

## Aporte de hojarasca y su relación con las condiciones ambientales en bosques templados de la Sierra Norte de Oaxaca, México

Litterfall contribution and its association with environmental conditions in temperate forests of the Sierra Norte de Oaxaca, Mexico

Erick Gutiérrez <sup>a\*</sup> , Nihai Flores-Galicia <sup>b</sup> , Irma Trejo <sup>c</sup> 

\* Autor de correspondencia: <sup>a</sup> Universidad Nacional Autónoma de México, Posgrado en Ciencias Biológicas, Unidad de Posgrado, Circuito de Posgrados, Ciudad Universitaria, Coyoacán, 04510, Ciudad de México, México. [erick\\_eduardo@ciencias.unam.mx](mailto:erick_eduardo@ciencias.unam.mx)

<sup>b</sup> Universidad Nacional Autónoma de México, Posgrado en Ciencias Biológicas, Unidad de Posgrado, Circuito de Posgrados, Ciudad Universitaria, Coyoacán, 04510, Ciudad de México, México.

<sup>c</sup> Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geografía, Circuito de la Investigación Científica, Ciudad Universitaria, Coyoacán, 04510, Ciudad de México, México.

### SUMMARY

Litterfall accumulated on soils is considered a significant source of organic matter. Therefore, it is crucial to investigate litterfall patterns in each region and particularly understand its relationship with various environmental factors. The primary objective of this study was to determine the contribution of litterfall to the soil in both coniferous and oak forests and its association with environmental, biological, and disturbance conditions in the temperate forests of the highlands in the Sierra Norte de Oaxaca, Mexico. We established sampling sites along an altitudinal gradient ranging from 1,950 to 3,250 m a.s.l. At each sampling site, we conducted vegetation sampling, collected leaf litter over a period of 250 days, and measured various environmental, biological, and disturbance variables. Notably, the forests in our study area exhibited higher litterfall amounts compared to those reported for forests in other parts of the world, with mixed forests producing 7.06 Mg ha<sup>-1</sup> year<sup>-1</sup>, oak forests 6.33 Mg ha<sup>-1</sup> year<sup>-1</sup>, and coniferous forests 4.03 Mg ha<sup>-1</sup> year<sup>-1</sup>. Our findings revealed that litterfall was closely associated with environmental conditions, with a more pronounced impact on oak, influenced by factors such as temperature and precipitation intensity. In contrast, for coniferous, the most significant variable affecting litterfall was the intensity of disturbance, particularly the number of stumps. Coniferous trees exhibited a higher contribution of litterfall to the soil, showing peaks of litterfall during specific times of the year. Interestingly, oak trees in the study area did not contribute any leaf litter during the rainy season.

*Keywords:* needles, altitude, disturbance, precipitation, temperature.

### RESUMEN

La hojarasca es considerada una fuente de materia orgánica edáfica, por esta razón es fundamental dilucidar los patrones de caída de hojarasca en cada región y sobre todo con que factores se relaciona. El objetivo principal del presente estudio fue determinar el aporte de hojarasca al suelo de las coníferas y los encinos, y su relación con las condiciones ambientales, biológicas y de disturbio en bosques templados de la parte alta de la Sierra Norte de Oaxaca, México. Se establecieron sitios de muestreo a lo largo del gradiente altitudinal de 1.950 a 3.250 m s.n.m. En cada sitio se realizaron muestreos de vegetación, se colectó hojarasca durante 250 días y se midieron las variables ambientales, biológicas y de disturbio. Los bosques de la zona de estudio presentan cantidades de hojarasca más elevadas que las reportadas para otros bosques del mundo (bosque mixto: 7,06 Mg ha<sup>-1</sup> año<sup>-1</sup>, bosque de encino: 6,33 Mg ha<sup>-1</sup> año<sup>-1</sup> y bosque de coníferas: 4,03 Mg ha<sup>-1</sup> año<sup>-1</sup>). La caída de hojarasca se relacionó con las condiciones ambientales, presentando una mayor influencia en los encinos (temperatura e intensidad de la precipitación), mientras que para las coníferas fue la intensidad del disturbio (número de tocones) la variable más relevante. Las coníferas presentaron un mayor aporte de hojarasca al suelo, registrando picos de caída en ciertas épocas del año, en tanto que los encinos de la zona de estudio no presentaron aportes de hojarasca en la época de lluvias.

*Palabras clave:* acículas, altitud, disturbio, precipitación, temperatura.

## INTRODUCCIÓN

El término hojarasca se refiere a las hojas de las plantas que se desprenden, caen y se acumulan sobre el suelo. Este proceso es esencial para el mantenimiento de ecosistemas boscosos e incluso para algunos ecosistemas acuáticos, pues de esta manera se facilita el transporte de materia orgánica al suelo y así los nutrientes que poseen las hojas puedan ser reincorporados de nuevo al ecosistema (Bray y Gorham 1964, Vitousek *et al.* 1995, Pérez-Suárez *et al.* 2009, Gaspar-Santos *et al.* 2015, Marks 2019).

En los diversos bosques del mundo la hojarasca que se acumula en el suelo es considerada como la fuente principal de materia orgánica, por esta razón puede ser utilizada como una medida de la productividad primaria neta (López-López *et al.* 2013, Reyes-Carrera *et al.* 2013). Es fundamental dilucidar los patrones temporales de caída de hojarasca en cada región y sobre todo con que factores medioambientales se relaciona, ya que dicho conocimiento es la base para el entendimiento de diversos procesos como son los ciclos de los nutrientes o el crecimiento arbóreo (Zhou *et al.* 2007, Bigelow y Canham 2015).

Las coníferas y los encinos dominan las comunidades de los bosques templados del planeta, por lo que su aporte de materia orgánica a los suelos forestales es en grandes cantidades. Existen muchos estudios que se han enfocado en evaluar el aporte de hojarasca de las coníferas (Kouki y Hokkanen 1992, Pausas 1997, Guerrero-Campo *et al.* 1998, Berg y Meentemeyer 2001, Liu *et al.* 2004, Roig *et al.* 2005, Gutiérrez *et al.* 2012, Portillo-Estrada *et al.* 2013, Reyes-Carrera *et al.* 2013, Zhou *et al.* 2014, Quichimbo *et al.* 2016) y en menor cantidad han sido los estudios enfocados en los encinos (Rapp *et al.* 1999, Andivia *et al.* 2010, Shin *et al.* 2011) o en la comparación en el aporte de hojarasca entre esos dos grupos biológicos (Pérez-Suárez *et al.* 2009, Rocha-Loredo y Ramírez-Marcial 2009, An *et al.* 2017).

La Sierra Norte de Oaxaca proviene de una historia geológica compleja, por lo que en la zona se pueden encontrar una gran variedad de hábitats que se ve reflejado en una alta riqueza de especies (Ramírez-Ponce *et al.* 2009, Zacarías-Eslava y Castillo 2010, Álvarez-Arteaga *et al.* 2013). En la parte alta de la Sierra Norte de Oaxaca se pueden encontrar diferentes tipos de bosques templados, como los bosques de coníferas, los bosques de encino y los bosques mixtos (Ortiz-Martínez *et al.* 2005, Ramírez-Ponce *et al.* 2009, Piña y Trejo 2014). Las comunidades humanas que habitan en esta zona dependen directa o indirectamente de dichos bosques, ya que realizan aprovechamiento de los recursos forestales o llevan a cabo actividades relacionadas con el turismo ecológico (Zacarías-Eslava y Castillo 2010).

Las coníferas y los encinos al ser grupos taxonómicos diferentes presentan una fenología y características ecológicas discordantes (Gutiérrez y Trejo 2022), por lo que se espera que estos dos grupos muestren diferencias en el aporte de hojarasca al suelo. A partir de esta premisa y de

acuerdo con estudios previos, el presente estudio puso a prueba las siguientes hipótesis: 1) los encinos de la zona de estudio al ser organismos caducifolios producirán una mayor cantidad de hojarasca en comparación con las coníferas que son organismos perennifolios; y 2) de los factores ambientales evaluados, los climáticos serán las que presentarán una mayor influencia en el aporte de hojarasca al suelo. Por esta razón el objetivo principal del presente estudio es determinar el aporte de hojarasca al suelo de las coníferas y los encinos y su relación con las condiciones climáticas, lumínicas, de relieve, biológicas y de disturbio en bosques templados en la parte alta de la Sierra Norte de Oaxaca, México.

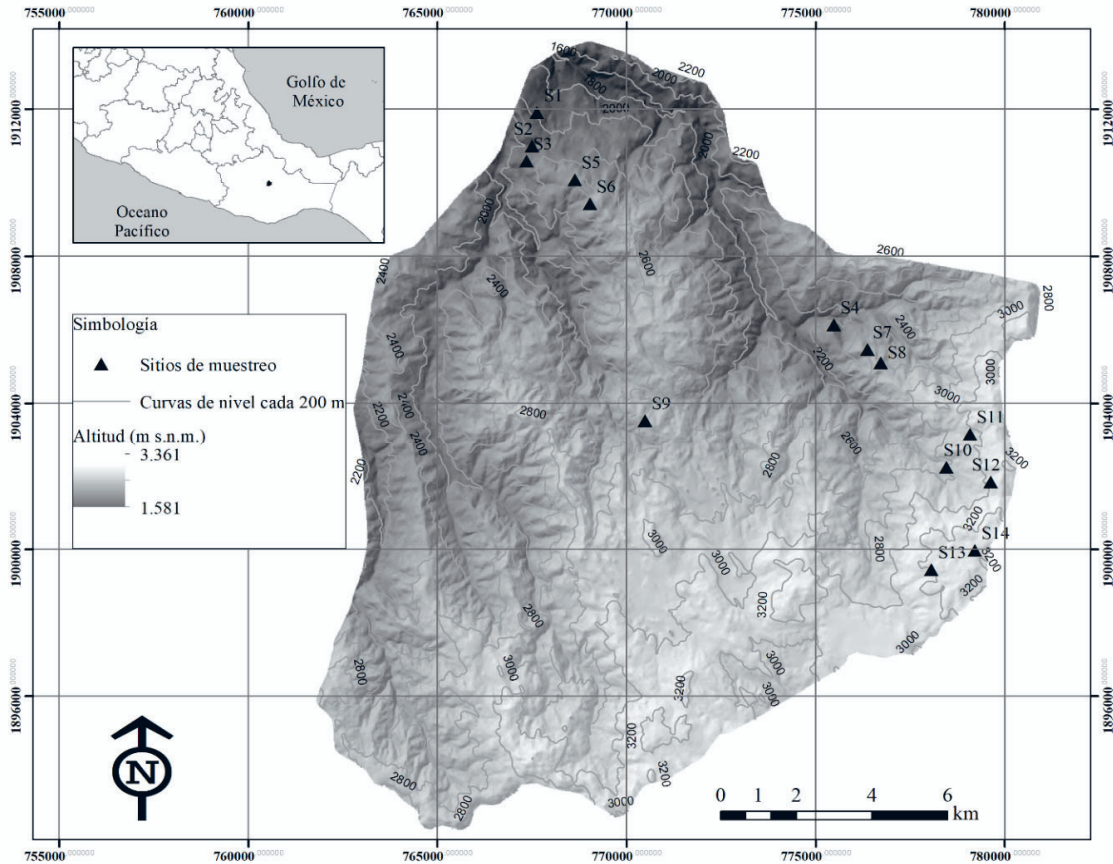
## MÉTODOS

*Área de estudio.* El presente estudio se realizó en los municipios de Santa Catarina Lachatao (latitud norte 17,26 °, longitud oeste 96,47 °) y Santa María Yavesía (latitud norte 17,23 °, longitud oeste -96,43 °) localizados en la parte alta de la Sierra Norte en el estado de Oaxaca, México (figura 1). El área de estudio presenta un intervalo altitudinal que va de los 1.581 a los 3.361 metros sobre el nivel del mar (m s.n.m.), encontrando bosques de coníferas, bosques de encino y bosques mixtos. En la zona se pueden encontrar climas templados y semifríos subhúmedos, con una precipitación anual mayor a 1.030 mm y con temperaturas medias que van de 9,9 - 16,7 °C (Piña y Trejo 2014).

*Recolección de datos.* Se establecieron 14 sitios de muestreo (S1, S2, S3, S4, S5, S6, S7, S8, S9, S10, S11, S12, S13, S14) en la zona de estudio a lo largo del gradiente altitudinal de 1.950 a 3.250 m s.n.m., se trabajó en ese intervalo altitudinal ya que fueron las zonas de menor y de mayor altitud a las cuales se puede tener acceso en la zona de estudio (figura 1). El trabajo de campo se llevó a cabo de enero a octubre del 2015 y se realizó lo siguiente:

*Muestreos de vegetación.* Para conocer la densidad de individuos, así como la composición de especies en cada sitio de muestreo se estableció una parcela circular de 0,1 ha (1.000 m<sup>2</sup>) en la cual se registraron los datos de diámetro normalizado (DN, 1,30 metros) y la altura de todos los encinos y coníferas  $\geq 2,5$  cm de DN. Se realizaron colectas de los individuos censados para su posterior determinación, la cual se realizó por medio de comparaciones con ejemplares de herbario y con la ayuda de los expertos de cada grupo taxonómico. El muestreo de vegetación se realizó en enero de 2015. Finalmente se determinó el tipo de vegetación para sitio de muestreo.

*Colecta de hojarasca.* Dentro de cada una de las parcelas de muestreo se colocaron tres mallas de plástico de 1,85 m  $\times$  1,85 m con 35 % (< 1,5 mm) de apertura y a una altura de 1 m del suelo. Las mallas se colocaron a una distancia de 8,7 metros del centro del sitio de muestreo y con una se-



**Figura 1.** Ubicación de los sitios de muestreo en un gradiente altitudinal en la Sierra Norte de Oaxaca, México.

Location of sampling sites along an altitudinal gradient in the Sierra Norte de Oaxaca, Mexico.

paración de 60 grados entre cada malla. Las mallas se colocaron en enero de 2015, teniendo un total de 42 mallas. Durante el periodo de enero a octubre de 2015 (250 días), se realizaron cuatro salidas al campo donde en cada salida se recogió toda la hojarasca contenida en cada malla (temporada 1, enero (28 días de colecta de material); temporada 2, febrero-marzo (44 días de colecta de material); temporada 3, abril (30 días de colecta de material); temporada 4, mayo-octubre (148 días de colecta de material). El material se colocó en una cámara de secado y se separó en hojas de coníferas (acículas) y hojas de encino, para finalmente pesar el material en una báscula analítica.

Se consideraron las siguientes variables climáticas, lumínicas, de relieve y de disturbio:

*Variables climáticas.* Para este tipo de variables se registró la temperatura y la precipitación. Para la temperatura se utilizaron sensores HOBO® modelo Pro V2 y para la precipitación se utilizaron pluviómetros Data Logger marca HOBO® Modelo Normalizado de 200 cm<sup>2</sup> de superficie de recogida. Un sensor y un pluviómetro se colocaron en el centro de cada sitio de muestreo en enero y fueron recogidos en octubre de 2015. Los sensores estuvieron recabando información a cada hora. Para ambas variables se calcula-

ron sus valores promedio y sus valores máximos y mínimos, además, para la precipitación se determinó la cantidad de lluvia (en mm por día) y se calculó la intensidad de los eventos de lluvia en milímetros por hora (mm h<sup>-1</sup>).

*Variables lumínicas.* Se calculó la apertura del dosel (% de apertura) y la radiación solar (mols m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>), estas variables se obtuvieron a partir del análisis de fotografías hemisféricas tomadas con una cámara digital acoplada a un lente tipo “ojo de pez”. Se tomaron tres fotografías por sitio en octubre de 2015. Las fotografías se tomaron en la misma posición donde se colocaron cada una de las mallas colectoras de material en los sitios de muestreo. Las fotografías se analizaron con el programa Gap Light Analyzer (Frazer *et al.* 1999) que calcula la apertura del dosel y la radiación solar.

*Variables del relieve.* En enero de 2015 registró en campo la altitud, la pendiente y la orientación de la ladera. La altitud (m s.n.m.) se registró con un GPS marca GARMIN® modelo GPSMAP 64s, la pendiente (°) se midió con un clinómetro y la orientación de la ladera (°) con una brújula.

*Variables de disturbio.* Para esta variable se estimó la intensidad de disturbio con el número de tocones de árboles

presentes en cada sitio de muestreo. Los tocones representan a los árboles cortados por las actividades antrópicas. El número de tocones se contabilizaron en enero de 2015. Los tocones son evidencia de disturbio en cada sitio, por lo que a mayor número de tocones la intensidad de disturbio fue mayor. En la zona de estudio han ocurrido dos tipos de disturbios antrópicos: (1) actividades de saneamiento forestal debido a una plaga por *Dendroctonus adjunctus* Blandford ocurrido entre el 2004 y el 2009 y (2) actividades de aprovechamiento forestal realizadas a partir de las concesiones otorgadas después de 1950.

*Análisis estadístico.* Antes de efectuar cualquier análisis estadístico se realizó una transformación logarítmica de todos los datos ( $\log(x+1)$ ). Debido a que el periodo de tiempo entre las temporadas de recolecta de material fue distinto (diferente número de días) se calculó la cantidad de hojarasca promedio por día, para después calcular los Mega gramos de hojarasca por hectárea al año ( $Mg\ ha^{-1}\ año^{-1}$ ). Los análisis se realizaron para: (1) evaluar el aporte de hojarasca por grupo biológico (coníferas y encinos), (2) determinar si existen diferencias entre ellos y (3) evaluar si existe una relación entre la caída de hojarasca con las variables ambientales (climáticas, lumínicas, del relieve y de disturbio) y biológicas (densidad de individuos, área basal). Estos análisis se describen a continuación:

- *Aporte de hojarasca por grupo biológico (coníferas y encinos).* Para cada grupo se realizaron análisis de covarianza (ANCOVA) para identificar diferencias entre los sitios de muestreo (altitud), así como entre las temporadas de recolección de material. Para descartar que la cantidad de hojarasca obtenida dependiera del número de días de colecta de material se realizó una prueba de correlación. Esta misma prueba se realizó para determinar si el número de individuos arbóreos influyen en la cantidad de hojarasca producida.
- *Comparación en el aporte de hojarasca entre coníferas y encinos.* Se realizaron pruebas de Levene y de t de Student para determinar diferencias entre los grupos biológicos en la cantidad de hojarasca producida en cada temporada y para la cantidad total de material colectado, esto porque esos grupos de árboles son los que predominan en la zona de estudio. Estas mismas pruebas estadísticas se realizaron para comparar la densidad de individuos y el área basal promedio entre las coníferas y encinos. Se realizó una comparación por tipos de vegetación (bosque de coníferas, bosque de encinos y bosque mixto) para determinar en qué tipo se presenta mayor caída de hojarasca, para ello se realizó un análisis de varianza (ANDeVA) de un factor y posteriormente una prueba post hoc Tukey para determinar en qué tipo de vegetación se registró el mayor aporte.
- *Relación de la caída de hojarasca con las variables ambientales-biológicas.* Para conocer la relación en-

tre la cantidad de hojarasca producida por las coníferas y los encinos con las variables ambientales (temperatura promedio, temperatura mínima promedio, temperatura máxima promedio, precipitación, intensidad de la precipitación promedio, intensidad de la precipitación máxima, intensidad de la precipitación mínima, altitud, pendiente, orientación de la ladera, apertura del dosel, radicación solar, disturbio) y biológicas (densidad de individuos, alturas y área basal de coníferas y encinos) se realizaron modelos lineales generalizados (MLG). Para ello, primero se realizó una selección de las variables para evitar problemas de colinealidad al obtener los valores de correlación entre cada una de las variables y los factores de inflación de la varianza (VIF). Para los VIF se usó la función *vif.cca* del paquete *vegan* de R (Oksanen *et al.* 2013). Las variables seleccionadas fueron: temperatura mínima promedio, precipitación, intensidad de la precipitación, intensidad de la precipitación máxima, altitud, pendiente, orientación de la ladera, radicación solar, intensidad del disturbio, densidad de individuos y área basal de coníferas y encinos.

Posteriormente, para cada temporada y para todo el periodo de muestreo se realizaron los MLG utilizando como variables explicativas las ambientales y biológicas seleccionadas y como variable respuesta la cantidad de hojarasca. Para poner a prueba la importancia de cada parámetro se usó la función *glmulti* del paquete *glmulti* de R (Calcagno y de Mazancourt 2010). Se seleccionó el mejor modelo usando el criterio de información Aikake corregido (AICc). Cuando diferentes modelos tenían valores de AICc similares (diferencias en su valor menor a 2), se seleccionó el modelo con el valor más alto de devianza residual. Finalmente, se evaluaron los mejores modelos con la función *glm* del paquete *vegan* (Oksanen *et al.* 2013).

## RESULTADOS

*Vegetación.* Se registraron un total de 1.674 individuos de coníferas y encinos. El sitio 8 (S8) con la altitud de 2.650 m s.n.m. fue en el que registró una menor densidad de individuos (180 individuos por hectárea ( $ind\ ha^{-1}$ )), mientras que en el sitio 10 (S10) a una altitud de 2.850 m s.n.m. fue donde se observó una mayor densidad de individuos ( $3.040\ ind\ ha^{-1}$ ). Para las coníferas, el sitio con mayor densidad fue el sitio S10 (2.850 m s. n. m.) con  $2,180\ ind\ ha^{-1}$ , mientras que para los encinos fue el sitio S2 (2.050 m s.n.m.) con  $1.500\ ind\ ha^{-1}$ . Se observó un mayor número de individuos de coníferas que de encinos, al igual que los valores promedio de las alturas y las áreas basales fueron mayores para las coníferas (cuadro 1). Se registraron un total de 10 especies de coníferas y 10 especies de encinos. Todas las especies de coníferas son perennifolias mientras que la mayoría de las especies de encinos son caducifolias, excepto

**Cuadro 1.** Densidad de individuos, altura promedio, área basal promedio y especies presentes en cada sitio de muestreo a lo largo del gradiente altitudinal.

Density of individuals, average height, average basal area, and species present in each sampling site along the altitudinal gradient.

Altitud (m s.n.m.) (sitio)	Grupo biológico	Densidad (ind ha <sup>-1</sup> )	Altura (m)	Área basal (m <sup>2</sup> ha <sup>-1</sup> )	Especies
1.950 (S1)	Coníferas	70	5,7 ± 1,9	0,584 ± 0,516	<i>Pinus lawsonii</i> Roezl ex. Gordon
	Encinos	1.270	5,2 ± 0,1	0,249 ± 0,042	<i>Quercus calophylla</i> Schltdl. & Cham., <i>Quercus castanea</i> Née, <i>Quercus conzattii</i> Trel.
2.050 (S2)	Coníferas	290	12 ± 1,1	0,522 ± 0,103	<i>Pinus teocote</i> Schied. ex. Schltdl. & Cham.
	Encinos	1.500	4,4 ± 0,1	0,089 ± 0,018	<i>Quercus conzattii</i> Trel., <i>Quercus laeta</i> Liebm.
2.150 (S3)	Coníferas	1.420	9 ± 0,3	0,178 ± 0,020	<i>Pinus lawsonii</i> Roezl ex. Gordon
	Encinos	710	5,1 ± 0,2	0,256 ± 0,044	<i>Quercus conzattii</i> Trel.
2.250 (S4)	Coníferas	670	12,8 ± 1,3	0,447 ± 0,096	<i>Pinus lawsonii</i> Roezl ex. Gordon, <i>Pinus patula</i> var. <i>longipedunculata</i> Loock ex. Martínez, <i>Pinus pseudostrobus</i> var. <i>apulcensis</i> (Lindl.) Shaw, <i>Pinus pseudostrobus</i> Lindl.
	Encinos	430	6 ± 0,6	0,106 ± 0,019	<i>Quercus crassifolia</i> Bonpl., <i>Quercus oocarpa</i> Liebm., <i>Quercus obtusata</i> Bonpl.
2.350 (S5)	Coníferas	380	15 ± 0,7	0,583 ± 0,075	<i>Pinus lawsonii</i> Roezl ex. Gordon, <i>Pinus pseudostrobus</i> var. <i>apulcensis</i> (Lindl.) Shaw
	Encinos	1.030	4,9 ± 0,2	0,141 ± 0,022	<i>Quercus castanea</i> Née, <i>Quercus crassifolia</i> Bonpl., <i>Quercus oocarpa</i> Liebm., <i>Quercus obtusata</i> Bonpl.
2.450 (S6)	Coníferas	140	12,3 ± 1,5	0,932 ± 0,312	<i>Pinus lawsonii</i> Roezl ex. Gordon, <i>Pinus pseudostrobus</i> var. <i>apulcensis</i> (Lindl.) Shaw
	Encinos	890	7,2 ± 0,3	0,183 ± 0,028	<i>Quercus castanea</i> Née, <i>Quercus conzattii</i> Trel., <i>Quercus obtusata</i> Bonpl.
2.550 (S7)	Coníferas	1.130	8,7 ± 0,7	0,252 ± 0,053	<i>Pinus patula</i> var. <i>longipedunculata</i> Loock ex. Martínez, <i>Pinus pseudostrobus</i> var. <i>apulcensis</i> (Lindl.) Shaw
	Encinos	350	8,4 ± 0,9	0,206 ± 0,040	<i>Quercus crassifolia</i> Bonpl., <i>Quercus rugosa</i> Née
2.650 (S8)	Coníferas	180	33,7 ± 0,7	3,489 ± 0,5	<i>Pinus herrerae</i> Martínez, <i>Pinus maximoi</i> H. E. Moore, <i>Pinus patula</i> var. <i>longipedunculata</i> Loock ex. Martínez
	Encinos	0	0	0	-
2.750 (S9)	Coníferas	180	23 ± 2,7	1,508 ± 0,296	<i>Pinus douglasiana</i> Martínez, <i>Pinus patula</i> var. <i>longipedunculata</i> Loock ex. Martínez, <i>Pinus pseudostrobus</i> var. <i>apulcensis</i> (Lindl.) Shaw
	Encinos	160	10 ± 1	0,755 ± 0,189	<i>Quercus crassifolia</i> Bonpl., <i>Quercus rugosa</i> Née
2.850 (S10)	Coníferas	2.180	8 ± 0,4	0,129 ± 0,051	<i>Abies hickelii</i> Flous & Gaussen, <i>Pinus ayacahuite</i> C. Ehrenb. Ex. Schltdl., <i>Pinus patula</i> var. <i>longipedunculata</i> Loock ex. Martínez, <i>Pinus pseudostrobus</i> Lindl.
	Encinos	860	7,9 ± 0,6	0,136 ± 0,055	<i>Quercus crassifolia</i> Bonpl., <i>Quercus ocoteifolia</i> Liebm.
2.950 (S11)	Coníferas	270	26,8 ± 1,9	1,261 ± 0,292	<i>Abies hickelii</i> Flous & Gaussen, <i>Pinus ayacahuite</i> C. Ehrenb. ex. Schltdl., <i>Pinus pseudostrobus</i> Lindl.
	Encinos	530	10,9 ± 1,2	0,453 ± 0,211	<i>Quercus crassifolia</i> Bonpl., <i>Quercus oocarpa</i> Liebm.
3.050 (S12)	Coníferas	640	22,2 ± 1,5	0,724 ± 0,099	<i>Abies hickelii</i> Flous & Gaussen, <i>Pinus ayacahuite</i> C. Ehrenb. ex. Schltdl.
	Encinos	20	25,5 ± 0,5	0,658 ± 0,004	<i>Quercus laurina</i> Bonpl., <i>Quercus ocoteifolia</i> Liebm.
3.150 (S13)	Coníferas	480	18,8 ± 1,8	0,737 ± 0,137	<i>Abies hickelii</i> Flous & Gaussen, <i>Pinus ayacahuite</i> C. Ehrenb. ex. Schltdl.
	Encinos	0	0	0	-
3.250 (S14)	Coníferas	960	6,8 ± 0,4	0,265 ± 0,036	<i>Pinus hartwegii</i> Lindl.
	Encinos	0	0	0	-

por *Quercus rugosa* Née que es semicaducifolia (cuadro 1). *Aporte de hojarasca por grupo biológico (coníferas y encinos)*. Se registraron diferencias significativas ( $P < 0,05$ ) en el aporte de hojarasca entre las temporadas de colecta de material y a lo largo del gradiente altitudinal en los dos grupos biológicos analizados (cuadro 2). En las coníferas las diferencias fueron en las primeras dos temporadas (temporada 1, enero y temporada 2, febrero - marzo) así como en altitudes menores a los 2.450 m, que fue donde se presentó la mayor caída de acículas (figura 2A). En el caso de los encinos se registró un patrón similar en cuanto a la temporalidad, ya que fue en la temporada 1 (enero) y 2 (febrero y marzo) cuando se observó la mayor caída de hojarasca, hasta llegar a la temporada 4 (mayo - octubre) donde se obtuvieron valores cercanos a cero (figura 2B).

En las coníferas no se observó correlación entre la cantidad de hojarasca y el número de días de colecta de material ( $r_s = -0,21, P = 0,13$ ) o el número de individuos ( $r_s = -0,35, P = 0,08$ ). En el caso de los encinos la correlación entre la cantidad de hojarasca y el número de días no fue significativa ( $r_s = 0,06, P = 0,85$ ), pero la correlación fue positiva y significativa para el número de individuos ( $r_s = 0,78, P < 0,05$ ), por lo que entre mayor es la cantidad de encinos, mayor es el aporte de hojarasca al suelo.

**Cuadro 2.** ANCOVA para las diferencias en el aporte de hojarasca entre temporadas y a lo largo del gradiente altitudinal para las coníferas y los encinos. \* =  $P < 0,05$ ; \*\* =  $P < 0,01$ ; ns = no significativo.

ANCOVA for differences in litterfall between seasons and along the altitudinal gradient for conifers and oaks. \* =  $P < 0,05$ ; \*\* =  $P < 0,01$ ; ns = not significant

Grupo biológico	Variable	gl	F	P
Coníferas	Temporada	3	2,951	< 0,05*
	Altitud	1	3,996	< 0,05*
	Temporada × Altitud	3	2,307	ns
Encinos	Temporada	3	4,274	< 0,05*
	Altitud	1	7,178	< 0,05*
	Temporada × Altitud	3	3,319	< 0,05*

**Cuadro 4.** ANdeVA para evaluar diferencias en el aporte de hojarasca en los diferentes tipos de vegetación. \* =  $P < 0,05$ ; \*\* =  $P < 0,01$ ; ns = no significativo.

ANOVA to evaluate differences in litterfall contribution in different vegetation types. \* =  $P < 0,05$ ; \*\* =  $P < 0,01$ ; ns = not significant.

	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F	P
Entre los tipos de vegetación	54,0	2	26,99	1,64	ns
Dentro de los tipos vegetación	410,4	25	16,41		
Total	464,4	27			

*Comparación en el aporte de hojarasca entre coníferas y encinos.* Solo se obtuvieron diferencias significativas entre coníferas y encinos en la cantidad de hojarasca producida en la temporada 4 (mayo - octubre) y en el área basal de los individuos (cuadro 3). En la temporada 4 las coníferas tuvieron un aporte de  $1,29 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$  y los encinos tuvieron un valor cercano a cero con  $0,10 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$  (figura 3A). En cuanto al área basal las coníferas presentaron en promedio un área basal mayor que los encinos (figura 3C).

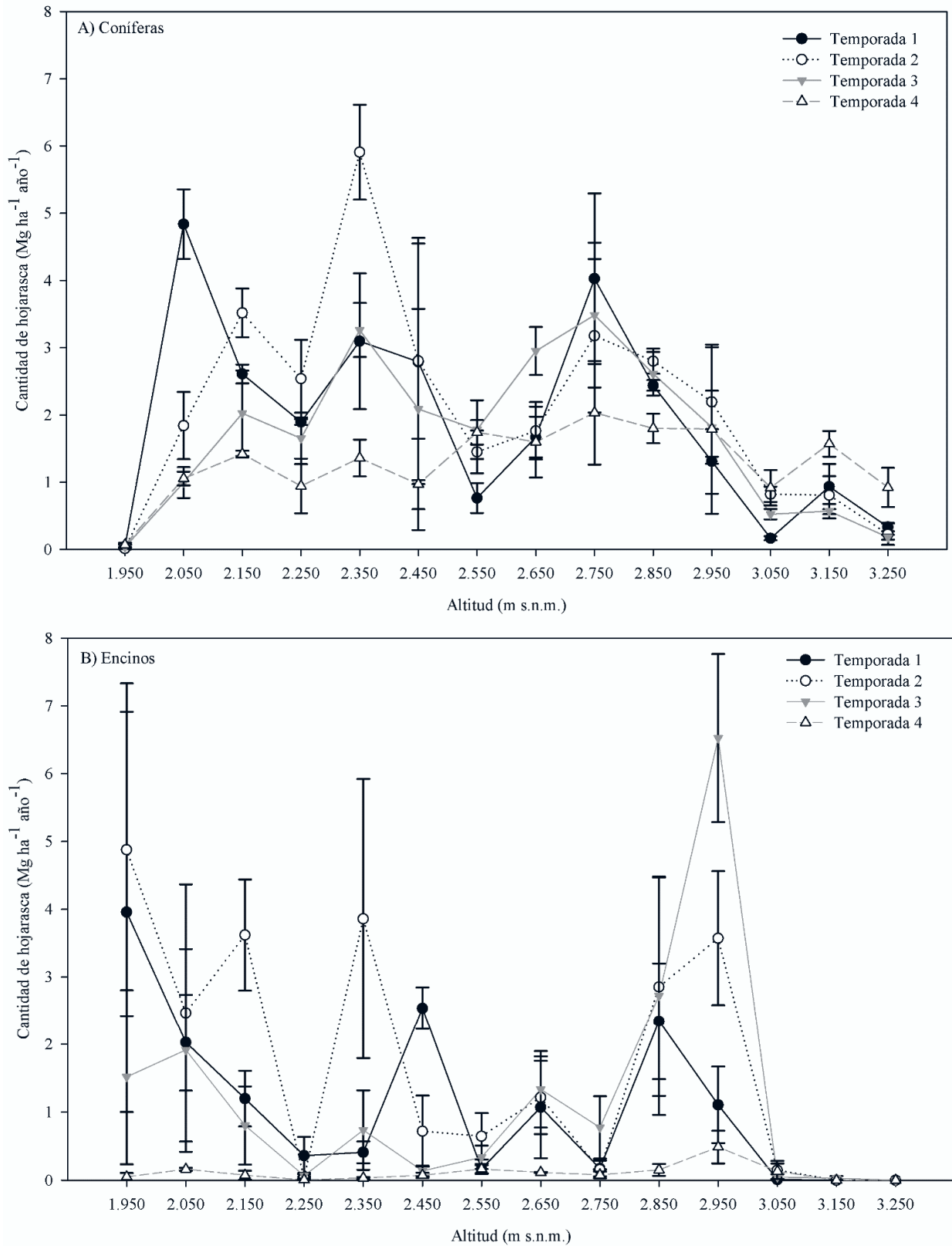
En cuanto a los tipos de vegetación no se observaron diferencias significativas en el aporte de hojarasca (cuadro 4), pero fue el bosque mixto el que presentó mayor caída de hojarasca con  $7,06 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ , seguido del bosque de encino con  $6,33 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$  y finalmente el bosque de coníferas con  $4,03 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$  (figura 4).

*Caída de hojarasca y variables ambientales-biológicas.* De acuerdo con los MLG, en las coníferas la intensidad de disturbio tuvo un efecto positivo y significativo en la caída de hojarasca para todas las temporadas analizadas y para el aporte total, al estar la variable de disturbio presente en todos los modelos elaborados para las coníferas y con valores positivos de sus coeficientes. La altitud y la intensi-

**Cuadro 3.** Valores del estadístico t para evaluar las diferencias entre coníferas y encinos en la cantidad total de hojarasca, la cantidad de hojarasca por temporadas, la densidad de individuos y el área basal. \* =  $P < 0,05$ ; \*\* =  $P < 0,01$ ; ns = no significativo.

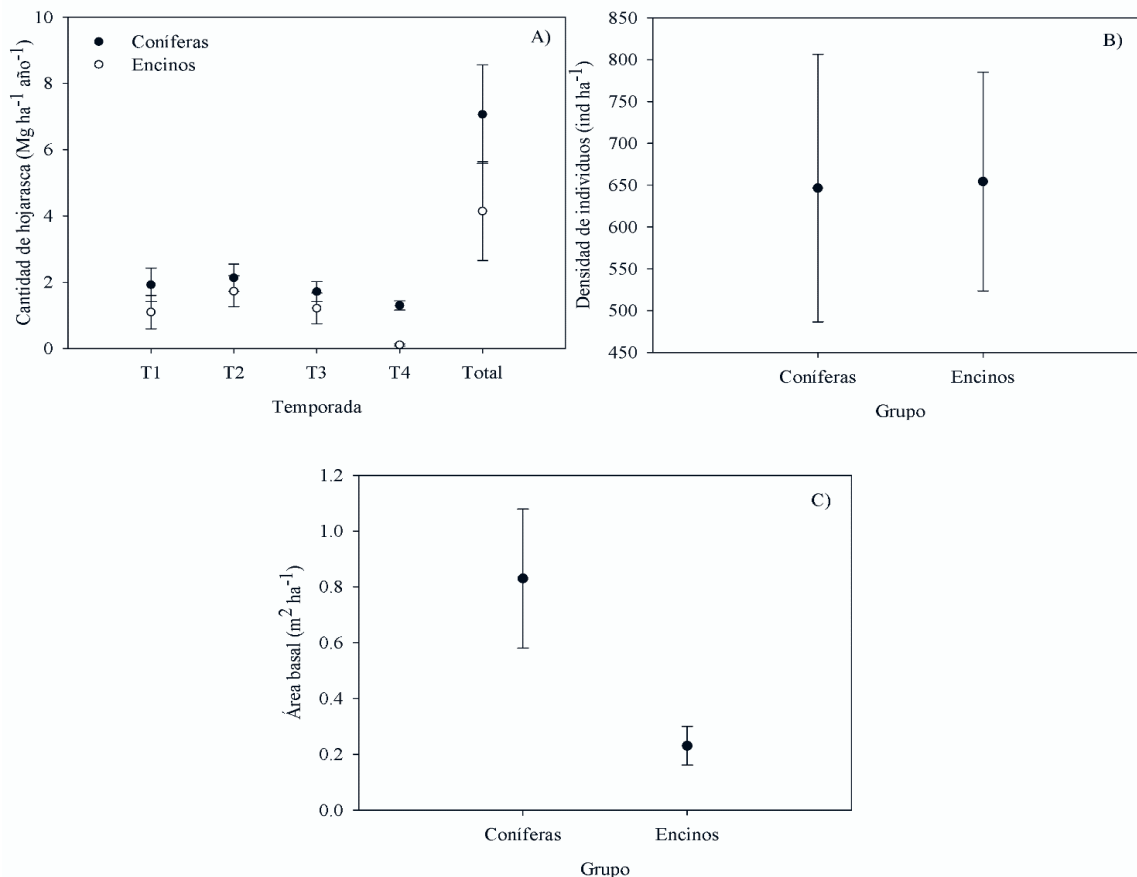
Values of the t-statistic to evaluate the differences between conifers and oaks in the total amount of litterfall, the amount of litterfall by season, the density of individuals, and the basal area. \* =  $P < 0,05$ ; \*\* =  $P < 0,01$ ; ns = not significant.

Variable	t	gl	P
Cantidad hojarasca temporada 1 <sub>enero</sub>	1,63	25,13	ns
Cantidad hojarasca temporada 2 <sub>febrero-marzo</sub>	0,65	25,59	ns
Cantidad hojarasca temporada 3 <sub>abril</sub>	0,91	22,32	ns
Cantidad hojarasca temporada 4 <sub>mayo-octubre</sub>	8,35	26,00	< 0,05*
Cantidad hojarasca total	1,96	25,99	ns
Densidad de individuos	-0,04	25,04	ns
Área basal	2,34	25,00	< 0,05*



**Figura 2.** Cantidad de hojarasca ( $\text{Mg ha}^{-1} \text{año}^{-1}$ ) producida a lo largo del gradiente altitudinal y en las diferentes temporadas de colecta de material (temporada 1, enero; temporada 2, febrero - marzo; temporada 3, abril; temporada 4, mayo - octubre) para A) coníferas y B) encinos. Las barras representan a la desviación estándar.

Amount of litterfall ( $\text{Mg ha}^{-1} \text{año}^{-1}$ ) produced along the altitudinal gradient and during different seasons of material collection (season 1, January; season 2, February - March; season 3, April; season 4, May - October) for A) conifers and B) oaks. The bars represent the standard deviation.



**Figura 3.** A) Cantidad de hojarasca producida promedio (Mg ha<sup>-1</sup> año<sup>-1</sup>) total y para cada una de las temporadas de colecta de material (T1, temporada 1, enero; T2, temporada 2, febrero - marzo; T3, temporada 3, abril; T4, temporada 4, mayo - octubre). B) Densidad de individuos y C) área basal por grupo biológico. Las barras representan a la desviación estándar.

A) Average amount of litterfall produced (Mg ha<sup>-1</sup> año<sup>-1</sup>) total and for each of the seasons of material collection (T1, season 1, January; T2, season 2, February - March; T3, season 3, April; T4, season 4, May - October). B) Density of individuals and C) basal area by biological group. The bars represent the standard deviation.

dad máxima de la precipitación tuvieron un efecto positivo y significativo en algunas temporadas (temporada 2 y 4). En tanto que, para los encinos, las variables ambientales (temperatura mínima promedio con un efecto negativo, intensidad promedio de la precipitación con un efecto positivo), y el número de individuos de encinos (con un efecto positivo) mostraron una relación con la caída de hojarasca (cuadro 5).

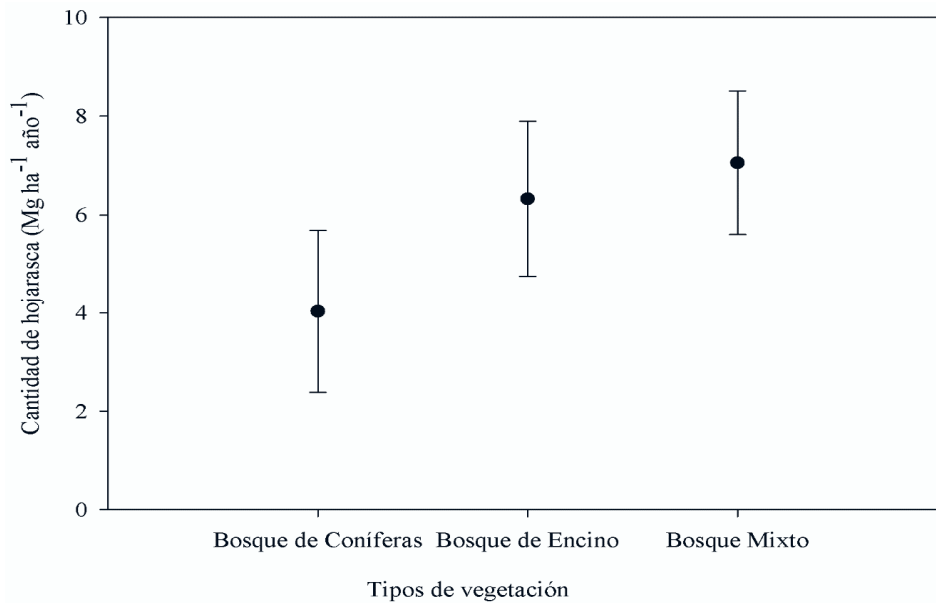
## DISCUSIÓN

En el área de estudio todas las especies de coníferas son árboles perennifolios, caso contrario al de las especies de encinos que son caducifolias (con la excepción de *Q. rugosa* que es considerada semicaducifolia). A pesar de que los encinos tienen pérdida total de hojas en cierta temporada del año (época de estiaje), las coníferas son el grupo biológico que registra el mayor aporte de hojarasca. Estas diferencias son más evidentes en la temporada de mayo-octubre (temporada 4), ya que en esa temporada

las coníferas tienen un aporte mayor que los encinos. Las diferencias en la caída de hojarasca de la temporada 4 pueden estar dadas por dos fenómenos asociados a la mayor precipitación que se registra en los bosques templados del área durante los meses de mayo - octubre: (1) los eventos de lluvia intensos desprenden acículas de los pinos (Pérez-Suárez *et al.* 2009) y (2) en esta temporada la pérdida de hojas de los encinos es de las más baja del año debido a la mayor disponibilidad de agua por precipitación (Williams-Linera *et al.* 1996, Pérez-Suárez *et al.* 2009).

Si bien es conocido que en los bosques caducifolios hay una caída de hojarasca mayor en la época seca, los bosques de coníferas presentan una caída continua de acículas en todo el año (Bhatti y Jassal 2014). En el presente estudio se registran picos de caída de hojarasca de coníferas en las temporadas 1 y 2 (enero - marzo), esto concuerda con lo reportado por otros estudios donde también observan picos de aporte en ciertas épocas del año (Huber y Oyarzún 1983, Pausas 1997, Guerrero-Campo *et al.* 1998, Portillo-Estrada *et al.* 2013, Zhang *et al.* 2014).





**Figura 4.** Valores promedio de los aportes de hojarasca en los diferentes tipos de vegetación. Las barras representan a la desviación estándar.  
 Average values of litterfall contributions in the different vegetation types. The bars represent the standard deviation.

**Cuadro 5.** Resultados de modelos lineales generalizados de la relación entre la caída de hojarasca en cada estación y total con variables biológicas y ambientales. E.E. = error estándar, Est. = valor estimado del efecto de la variable ambiental (pendiente de la curva,  $z$  = valor estadístico. \* =  $P < 0,05$ ; \*\* =  $P < 0,01$ ; ns = no significativo.

Results of generalized linear models of the relation of the litterfall in each season and total with biological and environmental variables. E.E. = standard error, Est. = estimated value of the effect of the environmental variable (slope of the curve),  $z$  = statistical value. \* =  $P < 0,05$ ; \*\* =  $P < 0,01$ ; ns = not significant.

Grupo	Temporada	Variable	Est.	E. E.	$z$	$P$
Coníferas	T1	Intensidad del disturbio	9,29	4,09	2,27	0,04*
	T2	Intensidad del disturbio	3,38	0,99	3,41	< 0,01**
		Intensidad máxima de la precipitación	3,17	1,10	2,89	0,01*
	T3	Intensidad del disturbio	2,22	0,98	2,25	0,04*
	T4	Intensidad del disturbio	1,31	0,46	2,83	0,02*
		Altitud	6,25	1,81	3,46	< 0,01**
Total	Intensidad del disturbio	9,00	3,21	2,80	0,01*	
Encinos	T1	Altitud	-192,39	62,33	-3,09	< 0,01*
		Temperatura mínima promedio	-17,06	7,77	-2,19	0,02*
	T2	Número de individuos de encinos	15,83	9,16	1,72	ns
		Temperatura mínima promedio	-10,71	5,69	-1,88	ns
		Intensidad promedio de la precipitación	55,17	25,57	2,16	0,03*
	T3	Número de individuos de encinos	17,50	8,99	1,94	< 0,05*
		Temperatura mínima promedio	-10,50	3,79	-2,76	< 0,01**
	T4	Número de individuos de encinos	11,44	14,82	0,77	ns
		Altitud	126,83	166,24	0,76	ns
	Total	Número de individuos de encinos	21,18	5,58	3,80	< 0,01*
		Temperatura mínima promedio	-53,19	11,77	-4,52	< 0,01*
		Intensidad promedio de la precipitación	170,67	51,56	3,31	< 0,01*

El número de días que se tardó en recolectar la hojarasca no tiene relación alguna con la cantidad recolectada, ya que no se obtienen correlaciones ni significativas ni con valores de correlación positivos altos, por lo que a pesar de que el número de días de colecta de material fue distinto esto no influyó en los resultados.

Estudios previos registran que la cantidad de hojarasca se relaciona con las condiciones ambientales (Bray y Gorham 1964, Berg y Meentemeyer 2001, Liu *et al.* 2004, Bhatti y Jassal 2014), siendo diferentes las variables que influyen en los bosques. Trabajos realizados con coníferas reportan que variables como la temperatura, la precipitación, la humedad o el viento son las que presentan influencia en la caída de hojarasca (Huber y Oyarzún 1983, Berg y Meentemeyer 2001, Liu *et al.* 2004, Roig *et al.* 2005, Gutiérrez *et al.* 2012, López-López *et al.* 2013, Reyes-Carrera *et al.* 2013). En el presente estudio se observa para los encinos que hay relaciones positivas y significativas en las diferentes temporadas evaluadas con variables como la densidad de individuos y la intensidad de la precipitación. Se evidenció que entre mayor es la cantidad de encinos y la intensidad de la precipitación mayor fue la cantidad de hojarasca producida. Un efecto contrario se observó con la temperatura mínima, ya que se relaciona de forma negativa con la caída de hojarasca.

En el caso de las coníferas, la intensidad de disturbio tuvo un efecto positivo en la caída de hojarasca. A mayor cantidad de tocones, mayor fue la caída de acículas. Un mayor número de tocones es evidencia de la pérdida de individuos lo cual provoca cambios en las condiciones ambientales, por ejemplo: en una mayor incidencia de luz solar y en un aumento de la temperatura. En estudios previos se observa que el aumento en las temperaturas se relaciona con un mayor aporte de hojarasca en algunas especies de coníferas, por ejemplo en *Pinus sylvestris* L. (Kouki y Hokkanen 1992) y *Pinus greggii* Engelm. *ex* Parl. (Gutiérrez *et al.* 2012).

Como se observa en el presente estudio no todas las variables ambientales presentan una relación con la caída de hojarasca. Ejemplo de esto fue lo que se registra con la precipitación, donde a pesar de que existen diferencias en la cantidad de lluvia, no se detecta la influencia de dicha variable en la cantidad de hojarasca producida ni para las coníferas ni para los encinos. Esto concuerda con reportes previos realizados en bosques templados donde no observan alguna relación entre la cantidad de hojarasca con la precipitación (Berg y Meentemeyer 2001, Zhou *et al.* 2007).

Estudios realizados en bosques templados en México han determinado el aporte de hojarasca en bosques mixtos es de  $7,59 \pm 0,29 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ , en bosques de encino es de  $6,58 \pm 0,27 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$  y en bosques de pino de  $5,18 \pm 0,19 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$  (Rocha-Loredo *et al.* 2009). En el presente trabajo se observa un patrón muy similar, ya que el bosque mixto fue el que presenta mayor aporte de hojarasca con  $7,06 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ , seguido del bosque de encino con  $6,33 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$  y el bosque de coníferas que presenta el aporte más bajo con  $4,03 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ . Estas

cantidades de hojarasca son mayores a lo que se ha reportado para bosques de otras partes del mundo, ejemplo de ello son los valores de aporte de hojarasca en bosques de coníferas de Europa y Asia donde reportan cantidades que van de los  $1,84$  a los  $3,31 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$  (Liu *et al.* 2004).

Finalmente, retomando las hipótesis planteadas al inicio del presente estudio: 1) se observan diferencias en el aporte de hojarasca entre las coníferas y los encinos, sin embargo, contrario a lo que se esperaba, fueron las coníferas las que presentan mayor aporte de hojarasca. Esto se debió a que en una época del año los encinos no presentan pérdida de hojas, mientras que las coníferas tienen un recambio de acículas constante y picos en la caída de hojas por eventos climáticos. Estos picos de caída de hojarasca en coníferas pueden llegar a sobrepasar el aporte de hojarasca de encinos (Kim *et al.* 1996, Ramírez-Corraea *et al.* 2007, Zapata *et al.* 2007). Y 2) las condiciones ambientales presentan una influencia en la caída de hojarasca, siendo temperatura e intensidad de la precipitación las que más influyen en la caída de hojarasca en los encinos al igual que las variables biológicas (número de individuos). Mientras que para las coníferas fue el disturbio ambiental el que tuvo un mayor efecto en la caída de hojarasca.

## CONCLUSIONES

En el área de estudio, se observan diferencias en el aporte de hojarasca entre las especies de coníferas y encinos. Mientras que las coníferas son árboles perennifolios con una caída constante de acículas durante todo el año, las especies de encinos son caducifolias, con la excepción de una. Esto conlleva a que, a pesar de su pérdida total de hojas en ciertas temporadas por parte de los encinos, las coníferas son el grupo biológico que registra el mayor aporte de hojarasca, especialmente en la temporada de mayo a octubre.

El aporte de hojarasca de las coníferas y encinos se relaciona con algunas condiciones ambientales, esto al presentar una mayor influencia en los encinos (temperatura e intensidad de la precipitación), mientras que para las coníferas es la intensidad del disturbio (número de tocones) la que mayor relación tiene con la caída de hojarasca.

Los bosques de la parte alta de la Sierra Norte de Oaxaca presentan valores de caída de hojarasca más elevados que lo reportado para otras partes del mundo, siendo los bosques mixtos los que mayor aporte tienen.

## CONTRIBUCIÓN DE AUTORES

Todos los autores contribuyeron a la conceptualización del estudio, la adquisición de datos (trabajo de campo), la redacción y la revisión del manuscrito. Nihai Flores-Galicia realizó el análisis estadístico y la interpretación de los datos. Erick Gutiérrez editó el documento. Irma Trejo se encargó de la adquisición de fondos para realizar el estudio. Todos los autores leyeron y aprobaron el manuscrito final.

## FINANCIAMIENTO

Esta investigación formó parte del proyecto IN300515 del Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica, PAPIIT de la Universidad Nacional Autónoma de México.

## AGRADECIMIENTOS

Este estudio forma parte del artículo requisito para obtener el grado de doctor de Erick Gutiérrez en el programa “Doctorado en Ciencias Biológicas, de la Universidad Nacional Autónoma de México”. Erick Gutiérrez agradece a CONACyT por la beca escolar para sus estudios de doctorado. Agradecemos a la M. en C. Rosa María Fonseca Juárez (Facultad de Ciencias, UNAM) por las determinaciones taxonómicas de los pinos y a la Dra. Susana Valencia Ávalos (Facultad de Ciencias, UNAM) por las determinaciones taxonómicas de los encinos. Agradecemos a la comunidad de Santa Catarina Lachatao y Santa María Yavesía su apoyo y su permiso para estudiar su territorio. El trabajo de campo fue asistido por Mónica Vázquez, Tania Fernández y Eribel Bello.

## REFERENCIAS

- Álvarez-Arteaga G, NE García, P Krasilnikov, F García-Oliva. 2013. Almacenes de carbono en bosques montanos de niebla de la sierra norte de Oaxaca, México. *Agrociencia* 47(2): 171-180.
- An JY, BB Park, JH Chun, A Osawa. 2017. Litterfall production and fine root dynamics in cool-temperate forests. *PLOS ONE* 12(6): e0180126. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0180126>
- Andivia E, M Fernández, J Vázquez-Piqué, A González-Pérez, R Tapias. 2010. Nutrients return from leaves and litterfall in a mediterranean cork oak (*Quercus suber* L.) forest in southwestern Spain. *European Journal of Forest Research* 129: 5-12. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10342-009-0274-6>
- Berg B, V Meentemeyer. 2001. Litter fall in some European coniferous forests as dependent on climate: a synthesis. *Canadian Journal of Forest Research* 31(2): 292-301. DOI: <https://doi.org/10.1139/x00-172>
- Bhatti JS, RS Jassal. 2014. Long term aboveground litterfall production in boreal jack pine (*Pinus banksiana*) and black spruce (*Picea mariana*) stands along the Boreal Forest Transect Case Study in western central Canada. *Écoscience* 21(3-4): 301-314. DOI: [https://doi.org/10.2980/21-\(3-4\)-3699](https://doi.org/10.2980/21-(3-4)-3699)
- Bigelow SW, CD Canham. 2015. Litterfall as a niche construction process in a northern hardwood forest. *Ecosphere* 6(7): 117. DOI: <https://doi.org/10.1890/ES14-00442.1>
- Bray JR, E Gorham. 1964. Litter production in forests of the world. In Cragg JB ed. *Advances in ecological research*. Academic Press, Elsevier. p. 101-157. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0065-2504\(08\)60331-1](https://doi.org/10.1016/S0065-2504(08)60331-1)
- Calcagno V, C de Mazancourt. 2010. glmulti: An R package for easy automated model selection with (generalized) linear models. *Journal of Statistical Software* 34(12): 1-29. DOI: <https://doi.org/10.18637/jss.v034.i12>
- Frazer GW, C Canham, K Lertzman. 1999. Gap Light Analyzer (GLA), Version 2.0: Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs, users manual and program documentation. Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia, and the Institute of Ecosystem Studies. Millbrook, New York.
- Gaspar-Santos ES, M González-Espinosa, N Ramírez-Marcial, JD Álvarez-Solís. 2015. Acumulación y descomposición de hojarasca en bosques secundarios del sur de la Sierra Madre de Chiapas, México. *Bosque* 36(3): 467-480. DOI: <http://dx.doi.org/10.4067/S0717-92002015000300013>
- Guerrero-Campo J, J Camarero, E Gutiérrez. 1998. Crecimiento estacional y caída de acículas en *Pinus sylvestris* y *P. uncinata*. *Investigación agraria. Sistemas y recursos forestales* 7: 155-172.
- Gutiérrez MH, J Méndez, C Flores, JA Ramírez, BN Gutiérrez. 2012. Caída de hojarasca en plantaciones de *Pinus greggii* Engelm. y *Pinus cembroides* Zucc., en Coahuila, México. *Revista fitotecnica mexicana* 35(2): 123-133.
- Huber A, C Oyarzún. 1983. Producción de hojarasca y sus relaciones con factores meteorológicos en un bosque de *Pinus radiata* (D. Don.). *Bosque* 5(1): 1-11. DOI: <https://doi.org/10.4206/bosque.1983.v5n1-01>
- Kim C, TL Sharik, MF Jurgensen. 1996. Litterfall, nitrogen and phosphorus inputs at various levels of canopy removal in oak and pine stands in northern lower Michigan. *The American Midland Naturalist* 135(2): 195-204. DOI: <https://doi.org/10.2307/2426702>
- Kouki J, T Hokkanen. 1992. Long-term needle litterfall of a Scots pine *Pinus sylvestris* stand: relation to temperature factors. *Oecologia* 89: 176-181. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00317216>
- Liu C, CJ Westman, B Berg, W Kutsch, GZ Wang, R Man, H Ilvesniemi. 2004. Variation in litterfall-climate relationships between coniferous and broadleaf forests in Eurasia. *Global Ecology and Biogeography* 13: 105-114. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1466-882X.2004.00072.x>
- López-López JD, J Méndez, JA Nájera-Luna, J Cerano-Paredes, JD Flores-Flores, JA Nájera-Castro. 2013. Producción de hojarasca en *Pinus halepensis* Mill. y *Pinus cembroides* Zucc. y su relación con algunos factores climáticos. *Agrociencia* 47(5): 497-510.
- Marks JC. 2019. Revisiting the fates of dead leaves that fall into streams. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 50: 547-568. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110218-024755>
- Oksanen J, GL Simpson, FG Blanchet, R Kindt, P Legendre, PR Minchin, R O'Hara, P Solymos, MH Stevens, M Szoecs, H Wagner, M Barbour, M Bedward, B Bolker, D Borcard, G Carvalho, M Chirico, M Caceres, S Durand, H Evangelista, R FitzJohn, M Friendly, B Furneaux, G Hannigan, O Mark, M Hill, L Lahti, D McGlenn, M Ouellette, E Ribeiro, T Smith, A Stier, C Ter, J Weedon. 2013. Package ‘Vegan’. Community Ecology Package. Consultado el 30 may 2023. Disponible en: <https://cran.r-project.org/package=vegan>
- Ortiz-Martínez T, S Gallina, M Briones-Salas, G González. 2005. Densidad poblacional y caracterización del hábitat del venado cola blanca (*Odocoileus virginianus oaxacensis*, Goldman y Kellog, 1940) en un bosque templado de la sierra norte de Oaxaca, México. *Acta zoológica mexicana* 21(3): 65-78.

- Pausas JG. 1997. Litter fall and litter decomposition in *Pinus sylvestris* forests of the eastern Pyrenees. *Journal of Vegetation Science* 8: 643-650. DOI: <https://doi.org/10.2307/3237368>
- Pérez-Suárez M, J Arredondo-Moreno, E Huber-Sannwald, J Vargas-Hernández. 2009. Production and quality of senesced and green litterfall in a pine-oak forest in central-northwest Mexico. *Forest Ecology and Management* 258(7): 1307-1315. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.06.031>
- Piña E, I Trejo. 2014. Densidad poblacional y caracterización de hábitat del venado cola blanca en un bosque templado de Oaxaca, México. *Acta zoológica mexicana* 30(1): 114-134.
- Portillo-Estrada M, JF Korhonen, M Pihlatie, J Pumpanen, AK Frumau, L Morillas, T Tosens, Ü Niinemets. 2013. Inter- and intra-annual variations in canopy fine litterfall and carbon and nitrogen inputs to the forest floor in two European coniferous forests. *Annals of forest science* 70: 367-379. DOI: <https://doi.org/10.1007/s13595-013-0273-0>
- Quichimbo P, D Veintimilla, Y Carrión, L Jiménez. 2016. Litterfall production under pine plantations in the southern Andes region of Ecuador. *Enfoque UTE* 7(3): 14-25. DOI: <https://doi.org/10.29019/enfoqueute.v7n3.102>
- Ramírez-Correa JA, CM Zapata-Duque, JD León-Peláez, MI González-Hernández. 2007. Caída de hojarasca y retorno de nutrientes en bosques montanos andinos de Piedras Blancas, Antioquia, Colombia. *Interciencia* 32(5): 303-311.
- Ramírez-Ponce A, J Allende-Canseco, MA Morón. 2009. Fauna de coleópteros lamelicornios de Santiago Xiacui, Sierra Norte, Oaxaca, México. *Acta zoológica mexicana* 25(2): 323-343.
- Rapp M, I Santa-Regina, M Rico, HA Gallego. 1999. Biomass, nutrient content, litterfall and nutrient return to the soil in Mediterranean oak forests. *Forest Ecology and Management* 119(1-3): 39-49. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(98\)00508-8](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(98)00508-8)
- Reyes-Carrera SA, J Méndez-González, JA Nájera-Luna, J Cerano-Paredes. 2013. Producción de hojarasca en un rodal de *Pinus cembroides* Zucc. en Arteaga, Coahuila, México y su relación con las variables climáticas. *Revista Chapingo. Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* 19(1): 147-155.
- Rocha-Loredo AG, N Ramírez-Marcial. 2009. Producción y descomposición de hojarasca en diferentes condiciones sucesionales del bosque de pino-encino en Chiapas, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 84: 1-12.
- Roig S, M del Río, I Cañellas, G Montero. 2005. Litterfall in Mediterranean *Pinus pinaster* Ait. stands under different thinning regimes. *Forest Ecology and Management* 206(1-3): 179-190. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.10.068>
- Shin CH, HY Won, HT Mun. 2011. Litter production and nutrient input via litterfall in *Quercus mongolica* forest at Mt. Worak National Park. *Journal of Ecology and Environment* 34(1): 107-113. DOI: <https://doi.org/10.5141/JEFB.2011.013>
- Vitousek PM, G Gerrish, DR Turner, LR Walker, D Mueller-Dombois. 1995. Litterfall and nutrient cycling in four Hawaiian montane rainforests. *Journal of Tropical Ecology* 11(2): 189-203. DOI: <https://doi.org/10.1017/S0266467400008634>
- Williams-Linera G, J Tolome. 1996. Litterfall, temperate and tropical dominant trees, and climate in a Mexican lower montane forest. *Biotropica* 28(4): 649-656. DOI: <https://doi.org/10.2307/2389051>
- Zacarías-Eslava Y, RF Castillo. 2010. Comunidades vegetales templadas de la Sierra Juárez, Oaxaca: pisos altitudinales y sus posibles implicaciones ante el cambio climático. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 87: 13-28.
- Zapata CM, JA Ramírez, JD León, MI González. 2007. Producción de hojarasca fina en bosques altoandinos de Antioquia, Colombia. *Revista Facultad Nacional de Agronomía Medellín* 60(1): 3771-3784.
- Zhang H, W Yuan, W Dong, S Liu. 2014. Seasonal patterns of litterfall in forest ecosystem worldwide. *Ecological Complexity* 20: 240-247. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2014.01.003>
- Zhou G, L Guan, X Wei, D Zhang, Q Zhang, J Yan, D Wen, J Liu, S Liu, Z Huang, G Kong, J Mo, Q Yu. 2007. Litterfall production along successional and altitudinal gradients of subtropical monsoon evergreen broadleaved forests in Guangdong, China. *Plant Ecology* 188: 77-89. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11258-006-9149-9>
- Zhou Y, J Su, IA Janssens, G Zhou, C Xiao. 2014. Fine root and litterfall dynamics of three Korean pine (*Pinus koraiensis*) forests along an altitudinal gradient. *Plant Soil* 374: 19-32. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11104-013-1816-8>

Recibido: 30.05.23

Aceptado: 22.10.23