doi.org/10.1071/WF07095>
- Buma B. 2015. Disturbance interactions: characterization, prediction, and the potential for cascading effects. *Ecosphere* **6**: 70. <https://doi.org/10.1890/ES15-00058.1>
- Burkle LA, Myers JA, Belote RT. 2015. Wildfire disturbance and productivity as drivers of plant species diversity across spatial scales. *Ecosphere* **6**: 202. <https://doi.org/10.1890/ES15-00438.1>
- Camacho-Cruz A, Gonzalez-Espinosa M, Wolf JHD, De Jong BHJ. 2000. Germination and survival of tree species in disturbed forests of the highlands of Chiapas, Mexico. *Canadian Journal of Botany* **78**: 1309-1318. <https://doi.org/10.1139/b00-103>
- Camargo-Ricalde SL, Grether R. 1998. Germinación, dispersión y establecimiento de plántulas de *Mimosa tenuiflora* (Leguminosae) en México. *Revista de Biología Tropical* **46**: 543-554.
- Cerano-Paredes J, Villanueva-Díaz J, Cervantes-Martínez R, Fulé PZ, Yocom L, Esquivel-Arriaga G, Jardel-Peláez EJ. 2015. Historia de incendios en un bosque de pino de la Sierra de Manantlán, Jalisco, México. *Bosque* **36**: 41-52. <https://doi.org/10.4067/S0717-92002015000100005>
- Challenger A, Soberón J. 2008. Los ecosistemas terrestres. In: *Capital Natural de México, Vol. I: Conocimiento Actual de la Biodiversidad*. Mexico: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, pp. 87-108. ISBN: 978-607-7607-02-1
- Chazdon RL, Guariguata MR. 2016. Natural regeneration as a tool for large-scale forest restoration in the tropics: prospects and challenges. *Biotropica* **48**: 716-730. <https://doi.org/10.1111/btp.12381>
- Cochrane MA. 2009. *Tropical fire ecology: climate change, land use, and ecosystem dynamics*. Springer, Chichester, UK. ISBN:3540773800
- CONAFOR [Comisión Nacional Forestal]. 2021. Programa Estatal de Manejo del Fuego 2021. Morelos. Morelos, México: Comisión Nacional Forestal, Secretaría de Desarrollo Sustentable, Protección Civil Morelos y Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. <https://sustentable.morelos.gob.mx/ceeca/pemf> (accessed May 24, 2023).
- Connell JH. 1978. Diversity in Tropical Rain Forests and Coral Reefs. *Science* **199**: 1302-1310. <https://doi.org/10.1126/science.199.4335.1302>

- Connell JH, Slatyer RO. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist* **111**: 1119-1144. <https://www.jstor.org/stable/2460259>
- Crotteau JS, Morgan Varner J, Ritchie MW. 2013. Post-fire regeneration across a fire severity gradient in the southern Cascades. *Forest Ecology and Management* **287**: 103-112. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.09.022>
- de Jesus Jatoba L, Varela RM, González Molinillo JM Ud Din Z, Juliano Gualtieri SC, Rodrigues-Filho E, Macías FA. 2016. Allelopathy of Bracken Fern (*Pteridium arachnoideum*): New Evidence from Green Fronds, Litter, and Soil. *Plos One* **11**: e0161670. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0161670>
- Díaz S, Demissew S, Carabias J, Joly C, Lonsdale M, Ash N, Larigauderie A, Adhikari JR, Arico S, Báldi A, Bartuska A, Baste IA, Bilgin A, Brondizio E, Chan KMA, Figueroa VE, Duraiappah A, Fischer M, Hill R, Koetz T, Leadley P, Lyver P, Mace GM, Martin-Lopez B, Okumura M, Pacheco D, Pascual U, Pérez ES, Reyers B, Roth E, Saito O, Scholes RJ, Sharma N, Tallis H, Thaman R, Watson R, Yahara T, Hamid ZA, Akosim C, Al-Hafedh Y, Allahverdiyev R, Amankwah E, Asah ST, Asfaw Z, Bartus G, Brooks LA, Caillaux J, Dalle G, Darnaedi D, Driver A, Erpul G, Escobar-Eyzaguirre P, Failler P, Fouda AMM, Fu B, Gundimeda H, Hashimoto S, Homer F, Lavorel S, Lichtenstein G, Mala WA, Mandivenyi W, Mateczak P, Mbizvo C, Mehrdadi M, Metzger JP, Mikissa JB, Moller H, Mooney HA, Mumby P, Nagendra H, Nesshover C, Oteng-Yeboah AA, Pataki G, Roué M, Rubis J, Schultz M, Smith P, Sumaila R, Takeuchi K, Thomas S, Verma M, Yeo-Chang Y, Zlatanova D. 2015. The IPBES Conceptual Framework - connecting nature and people. *Current Opinion in Environmental Sustainability* **14**: 1-16. <https://doi.org/10.1016/j.cosust.2014.11.002>
- Farjon A, Styles BT. 1997. *Pinus* (Pinaceae). *Flora Neotropica* **75**:1-291.
- Fernández-Guisuraga JM, Suárez-Seoane S, Quintano C, Fernández-Manso A, Calvo L. 2022. Comparison of physical-based models to measure forest resilience to fire as a function of burn severity. *Remote Sensing* **14**: 5138. <https://doi.org/10.3390/rs14205138>
- Flores-Rodríguez AG, Flores Garnica JG, González Eguiarte DR, Gallegos Rodríguez A, Zarazúa Villaseñor P, Mena Munguía S, Lomelí Zavala ME, Ruíz Guzmán E. 2021. Regeneración natural de pino y encino bajo diferentes niveles de perturbación por incendios forestales. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales* **12**: 3-25. <https://doi.org/10.29298/rmcf.v12i65.776>
- Fry DL. 2008. Prescribed fire effects on deciduous oak woodland stand structure, northern Diablo Range, California. *Rangeland Ecology & Management* **61**: 294-301. <https://doi.org/10.2111/07-113.1>
- Fulé PZ, Covington WW. 1997. Fire regimes and forest structure in the Sierra Madre Occidental, Durango, Mexico. *Acta Botánica Mexicana* **41**: 43-79. <https://doi.org/10.21829/abm41.1997.791>
- Fulé PZ, Covington WW. 1999. Fire regime changes in La Michilía Biosphere Reserve, Durango, Mexico. *Conservation Biology* **13**: 640-652. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1999.97512.x>
- Fulé PZ, Ramos-Gómez M, Cortés-Montaño C, Miller AM. 2011. Fire regime in a Mexican forest under indigenous resource management. *Ecological Applications* **21**: 764-775. <https://doi.org/10.1890/10-0523.1>
- Gann GD, McDonald T, Walder B, Aronson J, Nelson CR, Jonson J, Hallett JG, Eisenberg C, Guariguata MR, Liu J, Hua F, Echeverría C, Gonzales E, Shaw N, Decler K, Dixon KW. 2019. International principles and standards for the practice of ecological restoration. Second edition. *Restoration Ecology* **27**: S1-S46. <https://doi.org/10.1111/rec.13035>
- Gliessman SR, Muller CH. 1978. The allelopathic mechanisms of dominance in bracken (*Pteridium aquilinum*) in southern California. *Journal of Chemical Ecology* **4**: 337-362. <https://doi.org/10.1007/BF00989342>
- González-Tagle MA, Schwendenmann L, Jiménez Pérez J, Schulz R. 2008. Forest structure and woody plant species composition along a fire chronosequence in mixed pine-oak forest in the Sierra Madre Oriental, Northeast Mexico. *Forest Ecology and Management* **256**: 161-167. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.04.021>
- Grime JP. 1973. Competitive Exclusion in Herbaceous Vegetation. *Nature* **242**: 344-347. <https://doi.org/10.1038/242344a0>
- Harper JL. 1977. Population biology of plants. London, EUA: Academic Press ISBN: 0-12-325850-2
- Higuchi H, Sakuratani T, Utsunomiya N. 1999. Photosynthesis, leaf morphology, and shoot growth as affected by temperatures in cherimoya (*Annona cherimola* Mill.) trees. *Scientia Horticulturae* **80**: 91-104. [https://doi.org/10.1016/S0304-4238\(98\)00221-0](https://doi.org/10.1016/S0304-4238(98)00221-0)

- Howe HF, Martínez-Garza C. 2014. Restoration as experiment. *Botanical Sciences* **92**: 459-468. <https://doi.org/10.17129/botsci.146>
- INEGI [Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática]. 2005. Cuaderno estadístico Municipal de Cuernavaca, Morelos. México: Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. ISBN: 970-13-3736-0
- Jardel-Peláez E, Pérez-Salicrup D, Alvarado E, Morfin Ríos J. 2014. Principios y criterios para el manejo del fuego en ecosistemas forestales: guía de campo. Guadalajara, México: Comisión Nacional Forestal. <https://www.researchgate.net/publication/288827174> (accessed August 24, 2023)
- Jardel-Peláez EJ, Quintero Gradilla SD, Lomelí Jiménez AJ, Graf Pérez JD, Rodríguez Gómez JM, Pérez-Salicrup D. 2018. Guía técnica divulgativa para el uso de modelos de comportamiento del fuego para los tipos de combustibles forestales de México. Comisión Nacional Forestal-Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología. <https://acortar.link/XphZar> (accessed August 24, 2023)
- Juan-Baeza IB. 2020. *Análisis espacial y ecológico de áreas afectadas por incendios forestales en Morelos*. MSc Thesis, Universidad Autónoma del Estado de Morelos.
- Kaufmann MR, Huckaby LS, Fornwalt PJ, Stoker JM, Romme WH. 2003. Using tree recruitment patterns and fire history to guide restoration of an unlogged ponderosa pine/Douglas-fir landscape in the southern Rocky Mountains after a century of fire suppression. *Forestry* **76**: 231-241. <https://doi.org/10.1093/forestry/76.2.231>
- Keeley JE. 2009. Fire intensity, fire severity and burn severity: a brief review and suggested usage. *International Journal of Wildland Fire* **18**: 116-126. <https://doi.org/10.1071/WF07049>
- Keeley JE, Pausas JG. 2022. Evolutionary Ecology of Fire. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **53**: 203-25. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-102320-095612>
- Key CH, Benson NC. 2006. Landscape Assessment. In: Lutes DC, Keane RE, Caratti JF, Key CH, Benson NC, Sutherland S, Gangi LJ. FIREMON: Fire effects monitoring and inventory system. General Technical Report RMRS-GTR-164-CD. Fort Collins, CO: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station. p.1-55
- Keyser TL, Lentile LB, Smith FW, Shepperd WD. 2008. Changes in Forest Structure After a Large, Mixed-Severity Wildfire in Ponderosa Pine Forests of the Black Hills, South Dakota, USA. *Forest Science* **54**: 328-338
- Kleinman JS, Goode JD, Fries AC, Hart JL. 2019. Ecological consequences of compound disturbances in forest ecosystems: a systematic review. *Ecosphere* **10**: e02962. <https://doi.org/10.1002/ecs2.2962>
- Lentile LB, Smith FW, Shepperd WD. 2006. Influence of topography and forest structure on patterns of mixed severity fire in ponderosa pine forests of the South Dakota Black Hills, USA. *International Journal of Wildland Fire* **15**: 557-566. <https://doi.org/10.1071/WF05096>
- León-Carvajal K. 2021. *Efecto de la severidad de incendio en el banco de semillas de un bosque templado en Morelos*. MSc Thesis, Universidad Autónoma del Estado de Morelos.
- López-Martínez JI, Treviño Garza EJ, Aguirre Calderón OA, Buendía Rodríguez E, Ramos Reyes JC. 2017. Recovery of the tree stratum in a high mountain ecosystem affected by fire. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales* **8**: 164-182.
- Marshall E, Newton AC. 2003. Non-timber forest products in the community of El Terrero, Sierra de Manantlán Biosphere Reserve, Mexico: Is their use sustainable? *Economic Botany* **57**: 262-278. [https://doi.org/10.1663/0013-0001\(2003\)057\[0262:NFPITC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1663/0013-0001(2003)057[0262:NFPITC]2.0.CO;2)
- Martínez-Garza C, Méndez-Toribio M, Ceccon E, Guariguata MR. 2021. Ecosystem restoration in Mexico: insights on the project planning phase. *Botanical Sciences* **99**: 242-256. <https://doi.org/10.17129/botsci.2695>
- Martínez-Ramos M, Sotocastra A. 1993. Seed Rain and Advanced Regeneration in a Tropical Rain-Forest. *Vegetatio* **108**: 299-318. <https://doi.org/10.1007/BF00052231>
- Méndez-Toribio M, Martínez-Garza C, Ceccon E, Guariguata MR. 2018. *La restauración de ecosistemas terrestres en México: Estado actual, necesidades y oportunidades*. Bogor, Indonesia: Center for International Forestry Research ISBN: 978-602-387-074-5
- Moreira F, Catry F, Duarte I, Acacio V, Silva J. 2009. A conceptual model of sprouting responses in relation to fire damage: an example with cork oak (*Quercus suber* L.) trees in Southern Portugal. *Plant Ecology* **201**: 77-85. <https://doi.org/10.1007/s11258-008-9476-0>

- Morfin-Ríos JE, Jardel-Peláez EJ, Michel-Fuentes JM, Alvarado E. 2012. *Caracterización y cuantificación de combustibles forestales*. Jalisco, México: Comisión Nacional Forestal-Editorial Universidad de Guadalajara. ISBN: 978-607-450-544-3
- Myers R, DA Rodríguez-Trejo. 2009. Fire in tropical pine ecosystems. In: Cochrane MA. *Tropical Fire Ecology*. Berlin: Springer-Praxis. ISBN: 978-3-540-77-380
- Nemens DG, Varner JM, Kidd KR, Wing B. 2018. Do repeated wildfires promote restoration of oak woodlands in mixed-conifer landscapes? *Forest Ecology and Management* **427**: 143-151. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.05.023>
- Otto R, García-del-Rey E, Munoz PG, Fernández-Palacios JM. 2010. The effect of fire severity on first-year seedling establishment in a *Pinus canariensis* forest on Tenerife, Canary Islands. *European Journal of Forest Research* **129**: 499-508. <https://doi.org/10.1007/s10342-009-0347-6>
- Parks SA, Holsinger LM, Voss MA, Loehman R, Robinson NP. 2018. Mean composite fire severity metrics computed with Google Earth Engine offer improved accuracy and expanded mapping potential. *Remote Sensing* **10**: 879. <https://doi.org/10.3390/rs10060879>
- Pausas JG. 1997. Resprouting of *Quercus suber* in NE Spain after fire. *Journal of Vegetation Science* **8**: 703-706. <https://doi.org/10.2307/3237375>
- Pausas JG. 2012. *Incendios forestales*. Madrid, España: Editorial Catarata y CSIC, ISBN: 978-84-8319-714-1 y 978-84-00-09492-8
- Pérez-Salicipup DR, Cantú-Fernández M, Carlón-Allende T, Garduño-Mendoza E, Jaramillo-López PF, Sáenz-Ceja E, Martínez-Torres L. 2016. Restauración de un proceso: el fuego en la Reserva de la Biosfera Mariposa Monarca en los estados de México y Michoacán. In: Ceccon E, Martínez-Garza C, eds. *Experiencias Mexicanas en la Restauración de Ecosistemas*. DF, México: Universidad Nacional Autónoma de México, Universidad Autónoma del Estado de Morelos y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. ISBN: 978-607-02-8157-0, 978-607-8434-76-3 y 978-607-8328-67-7.
- Pollet J, Omi PN. 2002. Effect of thinning and prescribed burning on crown fire severity in ponderosa pine forests. *International Journal of Wildland Fire* **11**: 1-10. <https://doi.org/10.1071/WF01045>
- Poorter L, Amissah L, Bongers F, Hordijk I, Kok J, Laurance SGW, Lohbeck M, Martínez-Ramos M, Matsuo, T, Meave JA, Muñoz R, Peña-Claros M, van der Sande MT. 2023. Successional theories. *Biological Reviews* **98**: 2049-2077. <https://doi.org/10.1111/brv.12995>
- Ramiadantsoa T, Ratajczak Z, Turner MG. 2023. Regeneration strategies and forest resilience to changing fire regimes: Insights from a Goldilocks model. *Ecology* **104**: e4041. <https://doi.org/10.1002/ecy.4041>
- Reilly MJ, Wimberly MC, Newell CI. 2006. Wildfire effects on plant species richness at multiple spatial scales in forest communities of the southern Appalachians. *Journal of Ecology* **94**: 118-130. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2005.01055.x>
- RStudio Team. 2015. R: A language and environment for statistical Computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org/>
- Rodríguez-Trejo DA. 2001. Ecología del fuego en el ecosistema de *Pinus hartwegii* Lindl. *Revista Chapingo. Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* **7**: 145-151.
- Rodríguez-Trejo DA. 2014. *Incendios de vegetación, su ecología, manejo e historia*. México: Biblioteca Básica de Agricultura. ISBN: 9-786077-152378
- Rodríguez-Trejo DA, Fulé PZ. 2003. Fire ecology of Mexican pines and a fire management proposal. *International Journal of Wildland Fire* **12**: 23-37. <https://doi.org/10.1071/WF02040>
- Rodríguez-García C. 2002. *Contribución al estudio de los Salix spp.* en México. MSc Thesis. Universidad Autónoma Chapingo.
- Rother MT, Veblen TT. 2016. Limited conifer regeneration following wildfires in dry ponderosa pine forests of the Colorado Front Range. *Ecosphere* **7**: e01594. <https://doi.org/10.1002/ecs2.1594>
- Ryan KC, Noste NV. 1985. Evaluating prescribed fires. Pages 15-18 In: Symposium and Workshop on Wilderness Fire. USDA Forest Service Intermountain Forest and Range Experiment Station. General Technical Report. INT-182. https://www.fs.usda.gov/rm/pubs/rmrs_gtr292/1985_ryan.pdf (accessed January 1, 2023).

- Rzedowski J. 2006. *Vegetación de México*. México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. ISBN: 978-18-0002-8
- Sáenz-Ceja JE, Pérez-Salicrup DR. 2019. The role of fire in the regeneration of conifer forests. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* **25**: 123-139. <https://doi.org/10.5154/r.rchscfa.2018.06.054>
- SEDESU [Secretaría de Desarrollo Sustentable]. 2017. Poligonos de Incendios 2017. Sistema Estatal de Información Ambiental y de Recursos Naturales Cuernavaca, Morelos. http://www.obum.zmecuernavaca.morelos.gob.mx/Morelos/bos/oes_forestal.htm (accessed January 25, 2018).
- Siegel S, Castellan N. 2005. *Estadística no paramétrica: aplicada a las ciencias de la conducta*. DF, México: Trillas. ISBN: 968-24-5101-9
- Silva-Cardoza AI, Vega-Nieva DJ, Briseño-Reyes J, Briones-Herrera CI, López-Serrano PM, Corral-Rivas JJ, Parks SA, Holsinger LM. 2022. Evaluating a New Relative Phenological Correction and the Effect of Sentinel-Based Earth Engine Compositing Approaches to Map Fire Severity and Burned Area. *Remote Sensing* **14**: 3122 <https://doi.org/10.3390/rs14133122>
- Sorani-Dalbon V, Rodríguez-Gallegos G, Roman-Colin CL. 2020. Diversidad de ecosistemas. In: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, ed. *La Biodiversidad en Morelos. Estudio de estado 2, Volumen I*. Cuernavaca, Morelos: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. ISBN: 978-607-8570-42-3
- Sorani-Dalbon V, Rodríguez-Gallegos G. 2020. Diversidad de regiones ecológicas. In: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, editor. *La Biodiversidad en Morelos. Estudio de estado 2, Volumen I*. Cuernavaca, Morelos: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. ISBN: 978-607-8570-42-3
- Spies TA, Hemstrom MA, Youngblood A, Hummel S. 2006. Conserving old-growth forest diversity in disturbance-prone landscapes. *Conservation Biology* **20**: 351-362. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2006.00389.x>
- StatSoft I. 2004. STATISTICA for Windows [Computer program manual]. 7.0. Tulsa, OK.
- Stoddard MT, Huffman DW, Fulé PZ, Crouse JE, Sánchez Meador AJ. 2018. Forest structure and regeneration responses 15 years after wildfire in a ponderosa pine and mixed-conifer ecotone, Arizona, USA. *Fire Ecology* **14**: 12. <https://doi.org/10.1186/s42408-018-0011-y>
- Taylor AH, Skinner CN. 2003. Spatial Patterns and Controls on Historical Fire Regimes and Forest Structure in the Klamath Mountains. *Ecological Applications* **13**: 704-719. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2003\)013\[0704:SPACOH\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2003)013[0704:SPACOH]2.0.CO;2)
- Vega JA, Fernández C, Pérez-Gorostiaga P, Fonturbel T. 2008. The influence of fire severity, serotiny, and post-fire management on *Pinus pinaster* Ait. recruitment in three burnt areas in Galicia (NW Spain). *Forest Ecology and Management* **256**: 1596-1603. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.07.005>
- Wang Z, Wang D, Liu Q, Xing X, Liu B, Jin S, Tigabu M. 2022. Meta-Analysis of Effects of Forest Litter on Seedling Establishment. *Forests* **13**: 644. <https://doi.org/10.3390/fl13050644>
- Yocom LL, Fulé PZ. 2012. Human and climate influences on frequent fire in a high-elevation tropical forest. *Journal of Applied Ecology* **49**: 1356-1364. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2012.02216.x>

Editora de sección: Numa Pavón

Contribución de los autores: IBJB y CMG concibieron las ideas y diseñaron la metodología; IBJB llevó a cabo el trabajo de campo; IBJB, CMG and EJJJ analizaron los datos. Las personas autoras del documento contribuyeron por igual a los borradores y aprobaron la versión final del documento.

Entidades financiadoras: Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca de Maestría (#858559) para IBJB.

Declaración de conflicto de intereses: Los autores declaramos que no existe ningún conflicto de intereses financieros, personales ni en cuanto a la presentación de la información y resultados de este artículo.

Regeneración y restauración del bosque de pino

Apéndice 1. Abundancia de adultos (Adul, DAP \geq 2.5 cm), juveniles (Juv, DAP <2.5 cm), plántulas (Pl, Altura <50 cm) y rebrotes (Re) de 11 especies leñosas registradas en cuatro condiciones: bosque no quemado y áreas que experimentaron un incendio de severidad baja, media o alta en El Fresno, Cuernavaca, Morelos, México. Se indica en verde las especies que aumentaron su frecuencia con el incendio y en amarillo las que solo se registraron en el bosque no quemado. Las especies cuya estrategia principal de regeneración es por semilla, están marcadas en negritas.

Condición	No quemado				Severidad de incendio												
					Baja				Media				Alta				Total
Especie	Adul	Juv	Pl	Re	Adul	Juv	Pl	Re	Adul	Juv	Pl	Re	Adul	Juv	Pl	Re	
<i>Annona cherimola</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	38	40
<i>Clethra mexicana</i>	50	30	2	63	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	145
<i>Arbutus xalapensis</i>	18	3	8	0	40	11	1	126	52	15	3	242	20	2	4	154	722
<i>Mimosa galeottii</i>	9	1	3	0	3	2	9	22	12	3	0	59	9	2	0	42	176
<i>Quercus candicans</i>	0	0	0	0	1	0	0	6	6	1	0	28	24	4	0	274	344
<i>Quercus castanea</i>	9	0	0	0	28	1	0	161	15	2	1	271	36	1	0	364	889
<i>Fraxinus uhdei</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Pinus pringlei</i>	616	103	2	0	135	1	930	0	21	3	1044	0	4	0	249	0	3108
<i>Pinus patula</i>	9	5	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	15
<i>Salix paradoxa</i>	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	2	0	0	0	7	0	13
<i>Ternstroemia lineata</i>	1	2	0	0	2	2	0	0	11	14	6	268	0	2	0	12	320
Total	713	144	15	63	209	17	945	315	117	38	1056	868	95	11	260	884	5750