

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA AGRARIA ANTONIO NARRO

SUBDIRECCIÓN DE POSTGRADO



DINÁMICA DE CARBOHIDRATOS EN *Pinus cembroides* Z. y *Quercus grisea* L. EN
UN BOSQUE CON ACTIVIDADES ANTROPOGÉNICAS EN DURANGO

Tesis

Que presenta JESÚS GERARDO MUÑOZ ZAVALA

como requisito parcial para obtener el Grado de
MAESTRO EN CIENCIAS EN PRODUCCIÓN AGROPECUARIA

Torreón, Coahuila

Julio 2024

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA AGRARIA ANTONIO NARRO

SUBDIRECCIÓN DE POSTGRADO



DINÁMICA DE CARBOHIDRATOS EN *Pinus cembroides* Z. y *Quercus grisea* L. EN
UN BOSQUE CON ACTIVIDADES ANTROPOGÉNICAS EN DURANGO

Tesis

Que presenta JESÚS GERARDO MUÑOZ ZAVALA

como requisito parcial para obtener el Grado de
MAESTRO EN CIENCIAS EN PRODUCCIÓN AGROPECUARIA

1500

Dra. Dalia Ivette Carrillo Moreno
Director interno (UAAAN)

Dr. Edwin Amir Briceño Contreras
Director externo (ITSL)

Torreón, Coahuila

Julio 2024

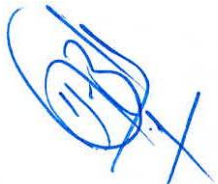
DINÁMICA DE CARBOHIDRATOS EN *Pinus cembroides* Z. y *Quercus grisea* L. EN UN BOSQUE CON ACTIVIDADES ANTROPOGÉNICAS EN DURANGO

Tesis

Elaborada por JESÚS GERARDO MUÑOZ ZAVALA como requisito parcial para obtener el grado de Maestro en Ciencias en Producción Agropecuaria con la supervisión y aprobación del Comité de Asesoría




Dra. Dalia Ivette Carrillo Moreno
Director de Tesis



Dr. Edwin Amir Briceño Contreras
Asesor



Ph. D. Luis Manuel Valenzuela Núñez
Asesor



Dra. Viridiana Contreras Villarreal
Asesor



Dra. Dalia Ivette Carrillo Moreno
Jefe del Departamento de Postgrado



Dr. Antonio Flores Naveda
Subdirector de Postgrado

Agradecimientos

Al Consejo Nacional de Humanidades Ciencia y Tecnología por el apoyo para realizar mis estudios de posgrado.

A mi Alma Terra Mater la Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro Unidad Laguna, por abrirme las puertas y brindarme la oportunidad de seguir estudiando.

Al Dr. Edwin Amir Briceño Contreras por su ayuda incondicional y consejos brindados en todo este proceso, desde el inicio hasta la culminación, desde el trabajo de campo, análisis bioquímicos, estadísticos y hasta la redacción.

Al Ph. D. Luis Manuel Valenzuela Núñez primero por darme la oportunidad de pertenecer a un gran proyecto de investigación, además de su contribución, por proporcionarme las herramientas necesarias y su gran apoyo en todo momento.

A la Dra. Dalia Ivette Carrillo Moreno y la Dra. Viridiana Contreras Villarreal por ser parte de esto y por siempre auxiliarme en cualquier duda, les agradezco infinitamente.

Al Laboratorio de Biología y Ecología Forestal de la Facultad de Ciencias Biológicas de la Universidad Juárez del Estado de Durango por permitirme realizar mis análisis bioquímicos.

Al Posgrado en Ciencias en Producción Agropecuaria, a mis compañeros de la Universidad, a todo el personal administrativo, maestros y a toda la comunidad universitaria en general, por acompañarme y ser parte de este proceso de formación.

A los familiares del Ph. D. Luis Manuel Valenzuela Núñez por abrirnos las puertas de sus hogares, ya que sin ello, no hubiera sido posible realizar el trabajo de campo.

Dedicatoria

A la vida por darme energía y fuerza, por ponerme en el camino a personas increíbles que han aportado en mi vida diaria aspectos positivos tanto personales y profesionales que han ayudado bastante en este proceso de formación.

A mi familia, mis hermanos, en especial a mis padres Gerardo Muñoz Rodríguez e Irene Zavala Rodríguez por enseñarme que todo es posible con trabajo, esfuerzo y dedicación, igualmente por ser mí mayor ejemplo de constancia y superación.

Índice de contenido

Resumen	viii
Abstract	x
I. Introducción	1
1.1 Hipótesis	3
1.2 Objetivo general	3
1.3 Objetivos específicos	3
II. Revisión de literatura	4
2.1 Reservas vegetativas	4
2.2 Carbohidratos	8
2.3 Azúcares totales solubles (ATS)	12
2.4 Almidón	13
2.5 Pinus cembroides Z	14
2.5.1 Taxonomía	14
2.5.2 Características y generalidades	14
2.6 Quercus grisea L.	15
2.6.1 Taxonomía	15
2.6.2 Características y generalidades	15
2.7 Bosque sin impacto	16
2.8 Pastoreo	17
2.9 Ecoturismo	18
III. Materiales y métodos	20
3.1 Área de estudio	20
3.2 Muestreo	21
3.3 Trabajo de laboratorio	21
3.4 Determinación de almidón	22
3.5 Determinación de ATS	21
3.6 Análisis estadístico	22
IV. Resultados y Discusión	23
4.1 Resultados	23
4.2 Discusión	36
V. Conclusión	42
VI. Referencias	43

Índice de cuadros

Cuadro 1. ANOVA de concentraciones de almidón y ATS (mg•g MS) en raíz, tronco y hoja en desarrollo y letargo en <i>P. cembroides</i> en el sitio sin impacto.	29
Cuadro 2. ANOVA de concentraciones de almidón y ATS (mg•g MS) en raíz, tronco y hoja en desarrollo y letargo en <i>Q. grisea</i> en el sitio sin impacto.....	29
Cuadro 3. ANOVA de concentraciones de almidón y ATS (mg•g MS) en raíz, tronco y hoja en desarrollo y letargo en <i>P. cembroides</i> en el sitio impacto pastoreo.....	30
Cuadro 4. ANOVA de concentraciones de almidón y ATS (mg•g MS) en raíz, tronco y hoja en desarrollo y letargo en <i>Q. grisea</i> en el sitio impacto pastoreo.	30
Cuadro 5. ANOVA de concentraciones de almidón y ATS (mg•g MS) en raíz, tronco y hoja en desarrollo y letargo en <i>P. cembroides</i> en el sitio impacto turístico.	31
Cuadro 6. ANOVA de concentraciones de almidón y ATS (mg•g MS) en raíz, tronco y hoja en desarrollo y letargo en <i>Q. grisea</i> en el sitio impacto turístico.....	31
Cuadro 7. ANOVA de concentraciones de almidón y ATS (mg•g MS) en desarrollo en <i>P. cembroides</i> en sitios impacto pastoreo, impacto turístico y sin impacto.	32
Cuadro 8. ANOVA de concentraciones de almidón y ATS (mg•g MS) en letargo en <i>P. Cembroides</i> en sitios impacto pastoreo, impacto turístico y sin impacto.....	32
Cuadro 9. ANOVA de concentraciones de almidón y ATS (mg•g MS) en desarrollo en <i>Q. grisea</i> en sitios impacto pastoreo, impacto turístico y sin impacto.	33
Cuadro 10. ANOVA en concentraciones de almidón y ATS (mg•g MS) en letargo de <i>Q. grisea</i> en sitios impacto pastoreo, impacto turístico y sin impacto.	33

Índice de figuras

Figura 1. Área del sitio experimental.....	20
Figura 2. Concentración de almidón y ATS en el sitio sin impacto en <i>P. cembroides</i> y <i>Q. grisea</i> en raíz, tronco y hoja en desarrollo y letargo.....	23
Figura 3. Concentración de almidón y ATS en el sitio con impacto pastoreo en <i>P. cembroides</i> y <i>Q. grisea</i> en raíz, tronco y hoja en desarrollo y letargo.....	24
Figura 4. Concentración de almidón y ATS en el sitio con impacto turístico en <i>P. cembroides</i> y <i>Q. grisea</i> en raíz, tronco y hoja en desarrollo y letargo.....	25
Figura 5. Concentración de almidón y ATS en el órgano vegetativo "raíz" en <i>P. cembroides</i> y <i>Q. grisea</i> en sitios con impacto pastoreo, impacto turístico y sin impacto.....	26
Figura 6. Concentración de almidón y ATS en el órgano vegetativo "tronco" en <i>P. cembroides</i> y <i>Q. grisea</i> en sitios con impacto pastoreo, impacto turístico y sin impacto	27
Figura 7. Concentración de almidón y ATS en el órgano vegetativo "hoja" en <i>P. cembroides</i> y <i>Q. grisea</i> en sitios con impacto pastoreo, impacto turístico y sin impacto.	28

Resumen

Dinámica de carbohidratos en *Pinus cembroides* Z. y *Quercus grisea* L. en un bosque con actividades antropogénicas en Durango

Por: Jesús Gerardo Muñoz Zavala

Para obtener el grado de Maestro en Ciencias en Producción Agropecuaria

Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro

Director de tesis: Dra. Dalia Ivette Carrillo Moreno

Esta investigación se llevó a cabo en tres sitios de un bosque, un sitio con impacto de pastoreo (SIP), otro con impacto turístico (SIT) y un sitio sin impacto (SSI), el objetivo fue evaluar las concentraciones (mg•g MS) de almidón y azúcares totales solubles (ATS) en pino y encino. Las concentraciones de ATS y almidón se determinaron mediante espectrofotometría UV visible. En el pino la raíz en el SIP fue el valor más elevado (\bar{X} = 94.43 mg•g MS) (F = 10.21, gl. = 8, p < 0.012) en la etapa de desarrollo, para la hoja se obtuvo mayor concentración de almidón en el SSI en la etapa de desarrollo (\bar{X} = 45.13 mg•g MS) (F = 33.94, gl. = 8, p < 0.001). Para los ATS hubo diferencia en la raíz (\bar{X} = 30.29 mg•g MS) (F = 7.68, gl. = 8, p < 0.022) en la etapa de desarrollo. En el encino se observó diferencia en el SSI presenta la mayor concentración de almidón en la hoja en la etapa de desarrollo (\bar{X} = 41.77 mg•g MS) (F = 9.97, gl. = 8, p < 0.012). Para los ATS en la hoja se observó diferencia, al ser el SIP, el sitio con mayor concentración (\bar{X} = 35.31 mg•g MS), seguido por el SSI (\bar{X} = 33.97 mg•g MS) (F = 12.93, gl. = 8, p < 0.007) que pertenece al mismo grupo estadístico, siendo el SIT el sitio con la menor concentración de ATS. Las mayores concentraciones se observaron en los SIP y SSI.

Palabras Clave: *Pino, Encino, Almidón, Azúcares totales solubles, Turismo, Pastoreo, Forestal.*

Abstract

Dynamic of carbohydrates in *Pinus cembroides* Z. and *Quercus grisea* L. in a forest with anthropogenic activities in Durango

By: Jesús Gerardo Muñoz Zavala

To obtain the degree of Maestro en Ciencias en Producción Agropecuaria

Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro

Thesis director: Dra. Dalia Ivette Carrillo Moreno

This investigation was carried out in three sites of a forest, one site with grazing impact (GIS), another with tourist impact (TIS), and a site without impact (WIS), the objective was to evaluate the concentrations (mg•g MS) of starch and total soluble sugars (TSS) in pine and oak. The concentrations of TSS and starch were determined by UV-visible spectrophotometry. In the pine, the root in the GIS was the highest value (\bar{X} = 94.43 mg•g MS) (F= 10.21, df. = 8, $P < 0.012$) in the development stage, for the leaf, a higher concentration of starch was obtained in the WIS in the development stage (\bar{X} = 45.13 mg•g MS) (F= 33.94, df. = 8, $P < 0.001$). For the TSS there was a difference in the root (\bar{X} = 30.29 mg•g MS) (F= 7.68, df. = 8, $P < 0.022$) in the development stage. In the oak, a difference was observed in the SSI to present the highest starch concentration in the leaf in the development stage (\bar{X} = 41.77 mg•g MS) (F= 9.97, df. = 8, $p < 0.012$). For the TSS in the leaf, a difference was observed, being the SIP, the site with the highest concentration (\bar{X} = 35.31 mg•g MS), followed by the WIS (\bar{X} = 33.97 mg•g MS) (F= 12.93, df. = 8, $p < 0.007$) that belongs to the same statistical group, being the SIT the site with the lowest concentration of TSS. The highest concentrations were observed in the GIS and WIS.

Keywords: *Pine, oak, starch, total soluble sugars, tourism, grazing, forestry.*

I. Introducción

Las especies vegetales almacenan energía en forma de reservas de agua y compuestos tales como los carbohidratos, proteínas, aminoácidos y sales minerales (Khosa *et al.*, 2021; Diaz-Toribio & Putz 2021). Los carbohidratos son vitales para las plantas ya que proporcionan energía, se encuentran presentes en árboles forestales, participando en la absorción y en la asimilación de nutrientes (Clausing *et al.*, 2021).

Los azúcares totales solubles (ATS) y almidón, son de los principales compuestos que brindan energía dentro del reino vegetal, son importantes para diferentes actividades metabólicas además participan como mecanismos de supervivencia cuando se presenta alguna amenaza antropogénica, estrés biótico y abiótico en los bosques (Ivanov *et al.*, 2019).

Los ATS tienen mayor presencia en el floema, cambium y en sitios de crecimiento activo acelerando el crecimiento de yemas, hojas, raíz, tallo, también ayudan con la función osmótica, manteniendo la turgencia y transporte vascular en diferentes condiciones ambientales. El almidón está más presente en el xilema, floema, parénquima y tejido leñoso, juega un papel importante en la producción de células para el desarrollo de yemas, además de almacenar energía en todos los órganos vegetales en las diferentes estaciones del año (Gričar *et al.*, 2018).

Cabe mencionar que nuestro país, cuenta con una extensa biodiversidad en los ecosistemas, la familia *Pinaceae* cuenta con 50 especies en nuestro país, algunas especies de esta familia han sufrido procesos de degradación del hábitat, las poblaciones de pinos se ubican en la península de Baja California, la Sierra Madre Occidental, la Sierra Madre Oriental, la Faja Volcánica Transmexicana y la Sierra Madre del sur (Sáenz-Ceja *et al.*, 2022). El pino piñonero (*P. cembroides*) es originario de México, es el pino con mayor distribución territorial e importancia socioeconómica en el país (Fuentes-Amaro *et al.*, 2019).

Por otra parte la familia *Fagaceae* es de gran importancia igualmente en el ámbito forestal, ya que es la más representativa de las especies arbóreas con 5,405 especies, nuestro país es uno de los dos mayores centros de diversidad a nivel mundial del género *Quercus*, debido a las regiones montañosas, los encinos de este género son especies amenazadas por actividades antropogénicas (Tellez *et al.*, 2020). El encino (*Q. grisea*) es endémico de México y tiene distribución en los estados de Aguascalientes, Chihuahua, Coahuila, Durango, Guanajuato, Jalisco, Nuevo León, San Luis Potosí, Sonora, Veracruz y Zacatecas (Martínez *et al.*, 2017).

Dentro de las actividades que implican cambio de uso de suelo (CUS) en los bosques se encuentra el pastoreo, que es una de las actividades que provoca la pérdida y degradación de los bosques, debido a que el ganado altera las condiciones del suelo con el pisoteo y aporte de nutrientes, ya que agrega NH_4 y NO_3 resultante de la deposición fecal. Algunas especies arbóreas pueden llegar a variar algunos rasgos funcionales de defensa para su conservación, como el desarrollo foliar a mayor altura y hojas más gruesas (Maza-Villalobos *et al.*, 2022).

Por otra parte el turismo es una actividad en expansión a nivel mundial, generando una gran derrama económica para las comunidades. El turismo rural implica CUS en bosques para dar paso a otras actividades, lo que resulta en la alteración del ecosistema, disminuyendo los niveles de Nitrógeno (N) y Carbono (C) en el suelo (Li *et al.*, 2020).

Es importante mencionar que las actividades realizadas por el hombre anteriormente descritas, amenazan los bosques debido al CUS, incendios, turismo, pastoreo y tala por lo que se pretende implementar acciones para la conservación de la biodiversidad (Moradi *et al.*, 2023), aunado a la relevancia de las reservas vegetativas, ya que el conocimiento sobre los carbohidratos en especies forestales aún es limitado debido a la falta de investigación en diferentes especies (Zhang *et al.*, 2020).

1.1 Hipótesis

La concentración de carbohidratos en *P. cembroides* y *Q. grisea* se verán influenciadas por las actividades antropogénicas.

1.2 Objetivo general

- ❖ Estimar la concentración de carbohidratos en *P. cembroides* y *Q. grisea* en un bosque sometido a actividades antropogénicas.

1.2.1 Objetivos específicos

- ❖ Comparar las concentraciones de ATS y almidón entre órganos (raíz, tallo y hoja) de *P. cembroides* y *Q. grisea* en un bosque con actividades antropogénicas en dos etapas fenológicas.
- ❖ Comparar las concentraciones de ATS y almidón en *P. cembroides* y *Q. grisea* evaluados en sitios con actividades antropogénicas (pastoreo, turismo y sin impacto).

II. Revisión de literatura

2.1 Reservas vegetativas

Estudios basados en reservas vegetativas son valiosos para comprender la fisiología de las especies vegetales en ambientes adversos (Klein *et al.*, 2016; Liu *et al.*, 2019; Cho *et al.*, 2022).

El proceso de fotosíntesis es fundamental entenderlo para poder dilucidar información en esta área de investigación. La fotosíntesis se compone de dos fases separadas, una fase dependiente de la luz, que genera las llamadas reacciones luminosas que forman NADPH y ATP y una fase bioquímica dependiente de la temperatura, que genera las llamadas reacciones oscuras o de “Blackman” que mediante la fijación de CO₂ da origen a la glucosa (C₆H₁₂O₆) (Blackman, 1905; Warburg y Uyesgi, 1928).

Este es el proceso por el cual las plantas utilizan energía luminosa para transformarla en energía química y generar moléculas orgánicas, como lo es la glucosa (C₆H₁₂O₆) y el almidón (C₆H₁₀O₅), a partir de dióxido de carbono (CO₂) y agua (H₂O), además de liberar oxígeno molecular a la atmósfera (Stirbet *et al.*, 2020).



En la etapa química de la fotosíntesis los fotoasimilados sintetizados se almacenan en forma de almidón en el cloroplasto o sacarosa en las vacuolas, sin embargo cuando disminuye la tasa fotosintética, puede mobilizarse el almidón acumulado, cuando los tejidos vegetales disponen de poca agua el almidón pasa a una forma más soluble y móvil como la sacarosa, cuando los carbohidratos se reducen en el tallo es el resultante de la movilización de nutrientes y de la degradación enzimática (de Souza *et al.*, 2020).

Los órganos vegetativos almacenan energía en reservas de agua y compuestos como carbohidratos, proteínas, aminoácidos y sales minerales, cuando los árboles se

encuentren en letargo, estos siguen demandando energía en su fisiología. En estaciones y condiciones óptimas, inicia el crecimiento y desarrollo de nuevos órganos, consumiendo las reservas energéticas para una elongación celular. Es importante mencionar que las señales ambientales, temperatura, humedad y luz influyen en la formación y liberación energía (Khosa *et al.*, 2021).

Tres características importantes de las reservas vegetativas son: acumulación, formación de reservas y reciclaje.

1. La acumulación es el aumento de energía que no estimula directamente el crecimiento, pero se acumulan para un futuro.
2. La formación de reservas implica la división y la síntesis metabólica que regula el almacenamiento a partir de recursos que estimulan el crecimiento.
3. El reciclaje es la reutilización de compuestos cuya función fisiológica ayuda al crecimiento, a la defensa y el crecimiento de frutos (Chapin *et al.*, 1990).

Los carbohidratos, el Carbono (C), el Nitrógeno (N) y el Fósforo (P) son fuentes de energía para el crecimiento y metabolismo en las plantas (Liu *et al.*, 2020), igualmente los aminoácidos arginina, histidina, serina, leucina, ácido aspártico, glicina, ácido glutámico y prolina son una fuente de N orgánico en los ecosistemas forestales (Gao *et al.*, 2020).

En especies perennes, el N, el C y los carbohidratos son importantes en el metabolismo, cabe señalar que cuando el N disminuye causa un desbalance en las reservas, principalmente en el almidón. Se ha reportado que el almidón puede llegar a disminuir en noviembre para irse restaurando poco a poco hasta la primavera, en otoño se ha registrado que se puede acumular energía, alcanzando niveles altos de reservas antes de la brotación, cuando se detiene el crecimiento de los órganos, inicia el almacenamiento de las reservas vegetativas (Gomez *et al.*, 2020).

Los carbohidratos se almacenan en el parénquima del xilema y el floema, las células del parénquima del tallo tienen funciones importantes como almacenamiento y

transporte de asimilados y otras sustancias como taninos, resinas, etc., ayudan al movimiento del agua, defensa contra patógenos, además del vínculo metabólico con el xilema y el floema, almacenan energía (Gričar *et al.*, 2018).

La disminución de los carbohidratos en invierno está relacionado con el mantenimiento, esto como respuesta a temperaturas heladas y a la redistribución de recursos, es bien conocido que al inicio de la primavera las especies leñosas de hoja caduca, necesitan energía en forma de carbohidratos, para la alimentar los diferentes tejidos vegetales para alcanzar una independencia fotosintética (Roxas *et al.*, 2021).

Los árboles almacenan almidón en las hojas y en los órganos leñosos, para trasladarlo cuando la planta demande energía, para cubrir las necesidades metabólicas que ocupen energía (Chapin *et al.*, 1990; Miranda *et al.*, 2021). Los árboles caducifolios dependen principalmente de reservas de carbohidratos almacenados en el letargo para sostener la floración de primavera, así como la transición de energía hacia las hojas, los árboles pierden carbohidratos en invierno debido a la respiración, reubicación y removilización que son clave para una floración oportuna y sincrónica (Roxas *et al.*, 2021).

Además los carbohidratos son importantes en la supervivencia de árboles jóvenes, ya que funcionan como indicadores y amortiguadores ante condiciones no óptimas, la subsistencia está muy ligada al almacenamiento de reservas vegetativas, algunos autores mencionan que a mayor concentración de reservas mejor será la supervivencia de los árboles, el estrés es un indicador del uso de reservas, por lo que las reservas de energía son de importancia ecológica, estos compuestos funcionan como osmorreguladores y protectores (Piper *et al.*, 2022).

La osmosis está ampliamente ligada con los carbohidratos almacenados, sin embargo cuando las células del parénquima se transforman en esclereidas, llegan a engrosar su pared celular, pasando a una función mecánica y protectora en la corteza. En un estudio realizado en *Q. rubra* en eventos de sequía se detectó una disminución en

las reservas principalmente en el almidón del tallo en la etapa de invierno y la mayor concentración en la etapa de crecimiento en la primavera (Gričar *et al.*, 2018).

Miranda *et al.*, (2019), realizaron un estudio en *P. canariensis*, los árboles se encontraban sometidos a defoliación, en lo cual se encontró un alto contenido de carbohidratos manteniendo niveles normales, esto es una referencia del proceso de adaptación de las especies vegetales que desarrollan la capacidad de adaptarse a condiciones adversas, tras la defoliación y daño al tallo, se encontró que el almidón se traslada, desde el xilema del tallo, luego desde el floema y las raíces, para cicatrizar las heridas abiertas y producir acículas nuevas.

La variabilidad de la temperatura y la precipitación a lo largo del año trascienden en la dinámica del crecimiento de los árboles, cabe mencionar que la adaptación fisiológica de los árboles al cambio climático es una de las claves para entender y predecir el rendimiento y la composición de las especies forestales en un futuro, en un estudio realizado en pino silvestre se demuestra la capacidad de las especies forestales para tener un crecimiento durante el verano y si es necesario detenerlo, para reanudarlo cuando sea necesario después de algún periodo desfavorable (Martínez-Sancho *et al.*, 2021).

La plasticidad fenotípica de las hojas en especies forestales, generalmente es un indicador de la aclimatación y la adaptación de las plantas, como sabemos el exceso de irradiación generada por el sol en ocasiones perjudica los tejidos fotosintéticos, esto puede variar la morfología de las hojas y generar cambios en las reservas de energía (Liu *et al.*, 2020)

2.2 Carbohidratos

En las últimas décadas se ha reportado una mortalidad de árboles en todo el globo terráqueo, lo que se relaciona estrechamente con las sequías y el cambio climático, afectando el balance de C, la fotosíntesis y la respiración, las especies forestales almacenan carbohidratos para usarlos en diferentes actividades metabólicas, por lo que la presencia de reservas energéticas juega un rol importante en la fisiología vegetal (Chapin *et al.*, 1990; Cho *et al.*, 2022), por lo tanto estudios de carbohidratos proporcionan herramientas para comprender y monitorear la recuperación de los árboles en condiciones antagónicas (Liu *et al.*, 2019; Cho *et al.*, 2022).

Como se menciona los carbohidratos son esenciales para el crecimiento y autoprotección de las plantas, son componentes cruciales en el ciclo del C, sin embargo hoy en día es poco clara la comprensión de estos compuestos ante los diferentes escenarios ante el cambio climático, los carbohidratos se transportan a órganos en crecimiento como estrategia adaptativa para mantener una fisiología saludable en condiciones adversas o de sequía (He *et al.*, 2023; Liu *et al.*, 2020).

Los carbohidratos son compuestos transformados del C fotosintético asimilado por las plantas, las principales funciones de los carbohidratos incluyen la respiración, osmorregulación, defensa contra plagas y enfermedades y también para la movilidad de nutrientes (Choe *et al.*, 2022; He *et al.*, 2023), ayudando en los procesos osmóticos, permitiendo a las plantas responder a los cambios de temperaturas. Se ha encontrado variación temporal en las concentraciones de carbohidratos relacionada con la fenología de las especies y las variaciones de temperatura (Blumstein & Furze, 2023).

Múltiples estudios señalan que hasta el 10 % de la biomasa de especies leñosas está comprendido por carbohidratos (D'Andrea *et al.*, 2019). Los carbohidratos se acumulan cuando la demanda de C es menor que la oferta de C, los árboles almacenan grandes cantidades de C asimilado en forma de carbohidratos, para

usarlos en diversas actividades metabólicas, además de amortiguar el estrés ambiental (Blumstein & Furze, 2023; He *et al.*, 2023).

Furze *et al.*, (2019) observó que en árboles perennes los carbohidratos aumentan rápidamente en primavera y después disminuyen principios de junio, por otra parte los árboles caducifolios tienen una concentración más alta y una gran cantidad de carbohidratos en las hojas al final del verano o principios de otoño, lo que referencia su fenología ya que se preparan para soltar las hojas en la etapa de letargo, en ocasiones el almidón presenta mayor concentración que los azúcares en la temporada de letargo, sin embargo está bien fundamentado que el almidón presenta mayor concentración en la etapa de crecimiento particularmente en ramas.

La absorción de agua tiene una amplia relación con la asimilación de C, por ende también se relaciona con las fluctuaciones de los carbohidratos, debido a las variantes climáticas se han presentado cambios en los patrones climáticos, generando cambios en la fisiología vegetal, en la asimilación y movilización de energía como los carbohidratos (He *et al.*, 2023).

En la raíz por lo regular suelen tener concentraciones relativamente estables de carbohidratos ante las variaciones temporales, las hojas en ocasiones tienen concentraciones altas de ATS, esto por la variabilidad del tiempo y de perturbación, ocasionando diferentes estrategias de asignación y crecimiento, en condiciones favorables las plantas tienden a invertir los carbohidratos en el crecimiento por encima del almacenamiento, pero en sitios perturbados se adaptan y aumentan el almacenamiento, para mitigar los daños y promover la recuperación (Cho *et al.*, 2022).

Las células del parénquima en el xilema almacenan carbohidratos, proporcionando reservas de energía que alimentan plantas leñosas durante periodos de estrés y/o limitaciones en la fotosíntesis, cuando los árboles están adaptados a un sitio producen reservas en cantidades redundantes (Godfrey *et al.*, 2020). El almacenamiento de almidón en el tallo es un rasgo importante en especies que priorizan la asignación de

reservas para la supervivencia en el lugar donde crecen, con esto logrando optimizar el almacenamiento y la movilización de energía sin afectar otros órganos o tejidos (Herrera-Ramirez *et al.*, 2021).

Cuando los árboles se enfrentan a una sequía o a situaciones adversas la cantidad de carbohidratos en el tallo disminuye (Blumstein & Furze, 2023). La reducción de la copa en especies forestales reduce la asignación de carbohidratos para el almacenamiento de energía y el crecimiento de los árboles (Gérard & Bréa, 2014), también los carbohidratos tienden a disminuir previo a la etapa de brotación en primavera (Klein *et al.*, 2016).

Las variantes en el clima y otros factores, afectan la estabilidad de la vegetación según la ubicación geográfica, como lo hemos mencionado el almidón es una reserva energética y varios estudios han demostrado que en eventos de sequía, las plantas desdoblan el almidón para convertirlo en ATS para estabilizar el contenido de reservas y así mantener la fisiología, con esto se dice que en respuesta a la sequía o ante situaciones de estrés, las plantas transfieren y almacenan carbohidratos en las raíces para mejorar las oportunidades de adquirir agua (He *et al.*, 2023; Liu *et al.*, 2020; Lintenun *et al.*, 2016; Cho *et al.*, 2022).

Zhang *et al.*, (2020) reporta que en periodos largos de estrés alteran la asimilación y el consumo de energía, con esto las reservas tienden a disminuir o permanecer relativamente estables. Otro punto de vista es que Li *et al.*, (2023), realizó un estudio en *P. massoniana*, donde se elevaron los carbohidratos como una estrategia ecológica para las condiciones adversas, se observó que las raíces son más propensas que los tallos y las hojas a daños por falta de agua o carbono, por lo que en el proceso de adaptación, incrementan el almacenamiento de carbohidratos para la recuperación de sí mismas.

En un estudio realizado en *Abies fargesii* var. *Faxoniana* las concentraciones de ATS en raíces y acículas fueron mayores en la etapa fría que en la temporada cálida, las

concentraciones de ATS en ramas y raíces variaron con las estaciones, influyendo muchos factores como el clima, la morfología, contenido de carbono, carbohidratos, nutrientes (Pan *et al.*, 2023).

Los árboles en sitios secos no acumulan carbohidratos, sin embargo el aumento de ATS puede ayudar a resistir el ataque de plagas y a recuperarse de las mismas, esto reportado en un estudio de *P. sylvestris*, donde se encontró mayor concentración de carbohidratos en arboles caducifolios que en arboles perennes, debido a los diferentes niveles de sequía (Liu *et al.*, 2019).

Se encontró que en *P. halepensis* y *Q. ilex* hubo una disminución de carbohidratos debido a la estación invernal, especialmente en almidón, por su parte los ATS amortiguan más la etapa invernal, cabe señalar que el almidón es vital para el crecimiento y brotación (Camarero *et al.*, 2023).

Es importante mencionar que los ATS contienen mono y disacáridos como glucosa, fructosa y sacarosa, mientras que el almidón es un carbohidrato polimérico donde los monosacáridos están unidos en una larga cadena (Cho *et al.*, 2022), el almidón y los ATS son vitales para favorecer el crecimiento y la subsistencia de las plantas terrestres, además desempeñan papeles importantes en la fisiología de las especies vegetales, como ayudar a tolerar la sequía, defensa ante situaciones adversas y de más procesos moldeados por el cambio climático (Du *et al.*, 2020).

2.2.1 Azúcares totales solubles

Los ATS son reservorios de C en el reino vegetal, además son materiales solubles que pueden traspasar membranas osmóticas y moverse libremente dentro de las plantas, manteniendo la turgencia por lo que desempeñan un papel clave en la fisiología vegetal. La glucosa ($C_6H_{12}O_6$) y la fructosa ($C_6H_{12}O_6$) participan en la respiración y en la osmo regulación mejorando la resistencia a la sequía, mientras que la sacarosa ($C_{12}H_{22}O_{11}$) y el trisacárido la rafinosa ($C_{18}H_{32}O_{16}$) son sustancias para la transferencia de carbohidratos en las plantas (Furze *et al.*, 2019; Li *et al.*, 2023; Cho *et al.*, 2022; Barbaroux *et al.*, 2003).

Estos compuestos ayudan a resistir el estrés hídrico además de que sobreviven al estrés en forma de reservas, están ampliamente ligados con los vasos del xilema en la conductividad hidráulica y el transporte de agua, por lo que los ATS tienen la capacidad de traslocarse libremente por todos los órganos de las especies vegetales, participan en el intercambio de iones, cabe mencionar que las plantas requieren azúcar post estrés, regularmente por estrés abiótico (Hernandez *et al.*, 2021; Cho *et al.*, 2022; Barbaroux *et al.*, 2003).

También son importantes para mantener la turgencia celular y la integridad vascular en condiciones desfavorables, la conversión de almidón a ATS es una respuesta a la disminución de la temperatura en invierno debido a que funcionan como protectores osmóticos, por otra parte los ATS aumentan en etapas de sequía mientras que el almidón disminuye, esto permite su función como osmo protectores y contribuye a la tolerancia al déficit hídrico al preservar la función hidráulica. La sacarosa es el azúcar de transporte más común, mientras que la glucosa y la fructosa, se utilizan más para almacenamiento, la sacarosa aumenta la tolerancia al frío, la rafinosa contribuye a la protección celular contra el estrés como sequía y frío (Gričar *et al.*, 2020).

2.2.2 Almidón

El almidón es el polisacárido más abundante en la naturaleza y también es un reservorio de C, es esencial para la pared celular y para el almacenamiento de energía en las plantas (Zhu *et al.*, 2021). Este polisacárido ayuda al metabolismo vegetal para hacer frente al estrés abiótico (Dai *et al.*, 2023), también favorece a la estructura y funcionamiento del xilema para el transporte de agua y nutrientes en los árboles, con esto haciendo frente a eventos crecientes de sequía a causa del cambio climático (Zhang *et al.*, 2023 Cho *et al.*, 2022; Barbaroux *et al.*, 2003).

Es relevante mencionar que el almidón se puede convertir en ATS cuando las concentraciones de almidón son mayores a las requeridas o cuando el árbol demanda ATS en su metabolismo, asimismo tiene la capacidad de almacenarse en células vivas de todos los órganos de las plantas (raíz, tallo, hoja y fruto) y es vital en las células del parénquima participando en la fotosíntesis, en el almacenamiento, elaboración de plastidios y regeneración de tejidos (Herrera-Ramirez *et al.*, 2021; Cho *et al.*, 2022; Barbaroux *et al.*, 2003).

Cuando los ATS aumentan en la raíz es un indicador del colapso del almidón en este órgano, cuando el crecimiento vegetativo se detiene, los ATS que no se usaron se reservan en forma de almidón, que se acumula en todos los órganos mayormente en la raíz y el almidón almacenado se moviliza gradualmente en el invierno y su contenido disminuye mientras aumentan los ATS en la raíz esto en el cultivo del durazno (Gomez *et al.*, 2020).

2.5 *Pinus cembroides* Z.

2.5.1 Taxonomía

Reino: Plantae

Filo: Traqueophyta

Clase: Equisetopsida

Orden: Pinales

Familia: Pinaceae

Género: *Pinus*

Especie: *cembroides* Z.

(CONABIO, 2024).

2.5.2 Características y generalidades

Las especies de la familia *Pinaceae* son de gran importancia ecológica, ofreciendo servicios climáticos y socioeconómicos, como lo es el piñon de *P. cembroides* que representa un ingreso económico para ciertas familias que se dedican a la agricultura de temporal, recolectando y vendiendo este fruto, sin embargo esta actividad se realiza desordenadamente, por lo que en un futuro no muy lejano se deberán buscar alternativas y soluciones para gestionar dicha actividad y se encuentre un equilibrio entre el medio ambiente y la economía de las comunidades aledañas a bosques de pino piñonero, haciendo más sostenible la comercialización del piñon (Hernández *et al.*, 2011).

El pino piñonero es el taxón más representativo del género *Pinus*, es una especie endémica de las zonas montañosas de México y el suroeste de U.S.A., se distribuye desde Puebla hasta el suroeste de Arizona y Texas, las poblaciones más abundantes de *P. cembroides* se localizan en los estados de Chihuahua, Durango, Coahuila, Nuevo León, Hidalgo y Zacatecas, donde forman parte de la vegetación de transición pino-encino entre las formaciones xerofíticas de la Altiplanicie Mexicana y las vertientes internas de las sierras Madre Oriental y Occidental, seguidos por el Eje Neo volcánico Transversal, también hay presencia de esta especie en los estados de Baja

California Sur, Guanajuato, Tlaxcala, Tamaulipas, Michoacán, San Luis Potosí, Estado de México, Querétaro, adaptándose a climas templados y veranos cálidos (Martínez-Sánchez *et al.*, 2023).

Esta conífera puede alcanzar hasta 15 metros de altura con un diámetro de 30 a 70 centímetros, tiene gran adaptación a distintos tipos de suelo por lo que puede desarrollarse en suelos secos y laderas rocosas o a pie de montañas y es capaz de crecer en laderas y suelos con pocos nutrientes y materia orgánica (M.O.), la deficiencia de Nitrógeno y Fósforo pueden limitar el desarrollo radicular, también es capaz de tolerar sequía, considerándose como una opción para la reforestación en regiones semiáridas, se adapta a lugares con precipitaciones anuales que oscilan de los 180 a 850 milímetros (mm) (Herrera-Soto *et al.*, 2018; Sáenz-Ceja *et al.*, 2022).

2.6 *Quercus grisea* L.

2.6.1 Taxonomía

Reino: Plantae

Filo: Traqueophyta

Clase: Magnoliopsida

Orden: Fagales

Familia: Fagáceae

Género: *Quercus*

Especie: *grisea* L.

(USDA, 2024).

2.6.2 Características y generalidades

El encino es un recurso de mucha importancia para las comunidades rurales, ya que dependiendo de la ubicación se aprovecha con fin alimenticio, medicinal, de forraje, artesanal (taninos y colorantes), se usa más de manera medicinal, por lo que sería importante en un futuro no muy lejano realizar estudios fitoquímicos y farmacológicos (Luna-José *et al.*, 2003).

México se considera el mayor centro de diversidad del género *Quercus*, con una tercera parte de los encinos a nivel mundial, con 161 especies, de las cuales 109 son endémicas (Wehenkel *et al.*, 2017). Los encinares son comunidades vegetales de las zonas montañosas de México, se conocen encinos en todos los estados de la República mexicana excepto en Yucatán y Quintana Roo y es muy común observar árboles de la taxa *Quercus* en la Sierra Madre Oriental y Occidental, Eje Volcánico Transversal, Sierra Madre del Sur, en las sierras del norte de Chiapas, Oaxaca y también en Baja California, se adaptan a alturas desde 1200 y 2800 msnm, llegan a medir de 2 a 3 m generalmente y un diámetro del tallo de 40 cm aproximadamente (Rzedowski, 1978).

Los encinos se distribuyen principalmente en clima seco y templado, en el clima semiseco es donde se encuentra mayor presencia de encinos, tienen gran adaptación a diferentes tipos de suelos, se adaptan mejor al suelo Litosol, en suelo Cambisol y Vertisol hay una mínima presencia de encinos, se distribuyen en regiones donde hay presencia de rocas ígneas y sedimentarias (Sabás-Rosales *et al.*, 2015).

2.7 Bosque sin impacto

La FAO define los bosques primarios como “bosques regenerados naturalmente de especies arbóreas nativas, donde no hay indicaciones claramente visibles de actividades humanas y los procesos ecológicos no están significativamente perturbados”. Existen diferentes niveles de naturalidad, como bosques primigenios, vírgenes, casi vírgenes, de crecimiento antiguo y sin tocar durante mucho tiempo, un bosque califica como primario si no ha sido perturbado por un rango de 60 a 80 años, este límite de tiempo depende de cuan modificado estaba el bosque en el punto de partida y solo aplica en el caso de gestión tradicional, como tala por parches o tala selectiva y los rodales deben regenerarse naturalmente después de un periodo de tala (Sabatini *et al.*, 2021).

La conversión de bosques primarios es un grave problema a nivel mundial asociado con la perturbación humana, cambio climático (sequía) y ataque de plagas, el CUS de bosque primario a plantación agrícola o pastizales, puede generar alteraciones en la emisión de gases de efecto invernadero (GEI) del suelo, estudios recientes han demostrado que la conversión a bosque primario disminuye significativamente el flujo de CO₂ del suelo y aumento el flujo de CH₄ del suelo (Han & Zhu *et al.*, 2020).

2.8 Pastoreo

Los bosques han sido elemento para el desarrollo del pastoreo durante años, el pastoreo forestal en la actualidad es una práctica de gestión controvertida, restringida gradualmente en muchos países recientemente, los investigadores consideraban esta actividad como uso del bosque, por lo que hay poca información disponible, sobre el impacto del pastoreo en la vegetación, se ha demostrado que el pastoreo aumenta la palatabilidad y dominancia de pastos y especies forrajeras, el pastoreo puede causar daños en la vegetación, pero si se hace con cuidado podrá ser una parte integral en la gestión forestal, las practicas actuales de pastoreo depende de las practicas locales y tradicionales en las comunidades (Varga *et al.*, 2020).

La ganadería extensiva, se asocia con el proceso de deforestación en los bosques debido al cambio de uso de suelo (CUS) que da paso a otras actividades, el pastoreo puede afectar la heterogeneidad ecológica, generando cambios en la vegetación ocasionados por el pastoreo (Meza-Elizalde & Armenteras, 2018; Lezama-Ahumada *et al.*, 2022).

La presencia de ganado en sitios con vegetación aunado al tiempo puede disminuir la diversidad vegetal, por lo que la carga animal disminuye las comunidades vegetales mediante el pisoteo generando compactación y modificando las características del suelo con la micción y con la deposición fecal (Filazzola *et al.*, 2020), el pastoreo puede ser una importante herramienta de conservación aplicándose adecuadamente en términos de estrategia de pastoreo (población y periodos de pastoreo), el pastoreo es una tradición sociocultural que sustentada adecuadamente con la ciencia y la

práctica puede fortalecerse la dinámica de los usuarios e investigadores (Baggio *et al.*, 2021).

Los animales herbívoros, desempeñan un papel ecológico importante en los ecosistemas forestales, el pastoreo puede ocasionar cambios en los ecosistemas, pero adecuadamente gestionado, tomando en cuenta la carga animal, las preferencias de alimentación del ganado, las temporadas de pastoreo, el contexto social y el área de pastoreo forestal, esto puede generar beneficios en la biodiversidad, sin embargo aún es una situación controversial debido a la falta de investigación (Öllerer *et al.*, 2019).

En un estudio de 25 años realizado en la Sierra de Zapaliname en Saltillo, Coahuila tomando como modelo biológico la especie *P. cembroides*, se modificó la composición de especies vegetales y se observó susceptibilidad de las especies leñosas con plantas parásitas, estudios similares ha reportado decadencia en la biodiversidad y en especies en peligro de extinción, también es importante no dejar de lado a las comunidades vegetales, la productividad y el clima, se concluye en este estudio que sería un beneficio restringir o disminuir el pastoreo en ciertas áreas, llevando al bosque a ser más sostenible económicamente hablando, ya que el pastoreo es una actividad económica necesaria para las comunidades aledañas, por lo que se sugiere una gestión adecuada en esta práctica (Arévalo *et al.*, 2021; Encina-Dominguez *et al.*, 2022).

2.9 Ecoturismo

A nivel global el turismo es una actividad vital para el desarrollo económico de las comunidades o ciudades visitadas (Raihan & Tupeskova, 2022). El ecoturismo es una práctica que se define como “un viaje responsable a áreas naturales del medio ambiente, se fundamenta en el ingreso económico y el bienestar de la población local e implica la preservación y educación acerca el cuidado del medio ambiente”, las principales áreas de oportunidad para las comunidades son:

- Generar ingresos económicos a las comunidades visitadas, mediante la comercialización de artesanías locales.
- Mejorar la infraestructura de los recursos naturales.
- Concientizar a la sociedad de las tradiciones étnicas culturales.
- Rehabilitar y conservar aspectos naturales, socioeconómicos, históricos que son considerados patrimonios para las comunidades.
- Conservar la biodiversidad de flora y fauna, mejorar la calidad del agua y el aire mediante la reforestación, controlar la basura y conservar el suelo (Baloch *et al.*, 2023).

El ecoturismo es visto como un pasatiempo amigable, pero potencialmente o en exceso puede afectar negativamente la diversidad y estructura del ecosistema, con procesos como la compactación del suelo, erosión, alteración del hábitat, entre otros, generando CUS en las áreas forestales (Noriega *et al.*, 2020).

III. Materiales y métodos

3.1 Área de estudio

El estudio se llevó a cabo en las cercanías del ejido Ignacio López Rayón en Cuencamé, Durango en tres sitios: un sitio con impacto de pastoreo ($24^{\circ} 143' 71.6''$ N) ($-103^{\circ} 763' 71.6''$ O), otro sitio con impacto turístico ($24^{\circ} 165' 20.5''$ N) ($-103^{\circ} 761' 66.3''$ O) y un sitio sin impacto ($24^{\circ} 164' 99.1''$ N) ($-103^{\circ} 762' 01.5''$ O). En donde se presenta un clima templado con temperaturas medias de 5°C a 29°C , 700 mm en promedio de precipitación pluvial y el suelo predominante es Litosol-Eútrico.

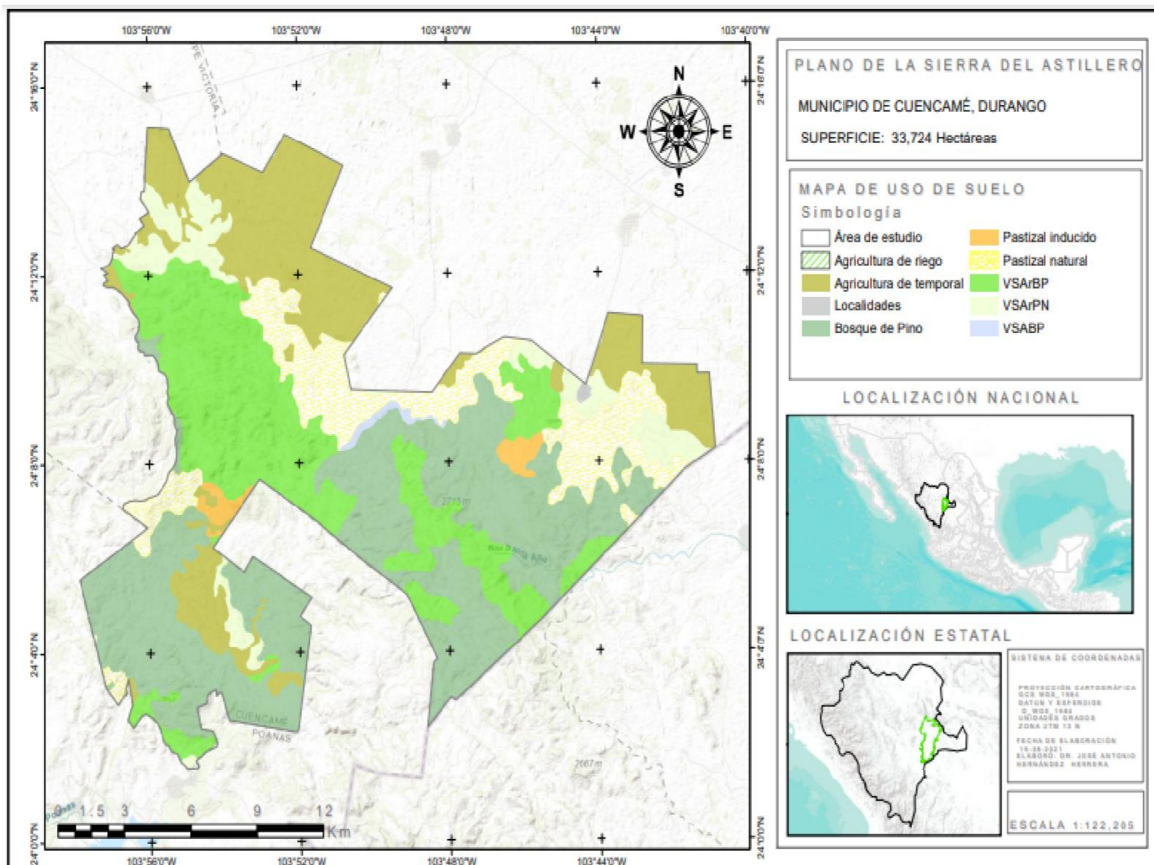


Figura 1. Área del sitio experimental

3.2 Muestreo

El muestreo se realizó en: verano (septiembre 2022) e invierno (enero 2023), se muestrearon 3 árboles (edad promedio estimada de 50 años), completamente al azar en un área total de 15 hectáreas por especie, se tomaron dos muestras de la raíz principal, de tallo y de hoja por árbol (Valenzuela *et al.*, 2014). Primero se localizó la raíz primaria y las muestras se tomaron con un talacho convencional (Truper® 14), las muestras de tronco se tomaron con la ayuda de un hacha (Truper® ML-4M, mango de 36"), las muestras de hoja se cortaron de forma manual y se transportaron en una hielera al Laboratorio de Biología y Ecología Forestal de la Universidad Juárez del Estado de Durango (UJED) en Gómez Palacio, Durango.

3.3 Trabajo de laboratorio

Las muestras se conservaron en un ultra congelador (Revco value plus thermo scientific®) a una temperatura de -70 °C por 1 semana para evitar actividad enzimática, luego se sometieron a liofilización (Labconco freezezone triad freeze dry systems®) durante 7 días a una temperatura de -40 °C para una correcta deshidratación, después se pulverizaron en un molino de cuchillas (Pulverisette 15 fritsch®), después se pesaron 10 mg de materia seca en microtubos (Mct-200-c de 2.0 ML Clear oxygen scientific®) usando una balanza analítica (Adam® pw 250 max 250 g d=0.0001 g).

3.3.1 Análisis bioquímico de ATS

La concentración de ATS se determinó con la metodología de la antrona de (Van Handel, 1968). Después de pesar 10 mg de materia seca de cada muestra en una balanza analítica. Se colocaron en microtubos y se agregaron 500 µL de una solución de extracción (metanol 70 %/agua 30%), luego se centrifugaron durante 10 minutos (Spectrafuge 16MR©Labnet International, Edison, United States) a 10,000 rpm durante 5 minutos. Se extrajo 2 ml de solución para colocarlas en microtubos limpios, a los cuales se le agregó 1 ml de solución compuesta por 50 ml de ácido sulfúrico y 100 mg de antrona; para hervirlos durante 10 min y dejar

reposar a temperatura ambiente para realizar la lectura de la absorbancia en un espectrofotómetro UV-Visible Thermo Scientific® Genesys 20.

3.3.2 Análisis bioquímico de almidón

Para la determinación de la concentración de almidón se utilizó la técnica establecida por (Ebell 1969); (Haising & Dickson 1982). Se agregó 1 ml de agua destilada a los microtubos (Mct-200-c de 2.0 ml clear oxygen scientific®) con 10 mg de materia seca y se colocaron en el vortéx (Maxi mix II® thermo scientific®) durante 1 minuto, después se hirvieron 10 minutos para gelatinizar el almidón, luego se centrifugaron a 2 500 rpm (Spectrafuge 16m labnet®) durante 2 minutos, se extrajeron 300 µl del sobrenadante y se colocaron en microtubos limpios para añadirles 900 µl de etanol absoluto y se centrifugaron a 10 000 rpm durante cinco minutos para precipitar el almidón. Se vació el alcohol del microtubo dejando el almidón al fondo y se añadió 1 ml de agua destilada, se colocaron nuevamente en el vortéx durante 3 minutos y se añadió a cada uno 50 µl de solución de yodo. Finalmente, se midió la absorbancia en un espectrofotómetro UV-Visible a 595 nm (Genesys 20® thermo scientific®), usando como testigo 1 ml de agua destilada y 50 µl de yodo.

3.4 Análisis estadístico

Se realizó la prueba de normalidad de Shapiro Wilk, donde se determinó la normalidad de los datos, después se realizó la comparación de medias con una prueba de Tukey con una significancia de $p < 0.05$, haciendo comparación entre los sitios de estudio y entre los órganos vegetativos.

IV. Resultados y Discusión

4.1 Resultados

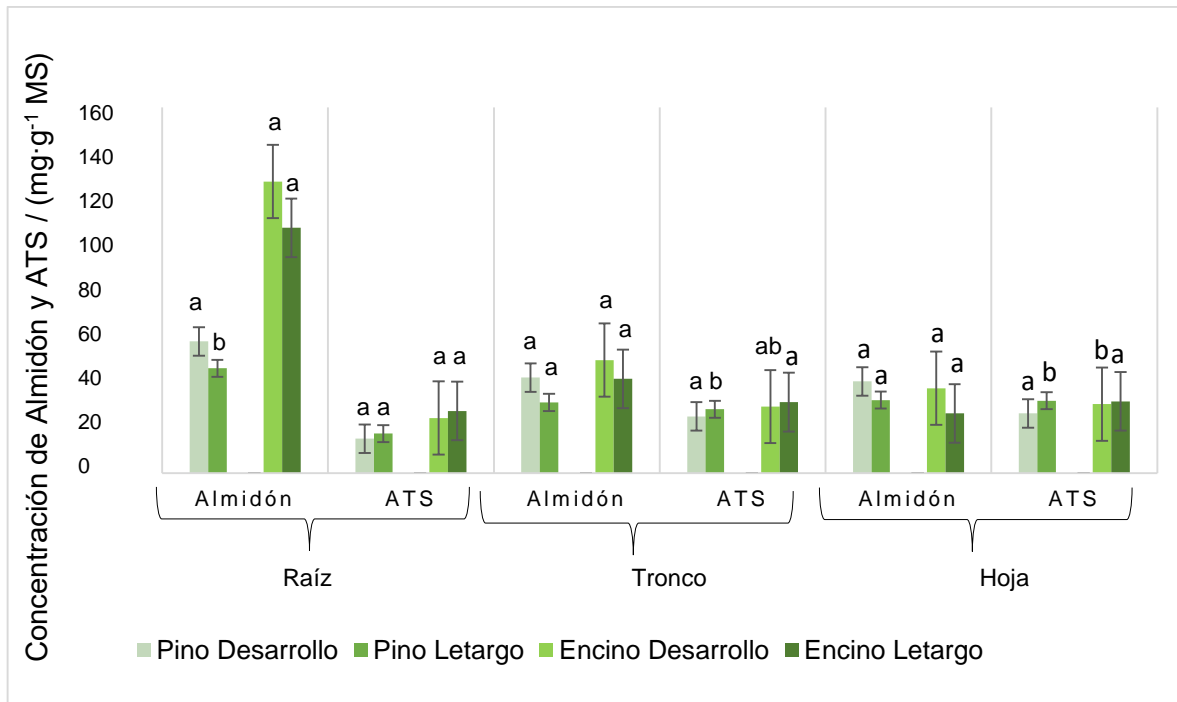


Figura 2. Concentración de almidón y ATS en el sitio sin impacto en *P. cembroides* y *Q. grisea* en raíz, tronco y hoja en desarrollo y letargo
 Literales diferentes (a, b) significan que existe diferencia significativa $p < 0.05$.

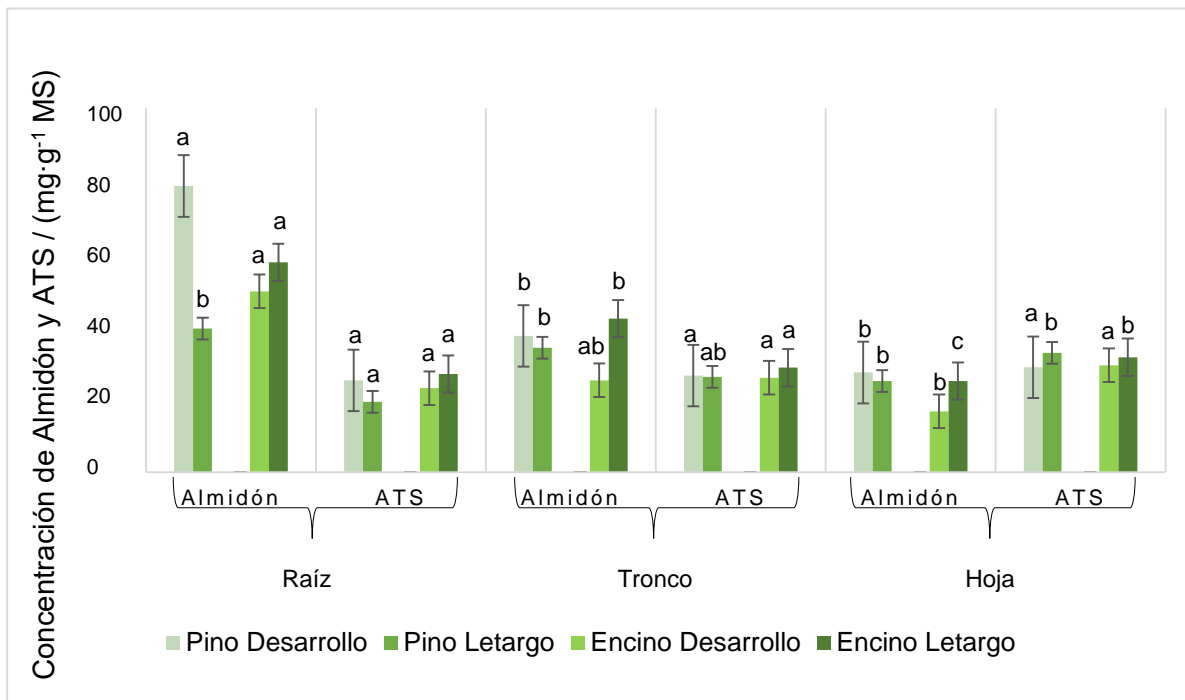


Figura 3. Concentración de almidón y ATS en el sitio con impacto pastoreo en *P. cembroides* y *Q. grisea* en raíz, tronco y hoja en desarrollo y letargo
 Literales diferentes (a, b) significan que existe diferencia significativa $p < 0.05$.

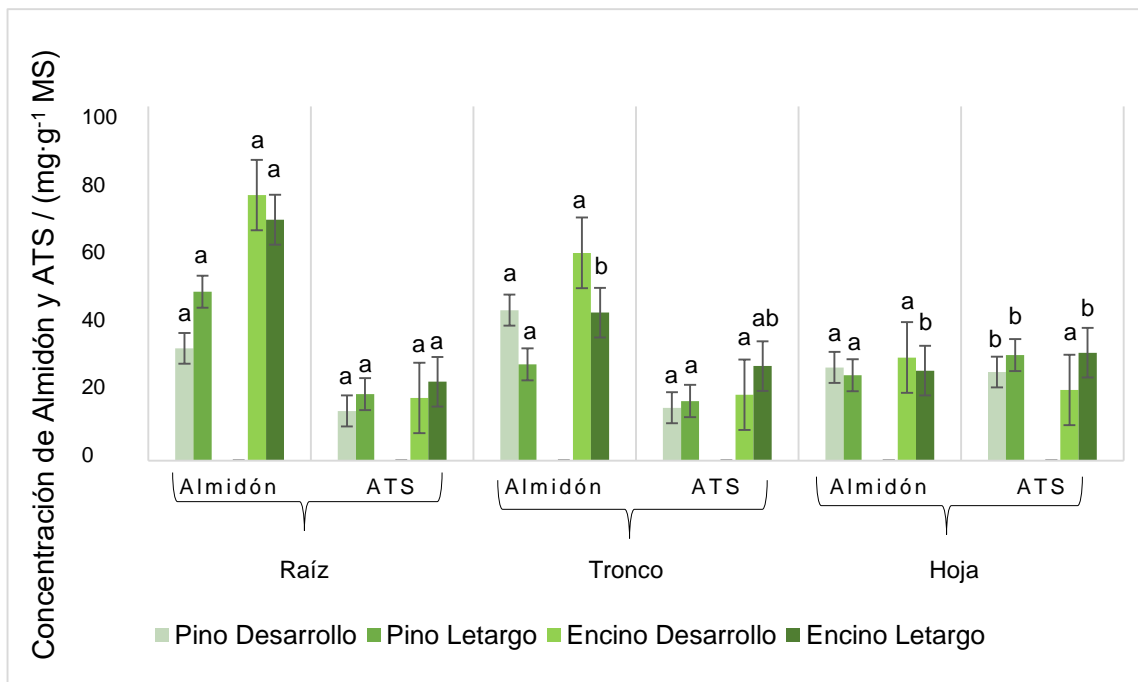


Figura 4. Concentración de almidón y ATS en el sitio con impacto turístico en *P. cembroides* y *Q. grisea* en raíz, tronco y hoja en desarrollo y letargo
 Literales diferentes (a, b) significan que existe diferencia significativa $p < 0.05$.

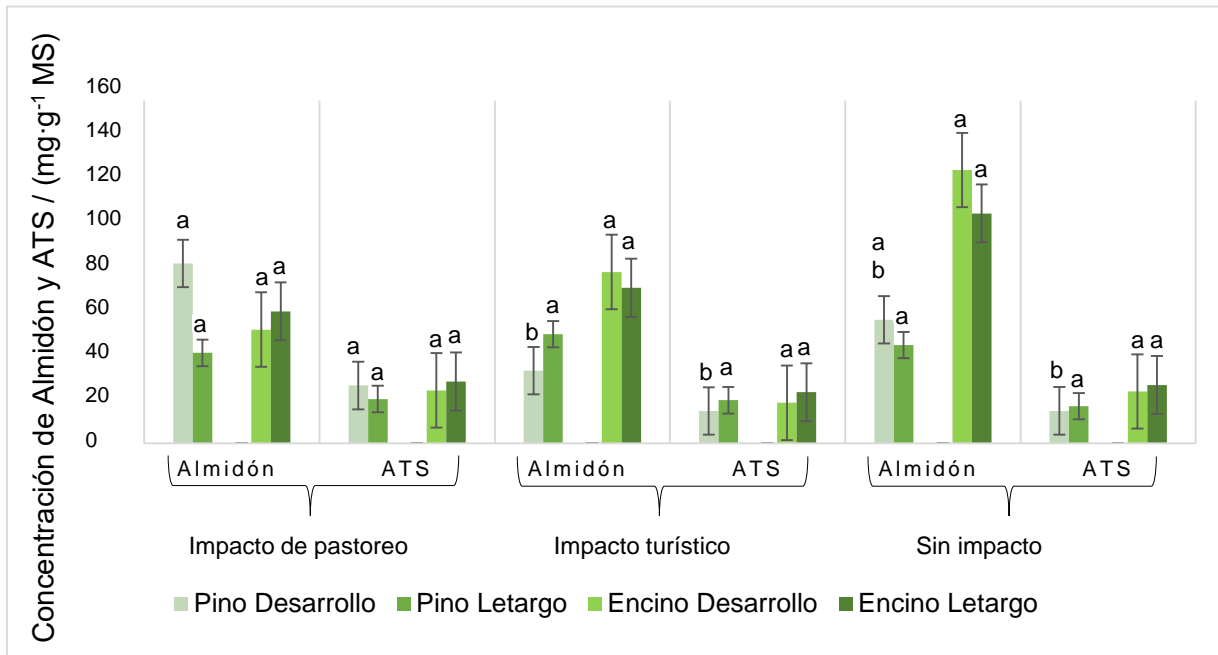


Figura 5. Concentración de almidón y ATS en la "raíz" en *P. cembroides* y *Q. grisea* en sitios con impacto pastoreo, impacto turístico y sin impacto

Literales diferentes (a, b) significan que existe diferencia significativa $p < 0.05$.

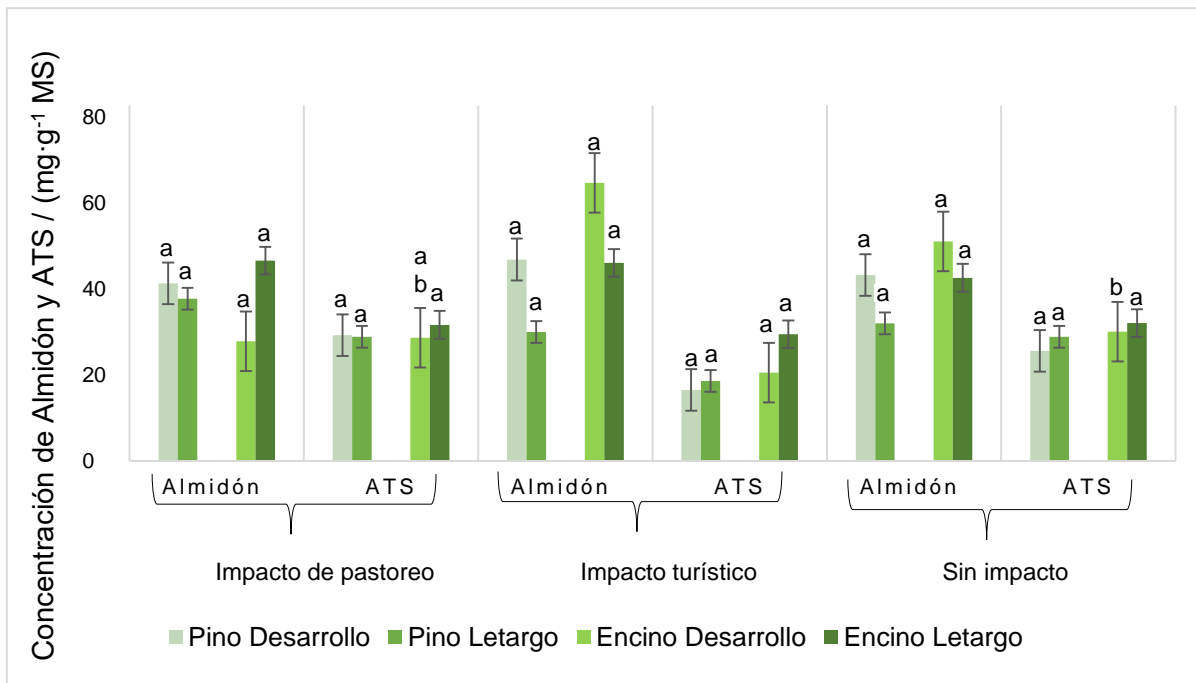


Figura 6. Concentración de almidón y ATS en el "tallo" en *P. cembroides* y *Q. grisea* en sitios con impacto pastoreo, impacto turístico y sin impacto
 Literales diferentes (a, b) significan que existe diferencia significativa $p < 0.05$.

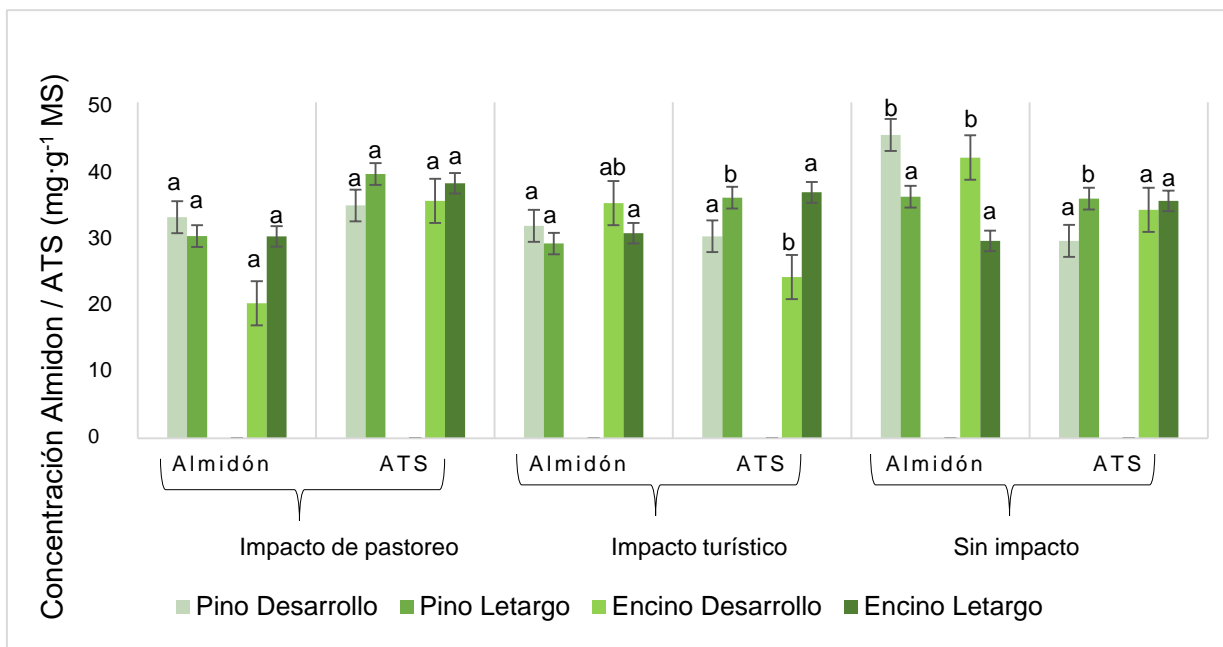


Figura 7. Concentración de almidón y ATS en la "hoja" en *P. cembroides* y *Q. grisea* en sitios con impacto pastoreo, impacto turístico y sin impacto
 Literales diferentes (a, b) significan que existe diferencia significativa $p < 0.05$.

Cuadro 1. ANOVA de concentraciones de almidón y ATS (mg•g MS) en órganos vegetativos en desarrollo y letargo en *P. cembroides* en el sitio sin impacto

Compuesto	Órgano	Etapa fenológica				
		F	g.l.	P	Desarrollo \bar{x}	Letargo \bar{x}
Almidón	Raíz	0.94	5	0.38 N.S.	64.85	51.57
	Tronco	10.26	5	0.03 *	47.06	34.82
	Hoja	4.32	5	0.10 N.S.	45.13	35.96
ATS	Raíz	0.51	5	0.51 N.S.	16.98	19.45
	Tronco	0.29	5	0.61 N.S.	27.89	31.44
	Hoja	1.30	5	0.31 N.S.	29.37	35.64

N.S.= No Significativo

*= Diferencia significativa

Cuadro 2. ANOVA de concentraciones de almidón y ATS (mg•g MS) en órganos vegetativos en desarrollo y letargo en *Q. grisea* en el sitio sin impacto.

Compuesto	Órgano	Etapa fenológica				
		F	g.l.	P	Desarrollo \bar{x}	Letargo \bar{x}
Almidón	Raíz	0.15	5	0.71 N.S.	143.51	120.70
	Tronco	0.50	5	0.51 N.S.	55.61	46.38
	Hoja	80.91	5	0.001 ***	41.77	29.38
ATS	Raíz	1.38	5	0.30 N.S.	27.15	30.61
	Tronco	12.40	5	0.02 *	32.74	34.92
	Hoja	1.47	5	0.29 N.S.	33.97	35.33

N.S.= No Significativo

*= Diferencia significativa

***= Diferencia significativa alta

Cuadro 3. ANOVA de concentraciones de almidón y ATS (mg•g MS) en órganos vegetativos en desarrollo y letargo en *P. cembroides* en el sitio impacto pastoreo.

Compuesto	Órgano	Etapa fenológica				
		F	g.l.	P	Desarrollo \bar{x}	Letargo \bar{x}
Almidón	Raíz	32.76	5	0.005 ***	94.43	37.43
	Tronco	0.19	5	0.68 N.S.	44.97	41.06
	Hoja	25.91	5	0.007 ***	32.89	30.09
ATS	Raíz	1.78	5	0.25 N.S.	30.29	23.20
	Tronco	0.007	5	0.93 N.S.	31.86	31.42
	Hoja	63.06	5	0.001 ***	34.64	39.34

N.S.= No Significativo

***= Diferencia significativa alta

Cuadro 4. ANOVA de concentraciones de almidón y ATS (mg•g MS) en órganos vegetativos en desarrollo y letargo en *Q. grisea* en el sitio impacto pastoreo.

Compuesto	Órgano	Etapa fenológica				
		F	g.l.	P	Desarrollo \bar{x}	Letargo \bar{x}
Almidón	Raíz	0.69	5	0.45 N.S.	59.68	69.25
	Tronco	5.61	5	0.07 N.S.	30.33	50.70
	Hoja	3.52	5	0.13 N.S.	20.08	30.04
ATS	Raíz	1.34	5	0.31 N.S.	27.73	32.37
	Tronco	0.97	5	0.37 N.S.	31.18	34.47
	Hoja	54.02	5	0.002 ***	35.31	37.95

N.S.= No Significativo

***= Diferencia significativa alta

Cuadro 5. ANOVA de concentraciones de almidón y ATS (mg•g MS) en órganos vegetativos en desarrollo y letargo en *P. cembroides* en el sitio impacto turístico.

Compuesto	Órgano	Etapa fenológica				
		F	g.l.	P	Desarrollo \bar{x}	Letargo \bar{x}
Almidón	Raíz	0.02	5	0.87 N.S.	62.50	57.29
	Tronco	3.22	5	0.14 N.S.	51	32.65
	Hoja	5.41	5	0.08 N.S.	31.61	28.97
ATS	Raíz	2.29	5	0.20 N.S.	16.87	22.55
	Tronco	2.13	5	0.21 N.S.	17.95	20.23
	Hoja	3.76	5	0.12 N.S.	30.06	35.78

N.S.= No Significativo

Cuadro 6. ANOVA de concentraciones de almidón y ATS (mg•g MS) en órganos vegetativos en desarrollo y letargo en *Q. grisea* en el sitio impacto turístico.

Compuesto	Órgano	Etapa fenológica				
		F	g.l.	P	Desarrollo \bar{x}	Letargo \bar{x}
Almidón	Raíz	0.79	5	0.42 N.S.	89.96	81.65
	Tronco	0.85	5	0.40 N.S.	70.41	50.18
	Hoja	2.51	5	0.18 N.S.	34.97	30.51
ATS	Raíz	5.89	5	0.07 N.S.	21.25	26.78
	Tronco	6.78	5	0.06 N.S.	22.36	32.06
	Hoja	16.78	5	0.01 ***	24.01	36.59

N.S.= No Significativo

***= Diferencia significativa alta

Cuadro 7. ANOVA de concentraciones de almidón y ATS (mg•g MS) en desarrollo en *P. cembroides* en sitios impacto pastoreo, impacto turístico y sin impacto.

Compuesto	Órgano	Sitio					
		F	g.l.	P	IP \bar{x}	IT \bar{x}	SI \bar{x}
Almidón	Raíz	10.21	8	0.01 ***	94.43	38.05	64.85
	Tronco	0.20	8	0.82 N.S	44.97	51	47.06
	Hoja	33.94	8	0.01 ***	32.89	31.61	45.13
ATS	Raíz	7.68	8	0.02 ***	30.29	16.87	16.98
	Tronco	4.17	8	0.07 N.S	31.86	17.95	27.89
	Hoja	0.64	8	0.56 N.S	34.64	30.06	29.37

N.S.= No Significativo

***= Diferencia significativa alta

IP (Impacto de pastoreo), IT (Impacto turístico), SI (Sin impacto)

Cuadro 8. ANOVA de concentraciones de almidón y ATS (mg•g MS) en letargo en *P. Cembroides* en sitios impacto pastoreo, impacto turístico y sin impacto.

Compuesto	Órgano	Sitio					
		F	g.l.	P	IP \bar{x}	IT \bar{x}	SI \bar{x}
Almidón	Raíz	0.16	8	0.85 N.S.	47.43	57.29	51.57
	Tronco	0.98	8	0.42 N.S.	41.06	32.65	34.82
	Hoja	2.62	8	0.15 N.S.	30.09	28.97	35.96
ATS	Raíz	0.38	8	0.69 N.S.	23.20	22.55	19.45
	Tronco	3.60	8	0.09 N.S.	31.42	20.23	31.44
	Hoja	15.92	8	0.004 ***	39.34	35.78	35.64

N.S.= No Significativo

***= Diferencia significativa alta

IP (Impacto de pastoreo), IT (Impacto turístico), SI (Sin impacto)

Cuadro 9. ANOVA de concentraciones de almidón y ATS (mg•g MS) en desarrollo en *Q. grisea* en sitios impacto pastoreo, impacto turístico y sin impacto.

Compuesto	Órgano	Sitio					
		F	g.l.	P	IP \bar{x}	IT \bar{x}	SI \bar{x}
Almidón	Raíz	2.80	8	0.13 N.S.	59.68	89.96	143.50
	Tronco	1.94	8	0.22 N.S.	30.33	70.41	55.61
	Hoja	9.97	8	0.01 ***	20.08	34.97	41.77
ATS	Raíz	1.72	8	0.25 N.S.	27.73	21.25	27.15
	Tronco	5.49	8	0.04 *	31.18	22.36	32.74
	Hoja	12.93	8	0.007 ***	35.31	24.01	33.97

N.S.= No Significativo

*= Diferencia significativa

***= Diferencia significativa alta

IP (Impacto de pastoreo), IT (Impacto turístico), SI (Sin impacto)

Cuadro 10. ANOVA en concentraciones de almidón y ATS (mg•g MS) en letargo de *Q. grisea* en sitios impacto pastoreo, impacto turístico y sin impacto.

Compuesto	Órgano	Sitio					
		F	g.l.	P	IP \bar{x}	IT \bar{x}	SI \bar{x}
Almidón	Raíz	1.32	8	0.33 N.S.	69.25	81.65	120.70
	Tronco	0.19	8	0.82 N.S.	50.70	50.18	46.38
	Hoja	1.03	8	0.41 N.S.	30.04	30.51	29.38
ATS	Raíz	3.24	8	0.11 N.S.	32.37	26.78	30.61
	Tronco	0.85	8	0.47 N.S.	34.47	32.06	34.92
	Hoja	2.62	8	0.15 N.S.	37.95	36.59	35.33

N.S.= No Significativo

IP (Impacto de pastoreo), IT (Impacto turístico), SI (Sin impacto)

En base al (cuadro 1), se observó diferencia significativa para almidón en el tronco, desarrollo (\bar{x} = 47.06 mg•g MS) y letargo (\bar{x} = 34.82 mg•g MS) (F = 10.26, g.l., P = 0.03), en raíz y hoja en almidón no se encontró diferencia significativa y para ATS no se observó diferencia en raíz, tronco y hoja.

En el (cuadro 2) de *Q. grisea* para almidón en el sitio sin impacto se observó diferencia en la hoja, desarrollo (\bar{x} = 41.77 mg•g MS) y letargo (\bar{x} = 29.38 mg•g MS) (F = 80.91, g.l.= 5, P = 0.001), para raíz y tronco no se observó diferencia estadística y para ATS en tronco existe diferencia estadística, desarrollo (\bar{x} = 32.74 mg•g MS) y letargo (\bar{x} = 34.92 mg•g MS) (F = 12.40, g.l.= 5, P = 0.02) y en raíz y hoja no hay diferencia estadística.

En el (cuadro 3) en las concentraciones de *P. cembroides* en almidón y ATS en raíz, tronco y hoja en desarrollo y letargo, se observó diferencia estadística para almidón en la raíz, desarrollo (\bar{x} =94.43 mg•g MS) y letargo (\bar{x} =37.43 mg•g MS) (F = 32.75, g.l.= 5, P = 0.005), en tronco no hay diferencia estadística, en hoja se observó diferencia significativa, desarrollo \bar{x} = 32.89 (mg•g MS) y letargo (\bar{x} = 30.09 mg•g MS) (F = 25.91, g.l.= 5, P = 0.007), para ATS en raíz y tronco no se observó diferencia estadística, en hoja si existe diferencia estadística, desarrollo (\bar{x} = 34.64 mg•g MS) y letargo (\bar{x} = 39.34 mg•g MS) (F = 63.06, g.l.= 5, P = 0.001).

En el (cuadro 4) que representa a la especie *Q. grisea* en el sitio con impacto de pastoreo en las concentraciones de almidón y ATS en raíz, tronco y hoja, para almidón no hay diferencia en raíz, tronco y hoja no hay diferencia, para ATS en raíz y tronco no hay diferencia y en hoja si existe diferencia estadística, desarrollo (\bar{x} = 35.31 mg•g MS) y letargo (\bar{x} = 37.95 mg•g MS) (F = 54.02, g.l.= 5, P = 0.002).

En el (cuadro 5) en las concentraciones de *P. cembroides* en almidón y ATS en raíz, tronco y hoja en desarrollo y letargo, no se observó diferencia significativa en raíz, tronco y hoja para almidón y ATS en desarrollo ni letargo.

En el (cuadro 6) de *Q. grisea*, en el almidón no se observó diferencia estadística en raíz, tronco y hoja, y en ATS no se observó diferencia en raíz y tronco, para la hoja se observó diferencia estadística, desarrollo (\bar{x} = 24.01 mg•g MS) y letargo (\bar{x} = 36.59 mg•g MS), (F= 16.78, g.l.= 5, P= 0.01).

En el (cuadro 7), se observó en la raíz diferencia estadística en la raíz, SI (\bar{x} = 64.85 mg•g MS), IP (\bar{x} = 94.43 mg•g MS), IT (\bar{x} = 38.05 mg•g MS) (F=10.21, g.l.= 8, P= 0.01), en el tronco no hay diferencia, en la hoja se observó diferencia estadística, SI (\bar{x} = 45.13 mg•g MS), IP \bar{x} = (32.89 mg•g MS), IT (\bar{x} = 31.61 mg•g MS) (F= 33.94, g.l.= 8, P= 0.01), para ATS solo se encontró diferencia significativa en la raíz, SI (\bar{x} = 16.98 mg•g MS), IP (\bar{x} = 30.29 mg•g MS), IT (\bar{x} = 16.87 mg•g MS) (F= 7.68, g.l.= 8, P= 0.02, en tallo y hoja no existe diferencia estadística.

En el (cuadro 8) para almidón en raíz, tallo y hoja no hay diferencia estadística significativa, en ATS no hay diferencia significativa en raíz y tronco, en hoja se observó diferencia estadística, (SI \bar{x} = 35.64 mg•g MS), IP (\bar{x} = 39.34 mg•g MS), IT (\bar{x} = 35.78 mg•g MS), (F= 15.92, g.l.= 8, P= 0.004).

En el (cuadro 9) se observó diferencia estadística en la hoja (SI \bar{x} = 41.77 mg•g MS), IP (\bar{x} = 20.08 mg•g MS), IT (\bar{x} = 34.97 mg•g MS) (F= 9.97, g.l.= 8, P= 0.01), para ATS en raíz no hay diferencia estadística, en tronco se encontró diferencia estadística SI (\bar{x} = 32.74 mg•g MS), IP (\bar{x} = 31.18 mg•g MS), IT (\bar{x} = 22.36 mg•g MS) (F= 5.49, g.l.= 8, P= 0.04), en la hoja se encontró diferencia estadística, SI (\bar{x} = 33.97 mg•g MS), IP (\bar{x} = 35.31 mg•g MS), IT (\bar{x} = 24.01 mg•g MS) (F= 12.93, g.l.= 8, P= 0.007), en el (cuadro 10) no se encontró diferencia estadística tanto en almidón como en ATS, en los tres órganos vegetativos, raíz, tronco y hoja.

4.2 Discusión

Las investigaciones sobre reservas vegetativas son esenciales para entender la fisiología vegetal en plantas en condiciones adversas (Cho *et al.*, 2022; Klein *et al.*, 2016; Liu *et al.*, 2019).

En relación a lo obtenido con respecto a las reservas vegetativas en las concentraciones de almidón y ATS en el sitio sin impacto, en dos especies (*P. cembroides* y *Q. grisea*) en diferentes compartimentos (raíz, tallo y hoja) y etapas fenológicas se da a conocer que raíz en almidón en la especie de encino de la etapa de desarrollo, fue la que obtuvo mayor concentración (\bar{x} = 143.51 mg•g MS), por lo tanto, Valenzuela-Núñez *et al.*, (2011) da a conocer que en raíz es el principal órgano de reservas vegetativas, el cual coincide con nuestro estudio de investigación. Por otra parte, Briceño-Contreras *et al.*, (2018), informan que en la etapa de desarrollo en árboles leñosos se acumulan mayor concentración de reservas en almidón en raíz.

En el tallo no se observaron grandes diferencias lo que coincide con Fermaniuk *et al.*, (2021) que no encontraron diferencia de carbohidratos en el tronco de *Betula papyrifera* en dos muestreos estacionales tomando en cuenta diferentes actividades bióticas y climáticas, en la hoja hablando de almidón no se encontró diferencia, en los ATS se observó mayor concentración en la etapa de letargo para el pino y en la etapa de desarrollo para el encino.

En base a esto Camarero *et al.*, (2023), mencionan en un estudio realizado con *P. halepensis* y *Q. ilex* en un bosque sin impacto antropogénico, que en la etapa de letargo para el caso del pino ellos encontraron mejor concentración de carbohidratos en la primavera comparado con el invierno, es decir hubo mejor concentración de carbohidratos en la etapa de letargo como lo reportado en nuestro estudio en el sitio sin impacto, pero en nuestro estudio se encontró mayor concentración de ATS en la etapa de desarrollo y ellos encontraron mayor concentración en *Q.ilex* en primavera-verano, esto es una señal de los diferentes requerimientos ecológicos, ya que son especies diferentes y varían en sus respuestas fisiológicas a diferentes situaciones

biótica y abióticas, en situaciones de frío generalmente los ATS responden como osmolitos, proporcionando tolerancia al congelamiento.

Dettenmaier *et al.*, (2017) mencionan que mientras menos perturbación haya por actividades antropogénicas en un sitio; mayor será el mantenimiento de la biodiversidad durante los procesos ecológicos de un área por lo tanto coincide con lo obtenido en nuestro estudio de investigación, ya que de los tres sitios analizados el área sin impacto fue la que obtuvo mejor comportamiento en la raíz en la asimilación de reservas vegetativas en ambas especies.

En base a lo obtenido en el sitio con pastoreo en las especies (*P. cembroides* y *Q. grisea*) comparando los diferentes órganos vegetativos (raíz, tronco y hoja) y etapas fenológicas se observa en este caso que igualmente en la raíz es el órgano con mayor concentración de almidón en la etapa de desarrollo (\bar{x} = 94.43 mg•g MS) en este caso en la especie de pino, lo que coincide igualmente con lo mencionado por (Valenzuela-Núñez *et al.*, 2011; Briceño-Contreras *et al.*, 2021; He *et al.*, 2023), en la etapa de desarrollo es donde hay mayor acumulación de almidón en el pino, Roxas *et al.*, (2021) menciona que es en la etapa de letargo cuando las especies vegetales disminuyen su contenido de reservas energéticas debido a las temperaturas heladas y la asimilación de recursos, por lo tanto en la etapa de desarrollo hay mayor demanda de energía por las especies forestales.

Chapin *et al.*, (1990) menciona que el pastoreo generalmente aumenta las concentraciones de nutrientes en los tejidos vegetales, en estudios recientes se ha encontrado una respuesta de plasticidad fenotípica en las raíces de *Q. ilex*, que se refleja como una estrategia para producir y consumir energía para hacer frente al estrés (Encinas-Valero *et al.*, 2022), por lo que la alta concentración de almidón en el sitio con pastoreo se debe a que las plantas bajo condiciones de estrés como la compactación por pisoteo de ganado desarrollan capacidades de uso eficiente de reservas de carbohidratos (Rivera *et al.*, 2019).

En lo observado en el tallo de ambas especies en el sitio con impacto pastoreo es que no hay diferencia en este órgano, Según Gérard & Bréda (2014), la compactación del suelo no tuvo un efecto significativo en la concentración de carbohidratos en el tallo de *Fagus sylvatica* lo que coincide con los resultados obtenidos en este estudio para tronco, de igual manera Fermaniuk *et al.*, (2021) no encontraron diferencia significativa de carbohidratos en el tronco de *Betula papyrifera* en dos muestreos estacionales tomando en cuenta diferentes condiciones de estrés por actividades bióticas y climáticas.

En la hoja se encontró mayor concentración de ATS en la etapa de invierno en ambas especies para pino (\bar{x} = 39.34 mg•g MS) y encino (\bar{x} = 37.95 mg•g MS), lo que referencia que en entornos desfavorables puede aumentar el contenido de compuestos energéticos en la hoja. Pan *et al.*, (2023) hace referencia a que los ATS presentes en la hoja de *Abies fargessi* var. *Faxoniana* se relacionan con mecanismos de autoprotección, por lo que las reservas vegetativas sirven como resistencia en entornos desfavorables, el pastoreo en bosques está asociado a la deforestación debido al CUS, afectando la naturaleza y ecología generando cambios y/o desbalances en la vegetación como se puede observar en los resultados obtenidos (Meza-Elizalde & Armenteras, 2018; Lezama-Ahumada *et al.*, 2022), se pretende en un futuro llegar a una buena gestión de esta actividad para acondicionar y mejorar los recursos naturales disponibles (Arévalo *et al.*, 2021; Encina-Domínguez *et al.*, 2022).

En base a lo observado en el sitio con impacto turístico en las especies (*P. cembroides* y *Q. grisea*) comparando los diferentes órganos vegetativos (raíz, tronco y hoja) y etapas fenológicas se mostró una mayor reserva de almidón en la raíz del encino en la etapa de desarrollo (\bar{x} = 89.96 mg•g MS) y en letargo para la raíz de el encino (\bar{x} = 81.65 mg•g MS) , de igual manera en la raíz se encontró mayor concentración de almidón, lo cual indica que la raíz es el órgano con mayor acumulación de reservas lo que concuerda con Briceño-Contreras *et al.*, (2021) en un estudio realizado en *C. illinoensis*.

Igualmente Miranda *et al.*, (2023) en un estudio realizado en *P. canariensis* bajo efectos de perturbación mencionan que el alto contenido de carbohidratos es un reservorio de C para futuras actividades fisiológicas, como la regeneración de la copa y las acículas en la formación de nuevos fotoasimilados, reparando posibles daños en el tallo, reciclando las reservas donde se almacenan nutrientes para después reanudar las actividades de crecimiento y desarrollo celular, en el tronco se encontraron concentraciones más elevadas que en la hoja que en ambas especies, en la etapa de desarrollo y letargo del pino se encontró menor concentración de ATS y en el encino en la etapa de letargo fue donde hubo menor concentración igualmente de ATS, en el tronco se observa mayor dinámica de almidón en la etapa de desarrollo para la especie *Q. grisea*,

Du *et al.*, (2022), menciona que el alto contenido de carbohidratos en el tronco es debido al transporte de nutrientes, teniendo mejores reservas el tronco que la hoja, de igual manera esta investigación se observa un bajo contenido de carbohidratos en la hoja, igualmente se relaciona el bajo contenido de carbohidratos en la hoja en un estudio realizado en *P. elliotii* como un mecanismo de los organismos vegetales.

En las especies forestales para mejorar la fotosíntesis y hacer más eficiente la movilidad de las reservas vegetativas para las diferentes actividades metabólicas, es importante evaluar las diferentes dinámicas de las especies forestales afectadas por los constantes cambios en los ecosistemas debido al cambio climático (Miranda *et al.*, 2020), en este caso el ecoturismo es comúnmente un pasatiempo amigable, pero mal gestionado o en exceso puede impactar de una forma negativa la diversidad y estructura de los ecosistemas naturales, con procesos como la compactación del suelo, erosión, alteración del hábitat, entre otros, generando CUS en las áreas forestales (Noriega *et al.*, 2020).

En la comparación de la “raíz” entre los tres sitios de estudio, sitio con impacto pastoreo (IP), sitio con impacto turístico (IT) y el sitio sin impacto (SI) se encontró diferencia estadística siendo la mayor concentración de carbohidratos fue en el sitio

con IP en la etapa de desarrollo en pino tanto para almidón (\bar{x} = 94.43 mg•g MS) y ATS (\bar{x} = 30.29 mg•g MS), siendo el sitio SI con la menor concentración en la etapa de desarrollo de ambos compuestos almidón (\bar{x} = 64.85 mg•g MS) y ATS (\bar{x} = 16.98 mg•g MS), referenciando lo mencionado por (Valenzuela *et al.*, 2011; Briceño *et al.*, 2021; He *et al.*, 2023), mencionan que es en la etapa de desarrollo y en la raíz donde hay mayor concentración de reservas vegetativas.

No obstante Chapin *et al.*, (1990) mencionan que el pastoreo generalmente aumenta las concentraciones de nutrientes en los tejidos vegetales, esto es debido a que el pastoreo para las especies vegetales es una situación de estrés generando compactación por el pisoteo del ganado generando un mayor uso de reservas de carbohidratos (Rivera *et al.*, 2019), siendo la raíz el principal órgano de reservas energéticas.

En la comparación del "tallo" entre los tres sitios de estudio, sitio con impacto pastoreo (IP), sitio con impacto turístico (IT) y el sitio sin impacto (SI) hubo diferencia significativa en la etapa de desarrollo para el encino siendo el sitio SI el sitio con mayor concentración de ATS (\bar{x} = 32.74 mg•g MS) y el sitio con IT el sitio con menor concentración de (\bar{x} = ATS 22.36 mg•g MS), concordando con lo mencionado por Dettenmaier *et al.*, (2017), aluden que a menor perturbación por actividad antropogénica, mayor será la preservación de la biodiversidad durante los diferentes procesos biológicos de en ecosistema

Sin embargo Fermaniuk *et al.*, (2021) en una investigación realizada en la especie *Betula papyrifera* en dos muestreos estacionales tomando en cuenta diferentes condiciones de estrés por actividades bióticas y climáticas no encontraron diferencia significativa de carbohidratos, es importante mencionar que el tallo es el órgano por el cual se transportan los nutrientes necesarios para el sostén de las diferentes actividades fisiológicas de las especies vegetales (Du *et al.*, 2022; Miranda *et al.*, 2021).

En la comparación de la "hoja" entre los tres sitios de estudio, sitio con impacto pastoreo (IP), sitio con impacto turístico (IT) y el sitio sin impacto (SI), se encontró mayor concentración en la etapa de desarrollo en el pino en almidón el sitio SI (\bar{x} = 45.13 mg•g MS) y en la etapa de letargo se encontró diferencia significativa en ATS en pino siendo el sitio con IP (\bar{x} = 39.34 mg•g MS) el sitio con mayor concentración, en el caso del sitio SI esto hace referencia a lo mencionado por Dettenmaier *et al.*, (2017) aluden que a menor alteración a causa de actividades antropogénicas en un sitio, por consecuencia mayor será la conservación de los ecosistemas en un área determinada, lo que concuerda con nuestros datos.

Sin embargo en el sitio con IP hubo diferencia significativa para ATS en la etapa de letargo lo que se relaciona con lo mencionado por Chapin *et al.*, (1990), referencian las altas concentraciones de reservas vegetativas en los tejidos vegetales, por el pastoreo ya que con el pisoteo se llega a una compactación del suelo y con esto una demanda de reservas en este caso en la hoja), por lo que los ATS se movilizan en cualquier momento frente a cualquier actividad antropogénica participando en actividades metabólicas (Barbaroux *et al.*, 2003), estas variaciones observadas son debido a las diferencias entre los ecosistemas en este caso los bosques, ya que en la actualidad hay mucha variación en diferentes ecosistemas debido al cambio climático y las especies vegetales responden diferente a las diferentes variaciones bióticas y abióticas (Arévalo *et al.*, 2021; Encina-Domínguez *et al.*, 2022; Barbaroux *et al.*, 2003).

V. Conclusiones

Estudios basados en reservas de carbohidratos, ATS y almidón en la actualidad son de gran relevancia en el ámbito forestal para comprender mejor el comportamiento y la fisiología de las especies vegetales forestales en México en este caso *P. cembroides* y *Q. grisea*, ya que actualmente los bosques se encuentran inmersos en diferentes perturbaciones por parte de la actividad humana y CUS, aunando las variaciones climáticas que hace que las estaciones del año se comporten atípicamente influyendo en el comportamiento de los árboles forestales, se encontró la mayor reserva energética en el sitio con impacto de pastoreo y sin impacto en el órgano de la raíz presentando mayores concentraciones que el tallo y la hoja, referenciando a que los árboles aumentan sus reservas energéticas ante amenaza o ciertas perturbaciones que activan su fisiología y expresan elevadamente sus compuestos, en el sitio sin impacto, igualmente se encontraron altos niveles por lo que es importante mantener los sitios sin impacto o bosques “primarios” para preservar la naturaleza y los ecosistemas, queda un gran camino por recorrer en investigaciones de esta magnitud, se sugiere que se continúen haciendo este tipo de estudios en otras especies forestales, incluso en árboles jóvenes, ya que ayudarían a dilucidar gran información para la sociedad y la comunidad científica de nuestro país.

VI. Referencias

- Arévalo, J. R., Encina-Domínguez, J. A., Mellado, M., García-Martínez, J. E., & Cruz-Anaya, A. (2021). Impact of 25 years of grazing on the forest structure of *Pinus cembroides* in northeast Mexico. *Acta Oecologica*, 111, 103743. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2021.103743>
- Baggio, R., Overbeck, G. E., Durigan, G., & Pillar, V. D. (2021). To graze or not to graze: A core question for conservation and sustainable use of grassy ecosystems in Brazil. *Perspectives in Ecology and Conservation*, 19, 3, 256–266. <https://doi.org/10.1016/j.pecon.2021.06.002>
- Baloch, Q. B., Shah, S. N., Iqbal, N., Sheeraz, M., Asadullah, M., Mahar, S., & Khan, A. U. (2023). Impact of tourism development upon environmental sustainability: a suggested framework for sustainable ecotourism. *Environmental Science and Pollution Research*, 30(3), 5917–5930. <https://doi.org/10.1007/s11356-022-22496-w>
- Barbaroux, C., Bréda, N., & Dufrêne, E. (2003). Distribution of above-ground and below-ground carbohydrate reserves in adult trees of two contrasting broad-leaved species (*Quercus petraea* and *Fagus sylvatica*). *New Phytologist*, 157(3), 605–615. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2003.00681.x>
- Blackman, F. (1905). Optima and limiting factors. *Annals of Botany* 19: 281–295. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a089000>
- Blumstein, M. J., & Furze, M. E. (2023). Interannual dynamics of stemwood nonstructural carbohydrates in temperate forest trees surrounding drought. *Journal of Forestry Research*, 34(1), 77–86. <https://doi.org/10.1007/s11676-022-01566-2>
- Briceño-Conteras, E. A., Valenzuela-Núñez, L. M., Espino-Castillo, D. A., García-de-la-Peña, C., Esparza-Rivera, J. R., y Borja-de-la-Rosa, A. (2018). Content of starch in walnut organs (*Carya illinoensis* Koch) in two phenological stages. *Revista Mexicana*

de Ciencias Agrícolas, 9(20), 4161–4173. <https://doi.org/10.29312/remexca.v0i20.987>

Briceño-Contreras, E. A., Moreno-Reséndez, A., Valenzuela-Núñez, L. M., García-De-la-Peña, C., Rodríguez-Martínez, R., y Esparza-Rivera, J. R. (2021). Starch balance in perennial organs of *Carya illinoensis* Koch in a production cycle. *Revista Brasileira de Fruticultura*, 43(5), 1–12. <https://doi.org/10.1590/0100-29452021017>

Camarero, J. J., Colangelo, M., Valeriano, C., & Pizarro, M. (2023). Reversible impacts of a cold spell on forest cover, tree growth and carbohydrates in mediterranean pine and oak forests. *Forests*, 14(4), 678. <https://doi.org/10.3390/f14040678>

Chapin, F. S., Schulze, E. D., y Mooney, H. A. (1990). The ecology and economics of storage in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 21(1), 423–447. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.21.110190.002231>

Cho, N., Agossou, C., Kim, E., Lim, J. H., Hwang, T., & Kang, S. (2022). Recent field findings and modeling on non-structural carbohydrates (NSCs): How to synthesize? In *Ecological Informatics*, 70, 101695. <https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2022.101695>

Clausing, S., Pena, R., Song, B., Müller, K., Mayer-Gruner, P., Marhan, S., Grafe, M., Schulz, S., Krüger, J., Lang, F., Schloter, M., Kandeler, E., & Polle, A. (2021). Carbohydrate depletion in roots impedes phosphorus nutrition in young forest trees. *New Phytologist*, 229(5), 2611–2624. <https://doi.org/10.1111/nph.17058>

CONABIO, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. 2024. Enciclovida. Biodiversidad Mexicana. <https://enciclovida.mx/especies/155254-pinus-cembroides>. Consultado 6 de Febrero del 2024.

D'Andrea, E., Rezaie, N., Battistelli, A., Gavrichkova, O., Kuhlmann, I., Matteucci, G., Moscatello, S., Proietti, S., Scartazza, A., Trumbore, S., & Muhr, J. (2019). Winter's

bite: beech trees survive complete defoliation due to spring late-frost damage by mobilizing old C reserves. *New Phytologist*, 224(2), 625–631. <https://doi.org/10.1111/nph.16047>

Dai, M., Yang, X., Chen, Q., & Bai, Z. (2023). Comprehensive genomic identification of cotton starch synthase genes reveals that GhSS9 regulates drought tolerance. *Frontiers in Plant Science*, 14, 1163041. <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1163041>

Dettenmaier, S. J., Messmer, T. A., Hovick, T. J., & Dahlgren, D. K. (2017). Effects of livestock grazing on rangeland biodiversity: A meta-analysis of grouse populations. In *Ecology and Evolution*, 7, 19, 7620–7627. <https://doi.org/10.1002/ece3.3287>

de Sousa, G. O., Viégas, I. de J. M., Galvão, J. R., Conceição, S. S., Yakuwa, T. K. M., Pacheco, M. J. B., & Viana, T. C. (2021). Biochemical modulations in açai palm (*Euterpe oleracea* Mart.) under vegetative stages in an agroforestry system of the Amazon. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 184(1), 76–87. <https://doi.org/10.1002/jpln.202000240>

Diaz-Toribio, M. H., & Putz, F. E. (2021). Underground carbohydrate stores and storage organs in fire-maintained longleaf pine savannas in Florida, USA. *American Journal of Botany*, 108(3), 432–442. <https://doi.org/10.1002/ajb2.1620>

Du, B., Luan, Q., Ni, Z., Sun, H., & Jiang, J. (2022). Radial growth and non-structural carbohydrate partitioning response to resin tapping of slash pine (*Pinus elliottii* Engelm. var. *elliottii*). *Journal of Forestry Research*, 33(2), 423–433. <https://doi.org/10.1007/s11676-021-01357-1>

Du, Y., Lu, R., & Xia, J. (2020). Impacts of global environmental change drivers on non-structural carbohydrates in terrestrial plants. *Functional Ecology*, 34(8), 1525–1536. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13577>

Ebell, L. F. (1969). Specific total starch determinations in conifer tissues with glucose oxidase. *Phytochemistry*, 8, 25-36. [https://doi.org/10.1016/S0031-9422\(00\)85790-8](https://doi.org/10.1016/S0031-9422(00)85790-8)

Encina-Domínguez, J. A., Estrada-Castillón, E., Mellado, M., González-Montelongo, C., & Arévalo, J. R. (2022). Livestock grazing impact on species composition and richness understory of the *Pinus cembroides* Zucc. Forest in northeastern Mexico. *Forests*, 13(7). <https://doi.org/10.3390/f13071113>

Encinas-Valero, M., Esteban, R., Hereş, A. M., Vivas, M., Fakhet, D., Aranjuelo, I., Solla, A., Moreno, G., & Curiel Yuste, J. (2022). Holm oak decline is determined by shifts in fine root phenotypic plasticity in response to belowground stress. *New Phytologist*, 235(6), 2237–2251. <https://doi.org/10.1111/nph.18182>

Fermaniuk, C., Fleurial, K. G., Wiley, E., & Landhäusser, S. M. (2021). Large seasonal fluctuations in whole-tree carbohydrate reserves: Is storage more dynamic in boreal ecosystems? *Annals of Botany*, 128(7), 943–957. <https://doi.org/10.1093/aob/mcab099>

Filazzola, A., Brown, C., Dettlaff, M. A., Batbaatar, A., Grenke, J., Bao, T., Peetoom Heida, I., & Cahill, J. F. (2020). The effects of livestock grazing on biodiversity are multi-trophic: a meta-analysis. *Ecology Letters*, 23, 8, 1298–1309. <https://doi.org/10.1111/ele.13527>

Fuentes-Amaro, S., Legaria, J., Ramírez-Herrera, C. (2019). Genetic structure of *Pinus cembroides* populations from central México. *Revista fitotecnia Meicana*, 42(1), 57–65. <https://doi.org/10.35196/rfm.2019.1.57>

Furze, M. E., Huggett, B. A., Aubrecht, D. M., Stolz, C. D., Carbone, M. S., & Richardson, A. D. (2019). Whole-tree nonstructural carbohydrate storage and seasonal dynamics in five temperate species. *New Phytologist*, 221(3), 1466–1477. <https://doi.org/10.1111/nph.15462>

Gao, L., Hill, P. W., Jones, D. L., Guo, Y., Gao, F., & Cui, X. (2020). Seasonality is more important than forest type in regulating the pool size and composition of soil soluble N in temperate forests. *Biogeochemistry*, 150(3), 279–295.

<https://doi.org/10.1007/s10533-020-00698-z>

Gérard, B., & Bréda, N. (2014). Radial distribution of carbohydrate reserves in the trunk of declining European beech trees (*Fagus sylvatica* L.). *Annals of Forest Science*, 71(6), 675–682. <https://doi.org/10.1007/s13595-012-0240-1>

Godfrey, J. M., Riggio, J., Orozco, J., Guzmán-Delgado, P., Chin, A. R. O., & Zwieniecki, M. A. (2020). Ray fractions and carbohydrate dynamics of tree species along a 2750 m elevation gradient indicate climate response, not spatial storage limitation. *New Phytologist*, 225(6), 2314–2330.

<https://doi.org/10.1111/nph.16361>

Gomez, L., Vercambre, G., & Jordan, M. O. (2020). Spatial-temporal management of nitrogen and carbon on the peach tree (*Prunus persicae* L. Batsch.). *Scientia Horticulturae*, 273, 109613. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2020.109613>

Gričar, J., Zavadlav, S., Jyske, T., Lavrič, M., Laakso, T., Hafner, P., Eler, K., & Vodnik, D. (2018). Effect of soil water availability on intra-annual xylem and phloem formation and non-structural carbohydrate pools in stem of *Quercus pubescens*. *Tree Physiology*, 39(2), 222–233. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpy101>

Haissig, B. & Dickson, R. (1982). Glucose measurement errors in enzymatic starch hydrolysates at high enzyme-glucose weight ratios. *Physiologia Plantarum*, 54(3): 244-248. DOI: 10.1111/j.1399-3054.1982.tb00254.x

Han, M., & Zhu, B. (2020). Changes in soil greenhouse gas fluxes by land use change from primary forest. *Global Change Biology*, 26(4), 2656–2667. <https://doi.org/10.1111/gcb.14993>

He, Y., Yu, M., Ding, G., & Zhang, F. (2023). Precipitation pattern changed the content of non-structural carbohydrates components in different organs of *Artemisia ordosica*. *BMC Plant Biology*, 23(1). <https://doi.org/10.1186/s12870-023-04512-4>

Hernandez, J. O., An, J. Y., Combalicer, M. S., Chun, J. P., Oh, S. K., & Park, B. B. (2021). Morpho-anatomical traits and soluble Sugar concentration largely explain the responses of three deciduous tree species to progressive water stress. *Frontiers in Plant Science*, 12. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.738301>

Herrera-Ramírez, D., Sierra, C. A., Römermann, C., Muhr, J., Trumbore, S., Silvério, D., Brando, P. M., & Hartmann, H. (2021). Starch and lipid storage strategies in tropical trees relate to growth and mortality. *New Phytologist*, 230(1), 139–154. <https://doi.org/10.1111/nph.17239>

Herrera-Soto, G., González-Cásares, M., Pompa-García, M., Camarero, J. J., & Solís-Moreno, R. (2018). Growth of *Pinus cembroides* Zucc. in response to hydroclimatic variability in four sites forming the species latitudinal and longitudinal distribution limits. *Forests*, 9(7), 440. <https://doi.org/10.3390/f9070440>

Ivanov, Y. V., Kartashov, A. V., Zlobin, I. E., Sarvin, B., Stavrianidi, A. N., & Kuznetsov, V. v. (2019). Water deficit-dependent changes in non-structural carbohydrate profiles, growth and mortality of pine and spruce seedlings in hydroculture. *Environmental and Experimental Botany*, 157, 151–160. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2018.10.016>

Khosa, J., Bellinazzo, F., Kamenetsky Goldstein, R., Macknight, R., & Immink, R. G. H. (2021). Phosphatidylethanolamine-binding proteins: The conductors of dual

reproduction in plants with vegetative storage organs. *Journal of Experimental Botany*, 72(8), 2845–2856. <https://doi.org/10.1093/jxb/erab064>

Klein, T., Vitasse, Y., & Hoch, G. (2016). Coordination between growth, phenology and carbon storage in three coexisting deciduous tree species in a temperate forest. *Tree Physiology*, 36(7), 847–855. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpw030>

Lezama-Ahumada, K., García-Suabita, W., & Meza-Elizalde, M. C. (2022). Degradación de bosques por pastoreo: un caso de estudio en el norte de la amazonia colombiana. *Investigación Agraria*, 24(2), 95–105. <https://doi.org/10.18004/investig.agrar.2022.diciembre.2402675>

Li, J., Bai, Y., & Alatalo, J. M. (2020). Impacts of rural tourism-driven land use change on ecosystems services provision in Erhai Lake Basin, China. *Ecosystem Services*, 42. <https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2020.101081>

Li, M., Wang, H., Zhao, X., Feng, W., Ding, G., & Quan, W. (2023). Effect of ectomycorrhizal fungi on the drought resistance of *Pinus massoniana* seedlings. *Journal of Fungi*, 9(4), 471. <https://doi.org/10.3390/jof9040471>

Lintunen, A., Paljakka, T., Jyske, T., Peltoniemi, M., Sterck, F., von Arx, G., Cochard, H., Copini, P., Caldeira, M. C., Delzon, S., Gebauer, R., Grönlund, L., Kiorapostolou, N., Lechthaler, S., Lobo-Do-Vale, R., Peters, R. L., Petit, G., Prendin, A. L., Salmon, Y. & Hölttä, T. (2016). Osmolality and non-structural carbohydrate composition in the secondary phloem of trees across a latitudinal gradient in Europe. *Frontiers in Plant Science*, 7, 726. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00726>

Liu, H., Shangguan, H., Zhou, M., Airebule, P., Zhao, P., He, W., Xiang, C., & Wu, X. (2019). Differentiated responses of nonstructural carbohydrate allocation to climatic dryness and drought events in the Inner Asian arid timberline. *Agricultural and Forest Meteorology*, 271, 355–361. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2019.03.008>

Liu, Q., Huang, Z., Wang, Z., Chen, Y., Wen, Z., Liu, B., & Tigabu, M. (2020). Responses of leaf morphology, NSCs contents and C:N:P stoichiometry of *Cunninghamia lanceolata* and *Schima superba* to shading. *BMC Plant Biology*, 20, 354, (1). <https://doi.org/10.1186/s12870-020-02556-4>

Luna-José, A. de L., Montalvo-Espinoza, L., Rendón-Aguilar, B. (2003). Los usos no leñosos de los encinos en México *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 72, 107-117. DOI:[10.17129/botsci.1671](https://doi.org/10.17129/botsci.1671)

Martínez, V., Siqueiros, M., Martínez, J., (2017). Species of genus *Quercus* (*Fagaceae*) in natural protected area of Sierra Fria, Aguascalientes, México. *Investigación y Ciencia*. 25(71): 12-18. <https://doi.org/10.33064/iycuaa201771336>

Martínez-Sánchez, J. N., Cuéllar-Rodríguez, L. G., Yerena Yamallel, J. I., Cavazos, M. T., & Gárate-Escamilla, H. A. (2023). Comparison of climatic databases in modeling the potential distribution of *Pinus cembroides* Zucc. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales*, 14(79), 135–158. <https://doi.org/10.29298/rmcf.v14i79.1350>

Martínez-Sancho, E., Gutiérrez, E., Valeriano, C., Ribas, M., Popkova, M. I., Shishov, V. v., & Dorado-Liñán, I. (2021). Intra-and inter-annual growth patterns of a mixed pine-oak forest under mediterranean climate. *Forests*, 12(12). <https://doi.org/10.3390/f12121746>

Maza-Villalobos, S., García-Ramírez, P., Endress, B. A., & Lopez-Toledo, L. (2022). Plant functional traits under cattle grazing and fallow age scenarios in a tropical dry forest of Northwestern Mexico. *Basic and Applied Ecology*, 64, 30–44. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2022.06.006>

Meza-Elizalde, M. C. y Armenteras, D. (2018). Uso del suelo y estructura de la vegetación en paisajes fragmentados en la amazonia, Colombia. *Colombia Forestal*, 21(2), 205-223. <https://doi.org/10.14483/2256201X.12330>

Michelot-Antalik, A., Granda, E., Fresneau, C., & Damesin, C. (2019). Evidence of a seasonal trade-off between growth and starch storage in declining beeches: Assessment through stem radial increment, non-structural carbohydrates and intra-ring $\delta^{13}C$. *Tree Physiology*, 39(5), 831–844. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpz008>

Moradi, M. J., Kiadaliri, H., Kafaky, S. B., & Bakhoda, H. (2021). Detection of high potential areas of Persian oak forests decline in Zagros, Iran, using topsis method. *Cerne*, 27(1). <https://doi.org/10.1590/01047760202127012640>

Noriega, J. A., Zapata-Prisco, C., García, H., Hernández, E., Hernández, J., Martínez, R., Santos-Santos, J. H., Pablo-Cea, J. D., & Calatayud, J. (2020). Does ecotourism impact biodiversity? An assessment using dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) as bioindicators in a tropical dry forest natural park. *Ecological Indicators*, 117, 106580. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.106580>

Öllerer, K., Varga, A., Kirby, K., Demeter, L., Biró, M., Bölöni, J., & Molnár, Z. (2019). Beyond the obvious impact of domestic livestock grazing on temperate forest vegetation – A global review. *Biological Conservation*, 237, 209–219. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.07.007>

Pan, S., Anees, S. A., Li, X., Yang, X., Duan, X., & Li, Z. (2023). Spatial and temporal patterns of non-structural carbohydrates in faxon fir (*Abies fargesii* var. *faxoniana*), Subalpine Mountains of Southwest China. *Forests*, 14(7). <https://doi.org/10.3390/f14071438>

Piper, F. I., Moreno-Meynard, P., & Fajardo, A. (2022). Nonstructural carbohydrates predict survival in saplings of temperate trees under carbon stress. *Functional Ecology*, 36(11), 2806–2818. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.14158>

Raihan, A., & Tuspekova, A. (2022). Dynamic impacts of economic growth, renewable energy use, urbanization, industrialization, tourism, agriculture, and forests on carbon emissions in Turkey. *Carbon Research*, 1(1), 20. <https://doi.org/10.1007/s44246-022-00019-z>

Roxas, A. A., Orozco, J., Guzmán-Delgado, P., & Zwieniecki, M. A. (2021). Spring phenology is affected by fall non-structural carbohydrate concentration and winter sugar redistribution in three Mediterranean nut tree species. *Tree Physiology*, 41(8), 1425–1438. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpab014>

Rivera, M., Polanía, J., Ricaurte, J., Borrero, G., Beebe, S., & Rao, I. (2019). Soil compaction induced changes in morpho-physiological characteristics of common bean. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, 19(1), 217–227. <https://doi.org/10.1007/s42729-019-0007-y>

Rzedowski, J. (1978). *Vegetación de Mexico*. Ed. Limusa, México, D. F., México. 432 p.

Sáenz-Ceja, J. E., Arenas-Navarro, M., & Torres-Miranda, A. (2022). Prioritizing conservation areas and vulnerability analyses of the genus *Pinus* L. (*Pinaceae*) in Mexico. *Journal for Nature Conservation*, 67, 126171. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2022.126171>

Sabás-Rosales, J. L., Sosa-Ramírez, J., & Luna-Ruiz, J. D. J. (2015). Diversidad, distribución y caracterización básica del hábitat de los encinos (*Quercus: Fagaceae*) del estado de San Luis Potosí, México. *Botanical Sciences*, 93(4), 881–897. <https://doi.org/10.17129/botsci.205>

Sabatini, F. M., Bluhm, H., Kun, Z., Aksenov, D., Atauri, J. A., Buchwald, E., Burrascano, S., Cateau, E., Diku, A., Duarte, I. M., Fernández López, Á. B., Garbarino, M., Grigoriadis, N., Horváth, F., Keren, S., Kitenberga, M., Kiš, A., Kraut, A., Ibisch, P. L., ... Kuemmerle, T. (2021). European primary forest database v2.0. *Scientific Data*, 8, 220(1). <https://doi.org/10.1038/s41597-021-00988-7>

Sperling, O., Kamai, T., Tixier, A., Davidson, A., Jarvis-Shean, K., Raveh, E., DeJong, T. M., & Zwieniecki, M. A. (2019). Predicting bloom dates by temperature mediated kinetics of carbohydrate metabolism in deciduous trees. *Agricultural and Forest Meteorology*, 276–277. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2019.107643>

Stirbet, A., Lazár, D., Guo, Y., & Govindjee, G. (2020). Photosynthesis: Basics, history and modelling. *Annals of Botany*, 126, 4, 511–537. <https://doi.org/10.1093/aob/mcz171>

Tellez, O., Mattana, E., Diazgranados, M., Kühn, N., Castillo-Lorenzo, E., Lira, R., Montes-Leyva, L., Rodriguez, I., Ortiz, C. M. F., Way, M., Dávila, P., & Ulian, T. (2020). Native trees of Mexico: Diversity, distribution, uses and conservation. *PeerJ*, 8:e9898. <https://doi.org/10.7717/peerj.9898>

USDA, Agricultural Research Service, National Plant Germplasm System. 2024. Germplasm Resources Information Network (GRIN Taxonomy). National Germplasm Resources Laboratory, Beltsville, Maryland. [URL:https://npgsweb.arsgrin.gov/gringlobal/taxon/taxonomydetail?id=454417](https://npgsweb.arsgrin.gov/gringlobal/taxon/taxonomydetail?id=454417).

Accessed 6 February 2024.

Valenzuela-Nuñez, L. M., Gérant, D., Maillard, P., Bréda, N., Cervantes, G. G., y Cohen, S. I. (2011). Evidence for a 26kDa vegetative storage protein in the stem sapwood of mature pedunculate oak. *Interciencia*, 36(2), 142–147.

Valenzuela-Núñez, L. M., Maillard, P., González-Barríos, J. L., & González-Cervantes, G. (2014). Carbohydrate balance in different plant compartments of oak (*Quercus petraea*) and beech (*Fagus sylvatica*) subjected to defoliation and shade. *Revista Chapingo Serie Zonas Áridas*, XIII(1), 33–38.

<https://doi.org/10.5154/r.rchsza.2012.06.027>

Van Handel, E. (1968). Direct microdetermination of sucrose. *analytical Biochemistry*, 22: 280-283. [https://doi.org/10.1016/0003-2697\(68\)90317-5](https://doi.org/10.1016/0003-2697(68)90317-5)

Varga, A., Demeter, L., Ulicsni, V., Öllerer, K., Biró, M., Babai, D., & Molnár, Z. (2020). Prohibited, but still present: Local and traditional knowledge about the practice and impact of forest grazing by domestic livestock in Hungary. *Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine*, 16(1), 51. <https://doi.org/10.1186/s13002-020-00397-x>

Wang, T., Wei, H., Ma, W., Zhou, C., Chen, H., Li, R., & Li, S. (2019). Response of *Taxodium distichum* to winter submergence in the water-level-fluctuating zone of the Three Gorges Reservoir region. *Journal of Freshwater Ecology*, 34(1), 1–17. <https://doi.org/10.1080/02705060.2018.1470041>

Warburg, O. & Uyesugi, T. (1928). Über die Blackmansche reaction. O. Warburg (Ed.), *Über die Katalytischen Wirkungen der Lebendigen Substanz: Arbeiten aus dem Kaiser Wilhelm-Institut für Biologie Berlin-Dahlem*, 470-476. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-642-47774-4_30

Wehenkel, C., Mariscal-Lucero, S. del R., Jaramillo-Correa, J. P., López-Sánchez, C. A., Vargas-Hernández, J. J., & Sáenz-Romero, C. (2017). Genetic diversity and conservation of mexican forest trees, 37–67. https://doi.org/10.1007/978-3-319-66426-2_2

Zhang, G., Mao, Z., Maillard, P., Brancheriau, L., Gérard, B., Engel, J., Fortunel, C., Heuret, P., Maeght, J. L., Martínez-Vilalta, J., & Stokes, A. (2023). Functional trade-

offs are driven by coordinated changes among cell types in the wood of angiosperm trees from different climates. *New Phytologist*, 240(3), 1162–1176. <https://doi.org/10.1111/nph.19132>

Zhang, P., Zhou, X., Fu, Y., Shao, J., Zhou, L., Li, S., Zhou, G., Hu, Z., Hu, J., Bai, S. H., & McDowell, N. G. (2020). Differential effects of drought on nonstructural carbohydrate storage in seedlings and mature trees of four species in a subtropical forest. *Forest Ecology and Management*, 469. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118159>

Zhu, Y., Delbianco, M., & Seeberger, P. H. (2021). Automated assembly of starch and glycogen polysaccharides. *Journal of the American Chemical Society*, 143(26), 9758–9768. <https://doi.org/10.1021/jacs.1c02188>