



COLEGIO DE POSTGRADUADOS

INSTITUCIÓN DE ENSEÑANZA E INVESTIGACIÓN EN CIENCIAS AGRÍCOLAS

CAMPUS MONTECILLO

POSTGRADO FORESTAL

**Evaluación de la regeneración natural en rodales
mezclados de pinos en San Pedro el Alto,
Zimatlán, Oaxaca**

JOSÉ CRISTÓBAL LEYVA LÓPEZ

TESIS

**PRESENTADA COMO REQUISITO PARCIAL
PARA OBTENER EL GRADO DE:**

DOCTOR EN CIENCIAS

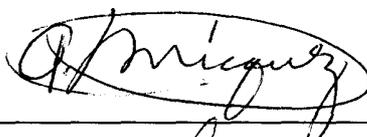
**MONTECILLO, TEXCOCO, ESTADO DE MÉXICO
2010**

La presente tesis titulada: “Evaluación de la regeneración natural en rodales mezclados de pinos en San Pedro el Alto, Zimatlán, Oaxaca”, realizada por: José Cristóbal Leyva López, bajo la dirección del Consejo Particular indicado, ha sido aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

**DOCTOR EN CIENCIAS
FORESTAL**

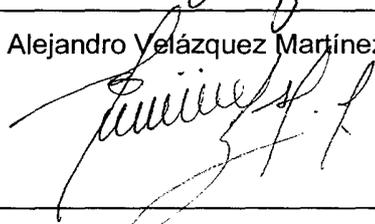
CONSEJO PARTICULAR

CONSEJERO Y DIRECTOR
DE TESIS:



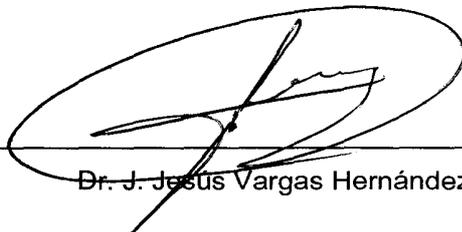
Dr. Alejandro Velázquez Martínez

ASESOR:



Dr. Gregorio Ángeles Pérez

ASESOR:



Dr. J. Jesús Vargas Hernández

ASESOR:



Dr. Antonio Trinidad Santos

ASESOR:



Dr. Fernando Carrillo Anzures

Montecillo, Texcoco, Estado de México, Junio de 2010.

DEDICATORIA

A mis padres: Ignacio Leyva Haro (1929-1984) y Juanita López Luévanos (1932-2005).

A mis hijos: Dyda Berenice y José Ignacio. A mi esposa Marina.

A mis hermanos: Gloria. Lucha, Chuya (1956-2008), Cande (1955-1965), Gonzalo (1972), Gerardo, Ignacio, Tey, Alfredo, Toño, Chelo y Martha.

A mis cuñados: José Luis, Joel, Eduardo (1951-1996), Alicia, Enedina, Pancho T. y Pancho M., Miguel, Paty y Conchis.

A mis sobrinos: Lupita y Jessy (Citlali); Flor (Ale y Casandra), Walo (Diego), Pepe y Many; Cande, Chuy y César ; Cora (Ethan y Aldo), Lalo y Kika (Armando, Kevin y Alan); Paco, David y Rocío; Ixchel (Camila); Mony, Pao y Paco; Fer, Vivy y Angie; y Lupita.

Al tío Raul y Tía Margarita y a todos los tíos y tías López gringos.

A Doña Meche (1945-2003) y don Rafa; Lico y Teresa (Anabel, Meche, Andrea y Miguel; Magda, Toño y Akemi; y Miguel); Felipe; Elvira y Rafael (Carmen y Rafa): Hugo y Lilitiana (Huguíto y Viviana).

AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Ciencia y tecnología (CONACYT) por el apoyo económico para realizar mis estudios doctorales.

A la Dirección General de Educación Tecnológica Agropecuaria (DGETA) por el apoyo brindado para mi superación profesional.

Al Programa Forestal del Colegio de Postgraduados, por la oportunidad de realizar mis estudios.

Al Instituto Tecnológico Agropecuario de Oaxaca No. 23 (hoy ITVO), mi centro de trabajo y que ha sido el lugar de mi crecimiento como persona.

Al Dr. Alejandro Velázquez Martínez, por su valiosa orientación y su gran paciencia para con mi persona.

Al Dr. Miguel Ángel Musálem Santiago (QEPD), por su gran disposición y valiosos consejos.

Al Dr. J. Jesús Vargas Hernández, por sus siempre atinadas asesorías.

Al Dr. Gregorio Ángeles Pérez, por su siempre oportuna ayuda.

Al Dr. Antonio Trinidad Santos, por su gran sabiduría.

Al Dr. Fernando Carrillo Anzures, por su confianza y amistad.

A las Autoridades Comunes de San Pedro el Alto Zimatlán, Oaxaca y al Ing. Raul M. Hernández Cortés, director Técnico.

A todos los profesores del Programa Forestal, en especial a los Drs. Víctor M. Cetina Alcalá, Juan Ignacio Valdez Hernández y Hugo Ramírez Maldonado.

A mis compañeros y amigos Drs. Gustavo E. Rojo Martínez, Rosa Martínez Ruiz, José J. Mateo Sánchez, Alfonso de la Fuente Escobedo y Tomás Martínez Trinidad por su gran amistad.

A todas las personas que de una u otra manera contribuyeron para la culminación de este trabajo.

CONTENIDO

	Página
ÍNDICE DE CUADROS.....	iii
RESUMEN.....	v
ABSTRACT.....	vi
1. INTRODUCCIÓN.....	1
1.1. Objetivo general.....	3
1.2. Hipótesis.....	3
2. REVISIÓN DE LITERATURA.....	5
2.1. Método de Regeneración o Repoblación.....	5
2.2. Disturbios y Sucesión.....	7
2.3. Mecanismos de regeneración.....	8
2.4. Espacio de crecimiento.....	10
2.5. Suelo forestal.....	12
2.6. Diversidad.....	23
3. MATERIALES Y MÉTODOS.....	31
3.1. Descripción general del área de estudio.....	31
3.2. Metodología.....	34
4. RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	42
4.1. Composición, valor de importancia, diversidad y similitud florística de las especies presentes en la regeneración natural de rodales intervenidos y en el arbolado de rodales adyacentes.....	42
4.1.1. Composición de especies en la regeneración natural de rodales intervenidos y en el arbolado de los rodales adyacentes.....	42
4.1.2. Valor de importancia de las especies en la regeneración natural de los rodales intervenidos y en los rodales adyacentes.....	45
4.1.3. Diversidad de especies en la regeneración natural de los rodales intervenidos y en los rodales adyacentes.....	48
4.1.4. Implicaciones de la diversidad.....	52
4.2. Relaciones funcionales de la regeneración natural de pinos, hojosas y arbustos.....	54
4.2.1. Condiciones creadas por el aprovechamiento.....	54
4.2.2. Relaciones funcionales de la regeneración de pinos, hojosas y arbustos en función de las condiciones del aprovechamiento.....	58
4.2.3. Relaciones funcionales de la regeneración de pinos, hojosas y arbustos en función de las condiciones edáficas y fisiográficas.....	65

4.2.4. Implicaciones de las relaciones funcionales.....	72
5. CONCLUSIONES.....	77
6. LITERATURA CITADA.....	78

ÍNDICE DE CUADROS

Página

Cuadro 1. Stocks globales de CO ₂ a nivel mundial.....	21
Cuadro 2. Principales características de los rodales estudiados en los bosques de la comunidad de San Pedro el Alto, Zimatlán, Oaxaca.....	34
Cuadro 3. Variables asociadas con la regeneración natural, características del aprovechamiento y características edáficas y fisiográficas incluidas en el análisis de regresión.....	40
Cuadro 4. Composición de especies y densidad de la regeneración natural (individuos con altura > de 30 cm) de los rodales tratados y de los rodales adyacentes (individuos con dap >5 cm) de los bosques de San Pedro el Alto, Zimatlán, Oax.....	43
Cuadro 5. Valor de Importancia de las especies de la regeneración natural de pinos y hojosas de los rodales intervenidos en los bosques de la comunidad de San Pedro el Alto, Zimatlán, Oax.	46
Cuadro 6. Valor de importancia de las especies de árboles de los rodales adyacentes en los bosques de la comunidad de San Pedro el Alto, Zimatlán, Oax.	47
Cuadro 7. Índices de diversidad de especies en la regeneración de los rodales intervenidos y en los rodales adyacentes en los bosques de la comunidad de San Pedro el Alto, Zimatlán, Oax.....	48
Cuadro 8. Comparaciones de índices de diversidad de especies en la regeneración natural de rodales intervenidos y en sus rodales adyacentes, en los bosques de la comunidad de San Pedro el Alto, Zimatlán, Oax.....	50
Cuadro 9. Comparaciones de índices de similitud de especies en la regeneración natural de los rodales intervenidos y en sus rodales adyacentes, en los bosques de la comunidad de San Pedro el Alto, Zimatlán, Oax.....	50
Cuadro 10. Comparaciones de índices de diversidad de especies en la regeneración natural de rodales intervenidos con respecto a la de sus rodales adyacentes, en los bosques de la comunidad de San Pedro el Alto, Zimatlán, Oaxaca.....	51
Cuadro 11. Comparaciones de índices de similitud de las especies en la regeneración natural de rodales intervenidos con respecto a la de sus rodales adyacentes, en los bosques de la comunidad de San Pedro el Alto, Zimatlán, Oaxaca.....	51
Cuadro 12. Características de los tocones, arboles padre, superficie y año de aprovechamiento (corta de regeneración) de los rodales. de los rodales intervenidos en San Pedro el Alto, Zimatlán, Oax.....	55

Cuadro 13. Características edáficas y fisiográficas y determinaciones físicas y químicas del mantillo y horizonte A en los rodales intervenidos en San Pedro el Alto, Zimatlán, Oax.....57

Cuadro 14. Composición de especies y densidad de la regeneración de pinos y hojosas y arbustos en los rodales intervenidos en San Pedro el Alto, Zimatlán, Oax.....58

Cuadro 15. Ecuaciones obtenidas y estadísticos básicos del análisis de regresión de las características de la regeneración natural en función de las condiciones del aprovechamiento60

Cuadro 16. Ecuaciones obtenidas y estadísticos básicos del análisis de regresión de las características de la regeneración natural en función de las condiciones edáficas y fisiográficas.....68

Evaluación de la regeneración natural en rodales mezclados de pinos
en San Pedro el alto, Zimatlán, Oaxaca.
José Cristóbal Leyva López, Dr.
Colegio de Postgraduados, 2010

RESUMEN

El presente trabajo fue realizado en la comunidad de San Pedro el Alto, Zimatlán, Oaxaca. Se evaluaron 3 rodales intervenidos con cortas de regeneración de árboles padres en el periodo 1989-95. Los rodales fueron divididos con base a pendiente, exposición y topografía, resultando en 11 condiciones homogéneas. En el centro de cada sitio se estableció un sitio circular de 10 m de radio (314.16 m²), en el que se ubicaron 4 parcelas de 78.54 m² donde se evaluó la regeneración mayor de 30 cm de altura de especies de pino, hojosas y arbustos. Se registraron características edáficas y fisiográficas en los sitios de muestreo, se tomaron muestras del mantillo y del horizonte A, y se determinaron características físicas y químicas en laboratorio. Se registraron las variables dasométricas de los árboles padres y tocones que quedaron después del aprovechamiento. En forma adicional se establecieron sitios y parcelas en rodales adyacentes a los intervenidos, tomando datos dasométricos del arbolado presente. La información fue concentrada y analizada considerando la hectárea como unidad de superficie. Se determinó el valor de importancia de las especies de los rodales intervenidos y de los adyacentes, la diversidad de especies por rodal y la similitud entre rodales. Se realizó selección de variables (Stepwise), considerando la relación entre las características de la regeneración, las características del aprovechamiento y características edáficas y fisiográficas. Posteriormente se corrieron modelos de regresión múltiple para establecer la relación entre las variables seleccionadas en el procedimiento Stepwise. La regeneración y el arbolado contiene una mezcla de especies de pinos y hojosas, siendo las especies de pinos las que presentan mayores valores de importancia. La diversidad de la regeneración de los rodales es diferente estadísticamente, solamente el rodal 13 y su adyacente no son diferentes y obtuvieron el mayor valor de similitud. Las relaciones funcionales en algunos casos son claras y en otras no, cuando se trata de explicar la densidad y composición de la regeneración.

Palabras clave: regeneración natural, rodales mezclados, valor de importancia, diversidad, similitud, relaciones funcionales.

Natural regeneration evaluation in mixed pine stands
in San Pedro el Alto, Zimatlán, Oaxaca
José Cristóbal Leyva López, Dr.
Colegio de Postgraduados, 2010

ABSTRACT

In San Pedro el Alto, Zimatlán, Oaxaca it was evaluated three managed stands under the seed tree silvicultural system during 1989-1995. The stands were classified considering slope, aspect, and topography, resulting in 11 homogeneous units. A 10 m in ratio circular site (314.16 m²) was established in each unit, and within each unit were established four 78.54 m² plots where was evaluated the natural regeneration above 30 cm height of pine, hardwoods and shrubs. In each sampling site it also were registered edaphic and physiographic characteristics. Soil samples from litter and A horizon were taken to determine physical and chemical properties in the laboratory. Seed trees and stumps were measured in height and diameter. Additionally, plots were established beside the stands under silvicultural management in order to measure the trees within these plots. The information was analyzed in Ha basis. It was determined the importance value of all species within stands under management and without management and also species diversity by stand and similarity among stands. Stepwise procedure was applied considering the relationship among the different variables. It also was applied multiple regression procedure with the selected variables. The results showed that in both areas there is a species mix where pine seedlings have greater importance values. Natural regeneration diversity was statistically different but in one stand it was found greater similarity value. There is no single explanation in the functional relationships related to both density and composition of the natural regeneration.

Keywords: natural regeneration, mixed stands, importance value, diversity, similarity, functional relationship.

1. INTRODUCCIÓN

En la actualidad, los bosques de México han recibido de una u otra manera tratamientos silvícolas tendientes más que todo a la producción de madera. Entre los tratamientos aplicados destacan por su importancia las cortas de regeneración, ya que por medio de ellas el bosque logra su continuidad.

Un método de regeneración o repoblación es un procedimiento por el cual se establece o renueva un rodal (Hawley y Smith, 1972; Nyland, 1996; Smith *et al.*, 1997). Todos los procedimientos silviculturales son en algún grado, simulación de los procesos naturales en que los rodales inician, se desarrollan y, se reemplazan, gradual o repentinamente (Smith *et al.*, 1997).

La regeneración natural de los bosques depende de un gran número de factores que interaccionan con la densidad del arbolado presente en el rodal (Musálem *et al.*, 1991). En rodales mezclados, el establecimiento de la regeneración es aún más compleja y difícilmente predecible (Smith *et al.*, 1997).

Durante el aprovechamiento de un rodal se crean situaciones ambientales que dependen en gran parte de factores que no son modificables como la pendiente, la exposición, la elevación, la latitud, el clima y el suelo. La influencia de estos factores, sin embargo, se puede aminorar en cierto modo a través de los tratamientos silvícolas (Daniel *et al.*, 1982). Por otro lado, el grado en que la composición de las masas puede controlarse por una corta de regeneración adecuada depende de los factores ecológicos que afectan al establecimiento de la regeneración y de la intensidad de la intervención silvícola (Hawley y Smith, 1972).

La mezcla de especies en una etapa sucesional temprana depende de varios factores, incluyendo el banco de semillas de las especies, el tipo e intensidad del disturbio, la época del disturbio, y otros factores bióticos y abióticos. Los primeros tres factores determinan la mezcla de especies que está disponible para la colonización,

mientras que los dos últimos determinan cuáles de ellas sobrevivirán y se establecerán (Perry, 1994).

En la actualidad, la conservación de la biodiversidad está integrada al manejo forestal (Eycott *et al.*, 2006). La diversidad (o biodiversidad) es considerada como un atributo de la estructura de la comunidad, en términos de riqueza de especies e índices derivados de la información (Decocq *et al.*, 2004). No obstante, Fujimori (2001), menciona que los métodos silviculturales tradicionales no pueden asegurar el mantenimiento de la biodiversidad, pero aclara que algunos métodos pueden ayudar a conservarla.

Teniendo presente que la regeneración natural de los ecosistemas forestales es un proceso que depende de muchos factores, surge la siguiente pregunta: ¿Qué factores intervienen para lograr una regeneración exitosa en cuanto a cantidad de individuos y de especies en los bosques de San Pedro el Alto, Zimatlán, Oaxaca?

San Pedro el Alto, Zimatlán, Oaxaca, es una comunidad que desde 1984 se hizo cargo del aprovechamiento forestal; esto es, dos años después de que terminó la concesión de sus bosques por parte de la Compañía Forestal de Oaxaca, S. de R.L. (UCEFO-UCODEFO No. 6, 1990). A partir de entonces, la comunidad empezó a trabajar creando una empresa comunal forestal que ya comienza a manejar y aprovechar de modo redituable sus recursos forestales (Challenger, 1998).

La comunidad se encuentra dentro de un área con bosques templados con aprovechamiento forestal importante, donde sobresalen la gran diversidad de coníferas y encinos, destacando San Pedro el Alto por realizar actividades de conservación al realizar un manejo sustentable de los bosques (Arriaga *et al.*, 2000).

Durante el proceso, la comunidad ha tenido intensa participación, interviniendo en las actividades implementadas y buscando la consolidación de sus servicios técnicos

comunitarios, por lo que han enfrentado el reto de aplicar las técnicas silvícolas y de manejo, necesarias para un mejor aprovechamiento de sus bosques.

Dado lo anterior se presentó la oportunidad de analizar la regeneración presente en rodales mezclados de pinos y hojosas, intervenidos durante el periodo 1989-1995, y conocer parte de la dinámica de la repoblación y proporcionar al técnico responsable herramientas con las que pueda tomar futuras decisiones, por lo que se plantearon los objetivos e hipótesis siguientes:

1.1. Objetivo general

Evaluar la regeneración natural establecida, en cuanto a densidad y composición de especies, en áreas tratadas con cortas de regeneración de arboles padre, así como determinar la relación existente entre la regeneración con las características edáficas, fisiográficas y características del aprovechamiento.

1.1.1. Objetivos específicos

- Determinar la composición, diversidad, similitud florística y valor de importancia de las especies presentes en la regeneración natural en rodales tratados a través del Método de Árboles Padre en comparación con rodales no intervenidos.

- Analizar la influencia de las características del aprovechamiento y de las características edáficas y fisiográficas en la densidad y composición de especies de la regeneración en áreas tratadas con Arboles Padre.

1.2. Hipótesis

- La composición, diversidad, similitud florística y valor de importancia de las especies arbóreas de la regeneración natural de áreas tratadas con árboles padre está relacionada con las especies arbóreas de rodales adyacentes no intervenidos.

- En la composición y la densidad de especies de la regeneración natural intervienen características del aprovechamiento (características dasométricas de los árboles padre, de los tocones, de la superficie del rodal y de los años transcurridos después de la corta) y características edáficas y fisiográficas de los rodales tratados con árboles padre.

2. REVISIÓN DE LITERATURA

2.1 Método de Regeneración o Repoblación

Un método de regeneración se define como un procedimiento ordenado mediante el cual se renueva o establece una masa arbolada, ya sea natural o artificialmente. Este proceso se lleva a cabo durante el período de regeneración, que empieza después de cortar la masa, al final de cada turno. Los diversos métodos existentes suponen la corta de árboles que han alcanzado su madurez, complementada cuando es necesario, por tratamientos especiales del suelo o de la vegetación con el fin de crear o mantener condiciones favorables para el establecimiento del nuevo rodal (Hawley y Smith, 1972).

El término regeneración es intercambiado con reproducción. Cualquiera de los dos puede denotar el proceso de reemplazar una comunidad de árboles con una nueva. Regeneración y reproducción pueden también aplicarse a las plántulas que resultan de un método de reproducción (Nyland, 1996).

Cada método de regeneración define las características del nuevo rodal, de tal forma que algunos forman masas coetáneas, mientras que otros producen masas incoetáneas con grados diversos de irregularidad (Hawley y Smith, 1972).

El grado en que la composición de las masas puede ser controlada por una corta de regeneración depende de diversos factores ecológicos que afectan al establecimiento de ésta y al grado de intensidad de la intervención silvícola. Por lo general, el número de especies tiende a ser mayor en sitios buenos, mientras que la composición de la masa es más difícil de controlar en sitios pobres, a los que solo están adaptadas unas pocas especies. Bajo una práctica de silvicultura intensiva, se pueden crear masas con una composición y distribución deseada, a través de una corta total con plantación, con la aplicación de tratamientos complementarios que permitan eliminar la vegetación indeseable (Hawley y Smith, 1972).

Las condiciones microambientales que se crean durante la corta de un rodal, dependen en gran parte de factores que no son modificables, como son la pendiente, la exposición, la elevación, la latitud, el clima y el suelo. La influencia de estos factores, sin embargo, se puede aminorar en cierta medida a través de los tratamientos silvícolas. En el tratamiento de los rodales es necesario que el silvicultor sea capaz de reconocer que existen cuatro situaciones especiales que pueden influir notablemente sobre la supervivencia y desarrollo de la regeneración: las áreas abiertas, las áreas cerradas, los límites orientados hacia el sur de los rodales y los límites orientados hacia el norte de los rodales (Daniel *et al.*, 1982).

El desarrollo de las plántulas, desde su germinación hasta su establecimiento, es el período más crítico del proceso de regeneración de un bosque; la mayor proporción de la mortalidad ocurre durante este lapso y en consecuencia, si se quiere aumentar el éxito de la regeneración, deben comprenderse las características básicas del crecimiento de las plántulas. Todas las plantas tienen que pasar por este período, pero en el caso de las herbáceas y de algunas especies latifoliadas, este es muy corto. En el caso de las coníferas es relativamente largo, por lo que los índices de mortalidad son superiores.

No es fácil determinar en que momento puede considerarse que un rodal ha quedado establecido. La sola presencia de la especie deseada no significa que el rodal tendrá un rápido desarrollo para cumplir con los objetivos del manejo forestal; por otro lado, no es posible hacer la evaluación de la regeneración o establecer una comparación entre los métodos alternativos de regeneración, sino hasta que el bosque quede totalmente establecido y su crecimiento sea diferencial. Por lo anterior, la definición del término "regeneración establecida" es subjetiva y varía según la especie, el terreno, el potencial de dominancia de las especies competidoras y los objetivos del manejo silvícola.

Existen características del rodal que pueden contribuir a la evaluación del éxito de la regeneración; entre ellas, que el rodal cuente con una población adecuada en términos de densidad y distribución adecuada dentro del área.

Los estándares de población o el análisis del éxito de la regeneración se fijan por lo general después de una o dos temporadas de crecimiento posterior a la corta de regeneración; sin embargo, debido al efecto potencial de la competencia entre los árboles, las malezas y las plagas y enfermedades, es preferible definir los estándares de éxito en término de variables como la altura (que puede ser la altura del pecho ó 1.3 m, por ejemplo) o la altura del nuevo bosque respecto a las condiciones de competencia con las malezas (Daniel *et al.*, 1982).

El éxito de la regeneración depende de una fuente de semillas viables, un terreno preparado adecuadamente y un ambiente compatible con la germinación y el establecimiento de las plántulas (Roe *et al.*, 1970; Daniel *et al.*, 1982). Si no ocurre la coincidencia de todos los factores en niveles adecuados, el resultado puede ser una población inaceptablemente baja; la situación inversa, es decir, un área sobrepoblada, constituye también un problema debido a que requiere de aclareos precomerciales si se quieren evitar pérdidas de crecimiento debidas a la competencia excesiva.

2.2 Disturbios y Sucesión

Los disturbios son eventos discretos que alteran la estructura del rodal y/o cambian la disponibilidad de recursos o el ambiente físico (Pickett y White, 1985; Oliver y Larson, 1990). El papel de éstos, en la determinación de la estructura del bosque y composición de especies ha sido ampliamente estudiado; sin embargo, su importancia ha sido minimizada (Oliver y Larson, 1990). Estos últimos autores distinguen cuatro etapas que siguen los rodales después de un disturbio: Etapa de iniciación del rodal, etapa de exclusión de brinzales, etapa de reiniciación del sotobosque y etapa de crecimiento; mientras que Smith *et al.* (1997) reconocen etapas análogas llamándolas organización, agregación y estado estable.

Kozlowski *et al.* (1991) presentan una revisión sobre diversos autores que tratan de explicar los cambios sucesionales después de un disturbio en los rodales, incluyendo a los siguientes: Connell y Slatyer (1977) describen tres modelos, facilitación, tolerancia e inhibición; Whittaker y Levin (1977) describen cuatro tipos de sucesión, de reemplazo, directa, cíclica y de mosaico; por último Noble y Slatyer (1980) proponen las etapas, juvenil, madurez, de propágulos y extinción.

En relación a la propuesta de Connell y Slatyer (1977), Perry (1994) menciona que los patrones de establecimiento de especies y cambios de dominancia durante la sucesión probables son una mezcla compleja de sus tres modelos propuestos.

2.3 Mecanismos de regeneración

Los mecanismos de regeneración varían entre especies y variedades dentro de especies (Oliver y Larson, 1990), y el vigor del crecimiento de plantas varía en cada uno de estos mecanismos, reconociendo básicamente como mecanismos de regeneración, la originada por semillas, la regeneración avanzada, los acodos, los brotes de raíz, los brotes del tocón, los rizomas, la semilla almacenadas en el piso forestal y las semillas dispersadas por el viento. Todas ellas presentan ventaja competitiva dependiendo de la severidad del disturbio.

En muchos casos de sucesión forestal, los individuos maduros de una especie tienden a ser reemplazados por especies diferentes. En el caso especial de la regeneración de un bosque maduro compuesto de especies sucesionales tardías, este reemplazo es mínimo y las mismas especies, al menos en promedio, están representadas en aproximadamente la misma proporción después de cada ciclo de regeneración (Runkle, 1981; Oliver y Larson, 1996; Carrillo, 1998).

Richards (1981) menciona que cuando los árboles mueren, estos son reemplazados por otros de la misma o de diferentes especies, y la composición florística en un área pequeña puede variar con el curso de años, mientras que la

composición promedio sobre un área grande permanece igual.

La mezcla de especies que se presenta en una etapa sucesional temprana o pionera, depende de varios factores incluyendo: (a) el banco de semillas, (b) el tipo y severidad del disturbio, (c) oportunidad del disturbio, (d) el medio ambiente abiótico y (e) el medio ambiente biótico. Los primeros tres factores determinan la mezcla de especies que están colonizando, mientras que los dos últimos factores (medio ambiente biótico y abiótico), determinan cual de las especies actuales disponibles sobrevivirán y llegarán a establecerse (Perry, 1994).

También hay que considerar a la regeneración anticipada o avanzada, que representa a las plántulas presentes en un área recientemente cortada que ya estaban establecidas bajo el dosel forestal previo a la cosecha (Young, 1991).

Los árboles no están distribuidos aleatoriamente a través del bosque. Estos se desarrollan en ciertos tipos de suelos, en zonas climáticas específicas, en una amplia zona geográfica, en épocas predecibles siguiendo un disturbio, en capas particulares en el dosel forestal y en cierta proximidad a otras especies (Oliver y Larson, 1990).

Las especies que ocupan un sitio dado no son necesariamente las mejor adaptadas para competir y crecer en éste, sino las mejor adaptadas a los recursos del sitio. La ocupación del sitio por mejores competidores, a menudo da como resultado, cambios sustanciales en la sucesión forestal (Spurr y Barnes, 1980).

Oliver y Larson (1990) hacen referencia a que la mayoría de las especies no se encuentran donde pueden crecer mejor, sino porque pueden competir exitosamente, refiriéndose a organismos resilientes, a aquellos que evolucionan para sobrevivir en una variedad de condiciones ambientales, en cambio algunas especies son menos versátiles y pueden sobrevivir solo bajo condiciones totalmente limitadas.

Ross *et al.* (1986) encontraron que la regeneración exitosa de encinos depende de brotes de yemas en la base de los tallos cortados (brotes de tocón) y de tallos que están presentes en el sotobosque del rodal original (regeneración avanzada).

Los pinos pueden presentar la desventaja, ante las hojosas, de no regenerarse vegetativamente, sin embargo, algunas especies tienen la ventaja de presentar una etapa en estado cespitoso. En este sentido, Oliver y Larson (1990) establecen que la regeneración avanzada puede ser clasificada en: coníferas tolerantes, pinos con estado cespitoso, y hojosas. Los *Pinus montezumae*, *michoacana*, *engelmannii* y algunas variedades de *pseudostrobus*, exhiben un estado cespitoso inusual. Estas especies están adaptadas a sobrevivir sequías en suelos sujetos a frecuentes incendios superficiales.

Smith *et al.* (1997) establecen que los métodos de regeneración no controlan la regeneración de las especies; sin embargo, si proveen cierta información de su origen; es decir, si proviene de semilla, regeneración avanzada o brotes.

Las especies indeseables o individuos inferiores de otras especies deseables aparecen en casi cualquier bosque. Por lo anterior, un objetivo de la silvicultura es restringir la composición de los rodales a aquellas más convenientes desde el punto de vista económico y biológico. La composición de especies es controlada a través de la regulación de la clase y grado de disturbio durante el periodo cuando los nuevos rodales son establecidos. En esta forma las condiciones ambientales pueden ser ajustadas para favorecer vegetación deseable y excluir especies indeseables.

2.4 Espacio de crecimiento

El espacio de crecimiento se refiere al área ocupada por cada árbol y se expresa mediante la distancia que existe entre los individuos de un rodal (Daniel *et al.*, 1982), mientras que Oliver y Larson (1990) indican que el espacio de crecimiento es la suma de factores necesarios para el crecimiento de los árboles.

Cada árbol en un bosque utiliza los factores de crecimiento (luz, agua, nutrimentos, temperatura, oxígeno, dióxido de carbono y otros) hasta que su crecimiento llega a ser limitado por la no disponibilidad de uno o más factores. Cualquier factor puede limitar el crecimiento a causa de no estar presente en el área, o puede ser tomado por otra planta o su disponibilidad es tal que está esencialmente ausente. Cuando los factores limitantes llegan a estar disponibles, el crecimiento proseguirá hasta que otro factor llegue a ser limitado, en una forma similar al concepto de la Ley del Mínimo de Liebig (Taylor, 1934; Odum, 1971; citados por Oliver y Larson, 1990). La disponibilidad de un factor puede también influenciar la eficiencia con la cual un árbol puede usar otro factor- La ley de la compensación (Assmann, 1970; citado por Oliver y Larson, 1990).

Los factores limitantes varían entre sitio, horas del día, año, e inclusive, dentro del mismo sitio. La carencia de un factor puede impedir a una planta adquirir a otro. Por ejemplo, la falta de luz solar en el sotobosque puede reducir el crecimiento de las plantas de este estrato, así que no pueden crecer bastante las raíces, el agua entonces llega a ser limitante y las plantas mueren (Oliver y Larson, 1990).

Es conveniente considerar que un sitio presenta una cierta cantidad de espacio intangible, o capacidad de las plantas para crecer, hasta que un factor necesario para el crecimiento llegue a ser limitado. El espacio de crecimiento es similar a La Capacidad de Raíces de Coile (1937) y al Espacio Biológico de Ross y Harper (1972) y Hutchings y Budd (1981) (citados por Oliver y Larson, 1990).

Factores que limitan el espacio de crecimiento

La cantidad de espacio de crecimiento varía espacial y temporalmente. Algunas especies son capaces de utilizar los factores de crecimiento que no están disponibles para otras especies.

Las especies sobreviven y compiten exitosamente bajo ciertas condiciones ambientales. Se puede asumir que las condiciones óptimas para el crecimiento son diferentes entre especies y el espacio de crecimiento es diferente para cada especie, aún en la misma área.

Las especies que compiten con ventaja bajo diferentes condiciones parecen seguir en parte dos características:

1. Las especies varían en el uso de fotosintatos o la extensión de brotes, de raíces, crecimiento en altura, elongación de miembros, resistencia a plagas y enfermedades y otros usos. Consecuentemente, los espacios varían en su tasa para adquirir factores de crecimiento, su estabilidad y su habilidad para resistir condiciones adversas.
2. Las especies varían en su habilidad para soportar niveles bajos de ciertos factores de crecimiento, aunque la cantidad de cada factor de crecimiento los cuales producirán crecimiento óptimo varían poco entre especies.

Los factores específicos que pueden limitar el espacio de crecimiento son la luz solar, agua, nutrimentos minerales, temperatura, oxígeno y dióxido de carbono (Oliver y Larson, 1990).

2.5 Suelo forestal

Partes del suelo forestal

Perry (1994) dice que el suelo es el producto de los organismos y el clima actuando sobre las rocas. Es un complejo, mezcla íntima de minerales, materia orgánica y organismos. Muchas clases de organismos (*e.g.* plantas, microbios, animales vertebrados e invertebrados) son parte de el ecosistema suelo, pero las plantas son la última fuente de carbono, el cual es un componente estructural crítico de el suelo y la fuente de energía que incentiva los procesos que ocurren dentro del suelo.

Los componentes minerales pueden ser derivados de rocas ígneas o metamórficas, flujos de lava o ceniza, o sedimentos que han sido formados en el lugar (como un antiguo lecho oceánico) o movido desde el piso oceánico a tierra a través de la actividad tectónica. Los componentes minerales del suelo, prescindiendo de su origen, es llamado material parental; los materiales parentales frecuentemente son del todo heterogéneos dentro de áreas relativamente pequeñas. Los glaciares, agua y gravedad mueven materiales de un lugar a otro, mezclando rocas de varios tipos en el proceso. En áreas con actividad volcánica pasada, los suelos reciben infusiones periódicas de nuevos minerales en la forma de cenizas desde las erupciones.

La acumulación de materia orgánica en la superficie y en las capas superiores del suelo, unido con la translocación de minerales y elementos químicos hacia abajo durante la pedogénesis, produce una estructura vertical dentro de los suelos que es llamada el perfil del suelo. Este perfil está compuesto de horizontes. Descritos por la familiar terminología como horizontes O,A,E,B y C, y son distinguibles por su contenido de materia orgánica, color (dependiente de su composición química), y textura (arena, limo y arcilla).

Para Pritchett (1990) un suelo forestal es cualquier suelo que se ha desarrollado bajo la influencia de una cubierta forestal. Este punto de vista reconoce los efectos singulares del arraigamiento profundo de los árboles, los organismos específicos que se relacionan con la vegetación, así como la capa de *litter* y la lixiviación favorecida por los productos de su descomposición en la génesis del suelo.

Con estas definiciones en mente se pasa a continuación a describir las partes de este piso forestal (Perry, 1994; Pritchett, 1990):

La capa superficial orgánica (O), con frecuencia llamada piso forestal, consiste de *litter* en varios estados de descomposición. Los científicos de suelos forestales tradicionalmente han dividido el piso forestal en tres capas:

L- *litter* que está relativamente fresco y aun claramente reconocible en su forma original (e.g., hoja, rama, cuerpo de insecto).

F- litter que está parcialmente descompuesto (i.e., fragmentado) pero aun reconocible en cuanto a origen.

H- litter en un avanzado estado de descomposición, amorfo y no reconocible en cuanto a su origen.

Otra terminología reconoce solo dos capas:

O1- aún reconocible en cuanto a su origen (a simple vista), con algunos lixiviados de componentes solubles y decoloración (corresponde a L y partes de F).

O2- la forma original no puede ser reconocida a simple vista. Corresponde a las capas H y algo de F).

Perry (1994) agrega que los bosques que producen litter que se descomponga rápidamente soportan un número alto de invertebrados grandes (especialmente lombrices de tierra) que mezcla el litter más descompuesto con el suelo mineral, creando lo que es llamado un humus mull. En contraste, pequeñas mezclas de piso forestal y suelo mineral ocurre en bosques que producen litter recalcitrante, creando lo que es llamado un humus mor. Los mors tienden a ocurrir sobre suelos infértiles y bajo bosques de coníferas creciendo en elevaciones altas o latitudes altas; los mulls están frecuentemente asociados con bosques deciduos con suelos con pH relativamente alto y abundantes nutrimentos, particularmente calcio. Recientes trabajos en Francia indican que concentraciones de hierro del material parental también juegan un papel clave en el tipo de capa de humus que se forma bajo el bosque. La mayoría de los bosques templados (coníferas y hojosas) tienen pisos forestales que son en alguna parte entre mull y mor, y estos son llamados mulls duff o moders. Los bosques tropicales generalmente tienen capas de litter muy delgada, y ninguna capa de F y H.

Tipos de humus

Waring y Schlesinger (1985) establecen que dentro de la descripción general de suelos de bosques templados, los ecologistas han largamente diferenciado entre pisos forestales mor y mull.

En términos geográficos amplios, el mantillo de tipo Mor se desarrolla en climas fríos, con frecuencia caracterizados por vegetación de coníferas. La descomposición en el piso forestal es lenta e incompleta, resultando en una gruesa capa orgánica. Además, el litter de especies coníferas contiene altas concentraciones de sustancias fenólicas y lignina que produce residuos de descomposición ácidos. El pH de la solución del suelo es con frecuencia tan bajo como 4.0. En estas condiciones, fungi predomina sobre bacterias. Las condiciones del piso forestal mor tienden a reforzar su propio desarrollo, desde descomposición fungal de lignina que puede producir grandes cantidades de sustancias ácidas de humus. La población de lombrices de tierra son bajas en pisos forestales mor y, en la ausencia de fragmentación rápida y mezclado por lombrices de tierra, el piso forestal está con frecuencia claramente diferenciado del blanquecino horizonte A₂ del suelo fundamental. El piso forestal mor está con frecuencia asociado con bien desarrollados Espodosoles, los cuales son llamados podzoles por algunos.

Los pisos forestales mull son típicamente encontrados bajo bosques deciduos en climas templados cálidos. La mayoría de las características son contrastantes a aquellas de los mors. La descomposición es más rápida, los residuos son menos ácidos, y las lombrices de tierra son más abundantes. Las bacterias juegan un más grande papel en los procesos de descomposición en pisos forestales mull, y la nitrificación es con frecuencia más rápida en suelos pH cerca del neutro. Fragmentación y mezclado con frecuencia hacen la diferenciación del piso forestal difícil y oscuro los distintos límites entre los horizontes minerales del suelo. Bajo condiciones de pH de 5.0-7.0, los cuales son típicos de esos suelos, Si es relativamente soluble. Así, Si, Fe y Al son removidos en relativamente igual proporción desde el horizonte mineral A y no está claramente definido el horizonte A₂. La presencia de igual un débil horizonte espódico clasifica muchos suelos templados cálidos con pisos forestales mull como Espodosoles; sin embargo, en otros casos estos suelos son con frecuencia clasificados como alfisoles sobre la base de un horizonte con arcilla iluvial (Bt) y relativamente alta saturación de bases.

Capacidad de intercambio catiónico

Duxbury *et al.* (1988) aclaran que la capacidad de intercambio catiónico de los suelos es importante para la retención de los cationes básicos (Ca, Mg y K) que interaccionan con la superficie del suelo vía atracción electrostática. Los minerales del suelo y la materia orgánica del suelo contribuyen a la capacidad de intercambio catiónico en los suelos; sin embargo, como los suelos son intemperizados, su capacidad de intercambio catiónico baja debido a cambios en mineralogía de tipo 2:1 estrato minerales aluminosilicato a kaolinita y óxidos amorfos de Fe y Al. La CIC de muchos suelos dominados por estratos minerales 2:1 está usualmente en el rango de 15-30 $\text{cmol}_c \text{kg}^{-1}$ de suelo, mientras que aquella de suelos dominados por kaolinita y óxidos amorfos es casi siempre menor que 5 $\text{cmol}_c \text{kg}^{-1}$ de suelo y más de esa CIC puede estar asociada con la materia orgánica del suelo más bien que con los componentes minerales. A causa de esto grandes áreas de suelos altamente intemperizados en los trópicos, el mantenimiento de la materia orgánica del suelo para proveer CIC es mas importante en regiones tropicales que templadas.

Los suelos que son altos en materia orgánica o arcilla (coloides minerales) pueden fuertemente resistir pérdidas de cationes tales como calcio, potasio, o nitrógeno amonio, pero no pueden ayudar a retener aniones tales como nitrato o iones sulfato. La retención de nitratos (y los menos importante sulfatos) depende principalmente de la vegetación viva y conservación de la materia orgánica del suelo.

Factores que influyen en la acumulación del mantillo

Young (1991) dice que la mayor parte de la materia orgánica se añade al suelo forestal en forma de hojarasca, que incluye las hojas recientemente caídas, los brotes, los tallos, la corteza, los conos y las flores. Agrega que son muchos los factores que influyen en la producción de hojarasca.

Pritchett (1990) menciona que la cantidad y el carácter de la cubierta forestal dependen en gran medida del grado de descomposición de los desechos orgánicos. La tasa de desintegración del material de la cubierta está determinada por la naturaleza física y química del tejido fresco, las condiciones de aireación, temperatura y humedad de la cubierta, así como los tipos y cantidades de microflora y faunas presentes.

Bray y Gorham (1964; citados por Trinidad, 1999) mencionan los factores que influyen en la producción de hojarasca.

A. Características de la vegetación.

1. Arbol, arbusto o herbáceo.
2. Género y especie.
 - entre géneros existen fuertes diferencias.
 - entre especies no se han encontrado muchas diferencias.
3. Edad de la vegetación.
4. Espesura.

B. Características Geográficas.

1. Latitud
2. Altitud
3. Exposición.
4. Pendiente
5. Posición de la pendiente.

Jenny (1941, 1980; citado por Waring y Schlesinger ,1985) dice que la distribución del piso forestal y grupos de suelo forman un gradiente continuo sobre amplias regiones geográficas, en respuesta al material parental, topografía, clima vegetación y tiempo.

Funciones que desempeña el piso forestal en un ecosistema

La materia orgánica en el suelo forestal realiza varias funciones importantes. Mejora la estructura del suelo y aumenta la porosidad y ventilación del mismo. Además, la materia orgánica influye en el régimen de temperatura, sirve como fuente de energía

para los microbios del suelo y aumenta la capacidad de retención de la humedad de los suelos forestales. La materia orgánica retiene las sustancias nutritivas y las intercambia, y al descomponerse es una fuente de nutrimentos para los árboles (Young, 1991).

Propiedades físicas, químicas y biológicas del suelo que se modifican al incorporarse el humus en la capa mineral del suelo

El humus juega un papel muy importante en la fertilidad del suelo. Es relativamente rico en formas orgánicas de nitrógeno, fósforo, y silicio, y a causa de su estabilidad contra la descomposición, sirve como un reservorio de nutrimentos disponibles lentamente por raíces, micorrizas, y la biomasa del suelo. La superficie específica del humus puede ser tan alta como 800 a 900 m²/g, la cual es más alta que la de los minerales de arcilla excepto el allophane. La capacidad de intercambio catiónico del humus es también mas alta que la de los minerales de arcilla, rondando de 150 a 300 meq/100g (incrementando con el pH). En adición a la retención de nutrimentos, el humus juega un papel crítico en el balance de retención de agua y drenaje dentro de los suelos (los suelos tienen que drenar por aire y por consiguiente oxígeno para difundir desde la atmósfera). El humus absorbe grandes cantidades de agua, pero al mismo tiempo reacciona con los componentes minerales para imponer una estructura en el suelo que facilita el drenaje libre y previene encharcamientos (Perry, 1994).

La importancia de la materia orgánica está dada por su influencia directa e indirecta sobre las propiedades físicas, químicas y biológicas del suelo como color, estructura, plasticidad, capacidad de retención de humedad, capacidad de intercambio catiónico y aniónico, disponibilidad de nitrógeno, fósforo y azufre, pH, control de la flora microbiana, génesis del suelo, susceptibilidad a la erosión, etc. (León y Aguilar, 1987).

Cepeda (1991) dice que entre los procesos químicos de más importancia, en los que intervine la materia orgánica, se pueden mencionar los siguientes:

1. El suministro de elementos nutritivos por la mineralización en particular, la liberación de nitrógeno, fósforo, azufre y micronutrientes disponibles para las plantas.
2. La materia orgánica ayuda a compensar a los suelos contra cambios químicos rápidos en el pH, causado por la adición de enmiendas y/o fertilizantes.
3. La materia orgánica sirve como depósito de elementos químicos esenciales para el desarrollo de las plantas. La mayor parte del nitrógeno del suelo se presenta en combinación orgánica. Una cantidad considerable de fósforo y azufre existe también en forma orgánica. Al descomponerse, la materia orgánica proporciona los nutrientes necesarios para las plantas en desarrollo, así como hormonas y antibióticos.
4. La materia orgánica es importante porque actúa directamente sobre los fenómenos de adsorción.
5. Interviene de manera directa en la regulación de los niveles de disponibilidad de nutrientes principales y de elementos menores, mediante la formación de sustancias orgánicas que constituyen compuestos solubles, no iónicos (complejos internos), con cationes de valencia variable. Estas sustancias llamadas quelatos –móviles en el suelo- son también importantes en los procesos edafogénicos. Se sabe que los ácidos orgánicos del suelo influyen, de manera apreciable, en la solubilización y movilización de los componentes inorgánicos.

La materia orgánica también afecta algunas propiedades físicas importantes del suelo, entre ellas cabe mencionar las siguientes:

1. La estructura del suelo. Favorece la formación de agregados individuales; reduce la agregación global del suelo y disminuye la plasticidad del mismo.
2. El uso más eficiente del agua. Debido a una serie de fenómenos promovidos por la presencia de materia orgánica, se sabe que:
 - a) Mejora la infiltración de agua.
 - b) Reduce su pérdida por evaporación.
 - c) Mejora el drenaje del suelo

- d) Promueve un sistema de raíces más profundas
- e) Fomenta el calentamiento del suelo
- f) Beneficia la aeración del suelo
- g) Los coloides orgánicos ayudan a retener el agua.

Importancia del mantillo y carbono orgánico

Díaz y Romero (2004) analizan el calentamiento global, diciendo que sin duda es una cuestión muy compleja, que afecta a todos los sectores, a todos los países y sobre el que todavía existen muchas controversias e incertidumbres. Las emanaciones antrópicas a la atmósfera causantes del calentamiento global están compuestas por diversos gases además del CO₂; dióxido de azufre, óxidos de nitrógeno, hidroflurocarbonos (HFCs), perflurocarbonos (PFCs), etc. Sin embargo, generalmente se hace una reducción en los planteamientos, mencionando únicamente al CO₂ como causante del llamado efecto invernadero. La explicación de este hecho es dual: por un lado solo a nivel europeo este gas es responsable de más del 82% de las emisiones totales, lo que justifica la habitual simplificación de contabilizar únicamente este gas, y por otro lado existen formas de captura de este gas desde la tierra, lo que acentúa el interés en el mismo.

Analizando los datos existentes sobre la emisión y la fijación del CO₂ se puede comprobar como la mayor parte de las mismas son absorbidas por la atmósfera y por los océanos, y una parte más pequeña (11%) por los sistemas forestales. Es decir, que a nivel global existe una captura neta por parte de los bosques, pero a niveles muy reducidos, aunque otros estudios la sitúan en niveles ligeramente más elevados, pero sin llegar nunca al 20% de las emisiones. En cambio, si se consideran los datos brutos, es decir, descontando las emisiones debidas a los cambios en el uso de la tierra (deforestaciones), la importancia de la captura sube hasta un 37%, cifras muy similares a la de los océanos, lo que implica que la deforestación es culpable de la cuarta parte de las emisiones de este gas. Estos hechos, unidos con la posibilidad de manejar con

este fin los recursos forestales está provocando la gran atención que actualmente reciben los bosques como sumideros potenciales de CO₂.

Asumiendo estas grandes cifras sobre la captura que a nivel global realizan las masas forestales, el siguiente paso sería ver si esta fijación es homogénea en los grandes ecosistemas forestales. En el cuadro 1 se recogen estos datos que resaltan las diferencias existentes entre el carbono en la parte aérea y en el suelo.

Cuadro 1. Almacenamiento global de CO₂ a nivel mundial

(Gt C)	Area (10 ⁹ ha)	C en la vegetación	C en suelos	C total	C total (%)
Bosques tropicales	1,76	212	216	428	17,28
Bosques zonas templadas	1,04	59	100	159	6,42
Bosques zonas boreales	1,37	88	471	559	22,57
Savanas tropicales	2,25	66	264	330	13,32
Pastizales zonas templadas	1,25	9	295	304	12,27
Desiertos	4,55	8	191	199	8,03
Tundras	0,95	6	121	127	5,13
Zonas pantanosas	0,35	15	225	240	9,69
Cultivos agrícolas	1,6	3	128	131	5,29
TOTAL	15,12	466	2011	2477	

Leyenda: Unidades: Gt C (incluye el carbono en la vegetación y los suelos)

Por último, los autores se preguntan cómo pueden contribuir los sistemas forestales a la fijación del carbono atmosférico. Por un lado estaría el carbono capturado por los árboles en su proceso de crecimiento y después almacenado cuando las masas alcanzan edades en las cuales el crecimiento es muy pequeño. A este carbono se le suele denominar carbono bruto, y su mayor o menor dificultad en la medición radica en la precisión elegida en el análisis. Así, mientras que el carbono almacenado en los troncos es fácil de medir, no ocurre lo mismo con el carbono dispuesto en otros estratos (raíces, hojarasca, leñas, etc.). Lógicamente, mediante el manejo forestal se puede modificar este carbono bruto a través de medidas que favorezcan este aumento.

Perry (1994) menciona que el contenido de materia orgánica del suelo va desde casi 0% en suelos muy jóvenes a más de 80% por peso en algunos suelos orgánicos. Muchos suelos forestales probablemente tienen en alguna parte entre 0.5% y 20% en la superficie de 20 cm de suelo mineral, con cantidades mas bajas generalmente en algunos bosques tropicales secos y altas cantidades en bosques boreales y montanos (donde la descomposición es mas lenta por las bajas temperaturas. La materia orgánica promedia aproximadamente 45 % carbono.

Acosta *et al.* (2002) dicen que las plantas utilizan CO₂ y liberan O₂ durante el proceso de la fotosíntesis; a diferencia de las especies anuales, los árboles almacenan los fotoasimilados en componentes de carbono en sus estructuras leñosas por períodos prolongados, por lo que se le debe considerar como reservas naturales de carbono.

Schulze *et al.* (2000; citados por Acosta, 2003) aclaran que la contribución de CO₂ del suelo al ambiente podría ser mayor que la captura que pudiera realizar una plantación forestal nueva, lo que genera un flujo neto de este gas hacia la atmósfera en este tipo de sistemas. Aunque las masas forestales jóvenes pueden absorber mayor cantidad de CO₂ que las masas maduras, debido a su dinámica de crecimiento, se ha comprobado que al considerar todo el ecosistema en su conjunto, las masas maduras mantienen sus almacenes de C con mayor equilibrio sobre todo en el suelo y, por lo tanto, acumulan mayor contenido de C. De lo antes dicho se deduce que no es recomendable sustituir a las masas de árboles maduras por plantaciones porque el ingreso de C a la atmósfera aumentaría en lugar de disminuir.

Waring y Schlesinger (1985) mencionan que las sustancias de humus en suelos forestales representan un gran, estable reservorio de C orgánico y elementos nutritivos. A lo ancho del mundo, la masa de materia orgánica del suelo excede la biomasa viva de la tierra por un factor de dos a tres veces. Este reservorio representa un continuo almacén de producción neta del ecosistema durante el desarrollo del bosque. La producción de sustancias estables de humus en el suelo es un buen ejemplo de cómo los procesos bióticos actúan para retardar el esperado flujo bioquímico de algunos

elementos químicos de la tierra al mar. Agregan que en la vegetación aérea, el almacenamiento de nutrimentos incrementa en el orden: boreal- menor que- templado- menor que- bosque tropical. En contraste, la masa y contenido de nutrimentos del piso forestal incrementa desde bosque tropical a bosque boreal, como resultado de la lenta descomposición en las condiciones frías de altas latitudes. Similarmente, la masa total de materia orgánica en el perfil de suelo incrementa desde el bosque tropical al boreal, aunque menos dramáticamente que el cambio en el piso forestal solo.

2.6 Diversidad

Por Diversidad Biológica o Biodiversidad se entiende la variabilidad de organismos vivos de cualquier fuente, incluidos, entre otras cosas, los ecosistemas terrestres y marinos y otros ecosistemas acuáticos y los complejos ecológicos de lo que forman parte; comprende la diversidad dentro de cada especie, entre las especies y de los ecosistemas (Convenio sobre diversidad biológica, Río de Janeiro, 5 de junio de 1992).

La biodiversidad es la totalidad de los genes, las especies y los ecosistemas de una región. La biodiversidad puede dividirse en tres categorías jerarquizadas- los genes, las especies, y los ecosistemas- que describen aspectos diferentes de los sistemas vivientes y que los científicos miden de diferente manera. Por diversidad genética se entiende la variación de los genes dentro de las especies. Por diversidad de especies se entiende la variedad de especies existentes en una región. La diversidad de los ecosistemas es más difícil de medir que la de las especies o la diversidad genética, porque las “fronteras” de las comunidades-asociaciones de especies- y de los ecosistemas no están bien definidas.

Además de la diversidad de los ecosistemas, también son importantes otras expresiones de la biodiversidad. Entre ellas figuran, la abundancia relativa de especies, la estructura de edades de las poblaciones, la estructura de las comunidades en una región, la variación de la composición y la estructura de las comunidades a lo largo del tiempo y hasta procesos ecológicos tales como la depredación, el parasitismo y el

mutualismo. En forma mas general, para alcanzar metas específicas de manejo, suele ser importante examinar no solo la diversidad de composición-genes, especies y ecosistemas- sino también la diversidad de la estructura y función de los ecosistemas (Prodiversitas, 2005).

De acuerdo con Fujimori (2001), la conservación de la biodiversidad ha sido reconocida como uno de las obligaciones más importantes del ser humano que debe ser entendida como parte de nuestras actividades sociales y económicas. De acuerdo a este autor, las razones para la conservación de la biodiversidad se pueden resumir en cuatro puntos:

- Mantenimiento de recursos para las generaciones presentes y futuras.
- Mantenimiento de ecosistemas los cuales proveen el medio y recursos para generaciones presentes y futuras.
- Valor como una fuente de cultura.
- Valor intrínseco de la existencia

Diversidad y silvicultura

En general, se puede afirmar que entre menos compleja es la composición del bosque, menos complejo también será su manejo (Louman *et al.*, 2001). Por lo anterior, la aplicación de tratamientos silvícolas con la meta de simplificar la composición del bosque a niveles que podrían considerarse extremos y la subsecuente pérdida de la diversidad, pueda comprometer la sostenibilidad. La diversidad biológica debe considerarse como un componente esencial de la silvicultura. Por un lado, la diversidad ofrece oportunidades para utilizar mecanismos naturales en la producción simultánea de diferentes funciones y bienes. Por otro lado, la diversidad ofrece mayor estabilidad y seguridad, amortiguando efectos negativos todavía no conocidos que podrían resultar de la aplicación de intervenciones cuando no se tiene suficiente información sobre la dinámica del bosque.

Fujimori (2001) menciona que hay cuatro niveles de diversidad considerados como estrategias de conservación: diversidad genética, de especies, de ecosistemas, y de paisajes. Estos niveles de diversidad interactúan, y estas interacciones deben ser bien entendidas si la biodiversidad debe ser mantenida. El mantenimiento de la biodiversidad está a veces en conflicto con el manejo para la eficiente producción de madera, pero esto puede ayudar a prevenir el brote de plagas y enfermedades a través de complejas interacciones de especies y la cadena alimenticia. Así, el mantenimiento de la biodiversidad es fundamental para proteger el bosque de daños biológicos sobre periodos largos en superficies grandes.

Índices de diversidad

La diversidad es un aspecto que se ha evaluado desde mediados del siglo XX. Así, dos de los índices de diversidad más populares datan del año de 1949, el de Shannon-Weaver y el de Simpson (Miranda, 1999). Posteriormente, en la década de los setentas se criticó a los índices tradicionalmente manejados (Shannon-Weaver y Simpson) y se crearon diferentes índices, dependiendo de las particularidades de las poblaciones con que se trabajó y de los aspectos que se quisieran evaluar. Fue así como los diferentes autores fueron creando otros índices tratando de corregir las limitantes de los anteriores.

Por otro lado, en relación con la cuantificación estadística de la diversidad se han tenido avances poco significativos en el conocimiento de las causas que la generan. Por ejemplo ¿cómo y por qué se mantiene la diversidad?, esto se debe en buena medida a que se han generado excesivas expectativas en torno a que un estadístico explique un fenómeno tan complejo como es la biodiversidad. Debido a que el estadístico de la diversidad descompone a ésta en dos factores: riqueza (número de especies) y dominancia (número de individuos por especie), todos los índices propuestos se basan en estas dos variables para evaluar la diversidad (Miranda, 1999).

Según Brower *et al.* (1998) la diversidad de especies (algunas veces llamada heterogeneidad de especies), una característica única para el nivel de organización biológica de la comunidad, es una expresión de la estructura de la comunidad. Las medidas más usuales de la diversidad de especies incorporan consideraciones de número de especies (riqueza) y la distribución de individuos entre las especies (uniformidad o igualdad).

De acuerdo con Moreno (2001), los estudios sobre medición de la biodiversidad se han centrado en la búsqueda de parámetros para caracterizarla como una propiedad emergente de las comunidades ecológicas. Sin embargo, las comunidades vegetales no están aisladas en un entorno neutro. En cada unidad geográfica, en cada paisaje, se encuentra un número variable de estas. Por lo anterior, para comprender los cambios de la biodiversidad con relación a la estructura del paisaje, la separación de los componentes alfa, beta y gamma pueden ser de gran utilidad, principalmente para medir y monitorear los efectos de las actividades humanas. La misma autora explica que la diversidad alfa es la riqueza de especies de una comunidad a la que consideramos homogénea, la diversidad beta es el grado de cambio o reemplazo en la composición de especies entre diferentes comunidades en un paisaje, y la diversidad gamma es la riqueza de especies del conjunto de comunidades que integran un paisaje, resultante tanto de las diversidades alfa como de las diversidades beta.

Las medidas de la diversidad de especies usadas son (Brower *et al.*, 1998):

- Número de especies e individuos. La medida más simple de diversidad de especies es el número de especies (s), o la riqueza de especies. Diversos índices de diversidad han sido propuestos que incorporan s y N , este último como el número total de individuos de todas las especies, ejemplos:

$$\text{Índice de Margalef} \quad D_a = \frac{s-1}{\log N} \quad (1)$$

$$\text{Índice de Gleason} \quad D_g = \frac{s}{\log N} \quad (2)$$

Indice de Menhinick $D_b = \frac{s}{\sqrt{N}}$ (3)

- Índice de Simpson. Considera no solo el número de especies (s) y el número total de individuos (N), sino también la proporción del total que ocurre de cada especie (n_i). Simpson (1949) mostró que si dos individuos son tomados al azar de una comunidad, la probabilidad que las dos pertenezcan a la misma especie es

$$l = \frac{\sum n_i(n_i - 1)}{N(N - 1)} \quad (4)$$

La cantidad l es, por lo tanto, una medida de dominancia (la concentración de N individuos entre s especies. Una colección de especies con alta diversidad que tendrá baja dominancia, y $D_s = 1 - l$ es una buena medida de diversidad (expresando la probabilidad de que dos individuos seleccionados al azar pertenezcan a la misma especie). Las consideraciones presentadas de l y D_s asumen que los datos son una muestra aleatoria de una comunidad o subcomunidad. Hay ocasiones cuando este no es el caso, como cuando se tienen datos de una comunidad o subcomunidad entera más que de una muestra, o cuando se tiene una muestra pero es conocido que es una representación no aleatoria de una comunidad o subcomunidad. En tales casos, la medida apropiada de dominancia de Simpson es:

$$\lambda = \frac{\sum n_i^2}{N^2} \quad (5), \text{ o equivalentemente } \lambda = \sum p_i^2 \quad (6), \text{ donde } p_i = \frac{n_i}{N} \quad (7),$$

esto es, p_i es la proporción de el número total de individuos que ocurren en la especie i . Y el índice de diversidad es $\Delta_s = 1 - \lambda$ (8).

- Índices basados en teoría de la información. La medición de diversidad de especies basado en teoría de la información están relacionados con el concepto de incertidumbre. En una agregación de especies de baja diversidad, se puede tener relativa certeza de la identidad de una especie elegida al azar. En una comunidad de alta diversidad, sin embargo, es difícil predecir la identidad de un individuo elegido al azar. Así, alta diversidad esta asociada con alta incertidumbre y baja

diversidad con baja incertidumbre. Y algunos autores equiparan incertidumbre con entropía.

Si los datos son de una muestra al azar de abundancia de especies de una comunidad grande o subcomunidad de interés, entonces se puede usar apropiadamente el Índice de Diversidad de Shannon:

$$H' = -\sum p_i \log p_i \quad (9)$$

Donde p_i , es como en ecuación 7: la proporción de el número total de individuos que pertenecen a la especie i . Para este cálculo, se puede usar cualquier base de logaritmos: base 10 y e , son los mas comunes, aunque en la ingeniería de comunicaciones, de donde el índice fue tomado prestado, usa base 2.

Una pequeña manipulación algebraica lleva a una ecuación equivalente:

$$H' = (N \log N - \sum [n_i \log n_i]) / N \quad (10)$$

- Índice de diversidad α de Fisher (Louman *et al.* 2001). Este índice supone una relación logarítmica entre la abundancia de las especies, con muchas especies raras (αx especies con 1 individuo) y pocas especies abundantes ($(\alpha x^{16})/16$ especies con 16 individuos). En general: $(\alpha x^N)/N$ especies con N individuos.

Para el cálculo del índice α , se relaciona el número total de especies (S) con el número total de individuos (N) para obtener un factor x .

$$S / N = [(1 - x) / x] [-\ln(1 - x)]$$

Además, se deriva el índice α , combinando la ecuación anterior con las relaciones entre S y α y x , y entre N y α :

$$S = \alpha [-\ln(1 - x)] \quad \text{y} \quad N = \alpha \ln(1 + N / \alpha)$$

Para obtener la ecuación:

$$\alpha = [N(1 - x)] / x \quad (11)$$

Después de tabular la composición de especies de dos comunidades se puede conocer que tan parecidas o distintas son ellas. Una gran cantidad de medidas cuantitativas de medición de la similitud han sido propuestos (Brower *et al.*, 1998):

- Similitud de comunidades

a) Índices de similitud de comunidades

Coeficiente de Jaccard.

$$CC_j = \frac{c}{s_1 + s_2 - c} \quad (12), \text{ ó equivalentemente } CC_j = \frac{c}{S} \quad (13)$$

Donde s_1 y s_2 son el número de especies en comunidades 1 y 2, respectivamente, c es el número de especies comunes a ambas comunidades, y S es el número total de especies encontradas en las dos comunidades. El resultado se expresa en porcentaje.

Coeficiente de Sorensen.

$$CC_s = \frac{2c}{s_1 + s_2} \quad (14)$$

Donde las literales tienen el mismo significado que en 12 y 13.

b) Diferencias en abundancia de especies.

La similitud entre comunidades puede ser expresada midiendo la diferencia entre la abundancia de cada especie presente, donde x_i es la abundancia (o densidad) de especies en la comunidad 1 e y_i es la abundancia de esa especie en la otra comunidad.

Sorensen cuantitativo = Bray-Curtis

$$I_{BC} = 1 - \frac{\sum |x_i - y_i|}{\sum (x_i + y_i)} \quad (15)$$

c) Índices de dominancia

Morisita – Horn. El índice de similitud de comunidades de Morisita está basado en el índice de dominancia de Simpson (l). La probabilidad que dos individuos seleccionados aleatoriamente de una comunidad sean de la misma especie. Puede tomar valor de 0 (ninguna similitud) a aproximadamente 1.0 (idéntica).

$$l_1 = \frac{\sum x_i(x_i - 1)}{N_1(N_1 - 1)} \quad (16)$$

$$l_2 = \frac{\sum x_i(x_i - 1)}{N_2(N_2 - 1)} \quad (17)$$

$$l_M = \frac{2\sum x_i y_i}{(l_1 + l_2)N_1 N_2} \quad (18)$$

Donde:

l_1 es el índice de dominancia de Simpson para la comunidad 1

x_i es el número de individuos en la especie i en comunidad 1

N_1 es el número total de individuos en la comunidad 1

l_2 es el índice de dominancia de Simpson para la comunidad 2

x_2 es el número de individuos en la especie i en comunidad 2

N_2 es el número total de individuos en la comunidad 2

l_M Es el índice de Morisita de similitud de comunidades

3. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1. Descripción general del área de estudio

Localización

Los bosques de la comunidad de San Pedro el Alto se encuentran ubicados en el municipio y distrito de Zimatlán de Álvarez, en el estado de Oaxaca, con una extensión de 30 047 ha (UCEFO-UCODEFO No 6, 1990). Geográficamente se ubican entre las coordenadas 16° 35' 13" y 16° 05' 18" de Latitud Norte y 97° 00' 56" y 97° 12' 22" de Longitud Oeste. Limita al norte con terrenos comunales de San Pedro Totomachapan, San Sebastián Rio Dulce, San Andrés el Alto y San Antonio el Alto; al sur con terrenos comunales de San Lorenzo Texmelucan y Sola de Vega; al este con terrenos comunales de San Miguel Mixtepec, Santa María Lachixio, San Vicente Lachixio y Sola de Vega; y al oeste con terrenos comunales de San Juan Elotepec, Santiago Textitlán, Santiago Xochiltepec y Santo Domingo Teojomulco (TIASA, 1995).

Aspectos físicos

El predio se encuentra incluido en la provincia fisiográfica denominada "Sierra Madre del Sur". El lugar se caracteriza por la frecuencia de laderas de fuerte pendiente sobre todo en las partes norte y sur; las pendientes moderadas a ligeras escasean, sin embargo pueden ser localizadas en algunos terrenos del centro del área.

Los suelos predominantes que se encuentran en la mayor parte de la comunidad son el Acrisol húmico, asociado con el Cambisol húmico y Litosol, ocupando un área de 23 942.24 ha (79.46%), mas de dos tercios de la zona de estudio; en segundo término se encuentra el tipo de suelo Luvisol crómico asociado con el Feozem húmico y con el Regosol éutrico, y el Litosol como suelo terciario, cubriendo un área de 4 375.88 ha (14.52%). El suelo tipo Rendzina, asociado con Litosol, ocupa solo una pequeña porción de 1 812.36 ha (6.02%) (TIASA, 1995).

Los climas presentes son: C(w₂)(i')g, que es un clima templado subhúmedo, el cual ocupa un área dentro del predio de 23 069.51 ha, el 76.57% de la superficie total; le sigue en orden de importancia el (A)C(w₂)(w)aig, que es un clima semicálido, ocupando 4 356.96 ha, 14.46% de la superficie; y finalmente el tipo Aw₀"(i')g, clima semicálido, que ocupa 2 704.01 ha, 8.97 % de la superficie del predio (TIASA, 1995).

Vegetación

Guizar *et al.* (1998) realizaron un estudio de las asociaciones vegetales presentes en la comunidad, encontrando las siguientes:

Bosque de coníferas

- Asociación *Pinus patula* var. *longipedunculata*. El estrato arbóreo está formado de *Pinus patula* var. *longipedunculata*, *P. pseudostrobus*, *Quercus rugosa* y *Q. laurina*.
- Asociación *Pinus montezumae*. Son masas tendientes a ser uniespecíficas por la presencia de *Pinus montezumae*, pero se observan las especies *Arbutus xalapensis*, *A. glandulosa* y *Quercus crassifolia*.
- Asociación *Pinus pringlei*. La especie dominante es *Pinus pringlei*, asociada con *Quercus elliptica*, *Clethra* aff. *lanata* y *Quercus lindeni*.
- Asociación *Pinus pseudostrobus* var. *pseudostrobus*. En este caso el estrato arbóreo está constituido por *Pinus pseudostrobus* var. *pseudostrobus*, *Quercus laurina*, *Arbutus xalapensis*, *Clethra lanata*, *Pinus pseudostrobus* var. *apulcensis* y *Quercus rugosa*. En otros rodales el *Pinus pseudostrobus* var. *pseudostrobus*, se encuentra asociado con *Quercus rugosa*, *Arbutus xalapensis*, *Pinus* sp. y *Alnus acuminata*.
- Asociación *Pinus pseudostrobus* var. *apulcensis*. En esta asociación el *Pinus pseudostrobus* var. *apulcensis* se mezcla con *Pinus lawsonii*, *Quercus laeta* y *Arbutus* sp.
- Asociación *Pinus devoniana*. En este caso el *Pinus devoniana* es el principal dominante en el estrato arbóreo.

Bosque de *Quercus*

- Asociación *Quercus conspersa*-*Abies oaxacana*. El estrato arbóreo se encuentra formado con *Quercus conspersa*, *Abies oaxacana*, *Clethra lanata*, *Cornus disciflora*, *Quercus* sp. *Cleyera theoides*, *Alnus arguta*, *Pinus ayacahuite* var. *Ayacahuite*, *Vernonia* sp. y *Prunus brachybotrya*.
- Asociación *Quercus magnoliaefolia*-*Pinus lawsonii*. Se encuentra *Quercus magnoliaefolia* con *Pinus lawsonii*, *Quercus conspersa* y *Arbutus xalapensis* y en otro sitio con *Pinus lawsonii* y *Quercus magnoliaefolia*.
- Asociación *Quercus rugosa*-*Pinus montezumae* var. *montezumae*. *Quercus rugosa*, *Pinus montezumae*, *Arbutus xalapensis*, *Quercus laurina*, *Quercus crassifolia* y *Alnus acuminata*.

Vegetación riparia.

- Es un tipo de vegetación donde abundan *Annona cherimola*, *Bursera* aff. *ariensis*, *Colubrina* aff. *greggii*, *Juniperus flaccida* var. *poblana*, *Lysiloma acapulcensis*, *Pinus devoniana*, *Pinus leiophylla* var. *leiophylla*, *Quercus castanea*, *Q. deserticola* y *Taxodium mucronatum* (en orden alfabético). Junto a la vegetación riparia es común encontrar *Acacia angustissima*, *Cladocolea glauca*, *Ipomoea* sp., *Ipomoea murucoides*, *Sambucus mexicana* y *Turpinia occidentalis*.

Para la realización de ese trabajo (Guizar *et al.*, 1998), se realizó un recorrido de gran visión dentro del predio, definiéndose las asociaciones vegetales, de este modo se seleccionaron sitios representativos que cumplieren el requisito de ser comunidades vegetales con escasa alteración en su estructura y composición florística. Otras especies de pinos encontradas y listadas en el apéndice de ese trabajo son *Pinus* aff. *tecunumanii* y *Pinus tecunumanii*, y otras especies del género *Quercus*.

También es común encontrar en el predio *Pinus douglasiana*, *P. teocote*, *P. oocarpa* y probablemente *Pinus herrerae*. Lo anterior muestra la gran diversidad de especies que se encuentran en la comunidad y la amplia gama de tipos de bosque y asociaciones presentes.

Por otro lado, Arriaga *et al.* (2000) incluyen a los bosques de San Pedro el Alto dentro de la región terrestre prioritaria El Tlacuache, mencionando que se trata de un área de bosques templados con aprovechamiento forestal importante, sobresaliendo la gran diversidad de coníferas y encinos; además, aclaran que la comunidad de San Pedro el alto realiza un manejo sustentable de los bosques.

3.2. Metodología

Toma de Información

Se analizaron tres rodales que fueron intervenidos con cortas de regeneración de árboles padre durante la implementación del Sistema de Conservación y Desarrollo Silvícola (SICODESI) como parte del convenio México-Finlandia, en el periodo 1989-1995 (UCEFO-UCODEFO No. 6, 1990). En el Cuadro 2 se presentan las principales características de estos rodales; es importante aclarar que cuando se aplicó la corta de regeneración se prescribió dejar 20 árboles padre por ha, pero se encontró un número mayor o menor.

Cuadro 2. Principales características de los rodales estudiados en los bosques de la comunidad de San Pedro el Alto, Zimatlán, Oaxaca.

Rodal	Superficie (ha)	Año de corta	Árboles padre por ha	Altitud (msnm)	Pendiente (%)	Exposición (azimuth)
12	2.0	1989	45.5	2484	32.5	97.5
13	3.65	1990	52.8	2781	16.0	148.2
14	10.1	1995	11.25	2732	34.3	73.0

Fuente. UCEFO-UCODEFO (1990); Archivos de la SEMARNAT-Delegación Oaxaca; Comunicación personal con Ing. M.R. Hernández C. Director Técnico de la comunidad e Ing. Elfego Chavez, ex director técnico; y datos de campo.

Debido a la variabilidad presente en cada rodal con respecto a pendiente, exposición, altitud y número de árboles padre, se definieron unidades homogéneas considerando estas características, resultando once unidades: dos en el rodal 12, cinco en el rodal 13 y cuatro en el rodal 14.

En cada unidad se estableció un sitio de muestreo circular de 314.16 m², con un radio de 10 m (Sachtler, 1975). Los sitios se ubicaron lo mas cercano posible del centro de la unidad, con la finalidad de contar con la certeza de que la regeneración muestreada fuera proveniente de los árboles padre del sitio y no de áreas adyacentes. De cada sitio se registro la pendiente, exposición y altura sobre el nivel del mar. Estos sitios fueron divididos en 4 parcelas de 78.54 m², y en cada una de ellas se midió la altura y diámetro de copa de cada uno de los brinzales mayores de 30 cm de altura incluyendo pinos, hojosas y arbustos presentes en el estrato de regeneración, con base en el criterio para definir la regeneración establecida (Trimble, 1972; Islas, 1987). Para los pinos se midió además el número de verticilos, longitud de entrenudos, diámetro de la base y longitud de copa viva.

En cada parcela se ubicaron cuatro subparcelas de 2.01 m² (Olvera *et al.*, 1996), donde se midió la altura y diámetro de copa de las plantas menores de 30 cm de altura de pinos, hojosas y arbustos; además se realizó el registro de las hierbas, pastos y helechos en estas subparcelas.

Para determinar las condiciones de la densidad y composición original de la población se contabilizó el número de árboles padre y de tocones considerando a los individuos cercanos al sitio y la distancia promedio entre ellos, para obtener un área media de ocupación o localización. A los árboles padre de las especies de pino se les midió la edad, altura total, diámetro a la altura de pecho, diámetro de copa, longitud de copa viva y especie, mientras que a los tocones solo se les midió su diámetro y se identificó el género.

En cada sitio de muestreo se seleccionaron dos áreas poco alteradas de 1 m² donde se realizó una excavación para la medición del espesor del mantillo (horizonte O) y del horizonte A, además se colectaron muestras de suelo para determinar las propiedades físicas y químicas en laboratorio. Posteriormente, se recogió todo el mantillo de 1 m², registrando su peso húmedo, se colectó una muestra para la determinación del peso seco en laboratorio, para lo cual se pesó la muestra en húmedo,

después fue colocada en una estufa de secado hasta peso constante, obteniendo su contenido de humedad, y posteriormente la información fue extrapolada al m² de mantillo.

Las muestras fueron analizadas en el Laboratorio de Diagnóstico Ambiental del Instituto Tecnológico del Valle de Oaxaca, determinándose las características físicas y químicas siguientes:

a) Mantillo

- pH, relación 1:4.
- Fósforo (ppm), Método de Bray 1.
- Nitrógeno total (%), Método Microkjeldahl.
- Potasio intercambiable (meq/100), Absorción atómica, extracto de acetato de amonio 1N.

b) Horizonte A

- pH, relación 1:4.
- Materia Orgánica (%), Método de Walkey y Black.
- Nitógeno total (%), Método Microkjeldahl.
- Fósforo (ppm), Método de Bray 1.
- Densidad Aparente (g/cm³), Método de la probeta
- Arena, Arcilla y limo (%) y Textura por el Método de Bouyoucos.
- Potasio, Calcio, Magnesio y Sodio (meq/100g), Absorción atómica, extracto de acetato de amonio 1N.
- Acidez Intercambiable (meq/100g), Método de extracto con cloruro de potasio 1N.
- Capacidad de Intercambio Catiónico (meq/100g).
- Porcentaje de Saturación de Bases.

También se ubicaron rodales no intervenidos y contiguos a las unidades homogéneas de los rodales con cortas de regeneración, con la finalidad de conocer las especies arbóreas presentes y establecer la posible relación con la regeneración, por lo

que se ubicaron sitios y parcelas de igual forma que en las unidades de la regeneración, registrando y midiendo el arbolado de pinos y hojosas, además de sus características edáficas y fisográficas. Estos rodales se identificaron como rodal adyacente 12, rodal adyacente 13 y rodal adyacente 14. Lo anterior obedeció a que en las cortas de regeneración aplicadas se dejaron como árboles padre especies de pinos que se consideraron adecuadas para regenerar el área, cortando o desechando hojosas y otras especies de pino, por lo que no se dispuso de un registro confiable de las especies existentes en estas áreas.

Las especies presentes fueron identificados con base en Perry (1991), Martínez (1992), Campos (1993), Cano y Marroquín (1994), Farjón *et al.* (1997), Farjon y Styles (1997), Guizar *et al.* (1998), Pérez (2000), Yáñez (2001) y Rzedowski y Rzedowski (2001). A las especies que no fueron determinadas se les asignó un número para facilitar el procesamiento posterior.

Análisis de la Información

La información se analizó a partir de cada parcela y subparcela de muestreo de las especies encontradas de la regeneración de pinos, hojosas y arbustos (rodales intervenidos) y del arbolado (rodales adyacentes), obteniendo promedios por unidad homogénea del rodal y considerando la hectárea como unidad de superficie.

Se calculó el valor de importancia de las especies de pinos y hojosas de la regeneración mayor de 30 cm de altura y del arbolado por rodal con base a densidad relativa, cobertura relativa y frecuencia relativa (Brower *et al.*, 1998; Matteucci y Colma, 1982).

Se calcularon los índices de Simpson, Shannon y Alpha de Fisher por rodal, a través de los programas Estimates versión 7.5.0 (2005) y Divers (1993). Los índices tienen las expresiones mostradas en las ecuaciones 5, 6, 8, 9 y 11 (Brower *et al.*, 1998; Franco *et al.*, 1998; Miranda, 1999; Louman *et al.*, 2001).

Para comparar los índices por rodal se calcularon las varianzas respectivas (Brower, et al, 1998):

- Para el Índice de Simpson

$$S^2 = 4 \left[\sum p_i^3 - \left(\sum p_i^2 \right)^2 \right] / N$$

con

$$t = \frac{(D_s)_1 - (D_s)_2}{\sqrt{S_1^2 + S_2^2}}$$

y se comparó con el valor de t de Student para grados infinitos de libertad ($gl=\alpha$).

- Para el índice de Shannon

$$S^2 = \frac{\sum n_i (\log n_i)^2 - \left(\sum n_i \log n_i \right)^2 / N}{N^2}$$

con

$$t = \frac{H_1' - H_2'}{\sqrt{S_1^2 + S_2^2}}$$

y con los siguientes grados de libertad

$$gl = \frac{(S^2_{H_1} + S^2_{H_2})^2}{\frac{(S^2_{H_1})^2}{n_1} + \frac{(S^2_{H_2})^2}{n_2}}$$

Se calcularon los índices de similitud entre rodales (intra e inter rodales Intervenidos y adyacentes), utilizando los programas *EstimateS* 7.5 (2005) y *Simil* (1993). Los índices calculados fueron: cualitativos, el Índice de similitud de Jaccard (ecuaciones 12 y 13) y el Índice de similitud de Sorensen (ecuación 14) y cuantitativos, el de Sorensen Cuantitativo=Bray-Curtis (ecuación 15) y el de Morisita-Horn (ecuaciones 16, 17 y 18) (Mueller y Ellenberg, 1974; Brower *et al.*, 1998).

Para tratar de explicar la variación en las características de la regeneración natural establecida de las especies de pinos, hojosas y arbustos (composición de especies y

densidad), se llevó a cabo un análisis de regresión, considerando por un lado a las características del aprovechamiento (árboles padre por ha, por especie y total; tocones por ha, por género y total; superficie de la unidad y años transcurridos después de la corta de regeneración), y por otro, a las características fisiográficas (exposición, pendiente y altitud) y edáficas (determinaciones físicas y químicas del mantillo y del horizonte A) como variables independientes. En el Cuadro 3 se presenta un listado completo de las variables incluidas en el análisis. De este grupo se seleccionaron las variables más importantes en el modelo mediante el procedimiento stepwise de SAS (1999).

Las variables seleccionadas para cada variable dependiente se ajustaron a través de ecuaciones de regresión múltiple con el procedimiento REG de SAS (1999), utilizando las opciones VIF y COLLIN (factor de inflación de varianza y diagnóstico de colinealidad) para detectar problemas de multicolinealidad, eliminando las variables que presentaban VIF mayores de cuatro y eigenvalues cercanos a cero. Se revisó también la contribución de cada variable al modelo a través de su coeficiente de determinación (R^2) parcial. De cada modelo ajustado se revisaron los estadísticos básicos de R^2 ajustado, valor de F, nivel de significancia y suma de residuales. En el caso de las ecuaciones que presentaron un R^2 ajustado bajo, se probaron modelos sin intercepto, lográndose en algunos casos un mejor ajuste.

Cuadro 3. Variables asociadas con la regeneración natural, características del aprovechamiento y características edáficas y fisiográficas incluidas en el análisis de regresión.

Clave	Características de la regeneración
Indha	Individuos por ha de pino, hojosas y arbustos
Pin	Individuos por ha de pinos
Hoj	Individuos por ha de hojosas
Arb	Individuos por ha de arbustos
Nsp	Número de especies de pino, hojosas y arbustos
Nspp	Número de especies de pinos
Nsph	Número de especies de hojosas
Nsparb	Número de especies de arbustos
Pd	Individuos por ha de <i>Pinus douglasiana</i>
Pps	Individuos por ha de <i>P. pseudostrobus</i>
Ppsa	Ind. por ha de <i>P. pseudostrobus apulcensis</i>
Pm	Individuos por ha de <i>P. montezumae</i>
Ptec	Individuos por ha de <i>P. tecunumanii</i>
Ppat	Ind. por ha de <i>P. patula longipedunculata</i>
Pl	Individuos por ha de <i>P. lawsonii</i>
Pteo	Individuos por ha de <i>P. teocote</i>
Ql	Individuos por ha de <i>Quercus laurina</i>
Qr	Individuos por ha de <i>Q. rugosa</i>
Arbu	Individuos por ha de <i>Arbutus sp.</i>
Aln	Individuos por ha de <i>Alnus sp.</i>
Bco	Individuos por ha de <i>Baccharis conferta</i>
Bhe	Individuos por ha de <i>B. heterophylla</i>
Rub	Individuos por ha de <i>Rubus sp.</i>
Clave	Características del Aprovechamiento
Tocha	Tocones por ha de pino y hojosas
Dtocha	Diámetro de tocones de pino y hojosas
Abtochat	Area basal por ha de tocones de pino hojosas
Tocp	Tocones por ha de <i>Pinus</i>
Dtocp	Diámetro de tocones de pino
Abtochap	Área basal por ha de tocones de pino
Toca	Tocones por ha de <i>Arbutus</i>
Tocq	Tocones por ha de <i>Quercus</i>
Apha	Árboles padre por ha
Dapap	Diámetro a la altura de pecho de árboles padre
Abapha	Área basal por ha de árboles padre
Altap	Altura de árboles padre
Dcap	Diámetro de copa de árboles padre

Cuadro 3. Continuación.....

Clave	Características del Aprovechamiento
Edadap	Edad de árboles padre
Lcap	Longitud de copa en m de árboles padre
Dcap	Diámetro de copa en m de árboles padre
Apps	Árboles padre por ha de <i>Pinus pseudostrobus</i>
Appm	Árboles padre por ha de <i>Pinus montezumae</i>
Appd	Árboles padre por ha de <i>Pinus douglasiana</i>
Appteo	Árboles padre por ha de <i>Pinus teocote</i>
Apptec	Árboles padre por ha de <i>Pinus tecunumannii</i>
Supsubr	Superficie en ha de la unidad
Adcr	Años después de la corta de regeneración
Clave	Características Edáficas
Espo	Espesor en cm del mantillo
Espa	Espesor en cm del horizonte A
Psm	Peso seco en kg/m ² de mantillo
PHo	pH del mantillo
No	Nitrógeno total en % del mantillo
Po	Fósforo en ppm del mantillo
Ko	Potasio intercambiable en meq/100g del mantillo
PHa	pH del horizonte A
Na	Nitrógeno total en % del horizonte A
Pa	Fósforo en ppm del horizonte A
Ka	Potasio intercambiable en meq/100g del horizonte A
Moa	Materia orgánica en % del horizonte A
Densa	Densidad aparente en g/cm ³ del horizonte A
Arenaa	Arena en % del horizonte A
Arcillaa	Arcilla en % del horizonte A
Limoa	Limo en % del horizonte A
Caa	Calcio intercambiable en meq/100g del horizonte A
Mga	Magnesio intercambiable en meq/100g del horizonte A
Naa	Sodio intercambiable en meq/100g del horizonte A
Acidez	Acidez intercambiable en meq/100g
Cica	Capacidad de intercambio catiónico en meq/100g
Psba	Porcentaje de saturación de bases
Clave	Características Fisiográficas
Pend	Pendiente en %
Cosexp	Coseno del azimut de la exposición
Asnm	Altura sobre el nivel del mar

4. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

4.1. Composición, valor de importancia, diversidad y similitud florística de las especies presentes en la regeneración natural en rodales intervenidos y en el arbolado de los rodales adyacentes

4.1.1. Composición de especies en la regeneración natural de rodales intervenidos y en el arbolado de los rodales adyacentes

En los rodales estudiados se encontró una gran diversidad de especies, tanto en la regeneración natural de los rodales tratados, como en el arbolado de los rodales adyacentes (Cuadro 4). El número de especies o riqueza de especies varió desde 6 (rodal adyacente 12) hasta 12 (regeneración natural del rodal 14). Las especies de pinos aparecen en todos los rodales siendo el rodal 12 en donde apareció el menor número (4) y el rodal 14 el mayor número (8). Con respecto a las latifoliadas también aparecen en todos los rodales, siendo el rodal adyacente 12 en donde aparece solo una especie y en el rodal 14 el mayor número, con 4. En general, el número de especies presentes en la regeneración natural de los rodales tratados, estuvo relacionado con el número de especies presentes en los respectivos rodales adyacentes, con una ligera tendencia a aumentar el número de especies en la regeneración natural, con respecto a sus rodales adyacentes. De acuerdo con Stirling y Wilsey, (2001) la riqueza de especies es la medida de diversidad más ampliamente usada.

Sin embargo, la identidad de las especies presentes en la regeneración natural no siempre correspondió con la de las especies en los rodales adyacentes. Por ejemplo, en la regeneración natural del rodal 12, aparecen *Quercus rugosa*, *Arbutus* sp. y *Pinus pseudostrobus*, que no están en el rodal adyacente, pero no aparecen *Pinus tecunumannii* y *Pinus pringlei* que sí están en el arbolado del rodal adyacente. De la misma manera, en la regeneración natural del rodal 14 aparecen 3 especies, *Pinus pseudostrobus apulcensis*, *P. lawsonii* y *Quercus laurina*, que no están en el arbolado

del rodal adyacente. En el rodal 13, en cambio, aparecen todas las especies presentes en el rodal adyacente, excepto *Pinus teocote*.

Cuadro 4. Composición de especies y densidad de la regeneración natural (individuos con altura > de 30 cm) de los rodales tratados y de los rodales adyacentes (individuos con dap >5 cm) de los bosques de San Pedro el Alto, Zimatlán, Oax.

Regeneración natural rodal 12 (1989)	Ind/ha	Rodal adyacente 12	Ind/ha
<i>Pinus douglasiana</i>	4281.26	<i>Pinus douglasiana</i>	1400.56
<i>Quercus rugosa</i>	970.84	<i>Pinus tecunumannii</i>	95.49
<i>Quercus laurina</i>	222.82	<i>Quercus laurina</i>	63.66
<i>Arbutus</i> sp.	143.24	<i>Pinus montezumae</i>	31.83
<i>Pinus montezumae</i>	31.83	<i>Pinus patula</i> var. <i>longepedunculata</i>	31.83
<i>Pinus patula</i> var. <i>longepedunculata</i>	31.83	<i>Pinus pringlei</i>	31.83
<i>Pinus pseudostrobus</i>	31.83		
Total	5713.65		1655.21
Regeneración natural rodal 13 (1990)		Rodal Adyacente 13	
<i>Pinus pseudostrobus</i>	1979.88	<i>Pinus pseudostrobus</i>	241.91
<i>Arbutus</i> sp.	1878.02	<i>Quercus laurina</i>	89.13
<i>Quercus laurina</i>	935.83	<i>Pinus montezumae</i>	82.76
<i>Quercus rugosa</i>	884.90	<i>Pinus patula</i> var. <i>longepedunculata</i>	57.30
<i>Pinus montezumae</i>	261.01	<i>Pinus tecunumannii</i>	50.93
<i>Pinus tecunumannii</i>	216.45	<i>Pinus douglasiana</i>	19.10
<i>Pinus douglasiana</i>	159.15	<i>Arbutus</i> sp.	6.37
		<i>Pinus pseudostrobus</i>	
<i>Pinus patula</i> var. <i>longepedunculata</i>	127.32	var. <i>apulcencis</i>	6.37
<i>Pinus pseudostrobus</i> var. <i>apulcencis</i>	19.10	<i>Pinus teocote</i>	6.37
		<i>Quercus rugosa</i>	6.37
Total	6461.68		566.59
Regeneración natural rodal 14 (1995)		Rodal adyacente 14	
<i>Pinus douglasiana</i>	779.86	<i>Pinus douglasiana</i>	278.52
<i>Pinus teocote</i>	461.55	<i>Pinus pseudostrobus</i>	175.07
<i>Pinus pseudostrobus</i>	445.63	<i>Pinus tecunumannii</i>	119.37
<i>Alnus</i> sp.	366.06	<i>Quercus rugosa</i>	87.54
<i>Pinus pseudostrobus</i> var. <i>apulcencis</i>	270.56	<i>Pinus patula</i> var. <i>longepedunculata</i>	79.58
<i>Pinus montezumae</i>	254.65	<i>Arbutus</i> sp.	55.70
<i>Arbutus</i> sp.	167.11	<i>Pinus teocote</i>	39.79
<i>Quercus rugosa</i>	87.54	<i>Alnus</i> sp.	15.92
<i>Pinus tecunumannii</i>	79.58	<i>Pinus montezumae</i>	15.92
<i>Quercus laurina</i>	63.66		
<i>Pinus lawsonii</i>	39.79		
<i>Pinus patula</i> var. <i>longepedunculata</i>	39.79		
Total	3055.77		867.39

Louman *et al.* (2001) afirman que en bosques con alta diversidad, a menudo varias especies vegetales pueden tener la misma función ecológica. La reducción en la

población de una especie puede ser compensada por un incremento en la población de otra especie con la misma función.

Algunas especies de pinos desaparecen de la regeneración (*Pinus tecunumannii* y *P. pringlei*, en el rodal 12; *Pinus teocote* en el rodal 13) y aparecen otras (*Pinus pseudostrobus* en los rodales 13 y 14; *Pinus pseudostrobus apulcensis* en el rodal 14). En cuanto a las especies de latifoliadas aparecen en la regeneración del rodal 13 *Quercus rugosa* y *Arbutus* sp. y en el rodal 14 *Quercus laurina*.

La presencia de pinos en la regeneración puede explicarse por la existencia de estas especies en el arbolado cortado o puede provenir de otros rodales, mientras que las latifoliadas, en algunos casos, por la presencia de tocones, y en otros por la existencia de esas especies en los rodales adyacentes. Al respecto, Ross *et al.* (1986) encontraron que la regeneración exitosa de encinos depende de brotes de yemas en la base de los tallos cortados (brotes de tocón) y de tallos que están presentes en el sotobosque del rodal original (regeneración avanzada).

En general, se ha establecido que la riqueza de especies en los ecosistemas forestales aumenta después de un disturbio; sin embargo, Wohlgemuth *et al.* (2002) encontraron diferencias entre efectos del disturbio respecto a la riqueza de especies: una reducción de la dominancia (de alguna especie) aumenta la riqueza de especies, y un incremento de la dominancia reduce la riqueza de especies. Los rodales estudiados han sido sometidos a intervenciones silvícolas regulares (chaponeos y podas) con el fin de eliminar a los arbustos y hojosas de la regeneración; sin embargo, al parecer no han dado los resultados esperados.

En el Cuadro 4 se puede apreciar que en el rodal 12 se presenta la mayor densidad de *Pinus douglasiana* siendo la diferencia de densidad de esta especie muy grande con respecto a los rodales con mayor riqueza de especies; esta característica es similar en su rodal adyacente, no así en los demás rodales. Así mismo se puede observar en relación a la densidad, que las especies de pino predominan tanto en los

rodales intervenidos como en los adyacentes; sin embargo, las especies de *Quercus sp.*, *Arbutus sp.* y *Alnus* representan una proporción importante del arbolado natural de estos sitios y, por lo tanto, de la regeneración natural.

En general, la respuesta de las especies al disturbio depende de su estrategia de desarrollo con respecto al hábitat, incluyendo entre tales factores: la vulnerabilidad de las especies a varios tipos de estrés, el patrón de reproducción y la tolerancia a la competencia, principalmente interespecífica (Zavala, 2001). Oliver y Larson (1990) establecen que un ambiente determinado permite que solo ciertos individuos crezcan en un área. Este proceso de limitación de especies es referido como un filtro ambiental, mientras que Fujimori (2001) designa al rango de condiciones de sitio en los cuales las especies pueden crecer sin competencia interespecífica, como nicho fundamental.

4.1.2. Valor de importancia de las especies en la regeneración natural de los rodales intervenidos y en los rodales adyacentes

En los Cuadros 5 y 6 se muestra que en general el mayor valor de importancia y por consiguiente el porcentaje de importancia en la regeneración natural de los rodales intervenidos y en los rodales adyacentes, lo presentan las especies de pinos (*Pinus douglasiana*, 56.76 y 58.28 %; *P.pseudostrobus*, 32.14 % y 38.18 %; y *P.douglasiana*, 20.15 y 25.05 %) siguiendo en importancia en los rodales intervenidos las especies de hojosas (*Quercus rugosa*, 21.66 %; *Arbutus sp.*, 19.20 %; y *Alnus*, 16.72 %); en cambio en los rodales adyacentes *Pinus pringlei* (17.24%), *P. montezumae* (18.77%) y *P. pseudostrobus* (22.59%) tienen mayor valor de importancia que las hojosas.

En la regeneración natural del rodal 12 y en su rodal adyacente es notable la gran diferencia en valor de importancia de *Pinus douglasiana* con las demás especies, lo que contrasta con los otros rodales, con mas especies y diferencias menores en los valores. Se observa que la mayor contribución al valor de importancia lo presentan la densidad y la cobertura.

Cuadro 5. Valor de Importancia de las especies de la regeneración natural de pinos y hojosas de los rodales intervenidos en los bosques de la comunidad de San Pedro el Alto, Zimatlán, Oax.

Rodal 12(1989) Especie	D. R. (%)	C.R. (%)	F.R. (%)	V. I.	P. I.
<i>Pinus douglasiana</i>	74.93	68.69	26.67	170.29	56.76
<i>Quercus rugosa</i>	16.99	21.32	26.67	64.98	21.66
<i>Arbutus</i> sp	2.51	3.51	16.67	22.68	7.56
<i>Quercus laurina</i>	3.90	4.51	13.33	21.75	7.25
<i>Pinus montezumae</i>	0.56	0.35	6.67	7.58	2.53
<i>P. pseudostrobus</i>	0.56	0.15	6.67	7.38	2.46
<i>P. patula longepedunculata</i>	0.56	1.54	3.33	5.43	1.81
Total	100.00	100.00	100.00	300.00	100.00
Rodal 13(1990) Especie	D. R. (%)	C.R. (%)	F.R. (%)	V. I.	P. I.
<i>Pinus pseudostrobus</i>	30.64	48.32	17.48	96.43	32.14
<i>Arbutus</i> sp	29.06	12.02	16.50	57.59	19.20
<i>Quercus laurina</i>	14.48	10.24	16.50	41.23	13.74
<i>Q. rugosa</i>	13.69	8.55	14.56	36.81	12.27
<i>Pinus montezumae</i>	4.04	8.01	10.68	22.73	7.58
<i>P. douglasiana</i>	2.46	4.07	10.68	17.21	5.74
<i>P. tecunumanii</i>	3.35	6.47	5.83	15.64	5.21
<i>P. patula longepedunculata</i>	1.97	2.26	5.83	10.06	3.35
<i>P. pseudostrobus apulcencis</i>	0.30	0.07	1.94	2.31	0.77
Total	100.00	100.00	100.00	300.00	100.00
Rodal 14(1995) Especie	D. R. (%)	C.R. (%)	F.R. (%)	V. I.	P. I.
<i>Pinus douglasiana</i>	25.52	20.08	14.85	60.46	20.15
<i>Alnus</i> sp.	11.98	25.31	12.87	50.16	16.72
<i>Pinus teocote</i>	15.10	15.73	10.89	41.72	13.91
<i>P. pseudostrobus</i>	14.58	7.90	12.87	35.35	11.78
<i>P. pseudostrobus apulcencis</i>	8.85	8.75	10.89	28.50	9.50
<i>P. montezumae</i>	8.33	5.19	8.91	22.44	7.48
<i>Arbutus</i> sp.	5.47	6.37	9.90	21.74	7.25
<i>Pinus tecunumanii</i>	2.60	5.93	3.96	12.49	4.16
<i>Quercus rugosa</i>	2.86	1.25	4.95	9.06	3.02
<i>Quercus laurina</i>	2.08	1.35	4.95	8.39	2.80
<i>Pinus lawsonii</i>	1.30	0.75	2.97	5.02	1.67
<i>P. patula longepedunculata</i>	1.30	1.37	1.98	4.66	1.55
Total	100.00	100.00	100.00	300.00	100.00

Donde D.R.=Densidad Relativa; C.R.=Cobertura Relativa; F.R.=Frecuencia Relativa; V.I.=Valor de Importancia; P.I.=Porcentaje de Importancia

Cuadro 6. Valor de importancia de las especies de árboles de los rodales adyacentes en los bosques de la comunidad de San Pedro el Alto, Zimatlán, Oax.

Rodal ady12 Especie	D. R. (%)	C.R. (%)	F.R. (%)	V. I.	P. I.
<i>Pinus douglasiana</i>	84.62	50.22	40.00	174.84	58.28
<i>Pinus pringlei</i>	1.92	39.80	10.00	51.73	17.24
<i>Quercus laurina</i>	3.85	4.36	20.00	28.21	9.40
<i>Pinus tecunumannii</i>	5.77	3.99	10.00	19.76	6.59
<i>Pinus patula var longipedunculata</i>	1.92	1.25	10.00	13.18	4.39
<i>Pinus montezumae</i>	1.92	0.37	10.00	12.30	4.10
Total	100	100	100	300	100
Rodal ady13 Especie	D. R. (%)	C.R. (%)	F.R. (%)	V. I.	P. I.
<i>Pinus pseudostrobus</i>	42.70	40.74	31.11	114.55	38.18
<i>Pinus montezumae</i>	14.61	19.47	22.22	56.30	18.77
<i>Quercus laurina</i>	15.73	4.30	13.33	33.36	11.12
<i>Pinus patula var longipedunculata</i>	10.11	7.59	8.89	26.59	8.86
<i>Pinus tecunumannii</i>	8.99	5.31	8.89	23.18	7.73
<i>Pinus douglasiana</i>	3.37	10.13	6.67	20.17	6.72
<i>Arbutus sp</i>	1.12	7.49	2.22	10.84	3.61
<i>Pinus pseudostrobus var apulcencis</i>	1.12	3.25	2.22	6.59	2.20
<i>Quercus rugosa</i>	1.12	1.64	2.22	4.99	1.66
<i>Pinus teocote</i>	1.12	0.08	2.22	3.42	1.14
Total	100	100	100	300	100
Rodal ady14 Especie	D. R. (%)	C.R. (%)	F.R. (%)	V. I.	P. I.
<i>Pinus douglasiana</i>	32.11	26.97	16.07	75.15	25.05
<i>Pinus pseudostrobus</i>	20.18	26.16	21.43	67.78	22.59
<i>Pinus tecunumannii</i>	13.76	15.15	19.64	48.55	16.18
<i>Pinus patula var longipedunculata</i>	9.17	8.54	8.93	26.65	8.88
<i>Arbutus sp</i>	6.42	4.94	10.71	22.07	7.36
<i>Quercus rugosa</i>	10.09	3.49	7.14	20.72	6.91
<i>Pinus teocote</i>	4.59	5.35	8.93	18.87	6.29
<i>Pinus montezumae</i>	1.83	9.17	3.57	14.58	4.86
<i>Alnus sp</i>	1.83	0.23	3.57	5.63	1.88
Total	100	100	100	300	100

Donde D.R.=Densidad Relativa; C.R.=Cobertura Relativa; F.R.=Frecuencia Relativa; V.I.=Valor de Importancia; P.I.=Porcentaje de Importancia

El valor de importancia, o el porcentaje de importancia, da una estimación en conjunto de la influencia o importancia de una especie en la comunidad (Brower *et al.*, 1998). Los mismos autores mencionan que aunque tal estimación tiene la ventaja de usar más de una medida de influencia, tiene la desventaja de dar igual peso a cada uno y produce valores similares para diferentes combinaciones de los tres valores relativos.

También, el término importancia es confuso ya que significa diferentes cosas para diferentes ecólogos e involucra sumar tres diferentes medidas no independientes.

Algunos autores consideran que las variables individuales no dan una descripción adecuada del comportamiento de los atributos en las comunidades que se comparan y han propuesto el empleo de coeficientes que combinan las distintas variables (Matteucci y Colma, 1982). Estos autores señalan que la selección de las variables depende a menudo del objetivo del estudio. Sin embargo, tales coeficientes, tienen un significado ecológico dudoso y enmascaran las relaciones entre variables que si tienen significado.

4.1.3. Diversidad de especies en la regeneración natural de los rodales intervenidos y en los rodales adyacentes

Al revisar los índices, empezando con el índice de dominancia de Simpson, se constatan los resultados mostrados en los cuadros anteriores, ya que tanto el rodal 12 como su adyacente presentan los mayores valores, indicando que una especie es la dominante en ellos; el índice baja en los otros rodales, indicando una abundancia más uniforme de las especies leñosas. Lo mismo se muestra con los índices de diversidad de Simpson, Shannon y Alpha de Fisher, ya que a mayor dominancia se tiene una menor diversidad y viceversa (Cuadro 7).

Cuadro 7. Índices de diversidad de especies en la regeneración de los rodales intervenidos y en los rodales adyacentes en los bosques de la comunidad de San Pedro el Alto, Zimatlán, Oax.

Rodal	dominancia de Simpson	Diversidad de Simpson	Varianza de Simpson	Diversidad de Shannon	Varianza de Shannon	Alpha de Fisher
12 (1989)	0.593	0.407	0.000052	0.823	0.0002	0.790
13 (1990)	0.222	0.778	0.000006	1.703	0.0001	1.023
14 (1995)	0.144	0.856	0.000008	2.140	0.0002	1.586
ady12	0.722	0.278	0.000205	0.659	0.0008	0.783
ady13	0.248	0.752	0.000176	1.700	0.0015	1.725
ady14	0.188	0.812	0.000049	1.876	0.0006	1.400

Sin embargo, en general se observa que la regeneración natural en los tres rodales intervenidos mantiene un nivel de diversidad similar o ligeramente mayor que en los respectivos rodales adyacentes (Cuadro 7).

Louman *et al.* (2001) mencionan que una observación importante para la silvicultura es que, en bosques con mayor diversidad, por definición hay una menor proporción de especies dominantes; más bien, un mayor número de especies son escasas y que la permanencia de las especies escasas en el bosque puede ser muy influenciada por la silvicultura, ya que su regeneración generalmente depende de interacciones con polinizadores, dispersores de semillas, depredadores muy específicos y requerimientos específicos de hábitats.

Con respecto a los índices usados, Stirling y Wilsey (2001), aclaran que el índice de abundancia proporcional de H' ó índice de diversidad de Shannon es sensible a la riqueza de especies y uniformidad y es la mejor medida de su influencia conjunta. Sin embargo, la aplicabilidad de la información-teórica de H' para la diversidad ecológica es dudosa, por lo que puede ser más útil cómo una medida de incertidumbre en predecir la especie de un individuo. La diversidad proporcional medida por H' no está fuertemente afectada por las especies raras y tiene una región más amplia de sensibilidad que el índice de Simpson y es también relativamente independiente del tamaño de muestra.

Al comparar los índices de Simpson y de Shannon en la regeneración natural de los tres rodales intervenidos se encontró con una $p=0.01$ y un valor de $t=2.58$ que los rodales son diferentes en cuanto a diversidad. En los rodales adyacentes los resultados son similares ya que se encontró con una $p=0.01$ y un valor de $t=2.58$ que los rodales son diferentes en cuanto a diversidad, aunque cabe aclarar que aquí los valores calculados de t fueron menores y en el caso de los rodales adyacentes 13 y 14, el valor de t calculado y el de tablas estuvieron muy cercanos (Cuadro 8).

Cuadro 8. Comparaciones de índices de diversidad de especies en la regeneración natural de rodales intervenidos y en sus rodales adyacentes, en los bosques de la comunidad de San Pedro el Alto, Zimatlán, Oax.

Rodal	Simpson		Shannon	
	13 (1990)	14(1995)	13(1990)	14(1995)
12(1989)	-48.564	-58.096	51.776	68.719
13(1990)		-21.196		26.911
Rodal	ady13	ady14	ady13	ady14
ady12	-24.239	-33.450	-21.612	-32.284
ady13		-3.998		-3.857

En cuanto a la similitud entre rodales los resultados varían de acuerdo al índice empleado; con los índices cualitativos (Jaccard y Sorensen) los rodales 12 y 13 son más similares en cuanto a la composición de especies leñosas de la regeneración natural, ya que éstos solo toman en cuenta la presencia-ausencia de las especies. Con el índice cuantitativo de Sorensen la mayor similitud en la composición de la regeneración natural se encuentra entre los rodales 13 y 14, mientras que con el de Morisita, la mayor similitud ocurre entre el 12 y 14 (Cuadro 9), los cuales serían resultados más confiables ya que toman en cuenta la abundancia de las especies. En los rodales adyacentes, los índices cualitativos encuentran más similitud entre el rodal adyacente 13 y el 14, al igual que el índice cuantitativo de Sorensen, en tanto el de Morisita encuentra el mayor valor de similitud entre los rodales adyacentes 12 y 14 (Cuadro 9).

Cuadro 9. Comparaciones de índices de similitud de especies en la regeneración natural de los rodales intervenidos y en sus rodales adyacentes, en los bosques de la comunidad de San Pedro el Alto, Zimatlán, Oax.

Rodal	Especies comunes	Jaccard Classic	Sorensen Classic	Sorensen Cuantitativo =Bray-Curtis	Morisita -Horn
12 (1989) vs 14 (1995)	7	0.583	0.737	0.267	0.542
12 (1989) vs 13 (1990)	7	0.778	0.875	0.247	0.139
13 (1990) vs 14 (1995)	9	0.750	0.857	0.277	0.430
ady12 vs ady14	4	0.364	0.533	0.334	0.619
ady12 vs ady13	5	0.455	0.625	0.178	0.092
ady13 vs ady14	8	0.727	0.842	0.471	0.567

Al analizar los valores de t calculados (Cuadro 10) entre los índices de diversidad de las especies leñosas en la regeneración natural y el arbolado en sus respectivos rodales adyacentes se encuentra que no existen diferencias significativas ($P=0.01$) entre la regeneración natural del rodal 13 y su rodal adyacente; aun cuando en los otros rodales existen diferencias entre los valores del índice de diversidad de la regeneración natural con respecto a su rodal adyacente, la diferencia es menor que al comparar el índice de diversidad en la regeneración natural de los tres rodales o en el arbolado de los tres rodales adyacentes.

Cuadro 10. Comparaciones de índices de diversidad de especies en la regeneración natural de rodales intervenidos con respecto a la de sus rodales adyacentes, en los bosques de la comunidad de San Pedro el Alto, Zimatlán, Oaxaca.

Rodal	Simpson			Shannon		
	ady12	ady13	ady14	ady12	ady13	ady14
12 (1989)	8.059			5.126		
13 (1990)		1.961			0.083	
14 (1995)			5.934			9.560

En cuanto a similitud entre la composición de especies leñosas en la regeneración natural y el arbolado de los rodales adyacentes, los índices cualitativos dan mayor valor al rodal 13 y a su rodal adyacente. En cambio, los índices cuantitativos de Sorensen y de Morisita le dan el mayor valor de similitud al rodal 12 y su adyacente (Cuadro 11).

Cuadro 11. Comparaciones de índices de similitud de las especies en la regeneración natural de rodales intervenidos con respecto a la de sus rodales adyacentes, en los bosques de la comunidad de San Pedro el Alto, Zimatlán, Oaxaca.

Rodal	Especies Comunes	Jaccard Classic	Sorensen Classic	Sorensen Cuantitativo =Bray-Curtis	Morisita -Horn
12 (1989) vs ady12	4	0.444	0.615	0.415	0.967
13 (1990) vs ady13	9	0.900	0.947	0.159	0.724
14 (1995) vs ady14	9	0.750	0.857	0.402	0.803

4.1.4. Implicaciones de la diversidad

En los bosques de la comunidad de San Pedro el Alto, Zimatlán, Oaxaca, se aprovecha principalmente el género *Pinus* y las cortas de regeneración que se han venido aplicando tienen la finalidad de favorecer el establecimiento de pinos, pero como se ha encontrado en este trabajo, en la regeneración se pueden presentar especies deseables e indeseables para el silvicultor y el hecho de dejar solo pinos como árboles padre, no asegura que la regeneración va a estar compuesta únicamente de ese género, ya que existen otras especies con diferentes mecanismos de regeneración que pueden superar en número a las especies deseables. El número de especies de pinos encontradas en la regeneración (4, 6 y 8 especies, en los rodales 12,13 y 14 respectivamente) parecen sugerir una disminución gradual a partir de la aplicación de la primer corta, y parecido, pero no tan consistente con las hojosas (3,3 y 4 especies en los rodales 12,13 y 14), ya que es práctica común en los rodales el corte de estas especies, y por otro lado, en los rodales adyacentes también se encuentran las especies y no siguen la misma tendencia. Se pretende simplificar la composición y por tanto su manejo dejando solo especies de pinos. Louman *et al.* (2001) afirman que entre menos compleja es la composición del bosque, menos complejo también será su manejo. Ello lleva a veces a plantearse la aplicación de tratamientos silviculturales dirigidos a simplificar la composición del bosque a niveles que podrían considerarse extremos y la subsecuente pérdida de la diversidad pueda comprometer la sostenibilidad.

En cuanto a valor de importancia de las especies de la regeneración disminuye en los rodales con el tiempo a partir de la aplicación de la primer corta, por lo que la dominancia de alguna especie en particular tiende a acentuarse con el tiempo, lo mismo sucede con los rodales adyacentes por lo que puede afirmar que es mas consecuencia de la mezcla de especies y no del tiempo.

La mezcla de especies de la regeneración natural es muy parecida a la que se presenta en el arbolado adulto de los rodales adyacentes, por lo que al parecer, la

mezcla de especies en la regeneración natural no es temporal. Lo anterior implica un mejor conocimiento por parte del silvicultor de la dinámica de los rodales, lo que conducirá en última instancia a una silvicultura más integral. Louman *et al.* (2001) mencionan que la diversidad biológica debe considerarse como un componente esencial de una silvicultura positiva. Por un lado, la diversidad ofrece oportunidades para utilizar mecanismos naturales para la producción simultánea de diferentes funciones y bienes. Por otro lado, nos ofrece mayor estabilidad y seguridad, amortiguando efectos negativos todavía no conocidos que podrían resultar de la aplicación de intervenciones cuando no se tiene suficiente información sobre la dinámica del bosque.

La composición de especies y su abundancia que están reflejados en los índices de diversidad calculados muestran que hay diferencias en la regeneración de los rodales intervenidos y en el arbolado de los rodales adyacentes, sin embargo al comparar la regeneración y el arbolado no hay diferencias entre el rodal 13 y su adyacente y con los índices de la similitud se corrobora lo encontrado con el rodal 13 y su adyacente, además del rodal 12 y su adyacente, aunque con diferente índice. Esta diversidad de especies no es casual ya que la zona sobresale por esa característica (Arriaga *et al.*, 2000) y la mezcla de especies de la regeneración son las mejor adaptadas (Spurr y Barnes, 1980) siguiendo un disturbio (Oliver y Larson, 1990).

Stirling y Wilsey (2001) indican que la diversidad puede cambiar con los procesos ecológicos clave tales como competencia, predación y sucesión, cada uno de los cuales altera proporcionalmente a la diversidad a través de cambios en uniformidad sin ningún cambio en riqueza de especies. Un aspecto importante a considerar es que en esta investigación se trabajó a nivel de rodal, pero se pueden presentar diferencias a otra escala. Al respecto, Chandy *et al.* (2006), aclaran que cuantificando la diversidad en diferentes escalas de observación ayuda a planificar las medidas de conservación y el manejo de sistemas naturales y que en años recientes los ecólogos han cambiado su énfasis de especies simples dentro de hábitat a la conservación de la comunidad entera dentro de regiones. Este cambio necesita el entendimiento del fenómeno dependiente

de la escala, incluyendo patrones de diversidad. Decocq *et al.* (2004) mencionan que los índices de diversidad son dependientes de la escala y consideran a todas las especies como equivalentes, reduciendo su capacidad para afectar los mecanismos ecológicos que influyen en la biodiversidad.

La importancia de estos índices es que a pesar de que se aplicaron cortas de regeneración dejando solo árboles padre de pino y eliminando las especies indeseables, la regeneración es mezclada, al igual que los rodales adyacentes. Lo anterior no implica que la corta no haya tenido el resultado esperado, es decir obtener una nueva masa, sino que esta no va a estar constituida solamente por las especies que representadas por los árboles padre, ya que la mezcla de especies depende de varios factores que la determinan (Perry, 1994).

4.2. Relaciones funcionales de la regeneración de pinos, hojosas y arbustos

4.2.1. Condiciones creadas por el aprovechamiento

No se encontraron tocones de *Quercus* y de *Arbutus* en los rodales 12 y 14, solo en el rodal 13 (Cuadro 12); en todos los casos hubo un mayor aprovechamiento de pino ya que así lo evidenciaron los tocones encontrados, sobre todo en el rodal 12, en donde se encontró en mayor número pero con un diámetro menor; la intensidad de la corta fue mayor en el rodal 14, con una mayor área basal y diámetro de los tocones mientras que en el rodal 13 se tuvo la menor intensidad de corta (Cuadro 12).

Cuadro 12. Características de los tocones, arboles padre, superficie y año de aprovechamiento (corta de regeneración) de los rodales intervenidos en San Pedro el Alto, Zimatlán, Oax.

Característica	Rodal		
	12	13	14
Tocones de pino y hojosas (número/ha)	248.5	179.8	237.0
Diámetro promedio de tocones de pino y hojosas (cm)	55.4	52.9	59.4
Tocones de pino (número/ha)	248.5	124.4	237.0
Diámetro promedio de tocones de pino (cm)	55.4	56.4	59.4
Tocones de <i>Arbutus</i> (número/ha)	0	48.0	0
Tocones de <i>Quercus</i> (número/ha)	0	7.4	0
Área basal de tocones de pino (m ² /ha)	58.8	29.7	63.8
Área basal de tocones de pino y hojosas (m ² /ha)	58.8	37.1	63.8
Arboles padre de pino (número/ha)	45.5	52.8	11.3
Edad media de arboles padre de pino (años)	80.8	74.3	92.9
Diámetro arboles padre de pino (cm)	62.4	59.5	73.4
Area basal de arboles padre de pino (m ² /ha)	15.5	11.6	4.6
Longitud de copa de arboles padre de pino (m)	7.8	13.3	13.8
Diámetro de copa de arboles padre de pino (m)	7.0	8.5	7.2
Altura de arboles padre de pino (m)	31.4	31.0	35.9
Arboles padre de <i>Pinus pseudostrobus</i> (número/ha)	2.5	41.8	1.5
Arboles padre de <i>Pinus montezumae</i> (número/ha)	9.0	9.8	3.3
Arboles padre de <i>Pinus douglasiana</i> (número/ha)	34.0	0	3.8
Arboles padre de <i>Pinus teocote</i> (número/ha)	0	0	2.5
Arboles padre de <i>Pinus tecunumanii</i> (número/ha)	0	1.2	0.3
Tiempo transcurrido después de la corta (años)	12.0	11.0	6.0
Superficie del subrodal (ha)	1.0	0.73	2.53

Se encontraron 5 especies de pino como árboles padre, destacando que en el rodal 14 se encontraron las 5, mientras que en los otros rodales solo se encontraron 3 de ellas. En el rodal 14 se encontró un menor número de árboles padre de pino, con la mayor edad, el mayor diámetro, la mayor longitud de copa y la mayor altura; en contraste, en el rodal 13 se encontró el mayor número de árboles, la menor edad, el menor diámetro, un diámetro de copa mayor y una menor altura; el rodal 12 destaca por la mayor cantidad de árboles padre de *Pinus douglasiana* y una mayor área basal.

En el Cuadro 13 se presentan las características fisiográficas y edáficas en los 3 rodales intervenidos, encontrándose que la mayor altura sobre el nivel del mar se tuvo en el rodal 13 y la menor en el rodal 12, la mayor pendiente en el rodal 14 y la menor en

el 13. Es decir, en el rodal con mayor pendiente se dejó el menor número de árboles padre y en el de menor pendiente (13) la mayor cantidad de árboles padre. Al parecer no se siguió un criterio uniforme. La orientación principal de los rodales fue hacia el noreste y sureste. Sin embargo, dentro de estos hay una amplia variación en exposiciones, no habiendo un patrón definido.

El espesor y peso seco del mantillo presentan los mayores valores en el rodal 12 que fue aprovechado en 1989, mientras que los menores valores se dan en el rodal 13 que fue intervenido en 1990. El pH del mantillo tiene un valor mayor en el rodal 14 y menor en el 13; el nitrógeno total y el fósforo son mayores en el rodal 13 y menores en el rodal 14; el contenido de potasio es mayor en el rodal 14 y menor en el 12.

En el rodal 12 se presentan los menores valores de nitrógeno, fósforo, potasio, calcio, magnesio, sodio y materia orgánica en el horizonte A, por lo que también presenta una menor capacidad de intercambio catiónico y porcentaje de saturación de bases. Este rodal también presenta los mayores valores de densidad aparente, de arcilla, de limo y de acidez intercambiable. El rodal 13 presenta los mayores valores de espesor, contenido de nitrógeno, fósforo, calcio, materia orgánica y porcentaje de saturación de bases en el horizonte A, con el menor valor de pH. Por último, el rodal 14 presentó los valores mayores de pH, y de contenido de potasio, magnesio, sodio y capacidad de intercambio catiónico, y el menor espesor del horizonte A.

Cuadro 13. Características edáficas y fisiográficas y determinaciones físicas y químicas del mantillo y horizonte A en los rodales intervenidos en San Pedro el Alto, Zimatlán, Oax.

Característica	Rodal		
	12	13	14
Altura sobre el nivel del mar (m)	2483.500	2780.600	2731.750
Pendiente (%)	32.500	16.000	34.250
Exposición (azimuth)	97.500	148.200	73.000
<u>Mantillo:</u>			
Espesor (cm)	6.775	4.474	4.523
Peso seco (kg/m ²)	10.855	7.764	8.943
pH	4.840	4.352	4.958
N total (%)	0.673	0.702	0.456
P (ppm)	12.825	76.160	9.163
K intercambiable (meq/100g)	1.362	1.861	1.938
<u>Horizonte A:</u>			
Espesor (cm)	5.070	14.440	4.978
pH	5.230	4.976	5.565
N total (%)	0.282	0.423	0.289
P (ppm)	7.900	8.580	8.063
K intercambiable (meq/100g)	0.708	0.836	1.411
Ca intercambiable (meq/100g)	5.449	8.265	8.211
Mg intercambiable (meq/100g)	1.282	1.739	2.061
Na intercambiable (meq/100g)	0.579	0.670	0.693
Acidez intercambiable (meq/100g)	1.396	1.070	1.257
C.I.C (meq/100g)	9.215	12.581	13.630
Saturación de bases (%)	85.000	91.716	90.588
Materia orgánica (%)	6.238	10.163	8.098
Densidad aparente (g/cm ³)	1.147	0.813	0.760
Arena (%)	58.120	65.960	66.260
Arcilla (%)	11.240	4.020	5.525
Limo (%)	30.640	30.020	28.215
Textura	Franco-arenosa	Franco-arenosa	Franco-arenosa

El rodal 13 tuvo en promedio la mayor densidad, en general, de arbustos y de hojosas, estas últimas en mayor número que los pinos; el rodal 14 al contrario tuvo un menor número de individuos de pinos, hojosas y arbustos; sin embargo, los arbustos representan un número considerable (Cuadro 14). El rodal 14 sobresale por el mayor número de especies en general, con 8 especies de pino; el rodal 12 tuvo el menor número de especies y de densidad de individuos.

Cuadro 14. Composición de especies y densidad de la regeneración de pinos y hojasas y arbustos en los rodales intervenidos en San Pedro el Alto, Zimatlán, Oax.

Característica	Rodal		
	12	13	14
Pinos, hojasas y arbustos (Individuos/ha)	6224.5	8734.0	5060.8
Pinos (Individuos/ha)	4377.0	2762.8	2371.8
Hojosas (Individuos/ha)	1337.5	3698.8	684.0
Arbustos (Individuos/ha)	510.0	2272.4	2005.0
Especies de pinos, hojasas y arbustos (número)	10.0	11.0	13.3
Especies de pino (número)	3.0	3.8	5.3
Especies de arbustos (número)	5.0	4.6	5.0
Especies de hojasas (número)	2.0	2.6	3.0
<i>Pinus douglasiana</i> (Individuos/ha)	4281.0	159.2	780.0
<i>Pinus pseudostrobus</i> (Individuos/ha)	32.0	1979.8	445.8
<i>Pinus pseudostrobus apulcensis</i> (Individuos/ha)	0	19.0	270.8
<i>Pinus montezumae</i> (Individuos/ha)	32.0	261.0	254.8
<i>Pinus tecunumanii</i> (Individuos/ha)	0	216.6	79.5
<i>Pinus patula longipedunculata</i> (Individuos/ha)	32.0	127.2	39.8
<i>Pinus lawsonii</i> (Individuos/ha)	0	0	39.8
<i>Pinus teocote</i> (Individuos/ha)	0	0	461.5
<i>Quercus laurina</i> (Individuos/ha)	223.0	936.0	63.8
<i>Quercus rugosa</i> (Individuos/ha)	971.0	884.8	87.5
<i>Arbutus</i> sp. (Individuos/ha)	143.5	1878.0	167.0
<i>Alnus</i> sp. (Individuos/ha)	0	0	365.8
<i>Baccharis conferta</i> (Individuos/ha)	16.0	44.6	572.8
<i>Baccharis heterophylla</i> (Individuos/ha)	127.5	1661.4	867.5
<i>Rubus</i> sp. (Individuos/ha)	79.5	63.6	47.8

Las especies de hojasas estuvieron presentes en todos los rodales, excepto *Alnus* sp., que solo se encontró en el rodal 14; la mayor densidad de este grupo de especies se observó en el rodal 13. Las especies de arbustos se encontraron en los 3 rodales, destacando el número de individuos de *Baccharis heterophylla* en el rodal 13.

4.2.2. Relaciones funcionales de la regeneración en función de las condiciones del aprovechamiento

En el Cuadro 15 se presentan las ecuaciones obtenidas del análisis de regresión de la regeneración mayor de 30 cm de altura en función de las características del aprovechamiento. En algunos casos, el coeficiente de regresión asociado al intercepto

no resultó significativo, por lo que se probaron modelos sin intercepto, mejorándose el ajuste de la ecuación (por ejemplo, en el caso de individuos por ha de hojosas (hoj), de *Pinus douglasiana* (pd), *Pinus pseudostrobus* (pps), *Pinus tecunumanii* (ptec), *Pinus teocote* (pteo) y *Quercus rugosa* (qr). Sin embargo, en otros casos aun cuando aumentó el coeficiente de determinación (R^2), los factores de inflación de varianza (VIF) se elevaron mucho, por lo que se presentan los modelos con el intercepto (individuos por ha de *Pinus patula* (ppat)).

Las características de la masa residual (dimensiones y número de los arboles padre principalmente) parecen tener más influencia que lo que se cortó (número y área basal de tocones) sobre la densidad (individuos por ha) total o por grupo de especies. Por ejemplo, el diámetro a la altura del pecho de los arboles padre influyó en forma negativa en la densidad total y de pinos. El área basal de los árboles padre contribuyó en forma positiva en la densidad de hojosas y negativa en la densidad de arbustos; el diámetro de copa se asoció en forma positiva con la densidad total. La longitud de copa de los árboles padres se asoció en forma positiva con la presencia de los arbustos. Los tocones de encino solo se encontraron en el rodal 13, que coincidió con la mayor presencia de individuos de hojosas en ese rodal; el área basal de tocones de pinos influyó negativamente con la presencia de arbustos.

La diversidad de especies (número total y por grupo de especies) también estuvo más asociada a las características de la masa residual (número, especie y dimensiones de árboles padre) que al número de árboles removidos (tocones), pero la relación más fuerte al parecer son los años transcurridos después de la corta (en el caso de las especies de pino). Por ejemplo, el número de árboles padre de *Pinus montezumae* está relacionado negativamente con el número total de especies y con el número de especies de arbustos. El diámetro de copa de los arboles padre influyó en forma negativa sobre el número de especies arbustivas, mientras que la edad de los árboles

Cuadro 15. Ecuaciones obtenidas y estadísticos básicos del análisis de regresión de las características de la regeneración natural en función de las condiciones del aprovechamiento

N°	Ecuación	Pr> F	R ² ajust
1	indha= 5001.0936 -126.4401dapap +1308.6938dcap	0.0010	0.7756
Pr>t	0.0539 0.0030 0.0006		
VIF	0 1.1329 1.1329		
Eigenvalue	2.9532 0.0279 0.0183		
2	pin= 10382 -238.0623tocq -96.5667dapap -420.56398appteo	0.0356	0.5495
Pr>t	0.0043 0.0082 0.0290 0.0749		
VIF	0 1.5495 1.4809 1.0815		
Eigenvalue	2.4098 1.0026 0.5752 0.0124		
3	hoj= 96.8082 +980.1121apptec +180.9778tocq +86.4353abapha	<0.0001	0.9822
Pr>t	0.6091 <0.0001 <0.0001 0.0009		
VIF	0 1.0552 1.0700 1.0760		
Eigenvalue	2.2880 1.0107 0.5781 0.1233		
3b	Hoj= 989.3783apptec +181.5368tocq +93.3499abapha	<0.0001	0.9917
Pr>t	<0.0001 <0.0001 <0.0001		
VIF	1.0610 1.2882 1.3492		
Eigenvalue	1.5087 1.0000 0.4913		
4	arb= 1731.5825 +168.2844lcap -27.2725abtochap -70.0641abapha	0.0001	0.9132
Pr>t	0.0027 <0.0001 0.0006 0.0071		
VIF	0 1.0947 1.1895 1.1881		
Eigenvalue	3.5020 0.3213 0.1273 0.0494		
5	nsp= 11.3907 +0.9911appteo -0.0901appm	0.0002	0.8444
Pr>t	<0.0001 0.0003 0.0515		
VIF	0 1.1127 1.1127		
Eigenvalue	1.8126 0.9450 0.2424		
6	nspp= 8.14373 -0.3607adcr +0.1723apptec -0.0033tocha	0.0008	0.8505
Pr>t	<0.0001 0.0002 0.0733 0.0787		
VIF	0 1.0317 1.2528 1.2637		
Eigenvalue	2.97074 0.9002 0.1032 0.0259		

Donde:

Indha= Individuos por ha de pino, hojosas y arbustos, Pin= Individuos por ha de pinos, Hoj= Individuos por ha de hojosas, Arb= Individuos por ha de arbustos, Nsp= Número de especies de pino, hojosas y arbustos, Nspp= Número de especies de pinos.

Tocha= Tocones por ha de pino y hojosas, Abtochap= Área basal por ha de tocones de pino, Tocq= Tocones por ha de *Quercus*, Dapap= Diámetro a la altura de pecho de árboles padre, Abapha= Área basal por ha de árboles padre, Dcap= Diámetro de copa de árboles padre, Lcap= Longitud de copa en m de árboles padre, Appm= Árboles padre por ha de *Pinus montezumae*, Appteo= Árboles padre por ha de *Pinus teocote*, Apptec= Árboles padre por ha de *Pinus tecunumannii*, Adcr= Años después de la corta de regeneración

Cuadro 15. Continuación...

Nº	Ecuación	Pr> F	R ² ajust
7	nsparb= 6.12819 -0.1586apm -0.5379dcap -1.4783supsub +0.0746edadap	0.0214	0.6939
Pr>t	0.0436 0.0080 0.0290 0.0199 0.0710		
VIF	0 1.1877 1.0734 2.2788 2.3176		
Eigenvalue	4.2051 0.5725 0.1889 0.0262 0.0074		
8	nsph= 3.2158 +0.3134appteo -0.0046tocp	0.0210	0.5239
Pr>t	0.0001 0.0200 0.0699		
VIF	0 1.0004 1.0004		
Eigenvalue	2.1532 0.7372 0.1096		
9	Pd= 368.9976 +101.4341appd	0.0066	0.5310
Pr>t	0.4154 0.0066		
VIF	0 1		
Eigenvalue	1.5045 0.4955		
9b	pd= 113.8789appd	0.0009	0.6499
Pr>t	0.0009		
VIF	1.0000		
Eigenvalue	1.0000		
10	Pps= 668.6093 +19.9605apps	0.1471	0.1317
Pr>t	0.2549 0.1471		
VIF	0 1		
Eigenvalue	1.4576 0.5424		
10b	pps= 26.9616apps	0.0403	0.2923
Pr>t	0.0403		
VIF	1.0000		
Eigenvalue	1.0000		
11	ppsa= 557.2143 -48.0714adcr	<0.0001	0.8949
Pr>t	<0.0001 <0.0001		
VIF	0 1.0000		
Eigenvalue	1.9644 0.0356		
12	pm= -530.9839 +12.9415edadap -1.4780tocp -42.7042appteo	0.0006	0.8628
Pr>t	0.0127 0.0003 0.0008 0.0154		
VIF	0 1.1251 1.0281 1.0998		
Eigenvalue	3.0878 0.7590 0.1406 0.0126		

Donde: Nsparb= Número de especies de arbustos, Pd= Individuos por ha de *Pinus douglasiana*, Pps= Individuos por ha de *P. pseudostrobus*, Ppsa= Ind. por ha de *P. pseudostrobus apulcensis*, Pm= Individuos por ha de *P. montezumae*.

Tocp=Tocones por ha de *Pinus*, Dcap= Diámetro de copa de árboles padre, Edadap= Edad de árboles padre, Apps= Árboles padre por ha de *Pinus pseudostrobus*, Appm= Árboles padre por ha de *Pinus montezumae*, Appd= Árboles padre por ha de *Pinus douglasiana*, Appteo= Árboles padre por ha de *Pinus teocote*, Supsubr= Superficie en ha de la unidad, Adcr= Años después de la corta de regeneración.

Cuadro 15. Continuación...

N°	Ecuación	Pr> F	R ² ajust
13	ptec= 19.0307 +170.2374apptec	<0.0001	0.9755
Pr>t	0.2613 <0.0001		
VIF	0 1.0600		
Eigenvalue	1.3470 0.6530		
13b	ptec= 173.8378apptec	<0.0001	0.9755
Pr>t	<0.0001		
VIF	1.0000		
Eigenvalue	1.0000		
14	ppat= 82.0491 -13.0597dapap +25.7513altap	0.0088	0.6173
Pr>t	0.6977 0.0028 0.0175		
VIF	0 1.9775 1.9775		
Eigenvalue	2.9734 0.0199 0.0067		
15	pl= -89.2785 +5.6241lcap -0.2266tocp -0.2478apha	<0.0001	0.9876
Pr>t	<0.0001 <0.0001 <0.0001 0.0013		
VIF	0 1.1071 1.1348 1.0265		
Eigenvalue	3.3430 0.4524 0.1287 0.0759		
16	pteo= 64.4746 +113.6780appteo	0.0214	0.4025
Pr>t	0.4866 0.0214		
VIF	0 1.0000		
Eigenvalue	1.4181 0.5819		
16b	pteo= 126.0769appteo	0.0059	0.5024
Pr>t	0.0059		
VIF	1.0000		
Eigenvalue	1.0000		
17	ql= -926.6696 +16.4709apps +39.2155tocq +17.1311dtocha	<0.0001	0.9678
Pr>t	0.0288 <0.0001 0.0010 0.0197		
VIF	0 1.2053 1.5789 1.5590		
Eigenvalue	2.5813 0.9076 0.5031 0.0080		

Donde:

Ptec= Individuos por ha de *P. tecunumani*, Ppat= Ind. por ha de *P. patula longipedunculata*, Pl= Individuos por ha de *P. lawsonii*, Pteo= Individuos por ha de *P. teocote*, Ql= Individuos por ha de *Quercus laurina*.

Dtocha= Diámetro de tocones de pino y hojosas, Tocp=Tocones por ha de *Pinus*, Tocq= Tocones por ha de *Quercus*, Apha= Árboles padre por ha, Dapap= Diámetro a la altura de pecho de árboles padre, Altap= Altura de árboles padre, Lcap= Longitud de copa en m de árboles padre, Apps= Árboles padre por ha de *Pinus pseudostrabus*, Appteo= Árboles padre por ha de *Pinus teocote*, Apptec= Árboles padre por ha de *Pinus tecunumani*.

Cuadro 15. Continuación...

No	Ecuación	Pr> F	R2 ajust
18	qr= -334.3449 +12.0412toca +16.5966appd +59.4795adcr	<0.0001	0.9469
Pr>t	0.1334 <0.0001 0.0074 0.0335		
VIF	0 1.2769 1.3475 1.3653		
Eigenvalue	2.5626 1.0000 0.4087 0.02874		
18b	qr= +12.5007toca +18.6309appd +23.3237adcr	<0.0001	0.9600
Pr>t	<0.0001 0.0045 0.0220		
VIF	1.4272 1.6767 2.1038		
Eigenvalue	1.7243 1.0000 0.2757		
19	arbu= -993.1489 +773.0173apptec +79.7998tocq +150.9818dcap	<0.0001	0.9764
Pr>t	0.0685 <0.0001 <0.0001 0.0433		
VIF	0 1.9098 1.0353 1.9084		
Eigenvalue	2.4344 1.0073 0.5460 0.0123		
20	aln= 545.10754 -48.1360adcr +42.4824appteo	0.0017	0.7451
Pr>t	0.0119 0.0183 0.0799		
VIF	0 1.5710 1.5710		
Eigenvalue	2.1623 0.8169 0.0208		
21	bco= -943.9199 +49.5126lcap +8.7107abtochap +101.3072supsubr	<0.0001	0.9759
Pr>t	<0.0001 <0.0001 <0.0001 0.0055		
VIF	0 1.1187 1.3173 1.3036		
Eigenvalue	3.5827 0.2114 0.1227 0.0831		
22	bhe= -420.9252 +62.6344tocq +399.8764apptec +84.1391lcap	<0.0001	0.9429
Pr>t	0.0539 0.0006 <0.0001 0.0005		
VIF	0 1.0852 1.0453 1.0605		
Eigenvalue	2.3687 1.0003 0.5428 0.0881		
23	rub= -460.7415 +18.2389altap +15.8395adcr -4.0566dtocha	0.0061	0.7322
Pr>t	0.0040 0.0014 0.0106 0.0456		
VIF	0 2.6334 1.3105 2.2137		
Eigenvalue	3.9061 0.0802 0.0093 0.0044		

Donde:

Qr= Individuos por ha de *Q. rugosa*, Arbu= Individuos por ha de *Arbutus sp.*, Aln= Individuos por ha de *Alnus sp.*, Bco= Individuos por ha de *Baccharis conferta*, Bhe=Individuos por ha de *B. heterophylla*, Rub=Individuos por ha de *Rubus sp.*

Dtocha= Diámetro de tocones de pino y hojosas, Abtochap= Área basal por ha de tocones de pino, Toca= Tocones por ha de *Arbutus*, Tocq= Tocones por ha de *Quercus*, Altap= Altura de árboles padre, Dcap= Diámetro de copa de árboles padre, Lcap= Longitud de copa en m de árboles padre, Appd= Árboles padre por ha de *Pinus douglasiana*, Appteo= Árboles padre por ha de *Pinus teocote*, Apptec= Árboles padre por ha de *Pinus tecunumannii*, Supsubr= Superficie en ha de la unidad, Adcr= Años después de la corta de regeneración

padre lo hizo en forma positiva. La presencia de tocones influyó en forma negativa sobre el número de especies de pino y de hojosas (a mayor número de tocones menos especies de pino y de hojosas). Sin embargo, los años transcurridos desde que se realizó el aprovechamiento tiene una relación muy fuerte con las especies de pinos ya que a medida que pasa el tiempo las especies de pino van disminuyendo.

La densidad de la regeneración natural de las especies de pino se explica principalmente por la presencia de los árboles padre de la especie en cuestión y por las características de los árboles padre (dimensiones y número), excepto en el caso de *Pinus lawsonii*, que solo se encontró en un rodal y no existen árboles padre de esta especie. El tiempo transcurrido después de la corta y el número de tocones no tiene la misma importancia. Así, los árboles padre de *Pinus douglasiana*, *P. pseudostrobus*, *P. tecunumanii* y *P. teocote* explican la densidad en la regeneración de estas especies en los rodales donde se encuentran. Los árboles padre de *Pinus teocote* solo se encontraron en el rodal 14, lo que coincide parcialmente con una menor densidad en la regeneración de *Pinus montezumae* en ese rodal. El diámetro a la altura del pecho de los árboles padre explica en forma negativa a la densidad de *Pinus patula*. La densidad de la regeneración de *Pinus pseudostrobus apulcensis* se relacionó negativamente con los años después de la corta.

La densidad de la regeneración natural de las especies de hojosas se asoció principalmente a la presencia de otras especies (número de árboles padre de especies de pinos y número de tocones de otras especies); los años después de la corta y las dimensiones de los árboles padre tuvieron menor influencia sobre esta característica. Por ejemplo, el número de árboles padre de *Pinus pseudostrobus* se asoció en forma positiva con la presencia de regeneración de *Quercus laurina*; la presencia de árboles padre de *Pinus douglasiana* favorece la regeneración de *Quercus rugosa*; la presencia de árboles padre de *Pinus tecunumanii* se asoció con la presencia de regeneración de *Arbutus* sp. En el caso de los árboles padres de *Pinus teocote* y regeneración de *Alnus* sp. coinciden en que solo se encontraron en el rodal 14. De la misma manera, la presencia de tocones de *Quercus* se asoció con la densidad de la regeneración de

Quercus laurina. El tiempo transcurrido después de la corta de regeneración también se asoció en forma positiva con la densidad de la regeneración de *Quercus rugosa* y en forma negativa con la de *Alnus* sp. El diámetro de copa de los árboles padre solo se asoció en forma positiva con la densidad de regeneración de *Arbutus* sp.

La densidad de los arbustos se explicó principalmente por las características dasométricas de los árboles padres (dimensiones) y los tocones (número y dimensiones), aunque también influyó el número de árboles padre por especie, la superficie del subrodal y los años después de la intervención. Por ejemplo, la longitud de copa de los árboles padre se asoció en forma positiva con la densidad de *Baccharis conferta* y de *Baccharis heterophylla*, mientras que la altura de los árboles padre se asoció con la densidad de *Rubus* sp. El diámetro de los tocones en general explica a la densidad de *Rubus* sp. Los años transcurridos después de la corta se asociaron en forma positiva con la presencia de *Rubus*.

4.2.3. Relaciones funcionales de la regeneración de pinos, hojosas y arbustos en función de las condiciones edáficas y fisiográficas

Las ecuaciones obtenidas del análisis de regresión de la regeneración mayor de 30 cm de altura en función de las características edáficas y fisiográficas se muestran en el Cuadro 16. Cuando el coeficiente de regresión asociado al intercepto no resultó significativo, se probaron modelos sin intercepto, mejorándose el ajuste de la ecuación (por ejemplo, en el caso de individuos por ha de arbustos), y de *Quercus laurina*, igual que cuando una sola variable entró en el ajuste, pero no resultó significativa, este fue el caso del número de especies de pinos, hojosas y arbustos. En otros casos, aun cuando aumentó el coeficiente de determinación (R^2), los factores de inflación de varianza se elevaron tanto, que se presentan los modelos con el intercepto (individuos por ha de *Baccharis heterophylla*).

Las variables fisiográficas tuvieron mas influencia en la densidad de la regeneración, ya que en cuanto a composición de especies no está muy clara su

relación. La altitud fue la variable que mas contribuyó a explicar densidad de la regeneración, influyó en forma negativa en *Pinus douglasiana* (relación muy fuerte) y con *Quercus rugosa* y *Rubus* sp. (comportamiento similar en ambas especies, en donde en el rodal 12 se tienen las mayores densidades y la menor altitud), y en forma positiva con *Pinus pseudostrobus apulcensis* y *P. tecunumanni* (en el rodal 12 no hubo regeneración de las especie y en los otros rodales si) y con *Baccharis heterophylla* (en este caso la relación fue mas clara ya que densidad y altitud tuvieron igual comportamiento). Por su parte la pendiente interviene en la densidad de la regeneración, en forma positiva en *Pinus pseudostrobus apulcensis* (en el rodal 12 no hubo regeneración e incrementa en los otros rodales), pero la relación mas fuerte se da en forma negativa con *Arbutus* sp. y en la regeneración de hojosas. La exposición tiene una relación negativa fuerte con la densidad de *Quercus laurina* (la mayor densidad en el rodal 13, con mayores valores de azimut y por consiguiente valores más negativos del coseno hacia la exposición sur y valores mas positivos y menor densidad hacia exposición norte).

Las características de mantillo tienen mas relación con la densidad de la regeneración, en el caso del nitrógeno, interviene en forma negativa con *Pinus pseudostrobus apulcensis*, *Pinus teocote* y con *Alnus* sp. (en los tres casos en el rodal 12 no hubo regeneración de las especies y las mayores densidades corresponden con el menor valor del elemento en el rodal 14) y positiva con *Pinus patula* (la mayor densidad de la especie en el rodal 13 donde se tienen el mayor valor del elemento). El fósforo tiene una relación positiva con *Pinus pseudostrobus* (la mayor densidad en el rodal 13 y un mayor valor del elemento, y menores valores en los otros rodales). El espesor del mantillo tiene una relación negativa muy fuerte con *Pinus douglasiana* (siendo esta la relación mas clara, ya que se tiene una mayor densidad y espesor en el rodal 12 y menor densidad y espesor en el rodal 13). El pH influye en forma negativa con el *Pinus teocote* (en el rodal 14 el mayor valor del pH coincide con la máxima densidad de la especie, sin embargo en los otros rodales no se encontró la especie).

Las características de horizonte A si tienen mas relación con la composición de especies, de las mas fuertes destacan la relación inversa de la densidad aparente con el número de especies de la regeneración y el número de especies de hojosas (los valores de densidad aparente disminuyen a partir del rodal 12 y continúa con el 13 y 14, en cambio el número de especies de la regeneración y de hojosas aumentan). El magnesio tiene una fuerte y clara relación positiva con las especies de pinos (los valores aumentan a partir del rodal 12, 13 y 14). El fósforo tiene una relación negativa con el número de especies de arbustos al coincidir mayor valor de P con el número menor de especies en el rodal 13, y en los demás rodales aumentan o disminuyen los valores.

En cuanto a relaciones entre las características del horizonte A y la densidad de la regeneración en general y por grupos se tiene que en el caso de la densidad de pinos ninguna variable entró en la ecuación. La arcilla tiene una relación negativa con la regeneración en general (en el rodal 13 se encontró la mayor densidad que corresponde al menor porcentaje de arcilla, en los otros rodales la relación no esta clara) y con el ph cuya relación es mas fuerte (en el rodal 13 menor valor del pH y mayor densidad, sigue el 12 y termina con el 14).

La densidad por especie de pino explicada por las características del horizonte A muestra relaciones fuertes entre el sodio que se relaciona en forma positiva con *Pinus pseudostrobus apulcensis*, la acidez en forma negativa con *Pinus pseudostrobus* y *Pinus patula*, y el fósforo y el calcio en forma positiva con *Pinus montezumae*, otras relaciones menos consistentes son la del *Pinus pseudostrobus* que es explicado en forma negativa con el nitrógeno y el potasio con *Pinus montezumae* (coincide en el menor valor de k y menor densidad en el rodal 12 y en los otros rodales aumentan los valores). En la densidad de las especies de hojosas solo la relación negativa del sodio con *Quercus rugosa*. En la densidad de arbustos solamente la relación positiva consistente entre el *Baccharis conferta* con la arena y el potasio.

Cuadro 16. Ecuaciones obtenidas y estadísticos básicos del análisis de regresión de las características de la regeneración natural en función de las condiciones edáficas y fisiográficas.

Nº	Ecuación	Pr> F	R ² ajust
1	Indha=47286 -562.9106arcillaa -6399.8936naa -5386.7592pha -527.1126moa	0.0270	0.6675
Pr>t	0.0050 0.0380 0.0192 0.0164 0.1225		
VIF	0 1.9227 1.0866 1.5621 2.5645		
Eigenvalue	4.6482 0.2383 0.0874 0.0250 0.0011		
2	Pin= ninguna variable	-	-
3	Hoj=9531.7466 -6759.8529naa -112.2868pend	0.0111	0.5942
Pr>t	0.0009 0.0068 0.0142		
VIF	0 1.1676 1.1676		
Eigenvalue	2.7619 0.2070 0.0311		
4	Arb=64.7031 +1009.2397mga	0.1103	0.1761
Pr>t	0.9525 0.1103		
VIF	0 1.0000		
Eigenvalue	1.9565 0.0435		
4b	Arb=1042.6169mga	<0.0001	0.7952
Pr>t	<0.0001		
VIF	1.0000		
Eigenvalue	1.0000		
5	Nsp=16.7661 -6.0093densa	0.0820	0.2206
Pr>t	0.0002 0.0820		
VIF	0 1.0000		
Eigenvalue	1.9674 0.0326		
5b	Nsp=12.3703densa	<0.0001	0.8266
Pr>t	<0.0001		
VIF	1.0000		
Eigenvalue	1.0000		
6	Nspp=-6.1638 +0.8521mga -1.1007pa +0.0068asnm -0.0135po	0.0001	0.9502
Pr>t	0.0271 0.0014 0.0001 0.0003 0.0006		
VIF	0 1.3034 1.2128 1.8733 1.6109		
Eigenvalue	4.4385 0.4997 0.0577 0.0036 0.0005		

Donde:

Indha= Individuos por ha de pino, hojosas y arbustos, Pin= Individuos por ha de pinos, Hoj= Individuos por ha de hojosas, Arb= Individuos por ha de arbustos, Nsp= Número de especies de pino, hojosas y arbustos, Nspp= Número de especies de pinos.

Po= Fósforo en ppm del mantillo, pHa= pH del horizonte A, Pa= Fósforo en ppm del horizonte A, Moa= Materia orgánica en % del horizonte A, Densa= Densidad aparente en g/cm³ del horizonte A, Arcillaa= Arcilla en % del horizonte A, Mga= Magnesio intercambiable en meq/100g del horizonte A, Naa= Sodio intercambiable en meq/100g del horizonte A.

Pend= Pendiente en %, Asnm= Altura sobre el nivel del mar.

Cuadro 16. Continuación...

Nº	Ecuación	Pr> F	R ² ajust
7	Nsparb=15.5364 +6.1754naa -2.0966pa +7.2317na	0.0011	0.8398
Pr>t	0.0010 0.0005 0.0010 0.0030		
VIF	0 1.1350 1.3152 1.2026		
Eigenvalue	3.7984 0.1427 0.0561 0.0027		
8	Nsph=11.3519 -4.2659densa -0.0731arenaa -0.0374espa	0.0012	0.8336
Pr>t	0.0008 0.0003 0.0267 0.0343		
VIF	0 1.2732 1.2729 1.0035		
Eigenvalue	3.5495 0.3959 0.0523 0.0023		
9	Pd=48521 -16.8520asnm -353.8013espo	<0.0001	0.8798
Pr>t	<0.0001 <0.0001 0.0097		
VIF	0 1.2767 1.2767		
Eigenvalue	2.8928 0.1066 0.0006		
10	Pps=6926.5555 +24.4451po -2866.8803acidez -3356.8602na -75.8757limoa	<0.0001	0.9723
Pr>t	<0.0001 <0.0001 <0.0001 0.0047 0.0089		
VIF	0 1.1498 1.6647 1.7212 1.1576		
Eigenvalue	4.2822 0.5103 0.1721 0.0247 0.0107		
11	Ppsa=-1040.7009 -565.5550no +6.3037pend +0.4464asnm +181.8856naa	0.0008	0.9002
Pr>t	0.0403 0.0010 0.0031 0.0164 0.0285		
VIF	0 1.3909 1.5496 1.3056 1.3251		
Eigenvalue	4.6795 0.2321 0.0546 0.0332 0.0006		
12	Pm=-1804.5496 +560.2356ka -1144.0955no -423.9399naa +85.1381pa +42.9206caa	0.0001	0.9738
Pr>t	0.0002 <0.0001 0.0002 0.0006 0.0076 0.0008		
VIF	0 2.7190 2.9622 1.3386 1.3862 1.2479		
Eigenvalue	5.6198 0.2422 0.0789 0.0460 0.0109 0.0022		
13	Ptec=-1973.3320 -1212.2238naa +1.0721asnm	<0.0001	0.9402
Pr>t	0.0084 <0.0001 0.0010		
VIF	0 1.0310 1.0310		
Eigenvalue	2.9239 0.0753 0.0008		

Donde:

Nsparb= Número de especies de arbustos, Pd= Individuos por ha de *Pinus douglasiana*, Pps= Individuos por ha de *P. pseudostrobus*, Ppsa= Ind. por ha de *P. pseudostrobus apulcensis*, Pm= Individuos por ha de *P. montezumae*, Ptec= Individuos por ha de *P. tecunumanii*.

Espe= Espesor en cm del mantillo, Espa= Espesor en cm del horizonte A, No= Nitrógeno total en % del mantillo, Po= Fósforo en ppm del mantillo, Na= Nitrógeno total en % del horizonte A, Pa= Fósforo en ppm del horizonte A, Ka= Potasio intercambiable en meq/100g del horizonte A, Densa= Densidad aparente en g/cm³ del horizonte A, Arena= Arena en % del horizonte A, Limoa= Limo en % del horizonte A, Caa= Calcio intercambiable en meq/100g del horizonte A, Naa= Sodio intercambiable en meq/100g del horizonte A, Acidez= Acidez intercambiable en meq/100g.

Pend= Pendiente en %, Asnm= Altura sobre el nivel del mar.

Cuadro 16. Continuación...

No	Ecuación	Pr> F	R ² ajust
14	Ppat=663.8727 -335.9738acidez -85.8369pa +222.1744no +6.0574arenaa	<0.0001	0.9539
Pr>t	0.0068 <0.0001 0.0019 0.0123 0.0215		
VIF	0 1.0663 1.1649 1.0408 1.1488		
Eigenvalue	4.8544 0.0970 0.0416 0.0044 0.0026		
15	Pl=157.4911 -6.4194limoa +1.8014pend	0.0012	0.7666
Pr>t	0.0146 0.0029 0.0152		
VIF	0 1.0522 1.0522		
Eigenvalue	2.8448 0.1445 0.0107		
16	Pteo=3395.7213 -2070.6698no -422.7591pho	0.0104	0.6005
Pr>t	0.0157 0.0034 0.0605		
VIF	0 1.5209 1.5209		
Eigenvalue	2.9408 0.0571 0.0021		
17	Ql=387.1078 -708.2663cosexp	0.0713	0.2412
Pr>t	0.0966 0.0713		
VIF	0 1.0000		
Eigenvalue	1.2393 0.7607		
17b	Ql=-862.0559cosexp	0.0445	0.2800
Pr>t	0.0445		
VIF	1.0000		
Eigenvalue	1.0000		
18	Qr=4936.3762 +932.8519pa -1386.6987naa -2.6669asnm -743.9593pha	<0.0001	0.9683
Pr>t	0.0080 <0.0001 0.0002 0.0004 0.0007		
VIF	0 1.2196 1.1551 1.1188 1.1343		
Eigenvalue	4.9002 0.0910 0.0060 0.0022 0.0006		
19	Arbu=6589.6888 -6163.9110naa -61.0165pend	0.0023	0.7249
Pr>t	0.0005 0.0008 0.0266		
VIF	0 1.1676 1.1676		
Eigenvalue	2.7619 0.2070 0.0311		

Donde:

Ppat= Ind. por ha de *P. patula longipedunculata*, Pl= Individuos por ha de *P. lawsonii*, Pteo= Individuos por ha de *P. teocote*, Ql= Individuos por ha de *Quercus laurina*, Qr= Individuos por ha de *Q. rugosa*, Arbu= Individuos por ha de *Arbutus sp.*

pHo= pH del mantillo, No= Nitrógeno total en % del mantillo, pHa= pH del horizonte A, Pa= Fósforo en ppm del horizonte A, Arena= Arena en % del horizonte A, Limoa= Limo en % del horizonte A, Naa= Sodio intercambiable en meq/100g del horizonte A, Acidez= Acidez intercambiable en meq/100g.

Pend= Pendiente en %, Cosexp= Coseno del azimut de la exposición, Asnm= Altura sobre el nivel del mar.

Cuadro 16. Continuación...

No	Ecuación	Pr> F	R ² ajust
20	Aln=658.7361 -865.7330no	0.0241	0.3877
Pr>t	0.0096 0.0241		
VIF	0 1.000		
Eigenvalue	1.9663 0.0337		
21	Bco=-3218.4899 -1892.0696na +53.6110arenaa +63.0743espo +328.2824ka	0.0004	0.9192
Pr>t	0.0021 0.0006 0.0005 0.0290 0.0133		
VIF	0 1.1121 1.1491 1.2436 1.1832		
Eigenvalue	4.5702 0.1967 0.1804 0.0502 0.0026		
22	Bhe=-10341 -2365.5654naa +4.8003asnm	0.0664	0.3656
Pr>t	0.138 0.0595 0.0721		
VIF	0 1.0310 1.0310		
Eigenvalue	2.9239 0.0753 0.0008		
23	Rub=719.8718+39027po-7.7069limoa-9.1993moa-87.8115acidez+0.2688asnm+81.2258pha	0.0012	0.9650
Pr>t	0.0042 0.0003 0.0007 0.0169 0.0038 0.0058 0.0116		
VIF	0 1.9653 1.0694 2.4335 2.3017 2.1821 2.9878		
Eigenvalue	6.3099 0.5360 0.1116 0.0258 0.0015 0.0010 0.0005		

Donde:

Aln= Individuos por ha de *Alnus sp.*, Bco= Individuos por ha de *Baccharis conferta*, Bhe= Individuos por ha de *B. heterophylla*, Rub= Individuos por ha de *Rubus sp.*

Espo= Espesor en cm del mantillo, No= Nitrógeno total en % del mantillo, Po= Fósforo en ppm del mantillo, pHa= pH del horizonte A, Na= Nitrógeno total en % del horizonte A, Ka= Potasio intercambiable en meq/100g del horizonte A, Moa= Materia orgánica en % del horizonte A, Arena= Arena en % del horizonte A, Limoa= Limo en % del horizonte A, Naa= Sodio intercambiable en meq/100g del horizonte A, Acidez= Acidez intercambiable en meq/100g.

Asnm= Altura sobre el nivel del mar.

4.2.4. Implicaciones de las relaciones funcionales

Las condiciones creadas por el aprovechamiento considerando lo que se cortó (tocones), lo que quedó (árboles padres), junto con las características fisiográficas (pendiente, exposición y altitud) y edáficas (mantillo y horizonte A) fueron muy diversas e influyeron de diversa manera en la composición y densidad de la regeneración.

Los tocones encontrados, del género *Pinus* en los tres rodales y de *Quercus* y *Arbutus* en solo uno, y la presencia de árboles padre de pinos solamente, dan una idea del aprovechamiento y que este propició cambios importantes en las condiciones del piso forestal, ya que todo disturbio los genera (Oliver y Larson, 1990). En la periferia de los rodales se encontraron arboles adultos de *Quercus*, de *Arbutus* y de *Alnus* que escapan del control del silvicultor y del método de regeneración (Smith *et al.* 1997). Las condiciones creadas (filtros ambientales de acuerdo con Oliver y Larson, 1990) permitieron que las distintas especies de árboles y arbustos aprovecharan estas limitaciones para ocupar el área y la composición de especies se redujo a aquellas especies capaces de pasar estos filtros ambientales (Harper, 1997; Angeles 2001)

El estudio de manejo elaborado para aprovechar estas áreas, consideraba desde 20 árboles padre por ha (corta normal), 60 árboles padre por ha (corta ligera) y 100 árboles padre por ha (corta muy ligera) (UCEFO-UCODEFO, 1990) y de acuerdo con esto los rodales intervenidos con Árboles Padre fueron con corta normal, pero al realidad es que no se siguió un criterio uniforme, lo cual puede causar una variación en la cantidad de recursos disponibles causada por la heterogeneidad ambiental que tiene una fuerte influencia sobre los patrones de regeneración de los arboles (Yoshida y Ohsawa, 1996; Hara *et al.*,1996; Angeles, 2001).

De acuerdo con varios autores (Spurr y Barnes, 1982; Daniel *et al.*, 1982) las condiciones fisiográficas (topografía, elevación y la exposición) influyen sobre el desarrollo del suelo y sobre sus propiedades físicas, influenciando la composición, desarrollo y productividad del bosque.

La regeneración encontrada en los sitios de muestreo en los rodales intervenidos de los bosques de San Pedro el Alto, Zimatlán, Oaxaca, es muy diversa en cuanto a composición de especies y densidad y su interpretación se vuelve muy compleja, la cual es necesario dilucidar para que el silvicultor cuente con herramientas para su manejo.

A pesar de que, por un lado, se aplicaron cortas de regeneración, esperando obtener las especies de pinos; y que además se aplican podas y chaponeos a la regeneración, tratando de eliminar las especies no deseadas y favorecer a los pinos, se esperaba que la regeneración estuviera compuesta principalmente de especies del género *Pinus*, pero no sucedió así. Los rodales presentaron diversos grados de asociación, tanto a nivel de género (*Pinus*, *Quercus*, *Arbutus* y *Alnus*) como de especies dentro de cada género, además de los arbustos.

Las ecuaciones expuestas en los cuadros 15 y 16, no son del todo consistentes, pero dan una idea de lo que puede estar pasando con la regeneración (al igual que los cuadros 12,13 y 14) y pueden ayudar a responder ciertas preguntas que el manejador del bosque constantemente se plantea, por lo que enseguida se presentan algunos ejemplos sobre todo de aquellas que presentan cierta lógica e interpretación en un contexto de causalidad, aun cuando se considere solo algunas variables y no todas las que intervienen en la relación.

La disminución de especies en general, de pinos y de hojosas a partir de la primera corta de regeneración es un aspecto importante, ya que después del aprovechamiento se presentan una gran cantidad de especies (rodal 14), y después una disminución de las mismas con un aumento de la dominancia de una especie (rodal 12 con *Pinus douglasiana*), al respecto Wohlgemuth *et al.* (2002) encontraron diferencias entre efectos del disturbio respecto a la riqueza de especies: una reducción de la dominancia (de alguna especie) aumenta la riqueza de especies, y un incremento de la dominancia reduce la riqueza de especies. Las especies de arbustos se mantienen más o menos constantes, en los tres rodales.

En cuanto a la densidad de la regeneración en general y de pinos, hojosas y arbustos, resalta esta última ya que al parecer la densidad de los arbustos está influenciado fuertemente por la intensidad de la corta, tanto cortas leves, moderadas o intensas, lo que ocasionó cambios en la longitud de la copa y el area basal de los arboles padres, lo anterior lleva a especular que cualquier cambio, sea de cualquier intensidad, en la estructura del rodal repercutirá en el aumento o disminución de la cantidad de arbustos. Estas relaciones revisten especial importancia ya que constantemente, tanto arbustos como hojosas, son eliminadas, para favorecer a los pinos, pero al parecer no han dado resultado.

Con respecto a la densidad por especies, en el caso de los pinos, algunas especies se presenta una relación muy fuerte con la presencia de los árboles padre de la especie, en otros no, por lo que la regeneración proviene de los rodales adyacentes o quizás la especie formaba parte de la masa original, pero el caso mas grave es con respecto a las especies que a pesar de que existen los arboles padre la regeneración es escasa o insuficiente, dos ejemplos ilustran esta situación: uno, de *Pinus montezumae*, de cuya especie se encontraron árboles padres en los tres rodales, pero la regeneración no es la que se esperaba, presentándose una gran cantidad de hojosas y arbustos, superando en cantidad a la especie, sobre todo en el rodal 13, que representa la condicion en donde la especie tiene su máxima expresión. Pero aquí hay que considerar otros aspectos que no se consideraron en este trabajo, pero que no escapan de ser tomados en cuenta, tales como que en esos rodales se están operando cambios, tales como la supresión de incendios ya que su presencia favorece a *Pinus montezumae* (Ern, 1972; Rzedowski *et al.*, 1977) y desecación de ciénegas. Caso contrario al anterior sucede con *Pinus pseudostrobus*, esta especie está presente con regeneración en la mayoría de los sitios de muestreo, a pesar de no contar con árboles padre en todos los casos, y el *Pinus patula* que también se encuentra presente en los 3 rodales. Al respecto Rzedowski *et al.* (1977), mencionan que no todas las especies de *Pinus* muestran la misma capacidad al disturbio, y además *Pinus patula* es una especie que se conserva gracias al disturbio humano y se puede extender fuera de su área de distribución natural. Esto sucede en el área de estudio, en donde la

regeneración de esta especie puede provenir de los rodales aledaños en donde se observan individuos de la misma especie. Otro aspecto a considerar, en la variación en cuanto a los árboles padre dejados en pie, al igual que los tocones encontrados, es que parece favorecer a algunas especies y perjudicar a otras. Snook y Negreros (1987) encontraron que las cortas selectivas de baja intensidad de pinos, favorecieron el reemplazo de pinos por encinos. En el caso del estudio, al parecer no existió un patrón sistemático de aplicación de las cortas de regeneración y, en algunas áreas, parece otro el tratamiento aplicado.

Las especies de hojosas están presentes en todos los rodales (con excepción de *Alnus* sp.) a pesar de que solo se encontraron tocones en el rodal 13, en este se encontraron las mayores densidades, pero además están relacionados con el número y características de los árboles padres y con los años después de la corta. Similar comportamiento presentan las especies de arbustos. Lo anterior lleva a especular que las especies de hojosas y arbustos que conforman la regeneración presentan diferente capacidad a los disturbios y las intervenciones realizadas (chaponeos y eliminación de individuos de hojosas y arbustos) de ninguna manera aseguran el éxito de alguna especie en particular. A esto hay que agregar la mayor capacidad para reproducirse que presentan *Quercus* (Rzedowski *et al.*, 1977), *Arbutus* y arbustos tales como *Baccharis*. Ross *et al.* (1986) encontraron que la regeneración exitosa de encinos depende de brotes de yemas en la base de los tallos cortados (brotes de tocón) y de tallos que están presentes en el sotobosque del rodal original (regeneración avanzada).

A todo lo anterior se suma que las áreas intervenidas con cortas de regeneración presentan una gran heterogeneidad en cuanto a características edáficas y fisiográficas, por lo que se esperaría que la regeneración no fuera del todo homogénea, en cuanto a especies o solo aparezcan las valiosas comercialmente. Fujimori (2001), aclara que la habilidad para tolerar factores limitantes difiere entre especies, y sus diferencias darán a cada especie un diferente espacio de crecimiento, dando una ventaja competitiva a diferentes especies bajo circunstancias particulares.

De las variables edáficas y fisiográficas que se relacionaron mas fuertemente con la regeneración solo la densidad aparente del horizonte A aumenta con el paso del tiempo; la arena, el magnesio, el sodio y el potasio disminuyen con el tiempo, ya que siguen esta tendencia en los rodales muestreados, en cambio las demás variables que intervienen en las relaciones funcionales no siguen ese comportamiento, pero si lo siguen con las variables dependientes involucradas. Härdtle *et al.* (2003) consideran que el número de especies en la vegetación del suelo puede incrementar como consecuencia de las intervenciones silviculturales, como resultado del desarrollo de nuevos microambientes y pequeños hábitat como los carriles de arrime, compactación del suelo y cuerpos pequeños de agua en las rodadas de vehículos.

Por ultimo el silvicultor debe prever que la regeneración establecida es el resultado de muchos factores interrelacionados y que al aplicar tratamientos silviculturales, en este caso cortas de regeneración, está creando situaciones que pueden favorecer o perjudicar la presencia de la regeneración adecuada, en término de densidad y distribución y puede aparecer algo que no esperaba.

Los aspectos mencionados, junto con otros más, representan un reto para el manejador del bosque, ya que tendrá que decidir entre las especies mas adecuadas a dejar, de acuerdo con los requerimientos ecológicos semejantes, y las que habrá que eliminar, ya que sólo podrían representar una respuesta momentánea al aprovechamiento.

5. CONCLUSIONES

La composición de especies de la regeneración y el arbolado consiste en una mezcla de pinos y hojosas, en donde las primeras tienen los mayores valores de importancia, sin embargo las últimas representan una proporción considerable. La regeneración y el arbolado no siempre cuentan con las mismas especies.

La diversidad de la regeneración disminuye a medida que incrementa el tiempo de aplicada la corta de regeneración, en cambio la diversidad del arbolado en los rodales adyacentes no sigue la misma tendencia. La regeneración de los rodales es diferente de acuerdo a los índices de diversidad de Shannon y Simpson, resultados similares se obtuvieron en el arbolado de los rodales adyacentes. Al comparar la regeneración y el arbolado, con los mismos índices, el rodal 13 y su adyacente no son estadísticamente diferentes, y obtuvieron el valor mas alto de similitud con los índices cualitativos de de Jaccard y Sorensen.

La aplicación de la corta de regeneración no tuvo efectos negativos sobre la composición y diversidad de especies, mas aún propició un ligero aumento de estas, en comparación con el arbolado de los rodales adyacentes.

La gran variación de los rodales en cuanto a características del aprovechamiento (árboles padre, tocones, años transcurridos desde la corta de regeneración y superficie del rodal), edáficas (del mantillo y del horizonte A), y fisiográficas (pendiente, exposición y altitud) creo condiciones que influyeron en diferente manera sobre la composición de especies y la densidad de pinos, hojosas y arbustos y las relaciones funcionales establecidas dan una idea, en algunos casos clara y en otros no tanto, de el proceso complejo de la regeneración.

6. LITERATURA CITADA

- Acosta M., M. 2003. Diseño y aplicación de un método para medir los almacenes de carbono en sistemas con vegetación forestal y agrícolas de ladera en México. Tesis de Doctor en Ciencias. Programa Forestal Colegio de Postgraduados, Montecillo, Texcoco, Edo. de México. 89 p mas anexos.
- Acosta M., M., J.Vargas H., A. Velásquez M., y J.D. Etchevers B. 2002. Estimación de la biomasa aérea mediante el uso de relaciones alométricas en seis especies arbóreas en Oaxaca, México. *Agrociencia* 36:725-736.
- Ángeles P., G. 2001. Regeneration proceses and coexistence mechanisms of *Abies firma* y *Tsuga sieboldii* in a mixed forest, central Japan. Thesis. Kyoto University. Japan. 102 p.
- Arriaga C., L., J.M. Espinosa R., C. Aguilar Z., E. Martínez R., L. Gómez M., y E. Loa L. (coordinadores). 2000. Regiones terrestres prioritarias de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México. 609 p.
- Brower, J. E., J.H. Zar, y C. N., von Ende. 1998. Field and laboratory methods for general ecology. WCB. McGraw-Hill. USA. 273 p.
- Campos D., J.L. 1993. Claves para la determinación de los pinos mexicanos. Apoyos académicos 22. Universidad Autónoma Chapingo. México. 70 p.
- Cano y C., G., y J.S. Marroquín de la F. 1994. Taxonomía de plantas superiores. Trillas. México. 359 p.
- Carrillo A., F. 1998. Natural regeneration in *Pinus montezumae* forest of Central México. Thesis Doctor of Philosophy, Forestry. University of Wisconsin-Madison. USA. 240 p.
- Cepeda D., J.M. 1991. Química de suelos. Trillas. México. 167 p.
- Convenio sobre diversidad biológica, Río de Janeiro, 5 de junio de 1992. Disponible desde internet en www.cbd.int/doc/legal/cbd-es.pdf.
- Chandy, S., D.J. Gibson y P.A. Robertson. 2006. Additive partitioning of diversity across hierarchical spatial scales in a forested landscape. *Journal of Applied Ecology*. 43. 792-801.
- Challenger, A. 1998. Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México. CONABIO-Instituto de Biología, UNAM-Agrupación Sierra Madre. 847 p.

- Daniel, T.W., J.A. Helms y F.S. Backer. 1982. Principios de silvicultura. McGraw-Hill. México. 492 p.
- Decocq, G., M. Aubert, F. Dupont, D. Alard, R. Saguez, A. Wattez-Franger, B. De Foucalt, A. Deleis-Dusollier y J. Bardat. 2004. Plant diversity in a managed temperate deciduous forest: understorey response to two silvicultural systems. *Journal of Applied Ecology* (41):1065-1079.
- Díaz B., L. y C. Romero. 2004. La captura de carbono y la gestión forestal. Ministerio de Educación y Ciencia. Instituto Nacional de Investigación y Tecnología Agraria y Alimentaria. Madrid, España. 79 p.
- DIVERS. 1993. Programa para el cálculo de los índices de diversidad (Programa informático en línea). Pérez-López, F.J. y F.M. Salas Fernández. Disponible desde Internet en <http://perso.wanadoo.es/jp-1/descargas.htm>.
- Duxbury, J.M., M. Scout S. y J.W. Doran. 1988. Soil organic matter as a source and a sink of plant nutrients. In *Dynamics of soil organic matter in tropical ecosystems*. Edited by Coleman D.C., J. Malcolm y G. Uehara. University of Hawaii. Pp. 33-67.
- Eycott, A.E., A.R. Watkinson y P.M. Dolman. 2006. Ecological patterns of plant diversity in a plantation forest managed by clearfelling. *Journal of Applied Ecology*. Journal compilation. British Ecological Society. 1365-2664
- Ern, H. 1972. Estudio de la vegetación en la parte oriental del México Central. En especial en los bosques de las montañas en el área del proyecto Puebla-Tlaxcala. *Comunicaciones. Proyecto Puebla-Tlaxcala* 6: 1-6.
- Farjon, A., y B.T. Styles. 1997. Pinus (Pinaceae). *Flora Neotropica. Monograph* 75. The New York Botanical Garden. Bronx, New York. USA. 291 p.
- Farjon, A., J.A. Pérez de la Rosa, y B.T. Styles. 1997. Guía de campo de los pinos de México y América Central. The Royal Botanic Garden, Kew-Universidad de Oxford. 151 p.
- Franco L., J., G. de la Cruz A., A. Cruz G., A. Rocha R., N. Navarrete S., G. Flores M., E. Kato M., S. Sánchez C., L.G. Abarca A. y C.M. Bedía S. 1998. Manual de ecología. Trillas. 266 p.
- Fujimori, T. 2001. Ecological and silvicultural strategies for sustainable forest management. Elsevier Science B.V. Amsterdam, The Netherlands. 398 p.
- Guizar N., E., A.G. Miranda M., O.L. Hernández M., y G. Martínez S. 1998. La vegetación de la comunidad de San Pedro el Alto, Zimatlán de Álvarez, Oaxaca. Estudio de investigación PROCYMAF. Informe final. Universidad Autónoma Chapingo. México. 75 p.

- Hara, M., Hirata, K., Fujihara, M., and . Oono. 1996. Vegetation structure in relation to micro-landform in an evergreen broad-leaved forest on Amami Ohshima Island, South-West Japan. *Ecological Research* 11:325-337.
- Härdtle, W., G. von Oheimb and C. Westphal. 2003. The effects of light and soil conditions on the species richness of the ground vegetation of deciduos forest in northern Germany (Schleswig-Holstein). *Forest ecology and management*. 182:327-338.
- Harper, J.L. 1977. *Population biology of plants*. Academic Press. New York
- Hawley, R.C. y D.M. Smith. 1972. *Silvicultura práctica*. Ediciones Omega S.A. Barcelona, España. 544 p.
- Islas G., F. 1987. Un modelo de regeneración y mortalidad para *Pinus arizónica* Engelm. Tesis de Maestría en Ciencias. Programa Forestal. Colegio de Postgraduados. México. 82 p.
- Kozlowski, T.T., P.J. Kramer, y S.G. Pallardy. 1991. *The physiological ecology of woody plants*. Academic Press, Inc. 657 p.
- León A., R., y A. Aguilar S. 1987. Materia orgánica. In *Análisis químico para evaluar la fertilidad del suelo*. Sociedad Mexicana de la Ciencia del Suelo. Publicación especial no. 1. pp. 85-91.
- Louman, B., J. Valerio y W. Jiménez. 2001. Bases ecológicas. In *Silvicultura de bosques latifoliados húmedos con énfasis en América Central*. Editores B. Louman, D. Quirós y M. Nilsson. CATIE. Turrialba, Costa Rica. pp 19-78.
- Martínez, M.1992. *Los pinos mexicanos*. Reimpresión. Editorial Botas.361 p.
- Matteucci, S.D. y A. Colma. 1982. *Metodología para el estudio de la vegetación*. OEA. Washington, D.C. 168 p.
- Miranda, R.1999. *Biodiversidad. Factores que la afectan en la biosfera e índices de diversidad*. Universidad Autónoma Chapingo. México. 55 p.
- Moreno, C.E. 2001. *Métodos para medir la biodiversidad*. MsT-Manuales y Tesis SEA, vol. 1. Zaragoza, España, 84 p.
- Mueller-Dombois, D. y H. Ellenberg.1974. *Aims and methods of vegetation ecology*. John Wiley & sons. USA. 547 p.
- Musálem, M.A., A. Velázquez M., y M. González G. 1991. Repoblación natural de Bosques templado-fríos en la región central de México. *Agrociencia Serie Recursos Naturales Renovables*. 1:55-75.

- Nyland, R.D. 1996. *Silviculture. Concepts and applications*. The McGraw-Hill Companies, Inc. USA. 633 p.
- Oliver, C.D., y B.C. Larson. 1990. *Forest stand dynamics*. McGraw-Hill. USA. 467 p.
- Oliver, C.D., y B.C. Larson. 1996. *Forest stand dynamics*. J. Wiley and Sons, New York, 520 p.
- Olvera V., M., S. Moreno G. y B. Figueroa R. 1996. *Sitios permanentes para la investigación silvícola. Manual para su establecimiento*. Universidad de Guadalajara. México. 55 p.
- Pérez R., P.M. 2000. *Determinación botánica (con énfasis en familias de árboles)*. Universidad Autónoma Chapingo. México. 307 p.
- Perry, J.P. 1991. *The pines of Mexico and Central America*. Timber Press, Inc. Portland, Oregon. USA. 231 p.
- Perry, D.A. 1994. *Forest ecosystems*. The Johns Hopkins University Press. USA. 649 p.
- Pickett, S.T.A. and P.S. White (eds.). 1985. *The ecology of natural disturbances and patch dynamics*. Academic. New York. 472 p.
- Pritchett, W.L. 1990. *Suelos forestales. Propiedades, conservación y mejoramiento*. Limusa-Noriega. 634 p.
- Prodiversitas, 2005. <http://Prodiversitas.biotica.org/prensa4.htm>.
- Richards, P.W. 1981. *The tropical rain forest*. Cambridge University Press. New York. 450 p.
- Rzedowski, J., L. Vela G., y X. Madrigal S. 1977. *Algunas consideraciones acerca de la dinámica de los bosques de coníferas en México*. *Ciencia Forestal*. 5(2):15-35.
- Rzedowski, G.C., y J. Rzedowski. 2001. *Flora fanerogámica del Valle de México*. CONABIO-Instituto de Ecología. Pátzcuaro, Michoacán, México. 1406 p.
- Roe, A.L., R.R. Alexander, and M.D. Andrews. 1970. *Englemann spruce regeneration practices in the Rocky Mountains*. *USDA Prod. Res. Pap.* 115.
- Ross, M.S., L. Sharik, y D.W. Smith. 1986. *Oak regeneration after clear felling in Southwest Virginia*. *For. Sci.* 32: 157-169.
- Runkle, J.R. 1981. *Gap regeneration in some old-growth forests of the eastern United States*. *Ecology* 62:1041-1051.

- Sachtler, M. 1975. Dendrómetros caseros. In Actas del curso FAO/Finlandia de entrenamiento en inventarios forestales. Mérida, Venezuela. Roma, Italia. pp 355-365.
- SAS. 1999. User's guide. Versión 8.1. Institute Inc. . Cary, N.C. USA.
- Smith, D.M., B.C. Larson, M.J. Kelty, y P.M.S. Ashton. 1997. The practice of silviculture: applied forest ecology. John Wiley & sons, Inc. USA. 537 p.
- Snook, L.C., y P. Negreros C. 1987. Effects of México's selective cutting sistem on pine regeneration and growth in a mixed pine-oak (*Pinus-Quercus*) forest. USDA Forest Service. Southern Forest Exp. Stn. Gen. Tech. Rep. SE-46. Asheville N.C. pp. 27-31.
- Spurr, S.H., y B.V. Barnes. 1980. Ecología forestal. AGT Editor, S.A. México. 690 p.
- StimateS (Statistical estimation of species richness and shared species form samples). 2005. EstimateS 7.5 User's Guide. Copyright by Robert K. Colwell. Department of Ecology & Evolutionary Biology, University of Connecticut, Storrs, CT 06869-3043, USA.
<http://viceroy.eeb.uconn.edu/EstimateS7pages/EstS7UsersGuide/EstimateS7UsersGuide>.
- SIMIL. 1993. SIMIL: Programa para el cálculo de los índices de similitud. (Programa informático en línea). Pérez-López, F.J. y F.M. Salas-Fernandez. Disponible desde internet en <http://perso.wanadoo.es/jp-1/descargas.htm>.
- Stirling, G. y B. Wilsey. 2001. Empirical relationships between species richness, evenness, and proportional diversity. The American Naturalist. 158(3): 286-299.
- TIASA (Técnica Informática Aplicada S.A.). 1995. Programa de manejo Forestal para la comunidad de San Pedro el Alto, Zimatlán de Álvarez, Oax. México. 229 p.
- Trimble, G.R. 1972. Reproduction 7 years after seed-tree harvest cutting in Apalachian Hardwoods. U.S.D.A. For. Serv. Northeastern Forest and Range Exp. Stn. Res. Pap. NE-223. 18 p.
- Trinidad S.A. 1999. Edafología forestal. Apuntes del curso de primavera del mismo nombre. Colegio de Postgraduados Montecillo, edo. de México. Mimeografiados.
- UCEFO-UCODEFO No. 6 (Unión de Comunidades y Ejidos Forestales del Estado de Oaxaca, S.C.-Unidad de Conservación y Desarrollo Forestal No. 6). 1990. Estudio de manejo integral forestal para la comunidad de San Pedro el Alto, Distrito de Zimatlán de Álvarez, Oax. México. 231 p.

- Waring, R.H. y W.H. Schlesinger. 1985. Forest ecosystems. Concepts and management. Academic press, Inc. 340 p.
- Wohlgemuth, T., M. Burgi, C. Scheidegger, y M. Schutz. 2002. Dominance reduction of species through disturbance- a proposed management principle for central European forest. For. Ecol. Manage. 166:1-15.
- Yañez E., L. 2001. Apuntes de Dendrología. División de Ciencias Forestales. Universidad Autónoma Chapingo. México. 157 p.
- Yoshida, N. y M. Ohsawa. 1996. Differentiation and maintenance of topo-community patterns with reference to regeneration dynamics in mixed cool temperate forests in the Chichibu Mountains, Central Japan. Ecological Research 11:351-362.
- Young, R.A. 1991. Introducción a las ciencias forestales. Noriega-Limusa. México. 632 p.
- Zavala, Ch.F. 2001. Introducción a la ecología de la regeneración natural de encinos. Universidad Autónoma Chapingo. México. 94 p.