

**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE HONDURAS**  
**FACULTAD DE CIENCIAS**  
**ESCUELA DE BIOLOGÍA**  
**MAESTRÍA EN BOTÁNICA**



Tesis sometida a consideración por la Coordinación de la Maestría en Botánica  
para optar al grado y título de Maestría en Botánica

**ANÁLISIS DE LA CONECTIVIDAD PAISAJÍSTICA Y DE LA REGENERACIÓN  
NATURAL DEL BOSQUE DE PINO AFECTADO POR EL ESCARABAJO  
DESCORTEZADOR *DENDROCTONUS* SPP. EN VALLE DE ÁNGELES,  
FRANCISCO MORAZÁN**

Alexis Ramón Rivera Mejía

Tesista

Ciudad Universitaria a 22 de noviembre de 2023

## Contenido

1. Introducción.....	7
2. Marco teórico.....	9
2.1 <i>Los bosques de pino</i> .....	9
2.2 <i>El escarabajo descortezador</i> .....	10
2.3 <i>Regeneración natural</i> .....	11
2.4 <i>Conectividad paisajística</i> .....	14
4. Objetivos.....	15
4.1 <i>Objetivo general</i> .....	15
4.2 <i>Objetivos específicos</i> .....	15
5. Hipótesis .....	15
6. Predicciones.....	15
7. Métodos .....	16
7.1 <i>Área de estudio</i> .....	16
7.2 <i>Conectividad paisajística</i> .....	17
7.3 <i>Determinación de los parámetros de conectividad ecológica</i> .....	18
7.4 <i>Categorías paisajísticas</i> .....	19
7.5 <i>Caracterización de la regeneración natural</i> .....	22
7.5.1 <i>Registro de datos</i> .....	22
7.5.2 <i>Caracterización de las poblaciones naturales de pino</i> .....	22
7.6 <i>Caracterización del banco de semillas</i> .....	23
8. Resultados.....	23
8.1 <i>Conectividad paisajística del bosque afectado</i> .....	23
8.1.1 <i>Conectividad de los fragmentos de bosque de pino</i> .....	23
8.1.2 <i>Métricas globales de conectividad</i> .....	24
8.1.3 <i>Métricas locales de conectividad</i> .....	25
8.2 <i>Caracterización de la regeneración natural</i> .....	29

8.3 <i>Relación de la distancia al bosque con la regeneración natural</i> .....	31
8.4 <i>Patrones de distribución espacial de la regeneración natural</i> .....	31
8.5 <i>Descripción del banco de semillas</i> .....	33
9. <i>Discusión</i> .....	34
9.1 <i>Conectividad paisajística del bosque afectado</i> .....	34
9.2 <i>Caracterización de regeneración natural del bosque de pino</i> .....	36
9.3 <i>Relación de la distancia al bosque con la regeneración natural</i> .....	37
9.4 <i>Patrones de distribución espacial de la regeneración natural</i> .....	38
9.5 <i>Descripción del banco de semillas</i> .....	39
10. <i>Conclusiones</i> .....	40
11. <i>Bibliografía</i> .....	42

## *Índice de figuras*

<b>Figura 1.</b> Ubicación de los sitios de muestreo en claros y bosque de pino en el municipio de Valle de Ángeles, Honduras. ....	177
<b>Figura 2.</b> Mapa de cobertura vegetal y usos del suelo del municipio de Valle de Ángeles, Honduras.....	20
<b>Figura 3.</b> Modularidad paisajística de los fragmentos de bosque de pino a una escala local utilizando un gráfico de conexiones ecológicas en Valle de Ángeles, Francisco Morazán. ....	24
<b>Figura 4.</b> Probabilidad de conectividad del bosque de pino a una escala global en Valle de Ángeles, Francisco Morazán. (las áreas en negro y gris representan las diferentes categorías paisajísticas dentro del municipio) .....	25
<b>Figura 5.</b> Conectividad de los fragmentos de bosque de pino a una escala local en Valle de Ángeles, Francisco Morazán.....	26
<b>Figura 6.</b> Flujo de interacción de los fragmentos de bosque de pino a una escala local en Valle de Ángeles, Francisco Morazán. ....	27
<b>Figura 7.</b> Centralidad de intermediación (BC) en el bosque de pino a una escala local en Valle de Ángeles, Francisco Morazán.....	27
<b>Figura 8.</b> Ruta de conexión con menor costo entre los fragmentos de bosque de pino a una escala local en Valle de Ángeles, Francisco Morazán.....	28
<b>Figura 9.</b> Índice de centralidad y cercanía entre los fragmentos de bosque de pino a una escala local en Valle de Ángeles, Francisco Morazán.....	28
<b>Figura 10.</b> Histograma de frecuencias del diámetro a la altura del cuello de la raíz de las plántulas, en sitios de regeneración natural del bosque de pino en Valle de Ángeles, Honduras.....	30
<b>Figura 11.</b> Histograma de frecuencias de las alturas de las plántulas, en sitios de regeneración natural del bosque de pino en Valle de Ángeles, Honduras. ....	30
<b>Figura 12.</b> Distribución de las plántulas, juveniles y vástagos en sitios en regeneración natural después del ataque del escarabajo descortezador en Valle de Ángeles, Honduras. ....	31
<b>Figura 13.</b> Valores para los índices de diversidad de Shannon y equidad de Pielou del banco de semillas en el bosque de pino del municipio de Valle de Ángeles, Francisco Morazán.....	34

### *Índice de cuadros*

<b>Cuadro 1.</b> Elementos necesarios para construir el gráfico de la red paisajística en sitios afectados por el escarabajo descortezador.....	18
<b>Cuadro 2.</b> categorización de la conectividad de acuerdo con la cobertura vegetal y el uso de suelo en el paisaje.....	21
<b>Cuadro 3.</b> Valores de la prueba del vecino más cercano y tipo de distribución para las plántulas de acuerdo con sus categorías de tamaño.....	32
<b>Cuadro 4.</b> Abundancia de las especies reportadas en el banco de semillas del bosque de pino en las áreas afectadas por el ecarabajo descortezador. ....	33

## Resumen

Los bosques de pino en Honduras están sometidos a una constante pérdida de su superficie causada principalmente por los incendios forestales, las actividades antrópicas y por el incremento de las poblaciones del escarabajo descortezador *Dendroctonus* spp. No obstante, no existen estudios que evalúen, a escala del paisaje y a escala local, el estado actual de los bosques después del incremento del descortezador y del manejo que se implementó en las áreas afectadas. El objetivo del presente estudio fue analizar la conectividad paisajística de los fragmentos de bosque de pino y la regeneración natural en sitios afectados por el escarabajo descortezador. Se construyeron redes paisajísticas y se calcularon métricas de centralidad, para determinar la relevancia de los fragmentos de bosque en la conectividad a nivel de paisaje. Se llevó a cabo el censo de los individuos de pino en las áreas afectadas, y se determinó la distribución espacial de las plántulas, de los juveniles y de los adultos. Además, se evaluó la diversidad del banco de semillas en los sitios afectados. Se encontró que la conectividad de los fragmentos de bosque presenta valores más altos en dos grandes áreas ubicadas en el centro y el oeste del municipio, esto indica que tienen un alto potencial para la regeneración del bosque. En los sitios afectados, la regeneración natural presenta una mayor frecuencia de las plántulas germinantes y de juveniles y tienen un patrón de distribución disperso. El banco de semillas está conformado principalmente por especies herbáceas, frecuentes en la regeneración natural del bosque de pino, en su mayoría pertenecen a la familia Asteraceae. También se registraron especies tolerantes al fuego y de forraje, principalmente especies de la familia Poaceae. Los resultados del presente estudio demuestran que en las áreas afectadas por el escarabajo descortezador está ocurriendo el proceso de regeneración natural. Sin embargo, la alta densidad de especies de pastos en el banco de semillas puede evidenciar que las áreas afectadas están siendo intervenidas para su aprovechamiento. Si en las áreas afectadas se permite la regeneración natural, se implementa un control en el uso de suelo, existen altas probabilidades de que el bosque se recupere localmente, favoreciendo la conectividad entre fragmentos cercanos, lo cual impactará positivamente en la recuperación y conservación de los bosques de pino en la región estudiada.

**Palabras clave:** Banco de semillas, fragmentación del hábitat, métricas de conectividad, redes paisajísticas, *Pinus oocarpa*, plántulas.

## 1. Introducción

La regeneración de las especies arbóreas es un proceso ecológico importante de los bosques, ya que puede determinar su continuidad o que puede revelar el comienzo de una sucesión a otra comunidad vegetal diferente (Guariguata, 2002). La regeneración natural implica el establecimiento de nuevas plántulas o la presencia de rebrotes de una o de diferentes especies sin la intervención humana (Serrada, 2003). De manera general, el proceso de regeneración está constituido por cuatro factores importantes: el tipo de dispersión, condiciones ambientales, fluctuaciones temporales, así como la abundancia relativa de las especies de plántulas en el sotobosque (efectos denso-dependientes) (Wang y Smith, 2002). Estos factores covarían espacialmente con el microhábitat (Schupp, 1995), principalmente en la germinación y el establecimiento de las plántulas, y crean un patrón en la distribución espacial entre las semillas, las plántulas, y los juveniles, que influirá decisivamente en la supervivencia de las comunidades vegetales (Callaway, 1992; Gómez, 2003; Paluch, 2011).

El conjunto de requerimientos para el establecimiento de una plántula (e.g., dispersión de semillas, germinación, desarrollo de las plántulas) determina su nicho de regeneración. En este contexto, se plantea que, aunque dos especies adultas coexisten usando recursos similares, pueden presentar diferentes estrategias de regeneración (Grubb, 1977). Este conocimiento es clave para entender la resiliencia y resistencia de los bosques a las perturbaciones y para la restauración de comunidades vegetales y ecosistemas amenazados (Strassburg *et al.*, 2016). La regeneración natural al igual que otros procesos ecológicos, son definidos principalmente por las características ambientales del sitio y la conectividad ecológica del paisaje (Gurrutxaga y Lozano, 2006). Es decir, que si bien existen sitios que presentan las condiciones adecuadas para la germinación de las semillas, estas no llegarán, si no hay fuentes de propágulos cercanos ni dispersores que permitan el transporte a estas zonas propicias, (Murrieta *et al.*, 2006).

El término conectividad ecológica se refiere a una red espacial determinada a partir de varios núcleos o fragmentos de hábitats, unidos entre sí por corredores funcionales que permiten el flujo de materia y energía a través del ecosistema en función de una o varias especies (Ahern, 1995; Fath *et al.*, 2007). Estos fragmentos de hábitat se definen como los nodos y el corredor entre ellos se define como la conexión. Para que la mayoría de las conexiones se establezcan, es necesario que el costo que implica para una especie moverse de un nodo a otro sea menor al de quedarse en el nodo donde se

encuentran (Foltête *et al.*, 2012). El costo puede ser valorado considerando la capacidad de dispersión, que estará definida por los rasgos fenológicos y la historia de natural de la especie (Ramírez *et al.*, 1992), así como la resistencia que presenta el paisaje para el movimiento de las especies y las barreras físicas por actividades humanas, entre otras (Rayfield *et al.*, 2011).

En ecología del paisaje, el concepto de costo distancia es necesario para establecer los conceptos de conectividad y fragmentación (Forman, 1995). A su vez es esencial para establecer las relaciones espaciales entre fragmentos del paisaje (Bunn *et al.*, 2000). Existen diferentes métodos que pueden ser utilizados para modelar redes ecológicas y su conectividad funcional (Calabrese y Fagan, 2004). Entre ellos, el análisis de redes del paisaje a través de la teoría de grafos (Urban y Kient, 2001), es un método reconocido por su capacidad de representar los procesos ecológicos de la conectividad (Lookingbill *et al.*, 2010; Urban *et al.*, 2009; Minor y Urban, 2007).

A escala global se ha identificado una acelerada pérdida y fragmentación del hábitat, producto de distintos factores, ya sea que estén relacionados directamente (e.g., cambio de uso de suelo) e indirectamente (e.g., desajuste de las poblaciones de plagas y patógenos) con las actividades humanas (Dey *et al.*, 2019). Por ejemplo, en Honduras, se han documentado diferentes especies de insectos y plantas que han afectado negativamente las poblaciones de pino. Una de estas especies, es el escarabajo descortezador *Dendroctonus frontalis* Zimmermann (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) (Thunes *et al.*, 2005). Estos insectos juegan un papel determinante en la ecología de los bosques, afectando significativamente la estructura y dinámica de las comunidades vegetales (Raffa *et al.*, 2015). Sin embargo, no existen estudios que evalúen el impacto del descortezador en la *conectividad* de los bosques de pino y su proceso de regeneración, afectando las dinámicas espaciales del mismo, este fenómeno en la razón principal lo la cual se desarrolla este estudio. En particular, es necesario evaluar cómo como el ataque de gorgojo reduce el área cubierta por bosque disminuyendo la conectividad del bosque de pino a nivel del paisaje y sus consecuencias para su recuperación. Ya que estas condiciones son muy importantes para la conservación de esta comunidad vegetal. En este contexto, el presente estudio tiene como objetivo hacer un análisis de la conectividad y de la regeneración natural de los bosques de pino en el municipio de Valle de Ángeles, cinco años después del ataque del escarabajo descortezador (*Dendroctonus* spp.). Se espera que la información generada contribuya a

entender la resistencia y resiliencia de los bosques de pino a este tipo de perturbaciones y que contribuya al desarrollo de estrategias de restauración ecológica.

### **3. Marco teórico**

#### **3.1 Los bosques de pino**

En Centroamérica, los bosques de coníferas están formados principalmente por agrupaciones de diferentes especies de la familia Pinaceae, que es considerada como la más diversa del grupo de las coníferas (232 especies y 11 géneros) (Farjon y Filer, 2013). Las especies de esta familia se distinguen por ser árboles perennifolios, con hojas aciculares agrupadas en espiral, conos diferenciados, semillas aladas, embrión recto con 2 a 20 cotiledones (Tropicos, 2021). Es común que los individuos coexistan con otras coníferas y puedan encontrarse en zonas áridas y bosques de latitudes tropicales (García *et al.*, 2012).

En Centro América, el género *Pinus* es uno de los géneros de coníferas más representativos, con una distribución en las montañas de Nicaragua, Honduras, Belice y Guatemala. En particular, *Pinus oocarpa* es la especie más abundante y con mayor distribución en Guatemala, así como en el centro-sur de Honduras y Nicaragua (Lara *et al.*, 2018). Otro conjunto de bosques de pino se encuentra en el norte de Honduras y Belice, dominado por *Pinus caribaea* Morelet, distribuido principalmente en altitudes menores de 600 m s.n.m. (REDD-CCAD-GIZ, 2011). En América Central, se registran un total de 3.8 millones de hectáreas de pinares nativos. En Honduras el 22.3% de la superficie del país está cubierta por pinares y están compuestos por 7 especies del género *Pinus* (Nelson, 2008). Además, 52% del bosque de pino se localiza en el centro del país, un 19% está ubicado en la zona oriental que colinda con las fronteras de Nicaragua y un 14% en la zona occidental que colinda con Guatemala (AFE-CODEFOR, 1999; Velázquez, 2010). En Honduras *P. oocarpa* es la especie más frecuente en todo el país, seguida de *P. caribaea*, que es dominante en las sábanas de la mosquitia hondureña (Burley y Barnes, 2004). Además, *P. oocarpa* es la especie con mayor afinidad a conformar bosques mixtos, y en sitios fríos puede formar comunidades combinadas con *Pinus maximinoi* H.E. Moore (Zavala *et al.*, 2017; Patrocinio *et al.*, 2003). Los individuos de *P. oocarpa* pueden tener una altura de entre los 20 y 30 m, con diámetros a la altura del pecho (d.a.p) de 70 a 150 cm. Su corteza es gruesa y de color café grisáceo que forma placas rectangulares, por lo general contiene 5 hojas por fascículo y de 20 a 28 cm de

largo. Los estróbilos son ampliamente ovoides con un tamaño entre 4 y 7.5 cm de largo (Cano, 2017). Por otra parte, *P. maximinoi* se caracteriza por tener una altura de entre 35 y 50 m, así como diámetros de 40 a 90 cm, la copa es muy densa y en forma de cono, su corteza es de color café rojizo, en forma de placas alargadas, fascículos conformados por 5 hojas notablemente pedunculadas con un largo de 20 a 35 cm y conos ovoides de 5 a 9 cm de largo (Arteaga y Pérez, 2001).

### **3.2 El escarabajo descortezador**

Las comunidades biológicas están estructuradas por una compleja red de interacciones bióticas y abióticas que determinan su funcionamiento, estabilidad y resiliencia (Peet, 2000). Sin embargo, diferentes actividades humanas han desbalanceado las interacciones bióticas en las comunidades favoreciendo el incremento de las poblaciones de especies tolerantes al disturbio. Por ejemplo, los brotes de escarabajo descortezador relacionados con el incremento en la temperatura han favorecido la expansión de su distribución por grandes extensiones, afectando directamente las poblaciones de pino (Drever y Martin, 2010). El papel ecológico de los escarabajos descortezadores consiste en disminuir la cantidad de árboles viejos y enfermos, lo cual puede favorecer el establecimiento de los árboles más jóvenes y perpetuar el ciclo de regeneración del bosque (Saab *et al.*, 2014). Son muchas las especies de escarabajos descortezadores que son capaces de generar impactos importantes en las poblaciones de pino, en muchos casos esto es considerado como parte de la ecología del bosque, ya que influye de manera positiva en las funciones ecológicas del paisaje, pero en otros escenarios las implicaciones económicas y sociales pueden ser negativas (Fettig y Hilszczanski, 2015).

En Centroamérica, en 2003, se reportó una fuerte invasión sin precedentes del escarabajo descortezador, el cual afectó 90,000 hectáreas de pinares, que actualmente han sido convertidos en pastizales (Rodríguez *et al.*, 2001). Se han documentado diferentes plagas forestales de impacto económico considerable para los pinares de la región, una de las más importantes es la especie *Dendroctonus frontalis* Zimmermann (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) (Thunes, 2005). Esta especie de escarabajo descortezador ha incrementado sus poblaciones en los pinares de Belice, Guatemala, Nicaragua, El Salvador y Honduras (Rivera *et al.*, 2010). En Honduras, se han registrado ataques importantes de esta especie en los períodos de 1962 a 1965, 1982 a 1984, 1987 a 1988 y 2001. De acuerdo con datos de la Administración Forestal del Estado-Corporación

Hondureña de Desarrollo Forestal (AFE- COHDEFOR), las afectaciones más severas por esta especie se registraron entre los años 2002 y 2005.

### ***3.3 Regeneración natural***

La regeneración de la vegetación es un proceso de recambio, donde los árboles maduros son reemplazados por individuos nuevos que ocupan el espacio disponible dentro de un área y tiempo determinado (Whitmore, 1989; Ramos, 1994). Este proceso puede representar un sistema cíclico de fases que comienza con la caída de ramas o árboles completos, dejando espacios o claros en dosel de bosque, esta apertura crea cambios ambientales que estimulan el crecimiento de nuevas plantas, que con el tiempo terminarían cerrando el dosel (Fetcher *et al.*, 1985). Todo proceso de regeneración se inicia después de un disturbio, ya sea por fenómenos naturales o actividades humanas (Yamamoto, 2000). Estos sucesos de perturbación mantienen la dinámica de las comunidades y permiten el establecimiento de nuevos individuos (Tang *et al.*, 2007).

Los procesos de regeneración son un factor clave en el crecimiento y la abundancia de las poblaciones, especialmente en sucesiones tempranas o transitorias de un ecosistema a otro (Huang *et al.*, 2016). A nivel de comunidades, el reclutamiento de nuevos individuos difiere en éxito y tiempo según las especies, existiendo una competencia por la colonización de nuevos espacios, que puede determinar el recambio de las especies, las funciones ecológicas y los servicios ecosistémicos (Fraaije *et al.*, 2015). Desde un punto de vista teórico, la regeneración natural está determinada por factores relacionados con la dispersión de semillas, variables ambientales, fluctuaciones temporales, así como la abundancia relativa de las especies de plántulas. Cada uno de estos factores representa un filtro en el reclutamiento de las plántulas del sotobosque (Norden, 2014). Estos factores limitantes pueden favorecer la presencia de especies con atributos funcionales particulares que les permiten establecerse ante las condiciones imperantes. Los atributos funcionales son aquellas características morfológicas, fisiológicas y fenológicas que tienen influencia en la adecuación de los organismos (Violle *et al.*, 2007). Estos atributos son utilizados para estudiar la respuesta de las plantas frente a las condiciones del medio y a las perturbaciones a través del tiempo y el espacio (Weiss y Ray, 2019). Se ha sugerido que la reproducción vegetativa, la producción de semillas, la dispersión, la germinación y el establecimiento de las plántulas deben ser considerados como rasgos funcionales importantes para entender la regeneración natural,

ya que cada uno tiene un impacto único en la formación de comunidades vegetales (Larson y Funk, 2016).

La reproducción vegetativa es la habilidad que tienen las plantas para regenerarse a través de órganos vegetativos, este potencial puede representar un aporte sustancial y poco estudiado en la regeneración de las comunidades vegetales (Zobel *et al.*, 2010). Los rangos de movilidad clonal pueden oscilar entre cero a varios metros por año, de acuerdo con la forma de vida y la especie vegetal (Wildová *et al.*, 2007). La clonación presenta tres características importantes, primero que el núcleo de dispersión es diferente a los patrones de dispersión por semillas, la dispersión clonal es fuertemente específica y todo el éxito de dispersión dependerá del apoyo que la planta madre pueda proveer (Verdú y Traveset, 2005).

Por otra parte, la producción de semillas puede definirse como el costo biológico que una planta invierte para producir una masa de semillas que asegure la propagación de sus genes y la colonización de nuevos espacios, la cual estará determinada por las condiciones ambientales y las características biológicas de cada especie (Montejo *et al.*, 2015). El tiempo de floración, la formación de las semillas y la maduración y dispersión de los frutos son considerados fundamentales en la vida de las plantas (Hobbs *et al.*, 2007). La forma, la capacidad y el éxito de la dispersión de las semillas pueden promover diferentes patrones de regeneración, extinción, cambios en la composición de especies e influir en los procesos de ensamblaje de las comunidades (Abiyu *et al.*, 2016).

Las plantas han desarrollado diferentes estrategias para asegurar la diseminación, entre ellas destaca la lluvia de semillas y la formación del banco de semillas (Fei y Steiner, 2008). El banco de semillas se define como el grupo de semillas viables que se encuentran resguardadas el suelo, que dentro de un tiempo determinado podrán germinar, establecerse y reemplazar a las plantas que mueren o son eliminadas de la cobertura vegetal (Williams, 1993). Los bancos de semillas pueden ser categorizados como transitorios, persistentes, pseudo persistentes, transitorios estacionarios y transitorios retardados, dependiendo del tiempo que las semillas duren dentro del suelo (Bossuyt y Honnay, 2008). Es tan diversa la cantidad de adaptaciones que las semillas han desarrollado para permanecer por largos periodos en el suelo, que incluso pueden encontrarse semillas de plantas que ya no forman parte de las comunidades vegetales en pie (Bakker y Berendse, 1999).

Se estima que la degradación del suelo, la presencia dispersores, depredadores de semillas, los incendios y la disponibilidad de agua y cambios en la temperatura, son los factores que más afectan las características del banco de semillas (Dalling y Denslow, 1998). Entre estas características destacan la densidad de semillas, la composición taxonómica y la diversidad de especies, las cuales han sido muy utilizadas para establecer diferencias entre un banco de semillas y otro (Thompson *et al.*, 1993).

Los bosques maduros, o en estados de sucesión avanzada, por lo general presentan bancos de semillas con pocas densidades y diversidad, esto se debe a que las semillas de plantas tolerantes a la sombra no llegan de forma directa produciendo un banco transitorio (Garwood, 1989). En cambio, los bosques con diferentes niveles de degradación tienden a formar bancos persistentes (Pereira y Ranal, 2006). Existe muy poca correlación entre la riqueza de especies del banco de semillas y la cobertura vegetal dominante, esto ha sido registrado tanto en los bosques templados de coníferas en Europa, (Bossyut y Hermy, 2001) como bosques tropicales del Amazonas (Álvarez y Martínez, 1990) y en estudios de bosque de pino (e.g., Haig, 1932; Fraser, 1976; Pratt *et al.* 1984 ; Carrillo *et al.*, 2009) donde las especies más abundantes fueron aquellas que poseen características de especies pioneras y heliófitas (Tabarelli *et al.*, 2010). Por otra parte, las especies del bosque maduro y las que son características de los estados tardíos de sucesión, fueron menos abundantes o totalmente ausentes dentro del banco de semillas (Zobel *et al.*, 2007).

En los bosques de pino, cuando las poblaciones se encuentran en diferentes niveles de perturbación, es muy probable que el banco de semillas y la regeneración natural está dominada una alta abundancia de semillas de especies pioneras o relacionadas a los procesos de sucesión (Supartono *et al.*, 2018). En un estudio del banco de semillas en un bosque de *Pinus ponderosa* en el oeste de Estados Unidos, se demostró que el grado de afectación en el bosque disminuye la diversidad de especies en el banco de semillas (Wienk *et al.*, 2004). Los bosques de pino presentan características ecológicas que los diferencian de otros bosques, entre ellas destaca la fuerte relación con los incendios forestales, que están muy involucrados con el establecimiento de banco de semillas y la regeneración natural (Santos *et al.*, 2010). Otra particularidad es que el éxito y la viabilidad del banco de semillas, aumentan si las semillas se agregaron al suelo junto con los conos, aumentando la protección frente a los depredadores y la desecación (Teste *et al.*, 2011).

### ***3.4 Conectividad paisajística***

Una red ecológica se puede definir como un sistema integrado por varios núcleos o fragmentos de un ecosistema unidos por corredores naturales que permiten el flujo de energía entre todos los elementos (Fath *et al.*, 2007). A este flujo también se le nombra conectividad ecológica, que es la dinámica espacial que puede establecerse al medir el costo que los organismos tienen para moverse en el ecosistema que habitan (Rojas *et al.*, 2017). En el estado óptimo de conectividad, un organismo podría moverse fácilmente de un sitio a otro, encontrando la menor cantidad de resistencia por parte de medio (Gurrutxaga y Lozano, 2008).

En la actualidad, la acelerada degradación de los ecosistemas por las actividades antropogénicas, ha provocado una disminución progresiva en cantidad, calidad y tamaño de los ecosistemas naturales, promoviendo diferentes escenarios de fragmentación, aislamiento y conectividad entre los fragmentos a escala del paisaje (Bennet, 1998) Estos patrones de fragmentación ha permitido visualizar la importancia de los corredores naturales, ya que son fundamentales para el flujo de las especies entre diferentes fragmentos (Hanski y Ovaslaken, 2000). La dinámica entre fragmentos es uno de los procesos de las metacomunidades que permitió el desarrollo de la ecología del paisaje y que ha sido clave en la construcción de diversos métodos de modelado para explicar la conectividad paisajística (Grimm y Railsback, 2005). Se han desarrollado diferentes métodos para modelar la dinámica entre fragmentos (Ormazábal *et al.*, 2013), uno de ellos se basa en la teoría de grafos, la cual consiste en construir redes donde cada fragmento se considera como un nodo (point) que puede estar conectado con otros por aristas (edges). El establecimiento de una arista entre dos nodos implica la existencia de un intercambio ecológico y este puede ser un movimiento de energía, dispersión de propágulos o flujo de materiales (Urban y Keith, 2001).

La conectividad a nivel del paisaje en organismos vegetales ha sido poco estudiada en la región (Galpern *et al.*, 2011). Se ha definido que la fragmentación del paisaje afecta a las plantas de dos maneras distintas, ya sea en la pérdida de hábitat o en conectividad ecológica (Taylor *et al.*, 1993), lo cual limita o restringe el movimiento de las plantas entre fragmentos, ya que éste depende del transporte del polen y semillas, que se facilita si los fragmentos de hábitat se encuentran conectados (Fahrig y Merriam, 1985). Entre las características de la conectividad vegetal destacan que, al estar

conformada por organismos sésiles, sus movimientos son un fenómeno tiempo dependiente, que incluyen tiempos de recuperación después de un evento de disturbio (Uroy *et al.*, 2019). La recuperación depende de diferentes factores ambientales locales e interacciones biológicas (Brudvig *et al.*, 2009).

## **4. Objetivos**

### **4.1 Objetivo general**

Analizar la conectividad paisajística y la regeneración natural en fragmentos de bosque de pino afectados por el escarabajo descortezador en el municipio de Valle de Ángeles, en el departamento de Francisco Morazán, Honduras.

### **4.2 Objetivos específicos**

- Evaluar la conectividad entre fragmentos del bosque de pino afectados por el escarabajo descortezador
- Describir la regeneración natural de los bosques de pino afectados por el escarabajo descortezador.
- Caracterizar la distribución espacial y la densidad de las plántulas de *Pinus* spp.
- Caracterizar la composición de especies del banco de semillas en los sitios afectados por el escarabajo descortezador.

## **5. Hipótesis**

El incremento en las poblaciones del escarabajo descortezador y la remoción de la cubierta arbórea como proceso de saneamiento forestal, al favorecer la fragmentación del bosque, reducen la conectividad entre fragmentos remanentes y modifican la regeneración de las poblaciones de pinos, disminuyendo la capacidad de conectividad entre los fragmentos.

## **6. Predicciones**

- La distancia entre fragmentos excederá la distancia de dispersión de las semillas por lo que se espera que la conectividad a nivel del paisaje sea baja.
- La abundancia de plántulas será mayor en las categorías poblacionales de menor tamaño (germinantes), que en las categorías de mayor tamaño (vástagos).

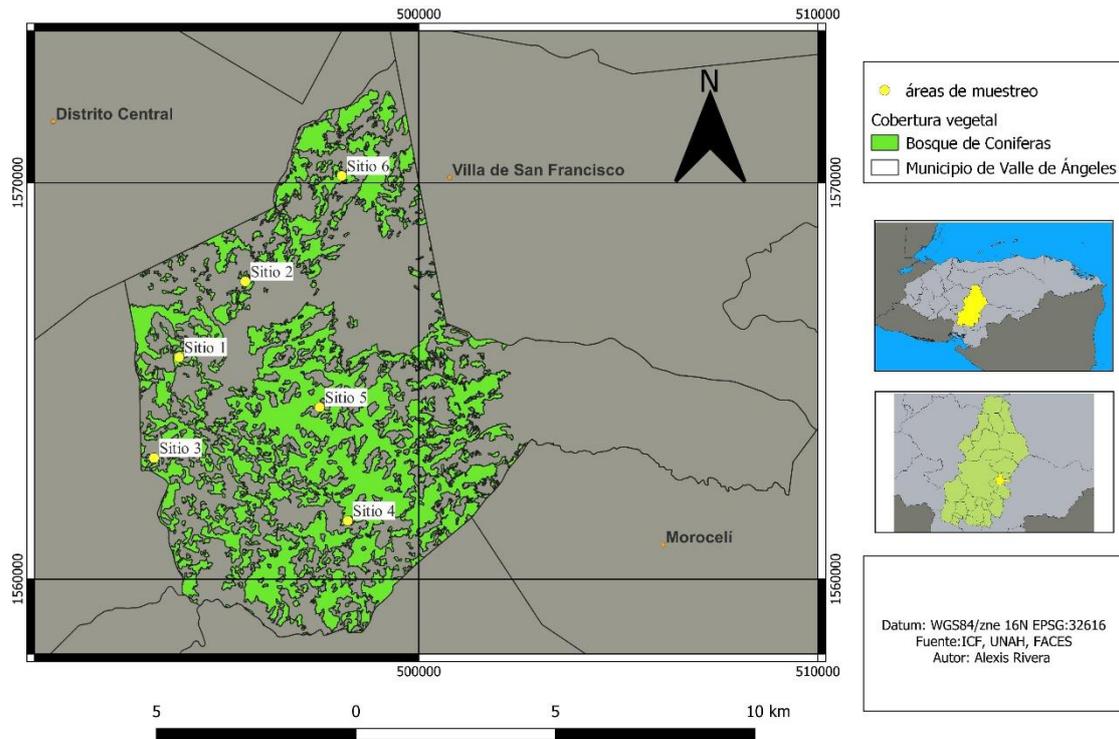
- A mayor distancia del borde de los fragmentos se espera que sea menor la densidad y el tamaño de las plántulas de pinos.

## 7. Métodos

### 7.1 Área de estudio

El estudio se desarrolló en el municipio de Valle de Ángeles, en el departamento Francisco Morazán (Figura 1). Posee aproximadamente 10,000 ha de extensión y el 59% corresponde a bosques de pino (REDD/CCAD-GIZ, 2015). De acuerdo con el FOSDEH (1999), el clima es lluvioso de altura, la temporada húmeda ocurre de mayo a octubre con una pequeña estación seca intermedia de agosto a septiembre, la precipitación total anual es de 1,174 mm y la temperatura promedio mensual es de entre 21 y 23 °C (Argeñal, 2010).

El municipio de Valle de Ángeles está compuesto por suelos de valle y leptosoles formados a partir de material piroclástico inalterado. Estos suelos también son descritos como “cocona”, los cuales se caracterizan por su profundidad de 20 a 30 cm, su textura franco-arenosa, su color gris y por un pH de 5.5 a 6.0. La vegetación que predomina es bosque tropical siempreverde estacional dominado por grandes poblaciones de *P. oocarpa* acompañado por lo general de individuos de *Byrsonima crassifolia* (L.) Kunth, *Clethra occidentalis* (L.) Kuntze, *Myrica cerifera* L. y *Lysiloma auritum* (Schltdl.) Benth (Mejía, 2002). También es característico del sitio encontrar formaciones de bosque mixto donde las poblaciones de pino se mezclan con árboles de hoja ancha, en particular del género *Quercus spp.*, *Curatela americana* L., *Clethra mexicana* DC., *Guazuma ulmifolia* Lam., *Tecoma stans* (L.) Juss. ex Kunth, *Psidium guineensis* Sw. entre otras.



**Figura 1.** Localización de los sitios de muestreo en fragmentos de bosque de pino y sitios afectados por el escarabajo descortezador, en el municipio de Valle de Ángeles, Honduras.

## 7.2 Conectividad paisajística

Mediante el análisis de redes paisajísticas se evaluó el grado de conectividad actual entre los fragmentos remanentes de bosque de pino después del ataque del escarabajo descortezador. Este análisis consistió en la elaboración de una red de nodos representados por los fragmentos y las conexiones que representan la conectividad entre ellos (Foltête *et al.*, 2012). Para definir el potencial que permite establecer una conexión entre dos fragmentos de pino, se consideró la capacidad de dispersión promedio de las especies del género *Pinus*, que equivale a una distancia de entre 100 a 150 m (Lust, 1988; González *et al.*, 1999). Para modelar la importancia de los fragmentos del bosque en la conectividad a nivel del paisaje, se determinó qué elementos son más importantes en la estructura del gráfico. Para ello, se calculó una métrica global y luego se eliminó cada elemento del gráfico y se modeló la tasa de variación por cada remoción (Foltete *et al.*, 2014).

Se calcularon diferentes métricas de conectividad como la probabilidad de conectividad (PCflux), el Flujo (F), la centralidad de intermediación de distancias cortas

(BCs), así como la centralidad de intermediación de distancias largas (BCI). La probabilidad de conectividad es una medida global para cuantificar la probabilidad de que dos localidades al azar se encuentren interconectadas (Saura y Pascual, 2007). La centralidad de intermediación es una medida clásica de conectividad basada en el conteo de las conexiones más cortas como un elemento primordial, mostrando el patrón para juntar a todos los pares de nodos (Freeman, 1979). La centralidad de intermediación de distancias largas expresa el papel potencial de las conexiones de larga distancia con la capacidad de los fragmentos de hábitat después de un proceso de extinción o de remoción (Urban *et al.*, 2009).

### **7.3 Determinación de los parámetros de conectividad ecológica**

Primero se determinó cuáles son las coberturas vegetales y usos del suelo utilizando el mapa de cobertura vegetal y uso del suelo en el municipio de Valle. A continuación, se describen los procesos y valores necesarios para el establecimiento del nivel de conectividad del bosque de pino después de haber sufrido un ataque del escarabajo descortezador y las actividades de saneamiento forestal (Cuadro 1).

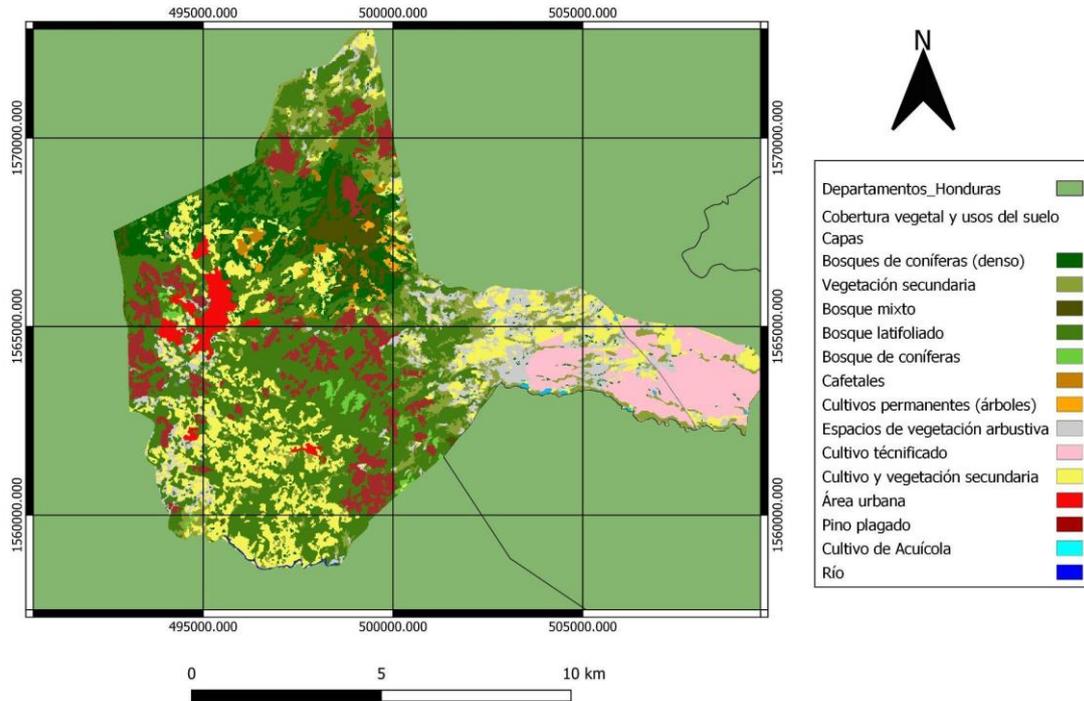
**Cuadro 1.** Componentes y métricas de la red paisajística en sitios afectados por el escarabajo descortezador.

<b>Componente</b>	<b>Descripción</b>	<b>Origen</b>
Categorías paisajísticas	Ráster donde se diferencian los componentes del paisaje, que colindan con los sitios donde se está desarrollando el estudio de regeneración.	Mapa de uso y cobertura vegetal 2018.
Costos	Valores teóricos que determinan la capacidad de los individuos de una población para moverse dentro del paisaje. Estos valores se ven afectados por las propiedades ambientales y biológicas de cada una de las categorías del paisaje.	Se obtuvieron mediante el análisis de distancias Euclidianas de las categorías del paisaje, y pueden definir de manera teórica o con validación de campo.
Parches y conexiones	Capa vectorial donde se grafican y ubican los parches de hábitat creados la topología, costos, distancia máxima y área mínima del parche.	Primer resultado obtenido en el programa Graphab 2.8.

<b>Componente</b>	<b>Descripción</b>	<b>Origen</b>
Gráfico de nodos	Capa vectorial donde se gráfica la conexión entre los diferentes parches, considerando la distancia máxima y los costos definidos para cada una de las categorías paisajísticas.	Capa vectorial de nodos y conexiones posibles.
Modularidad	Define el grado de conexiones que existen entre los nodos, donde una mayor conectividad se representa con más conexiones entre grupos distantes y pocas conexiones entre grupos más cercanos.	Capa vectorial que muestra las agrupaciones basándose en la distancia y la probabilidad de conexión.
Capacidad de parche	Es un indicador intrínseco del potencial demográfico del parche, donde un parche con un alto valor de capacidad puede albergar una gran población y viceversa.	Ajuste de los valores de capacidad en la tabla de valores, que son utilizados en el cálculo de las métricas de conectividad.

#### ***7.4 Categorías paisajísticas***

Se identificaron un total 16 coberturas diferentes, donde los bosques (mixtos, coníferas, latifoliados) y los matorrales esclerófilos representan las coberturas vegetales en estado más conservado, seguido por las áreas afectadas por el escarabajo descortezador. Posteriormente, están los espacios de vegetación arbustiva y las zonas de cultivos abandonados como sitios naturales afectados por actividades humanas, pero con capacidad para el desarrollo de vegetación secundaria. Las zonas designadas para cultivos permanentes, para la industria, la comercialización y la vivienda se clasificaron como los sitios con mayor grado de perturbación y con nula capacidad de regeneración natural (Figura 2).



**Figura 2.** Mapa de cobertura vegetal y usos del suelo del municipio de Valle de Ángeles, Honduras.

Para determinar el nivel de conectividad fue necesario determinar si la regeneración natural del bosque de pino es capaz de establecerse en las diferentes coberturas y usos del suelo presentes en el municipio (cuadro 2). Aquí se destacan las categorías de paisaje donde es mayor la probabilidad de establecimiento de nuevas plántulas de pino. Estas coberturas son aquellas que presentan condiciones que facilitan el establecimiento de una cobertura vegetal secundaria, diferente al bosque de pino. Los bosques maduros son fuentes de semillas, mientras que las zonas agrícolas permanentes, monocultivos y sistemas agroforestales, no dan apertura para la colonización, establecimientos y supervivencia de los nuevos individuos de pino.

**Cuadro 2.** Grado de conectividad de acuerdo con la cobertura vegetal y el uso de suelo en el paisaje.

<b>Categoría de paisaje (coberturas)</b>	<b>Conectividad</b>
Bosque de conífera (ralo)	Hábitat y fuente de semillas
Bosque mixto	Viable
Espacios de vegetación arbustiva	Viable
Bosque latifoliado	Viable
Bosque de conífera (denso)	Viable
Bosque de conífera afectado por <i>Dendroctonus</i>	Viable
Cultivos permanentes (árboles)	Inviabile
Cultivos con presencia de vegetación secundaria	Viable
Cultivos permanentes (agricultura)	Inviabile
Cultivo acuícola (tilapia)	Inviabile
Sistemas agroforestales	Inviabile
Cultivos tecnificados	Inviabile
Área urbana	Inviabile
Ríos	Inviabile
Cafetales	Inviabile
Vegetación secundaria	Viable

## **7.5 Caracterización de la regeneración natural**

### **7.5.1 Registro de datos**

Se establecieron cinco sitios de muestreo en áreas afectadas por el escarabajo descortezador. Los sitios se ubicaron entre los 1,000 y 1,300 m de elevación, y en cada uno se establecieron tres parcelas de 50 × 20 m (0.1 ha), en total 18 parcelas. En cada parcela se censaron los individuos con diámetro a la altura del pecho (d.a.p.)  $\geq$  5 cm, además se determinó si los individuos estaban en fase reproductiva. Considerando las dimensiones del diámetro y la altura de los árboles se establecieron las siguientes categorías de acuerdo con Bosh et al. (1992): adultos ( $>$  17.5 cm de d.a.p.), inmaduros ( $<$  7.5 cm de DAP y  $>$  0.5 m de altura), brinzales ( $<$  0.5 m de altura). Para estimar la altura se utilizó un clinómetro (Chave, 2005).

En cada uno de los cinco sitios de muestreo, se establecieron 6 transectos de 50 × 1 m, en los que se censaron las plántulas y se midió la distancia a la que se ubicaban con respecto a los árboles semilleros para determinar el alcance de la dispersión y el éxito de la regeneración (González y Bravo, 1999). Debido a que es complicado determinar el origen de las plántulas con respecto a los árboles semilleros sin utilizar marcadores moleculares, se asumió que la procedencia de las plántulas estaba ligada al borde de bosque más cercano (Nora *et al.*, 2011). Las plántulas y los juveniles se categorizaron según su altura y el diámetro del collar de la raíz (DAR), i.e., a 2.5 cm del suelo (Norgard, 2003). Las plántulas se agruparon en tres categorías: plántulas germinantes ( $<$  3 mm de diámetro), juveniles (3 - 25 mm de diámetro) y vástagos ( $>$  25 mm de diámetro y  $>$  50 cm de altura) (Gagnon *et al.*, 2004).

### **7.5.2 Caracterización de las poblaciones naturales de pino**

Se determinó la distribución de las plántulas en el área y las relaciones que existen entre la abundancia, el DAR, la altura y la distancia del borde del bosque para cada plántula (López *et al.*, 2018). Además, se construyeron histogramas con las frecuencias de las plántulas por categorías de tamaño.

Para determinar la distribución espacial de las plántulas de pino, se utilizó la función del vecino más cercano (Miranda *et al.*, 2016). Esta técnica permite establecer el tipo de distribución de las plántulas (Nathan y Muller, 2000). Estos cálculos se llevaron a cabo con la función del vecino más cercano de software Qgis 3.16. El índice del vecino más cercano se expresa como la relación entre la distancia media observada y la distancia

media esperada, donde la distancia esperada es el promedio de distancia que existe entre todos los puntos dentro de una distribución hipotética aleatoria. Para determinar el patrón de distribución de las plántulas se calculó la prueba de puntuaciones  $z$ . Si el valor de  $z$  es menor que 1 el patrón de distribución se interpreta como agrupamiento (clustering), pero si el valor es mayor que 1 la distribución tiende a la dispersión (dispersed) (McRobert *et al.*, 2007).

### **7.6 Caracterización del banco de semillas**

El muestreo del suelo se realizó en dos transectos diferentes por réplica, en cada transecto se tomó una muestra debajo de la cobertura de bosque de pino, la siguiente a 25 m y la última a 50 m del borde (Ferrandis *et al.*, 1996). Se colectaron 90 núcleos de suelo de 20 x 60 x 5 cm, los cuales fueron sembrados en macetas para esperar la germinación en las semillas inmersas en el suelo. Las plántulas fueron identificadas al nivel taxonómico más bajo y se determinó la riqueza y la diversidad de especies. La diversidad se calculó mediante el índice de Shannon y el grado de equidad utilizando el índice de Pielou (Mengxuan *et al.*, 2016).

## **8. Resultados**

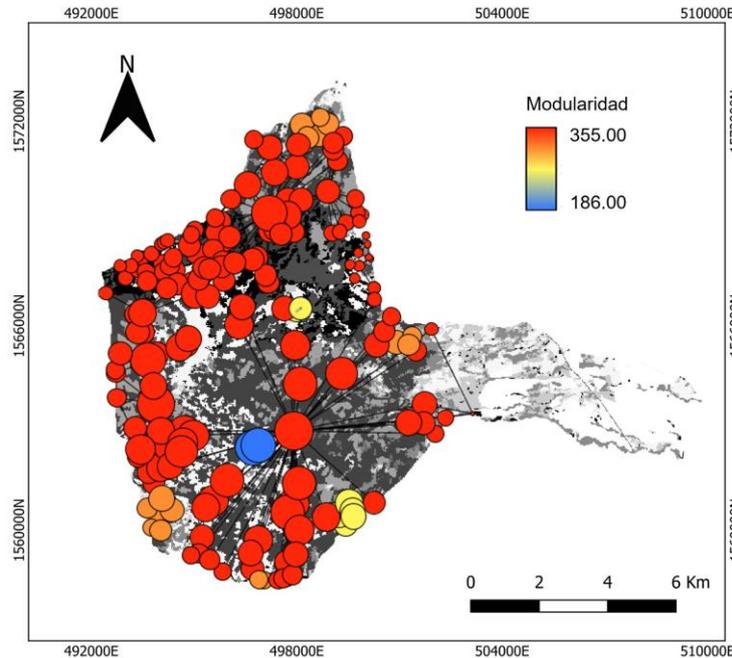
### **8.1 Conectividad paisajística del bosque afectado por el escarabajo descortezador**

Se encontró que la presencia de fragmentos de bosque de pino no es uniforme en todo el municipio de Valle de Ángeles. La mayor agrupación de fragmentos se encuentra en las zonas centro (BpC) y sur (BpS) del municipio, ya que en el norte (BpN) se observa una mayor heterogeneidad de coberturas vegetales, que reducen la distribución natural de la población de pino. Además, en la zona este (BpE) hay una reducción del número de fragmentos y se puede evidenciar un grado de aislamiento en los grupos más periféricos. Las poblaciones de pino al oeste se han establecido en dos grandes bloques (BpO1, BpO2), los cuales siguen un patrón similar a la zona norte, con menor fragmentación, pero menor conectividad. Además, cabe mencionar que las áreas taladas por saneamiento de los sitios afectados por el descortezador y por la agricultura tradicional han creado un alto nivel de fragmentación a través de todos los remanentes naturales de bosque de pino.

#### **8.1.1 Conectividad de los fragmentos de bosque de pino**

La conectividad entre los nodos conformados por los fragmentos de bosque es uniforme a través de todo el municipio. No obstante, en los fragmentos localizados en BpC, BpO1,

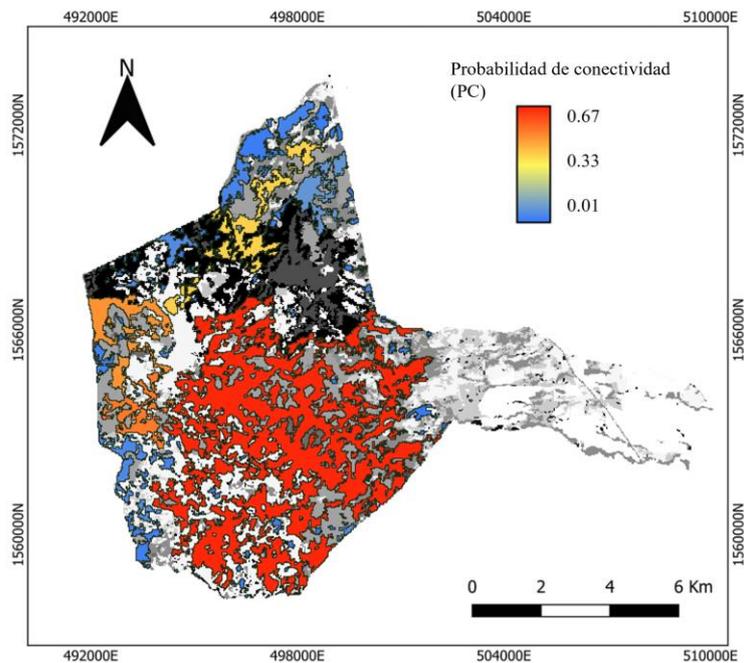
BpO2 y BpN se presenta un gran número de conexiones entre los diferentes nodos, a este nivel, se observan muy pocas áreas con modularidad medio. Los nodos más pequeños y el menor grado de conectividad y de modularidad se presentan en la zona norte y oeste, que son las zonas con menor número de fragmentos y mayor grado de aislamiento (Figura 3).



**Figura 3.** Modularidad paisajística de los fragmentos de bosque de pino a una escala local utilizando un gráfico de conexiones ecológicas en Valle de Ángeles, Francisco Morazán (el tamaño de los círculos indica el área del fragmento).

### ***8.1.2 Métricas globales de conectividad***

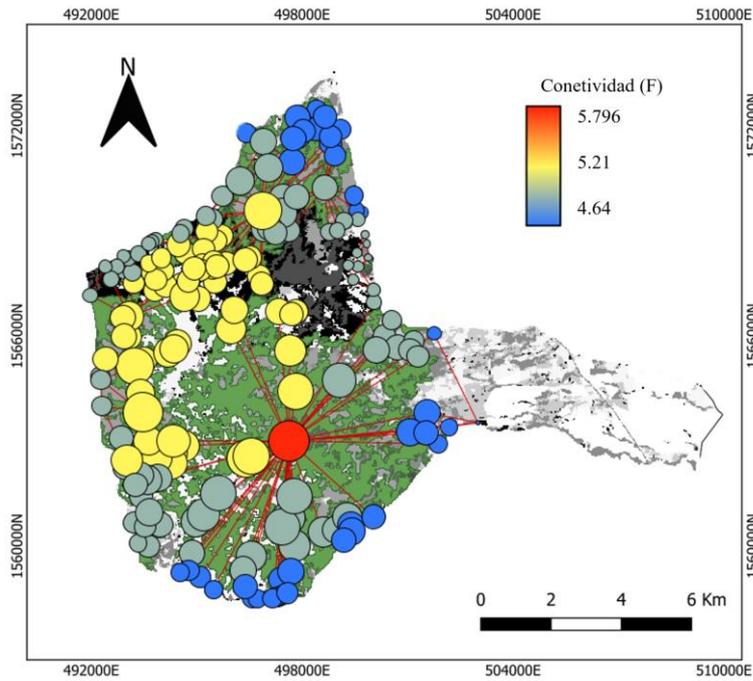
La probabilidad de conectividad (PC) es mayor en las zonas del centro, el sur y el este del municipio de Valle de Ángeles (PC = 0.67). En las zonas del oeste y el norte del municipio se presentan valores de probabilidad de conectividad intermedios (PC = 0.45) y bajos. En particular los fragmentos de bosque del centro representan un corredor que puede favorecer la conectividad entre la zona norte que es la más degradada con el resto del bosque del Municipio (Figura 4).



**Figura 4.** Probabilidad de conectividad del bosque de pino a una escala global en Valle de Ángeles, Francisco Morazán (las áreas en negro y gris representan las diferentes categorías paisajísticas dentro del municipio).

### ***8.1.3 Métricas locales de conectividad***

A nivel de cada fragmento de bosque, la conectividad (F) mostró un patrón radial, donde los fragmentos de bosque de la zona centro (BpC) presentan mayor conectividad ( $F = 5.79$ ), es decir que tienen un alto potencial para la regeneración del bosque. Además, los fragmentos de esta zona tienen alta conexión con los fragmentos ubicados en la zona oeste (BpO1) y con los fragmentos de mayor capacidad y área de la zona norte ( $F = 5.21$ ) (Figura 5).

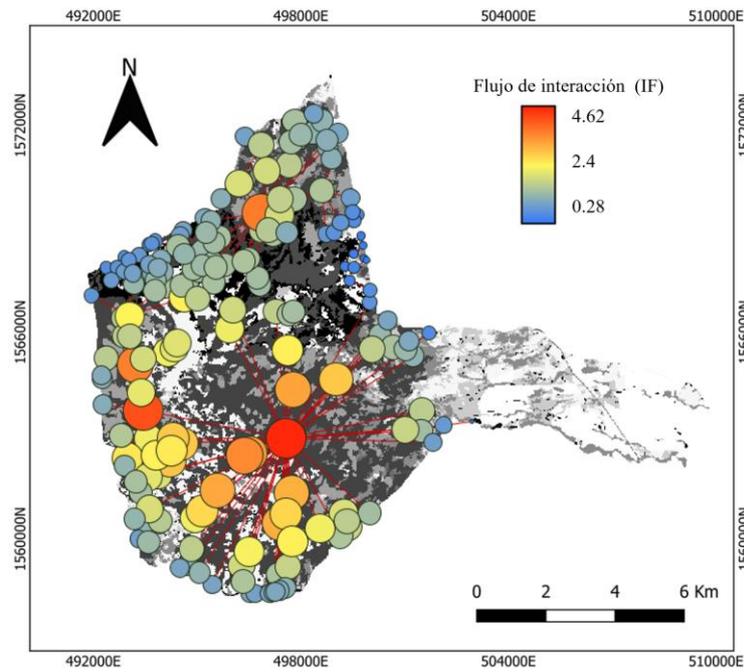


**Figura 5.** Conectividad de los fragmentos de bosque de pino a una escala local en Valle de Ángeles, Francisco Morazán.

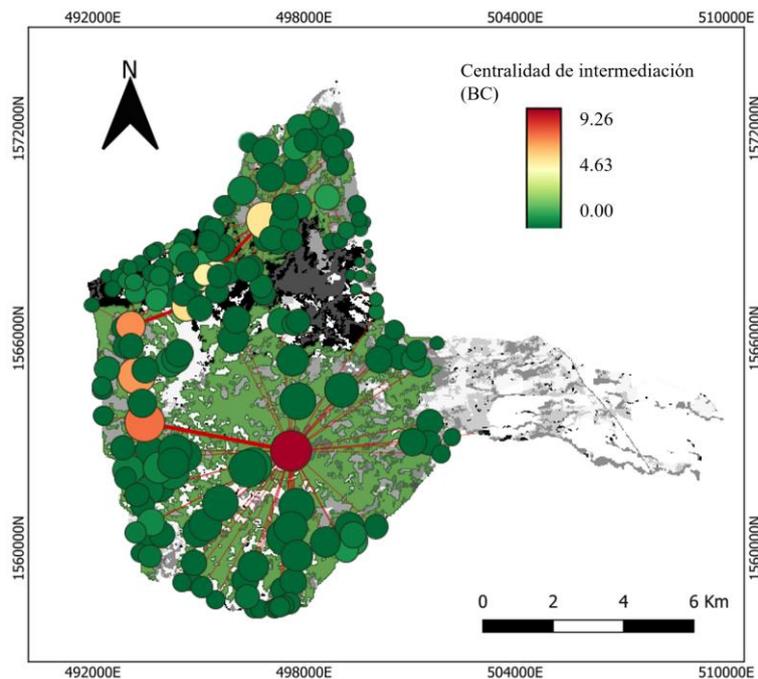
El flujo de interacción (IF) indica cómo los nodos se integran para formar rutas de mayor conectividad entre las diferentes agrupaciones de fragmentos, el valor más alto de esta métrica se encontró en la zona central BpC (IF = 4.26) y este se relaciona con una cadena de nodos grandes de la zona oeste BpO2, presentando valores de IF entre 4.26 y 2.24, mientras que entre los nodos BpO1 y BpN también puede observarse otra ruta de conexión, pero con valores más bajos (IF = 0.28) (Figura 6).

El índice de centralidad de intermediación (BC) mostró que los nodos de mayor capacidad de conectividad están ubicados en el centro y el oeste, en particular la zona centro presentó el valor más alto de interconectividad (BC = 9.26). Este valor alto de BC también indica que los fragmentos del centro del municipio actúan como un punto de unión para los fragmentos del sur y del este. Por otra parte, los nodos de la zona oeste (BpO1 y BpO2) tienen valores intermedios de interconectividad, pero son muy importantes para mantener la conexión con los fragmentos de bosque más aislados de la zona central. Finalmente, los nodos de la zona norte presentaron los valores más bajos de centralidad de intermediación (BC = 4.63), (Figuras 7 y 8). Como contraparte, el índice de centralidad y cercanía (CCe), evidenció que los nodos más aislados, corresponden a los fragmentos de bosque de las zonas norte, este y sur (CCe = 622.62), mientras que los

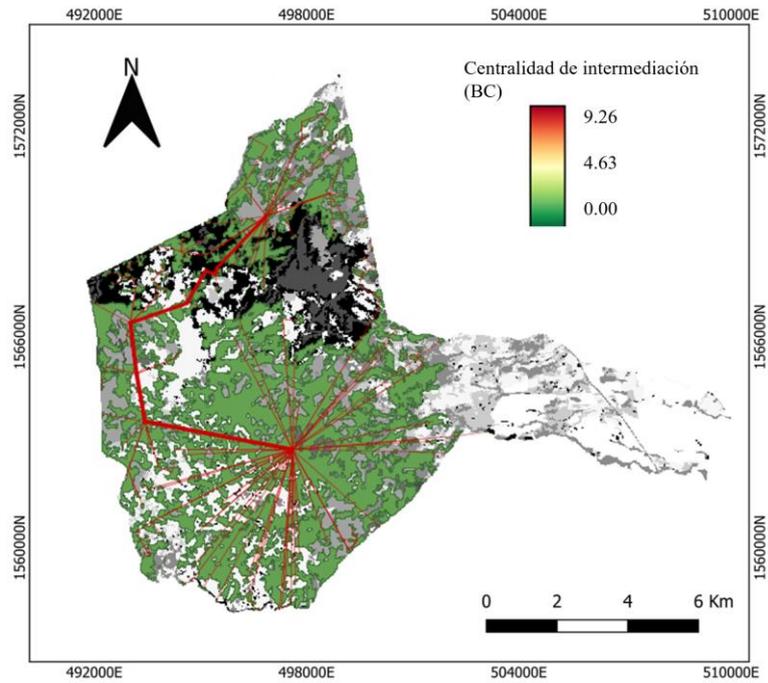
nodos con mayor cercanía y conexión son los del centro (CCe = 188) y el oeste (CCe = 405) (Figura 9).



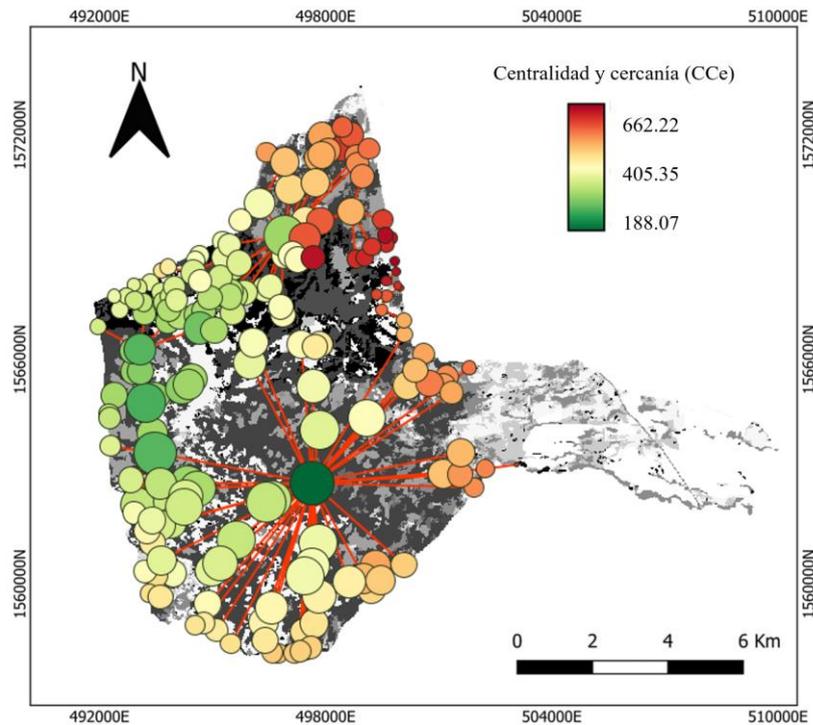
**Figura 6.** Flujo de interacción de los fragmentos de bosque de pino a una escala local en Valle de Ángeles, Francisco Morazán.



**Figura 7.** Centralidad de intermediación (BC) en el bosque de pino a una escala local en Valle de Ángeles, Francisco Morazán.



**Figura 8.** Ruta de conexión con menor costo entre los fragmentos de bosque de pino a una escala local en Valle de Ángeles, Francisco Morazán (el grosor de la línea representa el grado de centralidad).



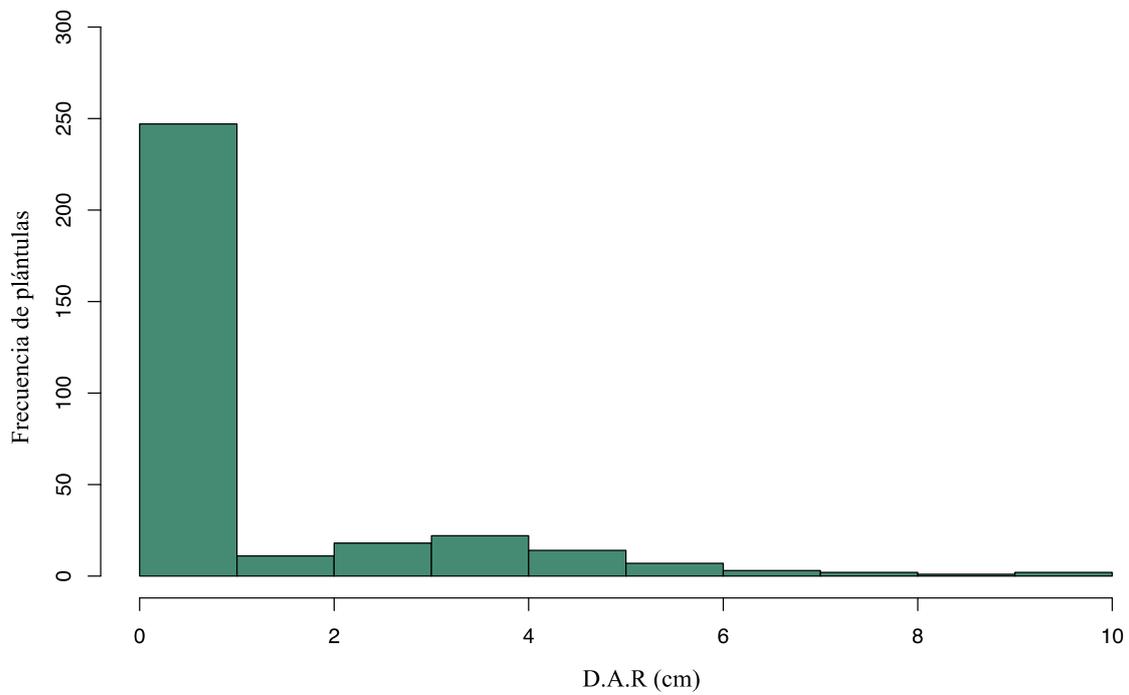
**Figura9.** Índice de centralidad y cercanía entre los fragmentos de bosque de pino a una escala local en Valle de Ángeles, Francisco Morazán.

## **8.2 Caracterización de la regeneración natural**

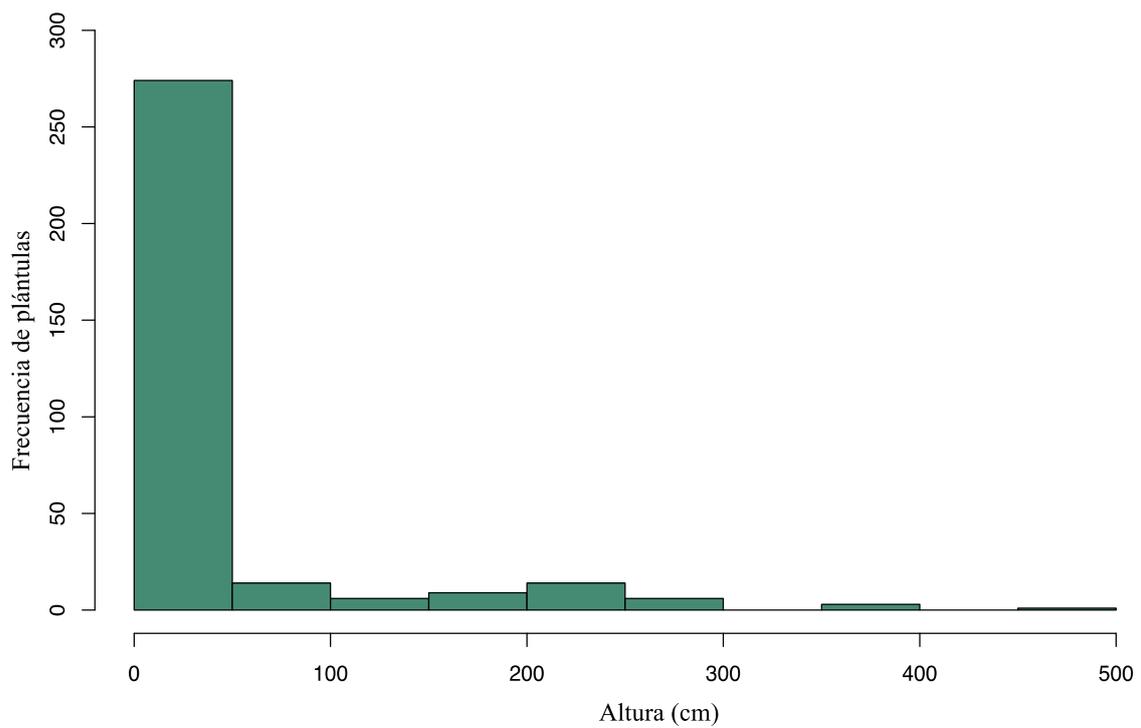
En general, los árboles se agruparon en 331 adultos, 180 inmaduros y 40 brinzales, lo sitios uno y cinco tienen la mayor abundancia de árboles adultos. Por otra parte, en el sitio tres se contabilizaron más individuos inmaduros, mientras que el sitio cuatro se documentó el mayor número de brinzales.

Se contabilizaron un total de 328 plántulas, y la mayor abundancia se registró en el sitio uno (98 individuos), seguido por el sitio cuatro (69 individuos) y el sitio cinco (48 individuos). Al agrupar las plántulas de acuerdo con las categorías de tamaños, las plántulas germinantes fueron las más frecuentes (213), seguidas de las juveniles (53) y los vástagos (62). La mayor frecuencia de plántulas germinantes se registró en el sitio uno (82 individuos). Los juveniles fueron la categoría menos numerosa, pero en el sitio tres se registró su mayor número (5 individuos), mientras que en el sitio cuatro se registró la mayor cantidad de vástagos (24 individuos).

El histograma del diámetro a la altura de la raíz (DAR) mostró que la mayoría de los individuos se agruparon en la clase de 0-1 cm de diámetro, seguidos de los individuos con DAR de 3 y 4 cm. Finalmente, las clases de tamaño mayores a 6 cm fueron las menos frecuentes (Figura 10). En cuanto a la altura, se documentó que la mayoría de las plántulas tenían entre 0 y 50 cm, mientras que el siguiente grupo más abundante lo representaron individuos entre 150 y 250 cm, y una porción muy pequeña fueron los que midieron más de 400 cm de altura (Figura 11).



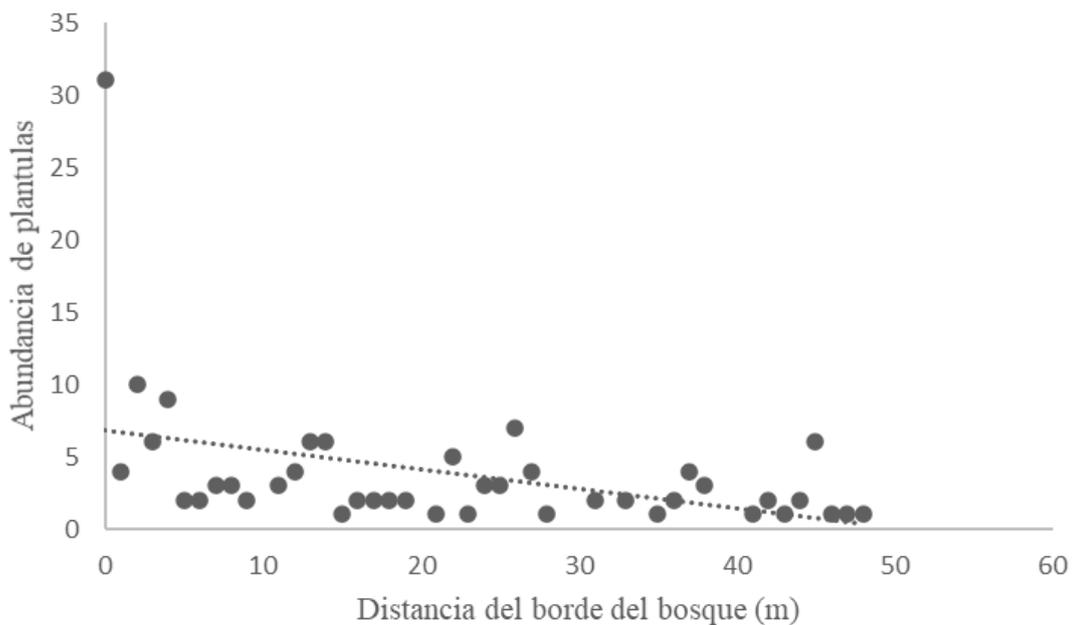
**Figura10.** Histograma de frecuencias del diámetro a la altura del cuello de la raíz (D.A.R.) de las plántulas, en sitios de pino afectados por el escarabajo descortezador.



**Figura11.** Histograma de frecuencias de la altura de las plántulas, en sitios de pino afectados por el escarabajo descortezador.

### 8.3 Relación de la distancia al bosque con la regeneración natural

Se encontró una correlación negativa ( $r = -0.41$ ,  $P = 0.007$ ) entre la cantidad de plántulas y la distancia al borde del bosque (Figura 12). No se encontró relación entre el DAR y la altura de las plántulas con la distancia al borde del bosque ( $r = 0.143$ ,  $p = 0.34$  y  $r = 0.117$ ,  $p = 0.43$ , respectivamente). Ni entre las categorías de tamaño para las plántulas y la distancia al borde del bosque: germinantes ( $r = -0.44$ ,  $p = 0.19$ ), juveniles ( $r = -0.11$ ,  $p = 0.64$ ) y vástagos ( $r = 0.14$ ,  $p = 0.75$ ).



**Figura 12.** Abundancia de plántulas, juveniles y vástagos en relación con la distancia al bosque en sitios en regeneración natural del bosque de pino.

### 8.4 Patrones de distribución espacial en la regeneración natural del bosque de pino

Se encontró que la regeneración natural tiene una distribución espacial dispersa ( $z = 16.04$  y  $n = 1.49$ ). Al definir los patrones de distribución de acuerdo con las categorías de tamaño, se encontró que en la mayoría de los sitios los vástagos se distribuyen de manera agrupada, los juveniles presentaron patrones al azar, mientras que los germinantes presentaron patrones agrupados en todos los sitios (Cuadro 3).

**Cuadro 3.** Valores de la prueba de z para determinar el patrón de distribución de las plántulas de acuerdo con sus categorías de tamaño.

<b>Sitios</b>	<b>Número de vástagos</b>	<b>de</b>	<b>Valor de z</b>	<b>Patrón de distribución</b>	<b>de</b>
1	10		-2.32	Agrupados	
2	11		-5.96	Agrupados	
3	24		124.48	Dispersos	
4	15		-4.62	Agrupados	
5	7		0.28	Al azar	

<b>Sitios</b>	<b>Número de juveniles</b>	<b>de</b>	<b>Valor de z</b>	<b>Patrón de distribución</b>	<b>de</b>
1	13		-1.86	Al azar	

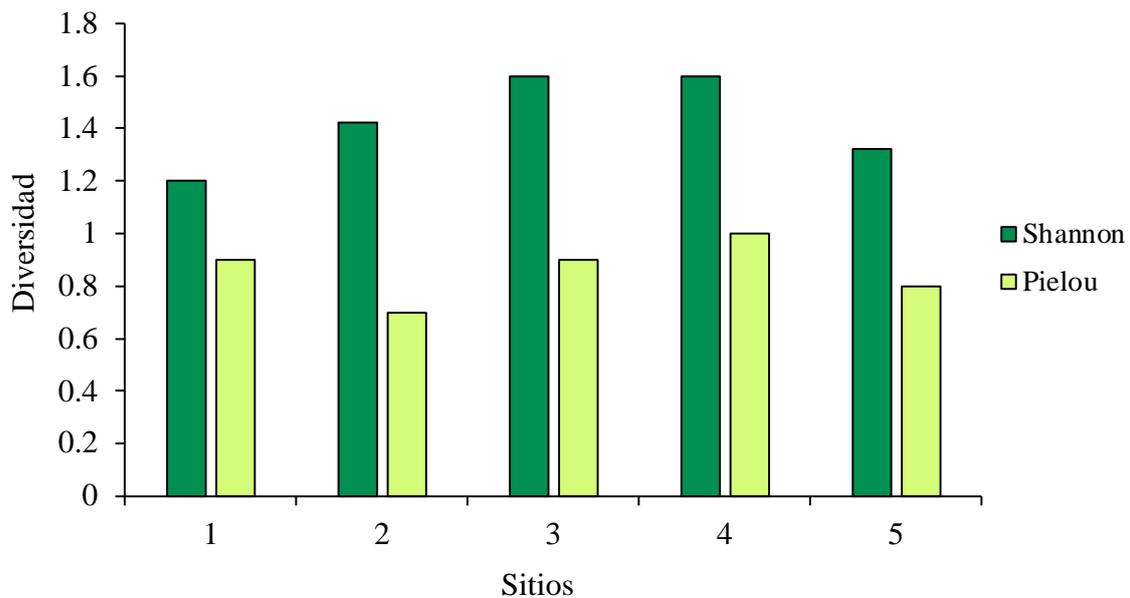
<b>Sitios</b>	<b>Número de germinantes</b>	<b>de</b>	<b>Valor de z</b>	<b>Patrón de distribución</b>	<b>de</b>
1	81		-16.5	Agrupados	
2	33		-10.8	Agrupados	
3	12		-5.75	Agrupados	
4	53		-13.84	Agrupados	
5	18		-7.53	Agrupados	

### 8.5 Descripción del banco de semillas

Se evaluaron un total de 162 muestras de 20 x 20 cm, en total 54 m<sup>2</sup> de tierra. Se registraron 66 plántulas germinadas, distribuidas en 5 familias, 7 géneros y 9 especies y 2 morfoespecies. La mayoría de las plántulas pertenecen a la familia Poaceae (60% de los individuos), el 36 % de los individuos pertenecen a la familia Asteraceae. Las especies más abundantes fueron *Melinis minutiflora*, *Eragrostis* sp. y *Coursetia* sp. (cuadro 4). En los sitios cuatro y cinco se registraron los valores más altos de diversidad ( $H' = 1.6$ ), mientras que el sitio uno presentó el valor más bajo ( $H' = 1.2$ ). Al analizar la equidad, se encontró que la mayor parte de los suelos presentan comunidades muy heterogéneas, siendo las especies de gramíneas las más abundantes (Figura 13).

**Cuadro 4.** Abundancia de las especies registradas en el banco de semillas de los bosques de pino afectados por el escarabajo descortezador.

Familias	Especies	Total
Poaceae	<i>Melinis minutiflora</i>	22
Poaceae	<i>Eragrostis</i> sp.	18
Asteraceae	<i>Conyza canadensis</i>	4
Hypoxidaceae	<i>Curculigo scorzonerifolia</i>	4
Fabaceae	<i>Coursetia</i> sp.	5
Asteraceae	<i>Baccharis trinervis</i>	3
Asteraceae	<i>Gnaphalium attenuatum</i>	4
Sin determinar	Musgos	5
Sin determinar	Asteraceae 01 (hojas en rosetas)	3
Sin determinar	Sin identificar 01	4



**Figura 13.** Valores de los índices de diversidad de Shannon y de equidad de Pielou del banco de semillas en los sitios afectados por el escarabajo descortezador.

## 9. Discusión

### 9.1 Conectividad paisajística del bosque afectado por el escarabajo descortezador

Las poblaciones naturales de bosque de pino en el área de estudio muestran un alto impacto por el manejo que se implementó debido a la plaga del escarabajo descortezador. Situación que ha afectado negativamente el tamaño y la capacidad de conectividad de los fragmentos naturales del bosque (Bayne y Hobson, 1997). La distribución de estos fragmentos en el paisaje, también demuestran que la conectividad no se comporta de manera uniforme, ya que hay zonas del bosque con altos niveles de aislamiento y otras áreas que podrían representar corredores biológicos (Colorado *et al.*, 2017). No obstante, para poder establecer si existe la funcionalidad de un corredor biológico se debe complementar esta investigación, con el análisis de la conectividad de otros grupos de especies tanto de fauna como de especies de plantas de la zona (Franklin, 1993).

La modularidad paisajística indicó que a pesar de la fuerte presión a la que están sometidas las poblaciones naturales de pino, la mayoría de los fragmentos tiene un área lo suficientemente grande que alberga la cantidad de individuos necesarios para sustentar una conexión local efectiva (Puebla *et al.*, 2020). Esto puede estar ligado a las cualidades

biológicas y ecológicas de los bosques de coníferas, que tienden a establecer comunidades muy homogéneas dominadas por una o dos especies (Kilgore y Taylor, 1979). Además, las especies del género *Pinus* han desarrollado adaptaciones que permiten un proceso de colonización mucho más efectivo que el de otras especies presentes en los bosques de pino. Por ejemplo, muchas especies latifoliadas son poco tolerantes a la luz directa o dependen de animales para dispersar sus semillas, lo cual podría limitar su establecimiento en sitios abiertos (Terborgh *et al.*, 2008). En el caso de las especies de pino, se consideran como plantas heliófilas, que pueden colonizar áreas extensas de terreno, lo cual puede ser un elemento clave para mantener la conectividad. Sin embargo, es necesario que en el proceso de regeneración se promueva el establecimiento de otras especies arbóreas de estos bosques con menor tolerancia a la apertura del dosel.

Los valores de probabilidad de conexión (PC) indican que en el municipio son muy pocos los lugares en los que se puede generar una nueva ruta de conexión, evidenciando que en el bosque de pino se están formando agrupaciones de parches pequeños fuertemente conectados, pero aisladas entre sí. Esto puede deberse a la fuerte fragmentación y transformación asociada al cambio en el uso del suelo, que ha reducido el tamaño y la abundancia de individuos, lo que debilita la potencialidad de conexión (Das *et al.*, 2016). Además, este fenómeno se ve magnificado por la presencia de áreas urbanas o destinadas a la agricultura y la ganadería.

La capacidad de conectividad (F) entre dos parches, es producto de la relación entre la modularidad y el PC entre los nodos (referencia), es decir que entre más grande y densa sea la población de pinos en un parche mayor será la capacidad de conexión. En el municipio de Valle de Ángeles los parches que presentan mayor conectividad están ubicados en el centro y este del municipio, áreas que se encuentran dentro de la zona de amortiguamiento del Parque Nacional La Tigra y por lo tanto son sitios de conservación natural lo que puede favorecer la conectividad de la zona.

Los resultados muestran que el análisis de la conectividad entre fragmentos de bosque puede ser un componente fundamental en los programas de recuperación ambiental. Las métricas de conectividad paisajística al considerar el tamaño y la capacidad de los parches permiten detectar la relevancia espacial de ciertos fragmentos para mantener o incrementar la conectividad, que si se consideran dentro de planes de manejo y conservación terminaran favoreciendo la estabilidad y resiliencia de las meta-comunidades (San Vicente, 2011). Además, es importante considerar que los resultados

también permitieron detectar cuáles sitios están presentando los valores más bajos de conectividad y podrían correr el riesgo de tener poblaciones fuertemente aisladas, trayendo consigo múltiples consecuencias negativas. La información generada puede ser la base para definir qué medidas se deben considerar para cada conjunto de fragmentos a nivel local. Por ejemplo, qué áreas son más adecuadas para la reforestación y así ahorrar esfuerzo y presupuesto, asegurando que las decisiones y actividades de recuperación sean más efectivas (Stanturf y Madsen, 2002), a su vez es necesario continuar esta investigación en áreas aledañas y con otros elementos del ecosistema, para poder comprender con mayor efectividad todo el proceso que implica la conectividad y regeneración de los bosques de pino. Por ejemplo, evaluar la conectividad a nivel de todos los bosques de pino del país para identificar áreas prioritarias para mantener o incrementar la conectividad en fragmentos de bosque, incluyendo las Áreas Naturales Protegidas, que cada vez quedan más aisladas.

## ***9.2 Caracterización de regeneración natural del bosque de pino***

La distribución de las categorías de tamaños de los individuos adultos mostró que los árboles de tallas pequeñas fueron más abundantes (germinantes) que los árboles de tallas más grandes. Este es un patrón que se ha documentado en otros bosques naturales de pino, y se ha sugerido que esta distribución de tallas está relacionada con el proceso de regeneración natural. En este tipo de distribución poblacional se plantea que cada árbol adulto puede llegar a ser reemplazado por cualquiera de los individuos más jóvenes, asegurando que el proceso de regeneración se mantenga continuo y estable (Wang y Smith, 2002; Jadán *et al.*, 2019). Esta distribución de tamaños es característica de las etapas iniciales de regeneración, donde la mayor parte de los individuos son producto de la agregación continua de semillas, ya sea por la dispersión de estas, o que se encuentren dentro del banco de semillas. Los individuos de categorías más grandes presentan una menor abundancia, ya que son pocos los que han logrado establecerse y sobrevivir a la depredación y a eventos de disturbio, así como a el aprovechamiento (Ordoñez *et al.*, 2006).

Si la incidencia de incendios es muy frecuente (cada 2 o 3 años), se favorece una alta abundancia de plantas germinantes, pero se eliminan a las poblaciones de plántulas de mayor tamaño, deteniendo el proceso de regeneración natural (Flores *et al.*, 2021). Los incendios son frecuentes en el área de estudio, donde se registran fuegos de alta intensidad

y frecuencia, que eliminan a los individuos de mayor talla y pueden favorecer la germinación de las semillas (ICF, 2020).

### ***9.3 Relación de la distancia al bosque con la regeneración natural***

No se encontró relación entre la abundancia de las plántulas y la distancia al borde del bosque. Este resultado indica que el establecimiento y la supervivencia de las plántulas podrían estar más condicionados por las características ambientales, que por la capacidad de dispersión de las especies (Sosa y Rodríguez, 2003). Uno de los factores que pueden limitar el establecimiento de las plántulas es la disponibilidad de nutrientes en el suelo (Brissete y Carlson, 1987). La cantidad de nitrógeno puede alterarse después del ataque del escarabajo descortezador, en particular, las concentraciones de nitratos aumentan a niveles que pueden alterar las funciones ecológicas a nivel de suelo, este fenómeno se vuelve más severo cuando los cortes implementados son más extensivos para contener el avance del descortezador (Rhoades *et al.*, 2015). Los árboles son los responsables de asimilar y aislar el nitrógeno inorgánico en sus tejidos, proporcionando un equilibrio en el sistema, pero cuando la capa forestal es removida, la red de mineralización no se detiene, lo que conlleva a un incremento del nitrógeno que comienza a reaccionar con diferentes nutrientes del suelo, causando empobrecimiento y acidificación de este (Akselsson *et al.*, 2004). Una vez que el suelo llega a su punto de saturación, los diferentes nitratos se lixivian hacia los ecosistemas acuáticos, aumentando procesos de eutrofización en cuerpos de agua (Andersson *et al.*, 2002).

Si bien el aumento de nitratos en suelo no afecta directamente la germinación y el establecimiento de plántulas de pino, si favorece al crecimiento de hongos patógenos como *Valdensia heterodoxa*, que se ha reportado como un parásito de plantas en Europa (Diekmann y Falkengren, 2002). Además, el aumento de nitratos puede potencializar el establecimiento y la colonización de gramíneas resistentes a los nitratos, que inhiben el avance del bosque de pino (Bakker y Berendse, 1999). En el municipio de Valle de Ángeles muy poca investigación se ha desarrollado acerca de los nutrientes y la diversidad de hongos en suelo, no obstante, se ha documentado que los sitios donde se realizaron cortes de contención han sido colonizados por extensas comunidades de gramíneas forrajeras exóticas como *Panicum maximum* Jacq. *Hyparrhenia rufa* (Nees) Stapf. Y *Melinis repens* (Wild.) Zizka. (Quero *et al.*, 2007; Canales *et al.*, 2018).

En este estudio se encontró que la abundancia de vástagos siempre fue menor que la de las plántulas germinantes. Este resultado, puede estar relacionado con los disturbios que han ocurrido después del saneamiento, ya que se han registrado incendios, así como la presencia de ganado, que pueden estar eliminando a los individuos que logran establecerse. Las áreas de 50 m del borde del bosque son importantes para conservación y regeneración del bosque de pino, porque en ellas es donde se acumulan la mayor abundancia de plántulas. (Callaway, 1992). Por lo tanto, estas áreas deben considerarse en los planes de conservación del bosque de pino, con el fin de que estos esfuerzos de protección incluyan un componente de regeneración de los bosques.

#### ***9.4 Patrones de distribución espacial en la regeneración natural del bosque de pino***

La regeneración natural tiene un patrón de distribución disperso en el área de estudio. Lo cual se puede relacionar con la dispersión por anemocoria observada en las especies de pino estudiadas (*P. oocarpa*, *P. maximinoii* y *P. caribaea*). Se ha documentado que este patrón disperso es frecuente en otras especies anemócoras en bosques fragmentados (Suarez y Vargas, 2019). El movimiento de las diásporas anemócoras depende del tamaño de las semillas y su morfología, así como de la intensidad de las corrientes de viento, por lo que las semillas pueden caer a diferentes distancias creando un patrón disperso o incluso al azar (Salazar *et al.*, 2019). Una vez que las semillas caen al suelo, su establecimiento depende de diversos factores abióticos y bióticos. En las especies estudiadas el éxito germinativo de la semilla puede relacionarse con la frecuencia de incendios y los cambios en la temperatura que pueden promover la germinación. Al analizar la distribución espacial para cada categoría de tamaño, se encontraron diferencias en su distribución y ubicación, lo cual puede relacionarse con la tolerancia y los requerimientos abióticos de las plántulas de acuerdo con su etapa de desarrollo (Jarvis, 1964). Se ha planteado, que, durante el proceso de germinación de semillas, la supervivencia y establecimiento de las plántulas, los requerimientos necesarios bióticos y abióticos conforman el nicho de regeneración de una planta (Grubb, 1977). Sin embargo, dependiendo de la intensidad de las perturbaciones se pueden modificar las condiciones abióticas impactando de manera diferencial cada etapa del desarrollo de las plántulas desde su germinación, creando diferentes patrones de distribución en las distintas categorías de tamaño.

### ***9.5 Descripción del banco de semillas***

Se encontró que la mayoría de los germinantes fueron especies pioneras. En particular, se encontraron especies herbáceas, frecuentes en la regeneración natural del bosque de pino, que en su mayoría pertenecen a la familia Asteraceae. Sin embargo, también se registraron especies invasoras principalmente gramíneas como *M. repens*, que presentó la mayor abundancia de germinantes, lo cual puede evidenciar una alteración en la diversidad de plantas nativas del sotobosque, que puede ser una consecuencia negativa del manejo que se llevó a cabo en los sitios afectados por el escarabajo descortezador. Se reportó una incidencia de especies exóticas similar en bosques de pino y encino con un grado avanzado de sucesión, producto de la implementación de actividades agrícolas, donde la mayor riqueza de hierbas exóticas, fueron especies de la familia Poaceae (Ramírez *et al.*, 1992; Lindemayer y Fisher 2006).

Un resultado que llama la atención es la ausencia de germinación de plántulas de pino, esto puede ser el resultado del tipo de muestreo y la época del año en la que se realizó. Por ejemplo, se ha sugerido que la producción de semillas no es continua ni homogénea a través de los años (Jonhson *et al.*, 2003). Otros factores pueden estar relacionados con el manejo que se les da a los sitios una vez que se retiran los árboles, ya que se permite el pastoreo y pisoteo por ganado o el cambio de uso de suelo (Mora *et al.*, 2015). No obstante, otros factores biológicos intrínsecos a la especie dificultan su proceso de regeneración, como la dispersión al azar producida por el viento (Benkman, 1995) o la baja viabilidad de las semillas (Janzen, 1971). Por otra parte, el éxito de germinación de las semillas de pino incrementa si las semillas se entierran junto con los conos femeninos, lo cual se ha documentado en áreas naturales conservadas (Coffin y Lauenroth, 1989). En otros bosques de pino afectados por las actividades humanas, se han documentado bajas densidades de plántulas de *P. ponderosa* y una alta frecuencia de especies invasoras (Korb *et al.*, 2005). Por otra parte, la baja frecuencia de plántulas de pino (*P. contorta*) en el banco de semillas en áreas afectadas por el descortezador puede relacionarse con el efecto negativo que tiene la infestación en el ciclo de maduración de los conos, reduciendo drásticamente la cantidad de semillas que pueden llegar al suelo (Teste *et al.*, 2011).

La composición de especies encontrada en el banco de semillas en los sitios afectados por el descortezador puede indicar que han sido afectadas las condiciones originales de banco de semillas, lo cual podría afectar la recuperación natural del bosque.

Sin embargo, es necesario llevar a cabo estudios puntuales a lo largo de diferentes años para documentar el efecto de la pérdida del bosque en el banco de semillas y la regeneración de los bosques de pino.

## **10. Conclusiones**

Los resultados mostraron que la conectividad de los fragmentos de bosque de pino en el municipio de Valle de Ángeles presenta valores más altos en dos grandes áreas ubicadas, en el centro y el este del municipio, que su vez se encuentran rodeadas por un alto número de fragmentos pequeños y poco densos. Sin embargo, estas agrupaciones presentan una alta interconexión entre los fragmentos cercanos, pero una baja conectividad con otras agrupaciones de fragmentos más alejados como los del norte del municipio. La baja conectividad con agrupaciones más alejadas está relacionada con la presencia de poblaciones severamente fragmentadas por el ataque de escarabajo descortezador, el manejo asociado, la agricultura y la presencia de asentamientos humanos. La fragmentación del bosque de pino como consecuencia del incremento de las poblaciones del escarabajo descortezador y su manejo, han afectado la regeneración natural del bosque y su conectividad. En particular los fragmentos de bosque más pequeños y aislados son mucho más vulnerables a desaparecer.

En los sitios afectados por el escarabajo descortezador las plántulas germinantes fueron las más frecuentes, seguidas de las juveniles y los vástagos. Esta distribución de categorías de tamaños puede indicar que el proceso de regeneración ocurre de manera natural, no obstante, hay una baja densidad de individuos nuevos en algunas áreas. Este resultado, puede relacionarse con el efecto negativo en los individuos establecidos asociado con eventos de fuego, con la presencia de ganado, así como con la remoción de los individuos jóvenes en sitios que se comienzan a utilizar para la agricultura.

La ausencia de semillas de pino en los bancos de semillas y el fuerte efecto de la fragmentación que ha sufrido el bosque, producto del ataque del escarabajo descortezador y la tala de saneamiento, podrían indicar que se está limitando la llegada de semillas de *P. oocarpa*. La regeneración natural del bosque de pino presenta una distribución espacial dispersa no obstante los vástagos se distribuyen de manera agrupada, los juveniles presentaron patrones al azar, mientras que los germinantes presentaron patrones agrupados en todos los sitios. La mayor parte del reclutamiento de nuevos árboles ocurre en los primeros metros cercanos al borde del bosque y disminuye hacia el centro de los

sitios afectados. Este resultado puede relacionarse con la capacidad de dispersión de las especies de pino, así como con la presencia de sitios propicios para germinar.

Si después del saneamiento de las áreas afectadas, se permite la regeneración natural, existen altas probabilidades de que el bosque se recupere localmente, favoreciendo la conectividad entre fragmentos cercanos. No obstante, es necesario implementar prácticas de restauración activa (como siembra directa) en sitios severamente degradados y aislados como en el norte de Valle de Ángeles, para recuperar la conectividad y favorecer la persistencia del bosque de pino. Finalmente, la información generada puede ser la base para desarrollar trabajos a mayor escala, acerca de la conectividad de los fragmentos de bosque de pino, así como estudios puntuales que favorezcan la recuperación de las poblaciones de pino y su conservación.

## 11. Bibliografía

Abiyu, A., Teketay, D., Glatzel, G., y Gratzner, G. 2016. Seed production, seed dispersal and seedling establishment of two afro-montane tree species in and around a church forest: Implications for forest restoration. *Forest Ecosystems*, 3, 1-16. <https://doi.org/10.1186/s40663-016-0076-5>

Administración Forestal del Estado-Corporación Hondureña de Desarrollo Forestal [AFE-COHDEFOR]. 2000. Plan Nacional Forestal de las Áreas Protegidas y de la Vida Silvestre, 2002-2016, Tegucigalpa, Honduras 69.

Ahern, J. 1995. Greenways as a planning strategy. *Landscape and Urban Planning*, 33, 131-155. [https://doi.org/10.1016/0169-2046\(95\)02039-V](https://doi.org/10.1016/0169-2046(95)02039-V)

Akselsson, C., Westling, O., y Örlander, G. 2004. Regional mapping of nitrogen leaching from clearcuts in southern Sweden. *Forest Ecology and Management*, 202, 235-243. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.07.025>

Alvarez, E., y Martínez, M. 1990. Seed bank versus seed rain in the regeneration of a tropical pioneer tree. *Oecologia*, 84, 314-325. <https://doi.org/10.1007/BF00329755>

Andersson, P., Berggren, D., y Nilsson, I. 2002. Indices for nitrogen status and nitrate leaching from Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) stands in Sweden. *Forest Ecology and Management*, 157, 39-53. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(00\)00651-4](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00651-4)

Argeñal, F. 2010. Variabilidad y cambio climático en Honduras. Programa de las Naciones Unidas para el desarrollo, Tegucigalpa, 85 p.

Arteaga, B., y Pérez, A. 2001. *Pinus maximinoi* H.E. Moore: Una especie prometedora para plantaciones forestales Comerciales en el Trópico. *Foresta Veracruzana*, 3, 63-70.

Bakker, J. y Berendse, F. 1999. Constraints in the restoration of ecological diversity in grassland and heathland communities. *Trends in Ecology and Evolution* 13, 63-68. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(98\)01544-4](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(98)01544-4)

Bayne, E., y Hobson, K. 1997. Comparing the effects of landscape fragmentation by forestry and agriculture on predation of artificial nests. *Conservation biology*, 11, 1418-1429. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1997.96135.x>

Bennet, A. 1998. Linkages in the Landscape: The Role of Corridors and Connectivity in Wildlife Conservation. IUCN, 172 p.

Bossuyt, B., y Hermy, M. 2001. Influence of land use history on seed banks in European temperate forest ecosystems: A review. *Ecography*, 24, 255-238. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0587.2001.240213.x>

- Bossuyt, B., y Honnay, O. 2008. Can the seed bank be used for ecological restoration? An overview of seed bank characteristics in European communities. *Journal of Vegetation Science* 19, 875–884. <https://doi.org/10.3170/2008-8-18462>
- Brissete, J., y Carlson, W. 1987. Effects of nursery density on short leaf pine. Meeting the challenge of the nineties. *National Nursery Proceedings*, 36-41.
- Brudvig, L., Damschen, E., Tewksbury, J., Haddad, N., y Levey, D. 2009. Landscape connectivity promotes plant biodiversity spillover into non-target habitats. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106, 9328-9332. <https://doi.org/10.1073/pnas.0809658106>
- Bunn, A., Urban, D. y Keitt, T. 2000. Landscape connectivity: a conservation application of graph theory. *J. Environ. Manage.* 59, 265-278. <https://doi.org/10.1006/jema.2000.0373>
- Burley, J., y Barnes, R. 2004. Tropical Pine Ecosystems and Genetic Resources. *Tropical Ecosystems*, 1728–1740.
- Calabrese J. y Fagan, W. 2004. A comparison-shopper's guide to connectivity metrics. *Frontiers in Ecology and Environment*, 2, 529-536. [https://doi.org/10.1890/1540-9295\(2004\)002\[0529:ACGTCM\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1540-9295(2004)002[0529:ACGTCM]2.0.CO;2)
- Callaway, R. M. 1992. Effect of shrubs on recruitment of *Quercus douglasii* and *Q. lobata* in California. *Ecology*, 73, 2118-2128. <https://doi.org/10.2307/1941460>
- Canales, A., Franco, S., Endara, A., y Ávila, V. 2018. Caracterización del sotobosque en bosques densos de pino y oyamel en el Nevado de Toluca, México. *Madera y Bosque*, 24, 1-13. <https://doi.org/10.21829/myb.2018.2431656>
- Cano, E. 2017. Pino de ocote *Pinus oocarpa* Schiede ex Schltdl. Instituto Nacional de Bosques, 1, 1-44.
- Carrillo, F., Vera, G., Magaña, O., Guldin, J., y Guries, R. 2009. Seed stored in the forest floor in a natural stand of *Pinus montezumae* Lamb. *Revista Ciencia Forestal en México*, 24, 41-60.
- Chave, J., 2005. Medición de la altura del árbol, para árboles tropicales. Manuales de campo. PAN-AMAZONIA, Toulouse. Comisionado Nacional de Derechos Humanos [CONADEH]. 2016. El gorgojo descortezador de pino y otras graves amenazas ambientales en la vida digna de los hondureños y hondureñas. Informe especial, 79 p.
- Coffin, D., y Lauenronth, W. 1989. Spatial and temporal variation in the seed bank of a semiarid grassland. *American Journal of Botany*, 76, 53-58. <https://doi.org/10.2307/2444773>

- Colorado, G., Vásquez, M., y Mazo, I. 2017. Modelo de conectividad ecológica de fragmentos de bosque andino en Santa Elena (Medellín, Colombia). *Acta Biológica Colombiana*, 22, 379-393.
- Das, A., John, R., y Anand, M. 2016. Does structural connectivity tree species distribution and abundance in a naturally discontinuous tropical forest formation?. *Journal of Vegetation Science*, 28, 7-18. <https://doi.org/10.1111/jvs.12474>
- Dalling, J., y Denslow, J. 1998. Soil seed bank composition along a forest chronosequence in seasonally moist tropical forest, Panama. *Journal of Vegetation Science*, 9, 669-678. <https://doi.org/10.2307/3237285>
- Dey, D., Knapp, B., Battaglia, M., Deal, R., Hart, J., O'Hara, K., Schweitzer, C., y Schuler, T. 2019. Barriers to natural regeneration in temperate forests across the USA. *New Forests*, 50, 11-49.
- Diekmann, M., y Falkengren, U. 2002. Prediction of species response to atmospheric nitrogen deposition by means of ecological measures of life history traits. *Journal of Ecology*, 90, 19-24.
- Drever, M., y Martin, K. 2010. Response of woodpeckers to changes in forest health and harvest: Implications for conservation of avian biodiversity. *Forest Ecology and Management*, 259, 958-966. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.11.038>
- Fahrig, L., y Merriam, G. 1985. Habitat patch connectivity and population survival. *Ecology*, 66, 1762-1768. <https://doi.org/10.2307/2937372>
- Fath B., Scharlarm, U., Ulanowisz, R., y Hannon, B. 2007. Ecological network analysis: Network construction. *Ecological Modelling*, 208, 49-55. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2007.04.029>
- Farjon, A., y Filer, D. 2013. *An atlas of the world's conifers: an analysis of their distribution biogeography, diversity and conservation status*. Leiden. 52 p.
- Fraaije, R. G. A., Braak, C. J. F. ter, Verduyn, B., Breeman, L. B. S., Verhoeven, J. T. A., y Soons, M. B. 2015. Early plant recruitment stages set the template for the development of vegetation patterns along a hydrological gradient. *Functional Ecology*, 29, 971-980. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12441>
- Franklin, J. 1993. Preserving biodiversity: Species, ecosystems, or landscapes?. *Ecological applications*, 3, 202-205. <https://doi.org/10.2307/1941820>
- Freeman, L. 1979. Centrality in social networks: conceptual clarification. *Soc. Network* 1, 215-239.

- Fei, S., y Steiner, K. 2008. Relationships between advance oak regeneration and biotic and abiotic factors. *Tree Physiology*, 28, 1111-1119. <https://doi.org/10.1093/treephys/28.7.1111>
- Ferrandis, P., Herranz, J. y Martínez-Sánchez, J. 1996. The role of soil seed bank in the early stages of plant recovery after fire in *Pinus pinaster* forest in SE Spain. *Int. J. Wildland Fire*, 6, 31-35. <https://doi.org/10.1071/WF9960031>
- Fetcher, N., Oberbauer, S. y Stain, B. 1985. Vegetation effects in macroclimate in lowland tropical forest in Costa Rica. *Int j. Biometer.* 29, 45-155.
- Fettig, C. y Hilszczanski, J. 2015. Management strategies for bark beetles in coniferous forests, in *Bark beetle*. Academic press. 555-584. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-417156-5.00014-9>
- Flores, A., Flores, J., Gonzáles, D., Gallegos, A., Zarazúa, P., Mena, S., Lomelí, M., y Ruíz, E. 2021. Regeneración natural de pino y encino bajo diferentes niveles de perturbación por incendios forestales. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales*, 12, 1-23.
- FOSEDH. 1999. Mapa de clasificación climática por zonas de vida en Honduras, Proyecto construcción de desarrollo regional ampliado, Tegucigalpa.
- Foltête J.C., Berthier, K. y Cosson, J. 2008. Cost distance defined by a topological function of landscape. *Ecological Modelling*, 210, 101-114. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2007.07.014>
- Foltête J.C., Clauzel C. y Vuidel G. 2012. A software tool dedicated to the modelling of landscape networks. *Environmental Modeling & Software*, 38, 316-327. <https://doi.org/10.1016/j.envsoft.2012.07.002>
- Foltête J.C., Girardet X. y Clauzel C. 2014. A methodological framework for the use of landscape graphs in land use planning. *Landscape and Urban Planning*, 124, 140-150. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2013.12.012>
- Forman, T. 1995. *Land Mosaic* Cambridge. University Press, Cambridge.
- Fraser, J. 1976. Viability of black spruce seed in or on a boreal forest seedbed. *For. Chron.*, 52, 229-231.
- Gagnon J., Jokela, E., Moser W. y Huber D. 2004. Characteristics of gaps and natural regeneration in mature longleaf pine flatwoods ecosystems. *Forest Ecology and Management*, 187, 373-380. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2003.07.002>
- Galpern, P., Manseau, M., y Fall, A. 2011. Patch-based graphs of landscape connectivity: A guide to construction, analysis and application for conservation. *Biological Conservation*, 144, 44-55. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.09.002>

- García, M., Estrada, A., Cantú, C. y Pando, M. 2012. Clasificación de nueve sitios de bosque mixto de coníferas con presencia de *Taxus globosa* en la Sierra Madre Oriental, Nuevo León y Tamaulipas, México. *Botanical Sciences*, 90, 53-62.
- Garwood, N. 1989. Tropical soil seed banks: A review. En: *Ecology of Soil Seed Banks*. Academic Press Inc, San Diego, 9-21.
- Gómez J.M. 2003. Spatial patterns in long-distance dispersal of *Quercus ilex* acorns by jays in a heterogeneous landscape. *Ecography*, 26, 573-584. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0587.2003.03586.x>
- González S. y Bravo F. 1999. Regeneración natural, establecimiento y primer desarrollo del pino silvestre (*Pinus sylvestris* L.). *Investigación Agraria, Instituto Nacional de Investigación y Tecnología Agraria y Alimentaria*, 8, 225-247.
- Grubb, P. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities and the importance of the regeneration niche. *Biological Reviews*, 52, 107-145. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1977.tb01347.x>
- Grimm, V., y Railsback, S. 2005. *Individual-based Modeling and Ecology*. Princeton University Press, 428 p.
- Guariguata M. y Ostertag R. 2002. *Ecología de bosques neotropicales*. Editorial Tecnológica. Cartago, Costa Rica, 31 p.
- Gurrutxaga M. y Lozano P. 2006. Efectos de la fragmentación de hábitats y pérdida de conectividad ecológica dentro de la dinámica territorial, Polígonos. *Revista de Geografía*, 16, 35-54.
- Gurrutxaga, M., y Lozano, P. 2008. *Ecología del Paisaje. Un marco para el estudio integrado de la dinámica territorial y su incidencia en la vida silvestre*. *Estudios Geográficos*, 256, 519-543.
- Haig, I. 1932. Premature germination of forest tree seed during natural storage in the duff. *Ecology*, 13, 311-312.
- Hanski, I., y Ovaslaken, O. 2000. The metapopulation capacity of fragmented landscape. *Nature*, 404, 755-758. <https://doi.org/10.1038/35008063>
- Hobbs, R. J., Jentsch, A., y Temperton, V. M. 2007. restoration as a process of assembly and succession mediated by disturbance. En: L. R. Walker, J. Walker, y R. J. Hobbs (Eds.), *Linking Restoration and Ecological Succession*. Springer. 150-167. [https://doi.org/10.1007/978-0-387-35303-6\\_7](https://doi.org/10.1007/978-0-387-35303-6_7)
- Huang, Z., Liu, S., Bradford, K., Huxman, T., y Venable, L. 2016. The contribution of germination functional traits to population dynamics of a desert plant community. *Ecology*, 97, 256-261. <https://doi.org/10.1890/15-0744.1>

Instituto de Conservación Forestal [ICF]. 2013. Plan de conservación del Parque Nacional La Tigra. USAID Proparque, 63.

Instituto de Conservación Forestal [ICF]. 2020. Plan nacional de protección contra incendios forestales ICF 2020. Instituto de Conservación Forestal, 43.

Jadán, O., Cedillo, H., Pillacela, P., Gualpa, D., Gordillo, A., Zea, P., Díaz, L., Bermúdez, F., Arcienagas, A., Quizhpe, W., y Vaca, C. 2019. Regeneración de árboles en ecosistemas naturales y plantaciones de *Pinus patula* (Pinaceae) dentro de un gradiente altitudinal andino (Azuay, Ecuador). *Biología Tropical*, 67, 182-195. <http://dx.doi.org/10.15517/rbt.v67i1.32940>

Janzen, D. 1971. Seed predation by animals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2, 465-492.

Jarvis, P. 1964. The adaptability to light intensity of seedlings of *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. *Journal of Ecology*, 52, 545-571. <https://doi.org/10.2307/2257848>

Johnson, M., Vander, S., y Borchert, M. 2003. A comparative analysis of seed and cone characteristics and seed-dispersal strategies of three pines in the subsection Sabinianae. *Plant Ecology*, 168, 69-84

Kilgore, B., y Taylor, D. 1979. Fire history of a sequoia-mixed conifer forest. *Ecology*, 60, 129-142.

Korb, J., Springer, J., Powers, S., y Moore, M. 2005. Soil seed banks in *Pinus ponderosa* forests in Arizona: Clues to site history and restoration potential. *Applied Vegetation Science*, 8, 103-112. <https://doi.org/10.1111/j.1654-109X.2005.tb00634.x>

Lara, A., Egertsdotter, U., y Flinn, B. 2018. Pine (*Pinus Oocarpa* var. *Oocarpa* Schiede). En *Step Wise Protocols for Somatic Embryogenesis of Important Woody Plants* (2 ed). Springer. Switzerland. 295-305.

Larson, J., y Funk, J. 2016. Regeneration: An overlooked aspect of trait-based plant community assembly models. *Journal of Ecology*, 104, 1284-1298. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12613>

Lindenmayer, D., y Fischer, J. 2006. Habitat fragmentation and landscape change: An ecological and conservation synthesis. Island Press, 352

Lookingbill, T., Gardner, R., Ferrari, J. y Keller, C. 2010. Combining a dispersal model with network theory to assess habitat connectivity. *Ecological Applications*, 20, 427-441. <https://doi.org/10.1890/09-0073.1>

López G. y Nieto, M. 2018. Características estructurales de un bosque de pino en Tlalnepantla, Morelos. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales*. 10:32-52

- Lust, N. 1988. Analysis of a natural regeneration of Scots pine forest in the High Campine after fire. *Silva Gandavensis*, 53, 2-38.
- McRoberts, R., Tomppo, E., Finley, A., y Heikkinen, J. 2007. Estimating area means and variances of forest attributes using the k-Nearest Neighbors technique and satellite imagery. *Remote Sensing of Environment*, 111, 466-480. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2007.04.002>
- Mejía, T. y House, P. 2002. Mapa de ecosistemas vegetales de Honduras. Manual de consulta, Proyecto P.A.A.R, Tegucigalpa, 60.
- Mengxuan, H., Lingyue, L., Weiqing, M., y Na, Z. 2016. Analysis on soil seed bank diversity characteristics and its relation with soil physical and chemical properties after substrate Addition. *PloS One*, 11, 1-16. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0147439>
- Minor, E. y Urban, D. 2007. Graph theory as a proxy for spatially explicit population models in conservation planning. *Ecological Applications*, 17, 1771-1782. <https://doi.org/10.1890/06-1073.1>
- Miranda, A., Hernández, J., Bustamante, R., Díaz, E., González, A. y Altamirano, A. 2016. Regeneración natural y patrones de distribución espacial de la palma chilena *Jubea chilensis* (Molina) Baillon en los bosques mediterráneos de Chile central. *Gayana Botanica* 73, 53-63. <http://dx.doi.org/10.4067/S0717-66432016000100007>.
- Montejo, L., Sánchez, J., Muñoz, B., y Gamboa, A. 2015. Caracterización de semillas de un bosque siempreverde tropical del oeste de Cuba. *Correlaciones ecológicas entre rasgos. Bosque (Valdivia)*, 36, 211-222.
- Mora, M., Rubio, J., Ocampo, R., y Barrera, J. 2015. Catálogo de Especies Invasoras del Territorio CAR. Pontificia Universidad Javeriana, Corporación Autónoma Regional de Cundinamarca, 238
- Murrieta, E., Finegan, B., Delgado, D., Villalobos, R. y Campos, J. 2006. Propuesta para una red de conectividad ecológica en el corredor biológico volcánico central, Talamanca, Costa Rica. *Recursos Naturales y Ambiente*, 51-52, 69-79.
- Nathan, R. y Muller, H. 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology and Evolution*, 15, 278-285. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(00\)01874-7](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)01874-7)
- Nora, S., Albaladejo, R., Gonzáles, S., Robledo, J. y Aparicio, A. 2011. Movimiento de genes (polen y semillas) en poblaciones fragmentadas de plantas. *Ecosistemas*, 20, 35-45. <https://doi.org/10.7818/ECOS.2011.20-2-3>
- Norden N. 2014. Del porqué la regeneración natural es tan importante para la coexistencia de especies en los bosques tropicales. *Colombia Forestal*, 17, 247-261.

Norgad, C. y Jorgensen, F. 2003. Phenology and diameter increment in seedlings of European beech (*Fagus sylvatica* L.) as affected by different soil water contents: variation between and within provenances. *Forest Ecology and Management*, 174, 233-249. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(02\)00042-7](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(02)00042-7)

Nelson, C. 2008. Catálogo de las plantas vasculares de Honduras. SERNA, Tegucigalpa, Honduras, 1576 p.

Ordoñez, J., Molowny, R., y Renata, J. 2006. A model of the recruitment of *Pinus nigra* from unburned edges after large wildfires. *Ecological Modelling*, 197, 405-417. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2006.03.027>

Ormazábal, Y., Ávila, C., Mena, C., Morales, Y., y Bustos, O. 2013. Caracterización y cuantificación de fragmentos de bosque nativo, en un sector del secado interior de la región del Maule, Chile. *Ciênc. Florest.*, 23, 449-460. <https://doi.org/10.5902/1980509810556>

Paluch, G. 2011. Ground seed density patterns under conditions of strongly overlapping seed shadows in *Abies alba* Mill, stands. *European Journal of Forest Research*, 130, 1009-1022.

Patrocinio, A., Gonzáles, M., Ramírez, N., y Castillo, M. 2003. Determinantes de la distribución de *Pinus spp.* En la Altiplanicie Central de Chiapas, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 7-15.

Peet, R. 2000. Forests of the Rocky Mountains. En: *North American terrestrial vegetation*. Cambridge University Press., 76-121.

Pereira, S., y Ranal, M. 2006. Germinable soil seed bank of a gallery forest in Brazilian Cerrado. *Plant Ecology*, 183, 337-348. <https://doi.org/10.1007/s11258-005-9044-9>

Pratt, D., Black, R., y Zamora, B. 1984. Buried viable seed in a ponderosa pine community. *Canadian Journal Botany*, 62, 44-52. <https://doi.org/10.1139/b84-008>

Puebla, A., Rodríguez, Y., y Álvarez, P. 2020. Propuesta de rutas de conectividad para la conservación de la biodiversidad en Sierra Maestra, Cuba. *Revista de Ciencias Ambientales*, 54, 51-67. <http://dx.doi.org/10.15359/rca.54-2.3>

QGIS Development Team. 2020. QGIS Geographic Information System, Open Source Geospatial Foundation Project, <http://qgis.osgeo.org>.

Quero, A., Enríquez, J., y Miranda, L. 2007. Evaluación de especies forrajeras en américa tropical, avances o status quo. *Interciencia*, 32, 566-571.

R Core Team 2018. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna Austria. Disponible en URL <https://www.R-project.org/>

- Raffa, K., Grégoire, J.C. y Staffan, B. 2015. Natural history and ecology of bark beetle. In Vega, F. y Hofstetter, R. Bark beetles biology and ecology of native and invasive species. Academic Press. 1-40.
- Ramírez, N., González, M. y Quintana, P. 1992. Banco y lluvia de semillas en comunidades sucesionales de bosques de pino-encino de los altos Chiapas, México. Acta Botánica Mexicana, 20, 59-75. <https://doi.org/10.21829/abm20.1992.658>
- Ramos, M. 1994. Regeneración natural y diversidad de especies arbóreas en selvas húmedas. Boletín de la Sociedad Botánica de México. 54, 179-224. <https://doi.org/10.17129/botsoci.1431>
- Rayfield, B., Fortin, M. y Fall, A. 2011. Connectivity for conservation: A framework to classify network measures. Ecology, 92, 847-858. <https://doi.org/10.1890/09-2190.1>
- REDD-CCAD-GIZ. 2011. Tipos de bosques y contexto del mapeo de la cobertura forestal en Centroamérica y República Dominicana. Reunión de los enlaces técnicos para la temática MRV, 20.
- REDD/CCAD-GIZ. 2015. Atlas municipal forestal y cobertura de la tierra, Municipio de Guaimaca, Francisco Morazán, Instituto de conservación forestal, 43.
- Rhoades, C., Hubbard, R., y Elder, K. 2017. A decade of streamwater nitrogen and forest dynamics after a mountain pine beetle outbreak at the Fraser experimental forest, Colorado. Ecosystems, 20, 380-292. <https://doi.org/10.1007/s10021-016-0027-6>
- Rivera, M., Locatelli B. y Billings, R. 2010. Cambio Climático y eventos epidémicos del gorgojo descortezador del pino *Dendroctonus frontalis* en Honduras. Forest Systems, 19, 70-76. Disponible en [www.inia.es/forestsystems](http://www.inia.es/forestsystems)
- Rodríguez, D., Romero, L., y Rapidel, B. 2001. Relación entre incendios forestales, precipitación y temperatura. Su aplicación en cuatro escenarios climáticos de Nicaragua. Revista Forestal Centroamericana, 1, 11-16.
- Rojas, C., Barrera, F., Aranguíz, T., Munizaga, J., y Pino, J. 2017. Efectos de la urbanización sobre la conectividad ecológica de paisajes metropolitanos. Revista Universitaria de Geografía, 26, 155-182.
- Saab, V., Quresh, L., Latif, M., Rowland, T., Johnson, A., Chalfoun, S., Buskirk, J., Matthew, D., y Heyward, D. 2014. Ecological Consequences of Mountain Pine Beetle Outbreaks for Wildlife in Western North American Forests. Forest Ecology, 60, 1-21. <https://doi.org/10.5849/forsci.13-022>
- Salazar, D., Saladin, B., Zimmermann, N., Castro, J., y Rubio, R. 2019. The evolution of seed dispersal is associated with environmental heterogeneity in *Pinus*. Perspectives in

Plant Ecology, Evolution and Systematics, 41, 1-11.  
<https://doi.org/10.1016/j.ppees.2019.125464>

San Vicente, M. 2011. La gestión de la conectividad ecológica del territorio en España: Iniciativa y retos. Boletín de la Asociación de Geógrafos Españoles, 56, 225-244.

Santos, L., Capelto, J., y Tavares, M. 2010. Germination patterns of soil seed bankS in relation to fire in Portuguese littoral pine forest vegetation. Fire Ecology, 9, 1-14.  
<https://doi.org/10.4996/fireecology.0603001>

Saura, S., y Pascual., L. 2007. A new habitat availability index to integrate connectivity in landscape conservation planning: comparison with existing indices and application to a case study. Landsc. Urban Plan. 83: 91-103

Schupp, E. 1995. Seed-seedling conflicts habitat choice and patterns of plant recruitment. American Journal of Botany, 82, 399-409. <https://doi.org/10.2307/2445586>

Serrada, R. 2003 Regeneración natural: situaciones, conceptos, factores y evaluación. Cuadernos de la Sociedad Española de Ciencias Forestales, 15, 11-15.

Sosa, G., y Rodríguez, D. 2003. Efecto de la calidad de planta en la supervivencia y crecimiento de *Pinus patula* en un área quemada. Revista Chapingo, 9, 34-43.

Stanturf, J., y Madsen, P. 2002. Restoration concepts for temperate and boreal forest of North America and Western Europe. Plant Biosystems, 136, 143-158.  
<https://doi.org/10.1080/11263500212331351049>

Strassburg, B., Barros, F., Couzeilles, R., Iribarren, A., Silveira, J., Silva, D., Sansevero, J., Alves, H., Feltran, R., y Latawiec, A. 2016. The role of natural regeneration to ecosystem services provision and habitat availability: A case study in the Brazilian Atlantic Forest. Biotropica, 48, 890-899. <https://doi.org/10.1111/btp.12393>

Suarez, S., y Vargas, O. 2019. Floristic composition and ecological relationships of plant species of edge, patches, and remnant trees in a dry tropical forest in Colombia. Implications for ecological restoration. Caldasia, 41, 28-41.

Supartono, T., Adhya, I., y Yudayana, B. 2018. Soil seed bank germination in pine forests and shrubs, in Gunung Ciremai national park. Journal of Forestry and Environment, 02, 18-21. <https://doi.org/10.25134/jfe.v1i02.1714>

Tang, C., Tianxing, L., y Xiaohong, Z. 2007. Structure and regeneration dynamics of three subtropical mindmontane moist evergreen broad-leaved forest in southwestern China, with special reference to bamboo in the forest understories. Canadian Journal of Forest Research. 37, 2701-2714. <https://doi.org/10.1139/x07-101>

- Tabarelli, M., Venceslau, A., Girao, L., Peres, C., y Lopes, A. 2010. Effects of Pioneer Tree Species Hyperabundance on Forest Fragments in Northeastern Brazil. *Conservation biology*, 24, 1654-1663. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2010.01529.x>
- Taylor, P., Fahrig, L., Henein, K., y Merriam, G. 1993. Connectivity is a vital element of landscape structure. *Oikos*, 68, 571-573. <https://doi.org/10.2307/3544927>
- Terborgh, J., Nuñez, G., Pitman, N., Cornejo, F., Alvarez, P., Swamy, V., Pringle, E., y Paine, T. 2008. Tree recruitment in an empty forest. *Ecology*, 86, 1757-1768. <https://doi.org/10.1890/07-0479.1>
- Teste, F., Lieffers, V., y Landhäusser, S. 2011. Seed release in serotinous lodgepole pine forests after mountain pine beetle outbreak. *Ecological applications*, 21, 150-162. <https://doi.org/10.1890/09-1881.1>
- Teste, F., Leffiers, V., y Landhäusser, S. 2011. Viability of forest floor and canopy seed banks in *Pinus contorta* var. *latifolia* (Pinaceae) forests after a mountain pine beetle outbreak. *American Journal of Botany*, 98, 1-8. <https://doi.org/10.3732/ajb.1000252>
- Thompson, K., Band, S., y Hodgson, J. 1993. Seed Size and Shape Predict Persistence in Soil. *Functional Ecology*, 7, 236-241.
- Thunes K., F. Midtgaard, L. Kirkendall. O. Leveron y V. Espino. 2005. Los gorgojos de pino de Honduras: descripción de especies, asociaciones de hospederos y métodos de monitoreo y control. *Norwegian Forestry Group. Tegucigalpa*. 32.
- Tropicos.org. Missouri Botanical Garden. Consultado el 26 de marzo del 2023. Disponible en <http://www.tropicos.org/Name/24900180>>.
- Tropicos.org. Missouri Botanical Garden. Consultado 11 marzo 2023 <http://www.tropicos.org/Name/42000417>
- Urban, D. y T Keitt, 2001. Landscape connectivity: a graph theoretic approach. *Ecology* 82, 1205-1218.
- Urban, D., Minor, E., Treml, E. y Schick, R. 2009. Graph models of land mosaics, *Ecol. Lett*, 12, 260-273
- Uroy, L., Ernoult, A., y Mony, C. 2019. Effect of landscape connectivity on plant communities: A review of response patterns. *Landscape Ecol*, 34, 203-255. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2001\)082\[1205:LCAGTP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[1205:LCAGTP]2.0.CO;2)
- Velásquez, G. 2010. Estimación del volumen de bosque de pino en honduras, utilizando imágenes del sensor modis, como herramienta para ordenación del territorio [Master en Ordenamiento y Gestión del Territorio]. Universidad Nacional Autónoma de Honduras. Tegucigalpa. 172.

- Verdú, M., y Traveset, A. 2005. Early Emergence Enhances Plant Fitness: A Phylogenetically Controlled Meta-Analysis. *Ecology*, 86, 1385-1394. <https://doi.org/10.1890/04-1647>
- Violle, C., Navas, M., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., y Garnier, E. 2007. Let the concept of trait be functional!. *Oikos*, 116, 883-892. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x>
- Wang, B., y Smith, T. 2002. Coexistence mediated by recruitment fluctuations: A field guide to the storage effect. *American Naturalist*, 125, 769-787.
- Weiss, K., y Ray, C. 2019. Unifying functional trait approaches to understand the assemblage of ecological communities: Synthesizing taxonomic divides. *Ecography*, 42, 2012-2020. <https://doi.org/10.1111/ecog.04387>
- Wienk, C., Hull, C., y McPherson, G. 2004. Evaluating the role of cutting treatments, fire and soil seed banks in an experimental framework in ponderosa pine forests of the Black Hills, South Dakota. *Forest Ecology and Management*, 192, 375-393. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.02.004>
- Williams, G. 1993. Soil seed banks in four lower montane forests of Mexico. *J. Trop. Ecol.*, 9, 321-337. <https://doi.org/10.1017/S0266467400007379>
- Whitmore, T. 1989. Canopy gap and two major groups of forest trees. *Ecology*. 70, 536-538.
- Wildová, R., Wild, J., y Herben, T. 2007. Fine-scale dynamics of rhizomes in a grassland community. *Ecography*, 30, 264-276. <https://doi.org/10.1111/j.2007.0906-7590.04756.x>
- Yamamoto, S. 2000. Forest gap dynamics and tree regeneration. *Journal Forest Research*, 5, 223-229. <https://doi.org/10.1007/BF02767114>
- Zavala, M., Galindo, J., y Gonzáles, E. 2017. Models of Regional and Local Stand Composition and Dynamics of Pine–Oak Forests in the Central Highlands of Chiapas (Mexico): Theoretical and Management Implications. En: *Biodiversity Loss and Conservation in Fragmented Forest Landscapes: The Forests of Montane Mexico and Temperate South America*. CAB International. 223-241.
- Zobel, M., Moora, M., y Herben, T. 2010. Clonal mobility and its implications for spatio-temporal patterns of plant communities: What do we need to know next?. *Oikos*, 119, 802-806. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18296.x>