



COLEGIO DE POSTGRADUADOS

INSTITUCION DE ENSEÑANZA E INVESTIGACION EN CIENCIAS AGRÍCOLAS

CAMPUS MONTECILLO

POSTGRADO FORESTAL

ESTRUCTURA DEL BOSQUE Y ARQUITECTURA DE BRINZALES DE *Abies religiosa* EN TLAXCO, TLAXCALA

CAROLINA BAUTISTA SAMPAYO

T E S I S
PRESENTADA COMO REQUISITO PARCIAL
PARA OBTENER EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS

MONTECILLO, TEXCOCO, EDO. DE MEXICO

2013

La presente tesis titulada: **"ESTRUCTURA DEL BOSQUE Y ARQUITECTURA DE BRINZALES DE *Abies religiosa* EN TLAXCO, TLAXCALA"** realizada por la alumna: CAROLINA BAUTISTA SAMPAYO bajo la dirección del Consejo Particular indicado, ha sido aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

MAESTRA EN CIENCIAS

FORESTAL

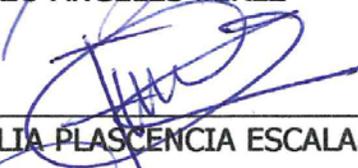
CONSEJO PARTICULAR

CONSEJERO



DR. GREGORIO ÁNGELES PÉREZ

ASESOR



DRA. F. OFELIA PLASCENCIA ESCALANTE

ASESOR



DR. VIDAL GUERRA-DE LA CRUZ

Montecillo, Texcoco, Estado de México, Noviembre de 2013

AGRADECIMIENTOS

Al Colegio de Postgraduados-Campus Montecillo por la formación académica en el Postgrado Forestal.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca otorgada para realizar mis estudios de postgrado.

Al Dr. Gregorio Ángeles Pérez, quien como mi Consejero y Director de tesis se condujo en todo momento con alta responsabilidad y profesionalismo. Le agradezco sus sugerencias y oportunidad para realizar este trabajo.

Al Dr. Vidal Guerra De la Cruz, por todas sus sugerencias, apoyo y amistad incondicional durante mis estudios de maestría y desarrollo de la tesis.

A la Dra. F. Ofelia Plascencia Escalante, gracias por sus sugerencias y revisión para mejorar esta tesis.

A los Ingenieros Eliverio González Herrera y Jesús Nicolás González, quienes son los responsables técnicos del Predio de San José el Manantial y El Ejido de Mariano Matamoros respectivamente. Gracias por todo su apoyo durante toda la fase de campo. Así mismo a las autoridades del Ejido Mariano Matamoros y al Arq. Jorge Villordo propietario del predio donde se llevó a cabo esta investigación.

A todas aquellas personas que directa e indirectamente colaboraron y contribuyeron a la culminación de mi investigación, en especial a Laura Hernández, Rafael Escobar y Eder Aquino.

También aprecio mucho la amistad y compañerismo de todos los que compartieron algún momento en esta etapa de mi vida, la generación 2010-2012 del Postgrado Forestal del COLPOS.

DEDICATORIA

A mis padres y a mi pareja quienes en todo momento me dieron su apoyo, comprensión y amor, gracias por su ayuda en esta etapa de mi vida.

Y con todo mi amor a mi hijo quien es una gran inspiración para conseguir mis metas en la vida.

A mis hermanos y sobrinos quienes siempre están cuando más los necesito.

En especial a mis amigos de toda la vida: Azucena, Carmen, Laura, Araceli, Itzel, Claudia, Porfirio, Jesús Ángel, José, Daniel, Luis, Moisés y Nicolás.

CONTENIDO

	Página
ÍNDICE DE CUADROS	iii
ÍNDICE DE FIGURAS	iv
RESUMEN GENERAL	v
ABSTRACT.....	vii
CAPITULO I.....	1
INTRODUCCIÓN GENERAL	1
CAPÍTULO II	6
ESTRUCTURA DEL BOSQUE DE <i>Abies Religiosa</i> (Kunth) Schltl. & Cham EN DOS LOCALIDADES CON DIFERENTE HISTORIAL DE MANEJO EN TLAXCO, TLAXCALA	6
2.1 RESUMEN	6
2.2 ABSTRACT.....	7
2.3 INTRODUCCIÓN.....	8
2.4 REVISIÓN DE LITERATURA	11
2.4.1 Importancia de los bosques templados y del género <i>Abies</i>	11
2.4.2 Estructura del bosque	13
2.4.3 Desarrollo de rodales	15
2.4.4 Diversidad	16
2.4.5 Estudios relacionados con <i>Abies</i>	18
2.4.6 Descripción de la especie de <i>Abies religiosa</i> (Kunth) Schltl. et Cham.	20
2.5 METODOLOGÍA	23
2.5.1 Área de estudio	23
2.5.2 Obtención de la información.....	25
2.6 ANÁLISIS DE LA INFORMACIÓN	26
2.6.1 Índice del valor de importancia relativa	26
2.6.2 Diversidad alfa y beta.....	27
2.6.3 Índice de Similitud de Jaccard.....	30
2.7 RESULTADOS.....	31
2.7.1 Características fisiográficas.....	31
2.7.2 Composición florística	32
2.7.3 Índices de diversidad.....	34
2.7.4 Estructura diamétrica	36

2.7.5 Estructura de alturas	41
2.8 CONCLUSIONES.....	43
Capítulo III.....	44
EFFECTO DE LA CONDICIÓN DE ILUMINACIÓN SOBRE LA ARQUITECTURA DE BRINZALES DE <i>Abies religiosa</i> Y <i>Pinus patula</i> EN TLAXCO, TLAXCALA.	44
3.1 RESUMEN	44
3.2 ABSTRACT.....	45
3.3 INTRODUCCIÓN.....	46
3.4 REVISIÓN DE LITERATURA	49
3.4.1 Tolerancia a la sombra.....	49
3.4.2 Factores ambientales que determinan la morfología.....	50
3.4.3 Arquitectura de los árboles.....	54
3.4.4 Estudios realizados con la arquitectura.....	55
3.5 METODOLOGÍA	57
3.5.1 Descripción del área de estudio	57
3.5.2 Fase de campo.....	58
3.5.3 Fase de laboratorio	61
3.6 ANÁLISIS ESTADÍSTICOS	63
3.7 RESULTADOS Y DISCUSIÓN	66
3.7.1 Variables morfológicas.....	66
3.7.2 Interacción entre las aperturas del dosel y las relaciones de biomasa..	73
3.7.3 Distribución de biomasa	76
3.7.4 Perfil de distribución de biomasa de acículas, de ramas y total	78
3. 8 CONCLUSIONES.....	85
CAPÍTULO IV.....	87
DISCUSIÓN GENERAL	87
CAPITULO V.....	91
LITERATURA CITADA.....	91

ÍNDICE DE CUADROS

CAPITULO II	Página
Cuadro 2.1 Características fisiográficas del las localidades de <i>Abies religiosa</i> en Tlaxco, Tlaxcala.	31
Cuadro 2.2 Índice del valor de importancia relativa por especie del Ejido Mariano Matamoros y Predio de San José el Manantial Tlaxco, Tlaxcala.	33
Cuadro 2.3 Valor de los índices de diversidad de especies para las dos áreas de estudio en Tlaxco, Tlaxcala.....	34
Cuadro 2.4 Valores del índice de Similitud de Morisita entre las dos localidades de <i>Abies religiosa</i> de la variable de categoría diamétrica en Tlaxco, Tlaxcala.....	35
CAPÍTULO III	
Cuadro 3.1 Características de las especies tolerantes e intolerantes a la sombra	50
Cuadro 3.2 Análisis de varianza entre clases de apertura del dosel para brinzales de <i>Abies religiosa</i> y <i>Pinus patula</i> en Tlaxco, Tlaxcala.....	66
Cuadro 3.3 Prueba de comparación de medias (Tukey) entre clases de apertura del dosel en brinzales de <i>Abies religiosa</i> y <i>Pinus Patula</i>	70
Cuadro 3.4 Análisis de varianza de relaciones de biomasa en brinzales de <i>Abies religiosa</i> y <i>Pinus patula</i> en Tlaxco, Tlaxcala.....	74
Cuadro 3.5 Prueba de comparación múltiple de medias (Tukey) de relaciones de biomasa entre las condiciones de apertura del dosel.....	76
Cuadro 3.6 Análisis de varianza entre clases de apertura del dosel de distribución de biomasa de <i>Abies religiosa</i> y <i>Pinus patula</i> en Tlaxco, Tlaxcala.	76
Cuadro 3.7 Prueba de comparación múltiple de medias (Tukey) entre las clases de apertura del dosel en brinzales de <i>Abies religiosa</i> y <i>Pinus patula</i> en Tlaxco, Tlaxcala.....	78

ÍNDICE DE FIGURAS

CAPÍTULO II	Página
Figura 2.1 Localización del área de estudio del Ejido Mariano Matamos (EMM) y San José el Manantial (SJM), Tlaxco, Tlaxcala.....	25
Figura 2.2 Distribución diamétrica del bosque de <i>Abies religiosa</i> del Ejido Mariano Matamoros y San José el Manantial, Tlaxco, Tlaxcala.....	37
Figura 2.3 Distribución diamétrica para las especies más representativas en el Ejido Mariano matamoros y San José el Manantial.....	40
Figura 2.4 Categorías de alturas para todas las especies presentes en el Ejido Mariano Matamoros y San José el Manantial.....	42
CAPITULO III	
Figura 3.1 A) Imagen de la fotografía con la cámara de ojo de pescado B) Selección para el cálculo de apertura del dosel con el programa GLA.	61
Figura 3. 2 Respuesta de Variables morfológicas de <i>Abies religiosa</i> y <i>Pinus patula</i> en las diferentes condiciones de luz, en Tlaxco, Tlaxcala.....	72
Figura 3.3 Perfil vertical de biomasa acicular de <i>Abies religiosa</i> (A, B y C) y <i>Pinus patula</i> (D, E y F) en las diferentes condiciones de apertura del dosel C1: 10 a 19.9%, C2: 20 a 29.9 % y C3: 30 a 45%.	82
Figura 3. 4 Perfil vertical de biomasa ramas de <i>Abies religiosa</i> (A, B y C) y <i>Pinus patula</i> (D, E y F) en las diferentes condiciones de apertura del dosel C1: 10 a 19.9%, C2: 20 a 29.9 % y C3: 30 a 45%.	83
Figura 3.5 Perfil vertical de biomasa total de <i>Abies religiosa</i> (A, B y C) y <i>Pinus patula</i> (D, E y F) en las diferentes condiciones de apertura del dosel C1: 10 a 19.9%, C2: 20 a 29.9 % y C3: 30 a 45%.	84

RESUMEN GENERAL

Se realizó un estudio de estructura y arquitectura de brinzales en bosques de *Abies religiosa* y *Pinus patula* en la región de Tlaxco, Tlaxcala. La estructura fue enfocada a la composición de especies y distribución diamétrica en dos localidades de *Abies religiosa* con historias de manejo contrastantes en términos de aprovechamientos comerciales. San José el Manantial (SJM) está sujeto a Manejo Forestal persistente a través de cortas de selección; mientras que el área estudiada en el Ejido de Mariano Matamoros (EMM) ha estado excluido al aprovechamiento maderable regulado por más de 30 años. Se identificaron 15 especies en las dos localidades. El mayor valor índice del valor de importancia relativa (IVIR) fue para *A. religiosa*, seguido por *Salix paradoxa* (17.9%) en SJM, y por *Pinus patula* (21%) en EMM. Las demás especies tuvieron un IVIR inferior a 8%. En ambas localidades *A. religiosa* mostró una distribución diamétrica en forma de J-invertida. SJM presentó menor diversidad de especies que EMM, lo que refleja la influencia de la cosecha del bosque a través del método de selección.

En cuanto a la arquitectura de brinzales se analizó la respuesta de variables morfológicas y de biomasa en un gradiente de iluminación considerando la distribución de biomasa por componente (hojas, ramas y tallos), en tres condiciones de luz (C1: 10 a 19.9 %; C2: 20 a 29.9 y C3: >30% de luminosidad) para *A. religiosa* y *P. patula*. Se encontró que la apertura del dosel tuvo efecto significativo ($p \geq 0.05$) en las variables morfológicas de Diámetro basal (DB), Diámetro de copa (DC), Profundidad de copa (PC), para las dos especies de

estudio y Longitud del brote terminal (LLT), Número de brotes laterales (NBL), Longitud de brotes laterales (LBL) solo para *A. religiosa*, el Ángulo de inserción del brote terminal (AIB) solo fue significativamente afectado en *P.patula*. Estas variables aumentan su valor conforme fue mayor la apertura de dosel. En cuanto a las relaciones de biomasa, la apertura del dosel tuvo efecto significativo ($p \geq 0.001$) en Biomasa acicular por unidad de área (BAA) para *A. religiosa* y Índice del área foliar (IAF) para las dos especies, el BAA fue mayor en la C3. En el caso del IAF para las dos especies la apertura del dosel tuvo un efecto negativo, es decir, a mayor apertura el IAF disminuyó. En general la disponibilidad de luz bajo el dosel favoreció el crecimiento de la biomasa aérea notándose diferencias morfológicas entre las dos especies, lo cual define la arquitectura de los brinzales y permite su coexistencia en los bosques de la región.

ABSTRACT

I analyzed population structure and saplings architecture in *Abies religiosa* and *Pinus patula* forests in the region of Tlaxco, Tlaxcala. Population structure focused on species composition and diameter distribution of two locations with contrasting management histories of timber harvesting. San Jose el Manantial (SJM) is subject to logging through the Selective Cutting System, whereas Ejido Mariano Matamoros (EMM) has been excluded to logging for over 30 years. I recorded 15 tree species at the two sites. The highest Relative Important value Index (IVIR) was attained by *Abies religiosa* followed by *Salix paradoxa* (17.9%) in SJM, and *Pinus patula* (21%) in EMM. Other species had an IVIR lower than 8%. In both localities *A. religiosa* was the dominant species and its diameter distribution showed a reverse J-shaped. SJM showed lower diversity than EMM which reflects the influence of forest harvesting through the selection method.

To study sapling architecture I analyzed the response of morphological and biomass allocation in a gradient of light availability. I determined biomass allocation by tree component (leaves, branches and stems) under three light conditions (C1: 10 to 19.9%; C2: 20 to 29.9% and C3: >30% of luminosity) for saplings of *A. religiosa* and *P. patula*. The morphological variables Basal diameter (DB), Crown depth (PC), Crown diameter (DC), Terminal leader shoot length (LLT), Length and number of lateral shoots (LBL and NBL) in *A. religiosa* showed significant effect of canopy condition, while for *P. patula* only four morphological variables showed this effect. The insertion angle of lateral shoot (AIB) was significantly affected by the

canopy openness only in *P. patula*. All morphological variables increased their value as canopy openness was higher. Biomass allocation in the different components increased in response to light conditions, thus canopy openness had a significant effect on needle biomass per unit area (BAA) for *A. religiosa*. The leaf area index (IAF) showed a negative significant effect of canopy openness for both species. In general, both species are favored by the increase of light availability under canopy gaps, although the growth of leaves, twigs and buds, which define sapling architecture, was different between species, allowing their coexistence in the forests of the region.

CAPITULO I

INTRODUCCIÓN GENERAL

La estructura de los bosques está fuertemente influenciada por agentes de disturbio de diferente magnitud, sean naturales o antropógenos (Franklin *et al.*, 2002; Tainaka *et al.*, 2006). Los disturbios actúan como filtros ambientales, de tal manera que la estructura actual de un bosque es el resultado de procesos que han ocurrido en el pasado reciente y que han determinado la composición de especies, su distribución espacial (horizontal y vertical), y la frecuencia de tamaños de individuos dentro de poblaciones (Smith *et al.*, 1996; Oliver y Larson, 1996; y Pham *et al.*, 2004).

Los disturbios pueden ser caracterizados en términos de distribución espacial, área, intensidad, severidad, frecuencia, tasa de retorno y período de rotación (Kimmins, 2004). Desde la perspectiva del manejo de los recursos forestales y considerando aspectos de producción, conservación y restauración, es importante entender la respuesta de los ecosistemas a las perturbaciones, para detectar el cambio en el estado de los mismos. Dado que estos procesos ocurren a escalas temporales y espaciales extensas, el enfoque de investigación ecológica de largo plazo y de observación continua (monitoreo) es esencial (Franklin *et al.*, 2002). Algunos estudios realizados en bosques mexicanos dominados por el género *Abies* consideran que los disturbios más importantes son la extracción de madera y el pastoreo sobre las poblaciones (Ávila y López, 2001; Cuevas *et al.*, 2011; Encina *et al.*, 2008), los cuales producen cambios en la estructura y el desarrollo

de estos bosques. Sin embargo el conocimiento detallado de los efectos de estas perturbaciones es aun escaso en nuestro país, especialmente en aquellas áreas con aprovechamientos comerciales.

Particularmente, en el estado de Tlaxcala los bosques de *Abies religiosa* (Kunth) Schldtl. et Cham. se distribuyen en las tres regiones forestales del estado (Tlaxco-Terrenate, Nanacamilpa-Calpulalpan y Malinche) y contribuyen con el 34% de la producción maderable estatal, lo cual los coloca en segundo lugar en importancia maderable después del grupo de los pinos, especialmente en la región de Tlaxco (Guerra *et al.*, 2007). Como producto de más de tres décadas de manejo regulado en Tlaxcala, se han creado estructuras muy variadas para los bosques de oyamel, cuya dinámica en general se desconoce (Guerra *et al.*, 2008). La escasez de información cuantitativa, especialmente de estudios comparativos, sobre la estructura de los bosques de *Abies* en el estado limita el manejo adecuado y favorece la utilización de prácticas silviculturales que no siempre garantizan su regeneración y crecimiento en las áreas bajo manejo. Por lo anterior, se analiza comparativamente la estructura silvícola de dos rodales de *Abies religiosa* con historias de manejo contrastantes en la región de Tlaxco, con el propósito de entender la dinámica de estos bosques con relación al manejo al que han estado sujetos (Capítulo II).

Uno de los efectos más comunes de los disturbios es la apertura de claros en el dosel y dependiendo del tamaño del claro la cantidad de luz que penetra hasta el nivel del suelo también es diferente. El ambiente lumínico favorece el

reclutamiento de individuos de algunas especies arbóreas con lo que se promueve su regeneración y desarrollo (Claveau, *et al.*, 2005), asimismo, limita el establecimiento y desarrollo de individuos de otras especies. Por lo tanto, la adaptación y respuesta de las diferentes especies al ambiente lumínico al interior del bosque es esencial para su éxito en la regeneración y crecimiento en los procesos de competencia (Lara *et al.*, 2009).

Particularmente en brinzales (individuos juveniles) la disponibilidad de luz juega un papel muy importante sobre la arquitectura de la copa, sobretodo en el interior del bosque (Messier *et al* 1999). Se ha encontrado que en las especies tolerantes, la intensidad de luz contribuye a dar forma a la copa, la cual es alargada cuando la disponibilidad de luz es mayor y aplanada-ancha cuando es menor (Olusegun *et al.*, 1994). Este fenómeno refleja la plasticidad de las especies en la modificación de la arquitectura de su copa dependiendo de las condiciones de iluminación en el interior del bosque (Martínez, 1994; Arrieta y Suárez, 2005). Las diferencias en iluminación provocan la diferenciación en arquitectura, particularmente en el desarrollo de la rama líder, ramas laterales, brotes y tallos. Asimismo, se han reportado diferencias en la asignación de biomasa aérea bajo diferentes condiciones de iluminación (Claveau *et al.*, 2005; Canham *et al.*,1994).

El conocimiento detallado de las respuestas de los brinzales a las condiciones de iluminación es un aspecto esencial para definir las mejores prácticas silvícolas, particularmente en rodales mezclados. Tal es el caso de los bosques de la región de Tlaxco, Tlaxcala, donde *A. religiosa* (considerada como especie tolerante)

convive generalmente con *Pinus patula* Schldtl. et Cham. (intolerante) y la aplicación de una determinada practica silvícola puede favorecer a alguna de ellas y afectar negativamente a la otra.

Por lo que en este estudio se analizó la arquitectura de individuos juveniles de *Abies religiosa* y *P. patula* en relación a diferentes condiciones de iluminación (Capítulo III), a fin de entender sus estrategias de adaptación bajo los cambios que ocurren en el dosel como consecuencia del manejo silvícola en la región de estudio.

Los objetivos del presente estudio fueron:

Caracterizar y comparar la estructura silvícola y composición de dos bosques de *Abies religiosa* con condiciones de manejo contrastantes en la región de Tlaxco, Tlaxcala.

- Describir la estructura diamétrica de dos rodales de *Abies religiosa*. sujetos a diferentes condiciones de manejo.
- Analizar los valores de similitud estructural y florística de dos rodales en relación al historial de manejo en la región de estudio.

Examinar y comparar los efectos de un gradiente de iluminación sobre la arquitectura de copa de brinzales de *Abies religiosa* y *Pinus patula* en un bosque mixto en Tlaxco, Tlaxcala.

- Analizar las diferencias en variables morfológicas de los brinzales de las dos especies con respecto a las condiciones de apertura del dosel.
- Analizar la distribución de biomasa aérea de brinzales de las dos especies en respuesta a las distintas condiciones de apertura del dosel.

CAPÍTULO II

ESTRUCTURA DEL BOSQUE DE *Abies Religiosa* (Kunth) Schltdl. & Cham EN DOS LOCALIDADES CON DIFERENTE HISTORIAL DE MANEJO EN TLAXCO, TLAXCALA

2.1 RESUMEN

Se analizó la composición de especies, la estructura poblacional y el patrón de diversidad de dos bosques de *Abies religiosa* de los predios San José el Manantial (SJM) y el Ejido Mariano Matamoros (EMM) en la región de Tlaxco, Tlaxcala. Ambas localidades presentan historias de manejo contrastantes, ya que el primero está sujeto a Manejo Forestal persistente a través de cortas de selección donde la especie de interés comercial es *Abies religiosa*. Mientras que en el segundo predio no existe extracción maderable autorizada desde hace mas de 30 años. Se establecieron 10 parcelas circulares de 0.1 ha distribuidas al azar en cada uno de las localidades. En cada parcela se marcaron todos los árboles con diámetro normal ≥ 2.5 cm; se identificaron los árboles a nivel de especie, y se registraron las variables dasométricas de Altura total (AT), Altura del fuste limpio (AFL), Diámetro normal (DN), y Diámetro de copa (DC). Se registraron 15 especies en las dos localidades de los géneros *Abies*, *Quercus*, *Pinus*, *Salix*, *Arbutus*, y *Alnus*. El mayor Índice de Valor de Importancia Relativo (IVIR) en las dos localidades, fue para *Abies religiosa*, seguido por *Salix paradoxa* (17.9%) en SJM, y por *Pinus patula* (21%) en EMM. Las demás especies tuvieron un valor de IVIR inferior a 8%. En las dos localidades *A. religiosa* fue la especie dominante y mostró una distribución diamétrica en forma de J invertida. Se observó mayor diversidad arbórea en EMM ($H' = 1.47$) que en SJM ($H' = 0.99$). La similitud florística entre las

dos localidades de acuerdo con el índice de Jaccard fue de 0.60. El predio SJM presentó características contrastantes respecto a EMM, lo que refleja la influencia de la cosecha del bosque a través del sistema de cortas de selección.

2.2 ABSTRACT

I analyzed the species composition, population structure and diversity pattern of two *Abies religiosa* forests of San Jose el Manantial (SJM) and Ejido Mariano Matamoros (EMM) in the region of Tlaxco, Tlaxcala. Both localities have contrasting management histories, since the former has been subject to forest management through Selection Cuttings, where the commercial species is *A. religiosa*. While in the latter, timber harvesting has not occurred for over 30 years. Ten circular plots of 0.1 ha were randomly established at each locality. In each plot all trees with dbh ≥ 2.5 cm were tagged; trees were identified to species level, recorded dendrometric variables included: Total height (AT), Height to the first living branch (AFL), Diameter at breast height (DB), and Crown diameter (DC). I recorded 15 tree species at the two sites of the genera *Abies*, *Quercus*, *Pinus*, *Salix*, *Arbutus*, and *Alnus*. The largest Important value Index (IVIR) in both sites, was attained by *Abies religiosa* followed by *Salix paradoxa* (17.9%) in SJM, and by *Pinus patula* (21%) in EMM. Other tree species had an IVIR lower than 8%. In the two localities *A. religiosa* was the dominant species with a reverse J-shaped diameter distribution. Higher diversity was observed in EMM ($H' = 1.47$) than in SJM ($H' = .99$). The floristic similarity between the two locations according to the Jaccard index was 0.60. The site SJM presented contrasting features respect

EMM, reflecting the influence of forest harvesting through the selection system cutting.

2.3 INTRODUCCIÓN

Los bosques de clima templado en México, tienen un alto valor estratégico por ser la fuente principal de madera, además de otros bienes y servicios ambientales. Entre los principales bosques de este tipo en nuestro país destacan los de pino, encino, oyamel, sabino y el mesófilo de montaña (Granados *et al.*, 2007; FAO, 2005). En particular los bosques de oyamel (*Abies religiosa* (Kunth) Schltdl. & Cham.) tienen una amplia aunque muy localizada distribución en el centro y sur de México, cuentan con relativamente pocas poblaciones que, además se encuentran separadas geográficamente (Rzedowski, 2006; Andrade *et al.*, 2009). Por este y otros factores, su importancia económica en nuestro país es escasa (3.6 % de la producción maderable) (INEGI, 2010). En contraste, por sus características biológicas, tienen una gran importancia ecológica, ya que son bosques de alta montaña, con baja frecuencia de incendios, y son reservorios de una gran diversidad biológica. No obstante, también se reconoce que estos bosques se encuentran sujetos a fuertes procesos de deterioro y disminución de su hábitat (Challenger y Caballero, 1998).

Los bosques de *Abies*, generalmente se caracterizan por su estructura poco diversa e irregular (una a tres especies). Pero a pesar de ser bosques semejantes

estructuralmente existen diferencias en la composición florística (Sánchez *et al.*, 2005; Nava, 2003).

La estructura de los bosques está fuertemente influenciada por agentes de disturbio de diferente magnitud, sean naturales o antropógenos (Franklin *et al.*, 2002; Tainaka *et al.*, 2006). Los disturbios actúan como filtros ambientales, de tal manera que la estructura actual de un bosque es el resultado de procesos que han ocurrido en el pasado reciente y que han determinado la composición de especies, su distribución espacial (horizontal y vertical), y la frecuencia de tamaños de individuos dentro de poblaciones (Smith *et al.*, 1996; Oliver y Larson, 1996; Pham *et al.*, 2004).

Por lo anterior, el análisis de la estructura de un bosque es fundamental para determinar la influencia de los factores ambientales a los que ha estado expuesto, además, esta información es básica para decidir las mejores prácticas y alternativas de manejo del mismo.

Particularmente, en el estado de Tlaxcala los bosques de oyamel se distribuyen en las tres principales regiones forestales del estado (Tlaxco-Terrenate, Nanacamilpa-Calpulalpan y Malinche) y contribuyen con el 34% de la producción maderable estatal (INEGI, 2010), lo cual los coloca como la segunda en importancia después del grupo de los pinos, especialmente en la región de Tlaxco. Como producto de más de tres décadas de manejo regulado en Tlaxcala, se han

creado estructuras muy variadas para los bosques de oyamel cuya dinámica en general se desconoce.

La escasez de información cuantitativa, especialmente estudios comparativos, sobre la estructura de los bosques de *Abies* en el estado, limita el manejo adecuado de estos y propicia la utilización de prácticas silviculturales que no siempre garantizan su regeneración y crecimiento en las áreas bajo manejo. Esta situación genera incertidumbre sobre los efectos de los sistemas de aprovechamientos en estos bosques. El conocimiento de los factores que interviene en los procesos naturales de desarrollo de estos bosques permitirá diseñar prácticas silvícolas más adecuadas para su manejo a fin de mantener, en lo posible, el desarrollo natural de los rodales hacia estados más avanzados que garanticen su permanencia en su área de distribución natural en el estado.

En este capítulo se analiza comparativamente la estructura silvícola de dos rodales de *Abies religiosa* con historias de manejo contrastantes en la región de Tlaxco, con el propósito de entender la dinámica de estos bosques en relación al manejo al que han estado sujetos.

2.4 REVISIÓN DE LITERATURA

2.4.1 Importancia de los bosques templados y del género *Abies*

La superficie arbolada del país suma poco más de 64.8 millones de ha, de las cuales 52% corresponde a bosques templados (CONAFOR, 2012). Estos bosques tienen un alto valor estratégico para el país por ser la fuente principal de madera, además de otros bienes y servicios ambientales. Se distribuyen en las principales cordilleras del país (Sierra Madre Oriental, Sierra Madre Occidental y Sierra Madre del Sur). Entre los bosques de este tipo destacan los del género *Pinus*, *Abies*, *Quercus*, *Juniperus* y bosque mesófilo de montaña (Granados *et al.*, 2007; FAO, 2005).

Particularmente los bosques de *Abies* ocupan una superficie de 193,717 ha formando masas puras o mezcladas con *Pinus* spp. y *Quercus* spp., se distribuyen ampliamente en el centro de México, aunque tienen relativamente pocas poblaciones y están separadas geográficamente (Manzanilla, 1974; INEGI, 2011).

El bosque de *Abies*, también conocido como oyamel, existe con mayor frecuencia en sitios con pendiente que oscilan entre el 40 a 55% y en altitudes de 2400 a 3400 m (Encina *et al.*, 2008). Son bosques densos de 20 a 40 m de altos, los cuales se adaptan a una estructura irregular. Sin embargo, bajo algunas circunstancias de manejo estos evolucionan a monoestratificados, lo cual los hace ser poco tolerantes a la presencia de arbustos y plantas herbáceas (Aunos y Blanco, 2006). Aunque a causa de la de topografía y disturbios constantes,

algunas especies arbóreas y arbustivas se han ido estableciendo bajo estas condiciones (Sánchez y López, 2003).

Por su reducida superficie y otros factores contribuyen muy poco a la producción maderable (3.6 % del total nacional) (INEGI, 2011). No obstante destacan por su importancia ecológica ya que desempeñan un papel relevante en la regulación hidrológica, constituyen reservorio de hábitats para muchas especies, además de su belleza escénica (Granados *et al.*, 2007; Manzanilla, 1974; Cuevas *et al.*, 2011).

En el estado de Tlaxcala los bosques de *Abies* se localizan en las tres regiones forestales del estado: Nacamilpa-Calpulapan, Tlaxco-Terrenate y Malinche (Guerra *et al.*, 2008). Contribuyen en forma importante en la producción maderable estatal, ya que es la segunda especie maderable después de *Pinus patula* Schltdl. & Cham. (INEGI, 2011; López, 2008). Sin embargo, no se le ha dado ningún interés especial en su manejo por la carencia de estudios específicos (Sánchez *et al.*, 2005).

Entre los factores que causan la disminución de las poblaciones de *Abies religiosa* están las presiones antropógenas como los cambios de uso del suelo, la tala y el desmonte; a pesar de que esta especie depende mucho del tamaño de los disturbios para su regeneración (Brower *et al.*, 2002; Sánchez *et al.*, 2005; Encina *et al.*, 2008).

2.4.2 Estructura del bosque

Al menos seis características importantes de la vegetación afectan a la estructura de la localidad: especies dominantes, forma de vida, estratificación, densidad foliar, cobertura, y dispersión de la planta (Gadow *et al.*, 2007). La estructura es interpretada a través de la representación de individuos en términos de edad, tamaño y frecuencia, entre otras características dasométricas que se consideran para determinar el manejo básico, generalmente orientado a la calidad y a la continuidad de los rendimientos, por lo cual tiene importancia ecológica y silvícola (Aguirre *et al.*, 2003; Wadsworth, 2000; Spies, 1998).

La estructura del bosque está fuertemente influenciada por agentes de disturbio, ya sean naturales o antropógenos de diferente magnitud, los cuales imponen modificaciones de la estructura a través del tiempo. Una pequeña perturbación en las condiciones ambientales puede inducir grandes consecuencias ecológicas en algunas especies, y puede resultar en fragmentación de hábitats dando origen a diferentes adaptaciones, dependiendo del grado de disturbio que esté sometido el bosque y su intensidad (Franklin *et al.*, 2002; Tainaka *et al.*, 2006).

Los disturbios actúan como filtros ambientales, de tal manera que la estructura del bosque es el resultado de procesos que han ocurrido en el pasado reciente y que han determinado la composición de especies, su distribución espacial (horizontal y vertical), y la frecuencia de tamaños de individuos dentro de poblaciones (Oliver y Larson, 1996; Pham *et al.*, 2004).

Además de los datos dasométricos, también intervienen las características del ambiente en donde este situado el bosque, el cual también es importante para un buen manejo forestal (Araújo *et al.*, 2008; Gadow *et al.*, 2007). Cada una de las especies presentan distinta estructura y capacidad de crecimiento, de acuerdo a las características edáficas del sitio en que se están desarrollando (Gadow *et al.*, 2007). De tal manera que se puede decir que los bosques constituyen un complejo tridimensional de estructuras, las cuales están vinculadas a través de los procesos de crecimiento, perturbación y decadencia (Spies, 1998).

La caracterización de la estructura de los ecosistemas forestales, constituye una condición importante para tomar decisiones sobre su manejo, tanto en localidades bajo aprovechamiento como en áreas naturales protegidas, de tal forma que pueden entenderse los procesos de disturbio y sucesión que permitan determinar las mejores acciones de manejo (Corral *et al.*, 2005). Los métodos para la caracterización de la estructura de un bosque pueden ser distintos en función de los objetivos, pudiendo incluir índices de diversidad, mezcla de especies, perfil de especies, distribución espacial, diferenciación dimensional, coeficientes de homogeneidad, etc., que permiten reproducir con diferente precisión la condición de los rodales objeto de estudio (Aguirre *et al.*, 2003).

La estructura puede evaluarse a través de índices que expresan la ocurrencia de las especies, lo mismo que su importancia ecológica dentro del ecosistema, es el caso de las abundancias, frecuencias y dominancias, cuya suma relativa genera el Índice de Valor de Importancia relativa (IVIR) (Krebs, 1989).

Por lo tanto, es indispensable describir la composición de especies, estructura y funcionamiento de los bosques para definir una silvicultura y una ordenación más apropiados (Araújo *et al.*, 2008; Gadow *et al.*, 2007).

2.4.3 Desarrollo de rodales

En la dinámica de los ecosistemas forestales existe un modelo para describir su desarrollo propuesto por Oliver y Larson (1996), que considera cuatro etapas: 1) iniciación del rodal 2) exclusión de tallos 3) reiniciación del estrato inferior y 4) sobremadurez.

Estado de iniciación: Durante esta etapa algunas plantas mueren y otras aumentan de tamaño, mientras que otros continúan invadiendo. El ambiente, el patrón de crecimiento y el tamaño de cada planta cambian mas dramáticamente durante esta primera etapa de crecimiento que durante cualquier otro período; observándose muchas especies cada vez más grandes en un orden de magnitud en poco tiempo.

Estado de exclusión de tallos: Esta segunda fase del desarrollo del rodal se alcanza cuando los espacios de crecimiento se llenan y las copas se cierran, con una consecuente muerte de follaje por sombreado en la parte inferior. Durante este estado los árboles comienzan a competir y los más vigorosos le ganan espacio a los más débiles que finalmente mueren por la falta de luz en un proceso conocido como supresión.

Reiniciación del estrato inferior: A menos que un disturbio arrase con el rodal e inicie un nuevo estado de iniciación, el rodal entrará gradualmente al estado de reiniciación del estrato inferior. En este estado árboles dispersos que han sido exitosos en la competencia con otros empiezan a morir por plagas, u otros agentes dañinos. Los espacios creados permiten el establecimiento de nuevas plantas debajo del dosel. Estos son frecuentemente la regeneración avanzada de especies tolerantes a la sombra.

Sobremadurez: Este estado comienza cuando la mayoría de los árboles han muerto y uno o más de las nuevas clases de edad ocupan el estrato superior del dosel. Y puede continuar con la muerte de los últimos árboles originales. El número de clases de edad incrementa aunque será poco probable que el rodal sea balanceado e incoetáneo. Hay mucho arbolado muerto en pie y caído (Smith *et al.*, 1996).

2.4.4 Diversidad

Los bosques primarios contribuyen a la diversidad biológica en muchos niveles de la jerarquía biológica, desde los genes hasta paisajes (Spies y Franklin, 1996). La diversidad de especies (a veces llamado heterogeneidad de especies), es una característica única para la comunidad a la vez que es una expresión de la estructura de la comunidad (Brower *et al.*, 1990). Las medidas de diversidad tiene en cuenta dos factores: riqueza de especies, que es el número de especies; y la equitatividad (a veces conocido como la equidad), así como la abundancia de las

especies. Una alta uniformidad se produce cuando las especies son iguales o prácticamente iguales en abundancia, se equipara convencionalmente con alta diversidad (Magurran, 1988). La alta diversidad de especies indica una comunidad altamente compleja, ya que una mayor variedad de especies permite un conjunto más amplio de las interacciones entre ellas. Algunos ecólogos también han utilizado la diversidad como un índice de la madurez de una comunidad bajo la premisa de que estas se vuelven más complejas y más estables a medida que maduran (Brower *et al.*, 1990).

Esta diversidad es el resultado del complejo topografía-geología, y de los diversos climas y microclimas que se encuentran en un territorio. La especiación simultánea de múltiples poblaciones genera una gran parte de la diversidad de especies dentro de las regiones (Tainaka *et al.*, 2006).

La diversidad de especies puede ser analizada a distintas escalas espaciales, desde diversidad local hasta diversidad entre continentes, mediante las técnicas de ecología como la diversidad alfa, beta y gamma (Turner y Gardner, 1991; Samper y Vallejo, 2007). El análisis de la biodiversidad resulta muy conveniente en el contexto actual de la acelerada transformación de los ecosistemas naturales. Es necesario monitorear el efecto de los cambios en el ambiente, con información de la diversidad biológica en comunidades naturales y modificadas (diversidad alfa), y también de la tasa de cambio en la biodiversidad entre distintas comunidades (diversidad beta), para conocer su contribución a nivel regional

(diversidad gamma) y poder diseñar estrategias de conservación y llevar a cabo acciones concretas a escala local (Moreno, 2000).

Existen tres métodos diferentes que se han utilizado para describir la relación planta-comunidad. El primero, las listas florísticas detalladas, pero éstas no incluyen muchas consideraciones útiles para el análisis del hábitat y, en general requiere un taxónomo bien entrenado. El segundo enfoque implica una amplia clasificación de los tipos de comunidades utilizando los nombres de las especies dominantes, pero este cubre un solo aspecto de la comunidad y provee muy poco detalle del macrohábitat. El tercer enfoque, corresponde a la descripción y medición de la forma y la apariencia de la vegetación (Brower *et al.*, 1990).

2.4.5 Estudios relacionados con *Abies*

Existen en México algunos estudios sobre la estructura y composición de bosques de *Abies*. Entre ellos destacan el de Cuevas *et al.* (2011) en Jalisco donde compararon 5 áreas forestales con 24 parcelas de 0.1 ha, y encontraron similitud en riqueza y diversidad estructural, en los bosques dominados por *Abies religiosa* var. *emarginada* Loock & Martínez, *A. guatemalensis* var. *Jaliscana* (Martínez) Silba. Estos autores recomiendan que los bosques de oyamel en Jalisco tengan un monitoreo continuo para garantizar la generación de alternativas para su conservación y manejo, por lo cual debieran ser decretados áreas de conservación y de recarga de acuíferos. Por otro lado, también Figueroa y Moreno (1993),

realizaron un estudio en la sierra de Manantlán, Jalisco en *Abies religiosa*; donde reportaron una densidad de 139 ind. ha⁻¹ en elevaciones entre 2,187 a 2,261 m.

En un estudio de vegetación y flora en el ejido Pueblo Nuevo, Durango García (2008) reportó que *Abies duranguensis* Mart., se asocia con *Cupressus*, *Pseudotsuga* y *Picea Chihuahuana* Martínez; distribuidos en altitudes de 2,720 a 2,730 msnm, en exposiciones norte y pendientes de 100%.

En otro estudio realizado en La Sierra de Zapalinamé, Coahuila, Encina *et al.*, (2008) encontraron que *Abies vejarii* Martínez ocupó el estrato superior que fue de 15 a 20 m, con una densidad de 439 ind. ha⁻¹, un área basal de 16.44 m²/ha y un valor de importancia relativa de 38.4%. Se presentó en elevaciones entre 2,834 y 3,025 msnm. Estos bosques de oyamel, se encuentran en declives pronunciados, ya que las zonas menos pronunciadas fueron sustituidas por cultivos. Esto último también fue observado por Sánchez *et al.* (1991), quienes realizaron un análisis estructural en poblaciones de *Abies religiosa* en Perote, Veracruz, entre los 3,200 y 3,400 m de altitud, observando que estos bosques han sido perturbados, principalmente por causas antrópicas, en donde los cultivos agrícolas van desplazando al bosque de *Abies* en las partes menos inclinadas.

Por su parte Nava (2003) realizó un estudio en La cuenca del río Magdalena D. F. México, donde distinguió tres comunidades vegetales, *Pinus hartwegii*, *Abies religiosa* y un bosque mixto. El bosque de *A. religiosa* representó la mayor extensión (50%) de la superficie de la zona de estudio, y se encontró de 2,750 a

3,500 msnm, mencionando que este bosque de *Abies religiosa* (1,433 ha), almacena un total de 83,603 tC en promedio 58 tC/ha.

En cuanto a semejanza florística entre los bosques de *Abies religiosa*, se ha encontrado que existe un conjunto definido de familias comunes entre los bosques de la Faja Volcánica Transversal, aunque su composición florística no es uniforme, especialmente a nivel de género y especie (Sánchez *et al.*, 2005; Sánchez y López 2003; Ávila y López, 2001).

En un estudio realizado por Villers *et al.* (1998) en el parque Nacional Nevado de Toluca, reportaron 40 ind. ha⁻¹, y una altura máxima de 25 m. Además encontraron que en estos bosques hay una regeneración de 54 plántulas en 500 m², y una gran perturbación causada principalmente por la tala.

En un estudio sobre regeneración de *Abies* en el Parque Nacional del Cofre de Perote, Lara *et al* (2009) encontraron que el número de plántulas y la edad del claro tienen una fuerte relación, ya que la regeneración aumenta con el tamaño y edad del claro. La regeneración de *Abies religiosa* es más exitosa (95.7%) en los claros que en el sotobosque, las plántulas con más de tres verticilos están principalmente asociadas con mayor edad del claro.

2.4.6 Descripción de la especie de *Abies religiosa* (Kunth) Schltdl. *et* Cham.

Abies religiosa es conocido con el nombre común de oyamel, pinabete, axoyatl (México). Es un abeto nativo de las montañas centrales y del sur de México (Eje

Volcánico Transversal, Sierra Madre del Sur), y Oeste de Guatemala. En México se conocen ocho diferentes especies de abetos, seis de las cuales son endémicas de nuestro país, la especie dominante es *Abies religiosa* (Kunth Schltdl. et Cham). (Andrade *et al.*, 2009; Navare y Taylor, 1997). Su nombre religiosa se debe a que los primeros colonizadores europeos notaron que sus ramas están siempre en forma de cruz. Habita en zonas de alta humedad, muchas veces restringida a cerros, cañada, laderas y exposiciones húmedas y regularmente en suelos profundos. Crece en altitudes entre los 1600 y 3600 msnm, en bosques frescos y con alta precipitación, de veranos húmedos, y caída de nieve invernal (Manzanilla, 1974, Navare, 1985).

Se encuentra presente en los estados de Hidalgo, Puebla, Veracruz, Jalisco, Michoacán, México, Morelos, Distrito Federal, Guerrero y Tlaxcala (Manzanilla, 1974, CATIE, 2000). Forma bosques puros y en ocasiones se mezcla con especie de *Pinus*, *Quercus*, *Alnus*, *Salix* y *Cupressus* (López y Mateo, 2000). Estos bosques son el refugio de las mariposas monarca que migran en invierno desde Canadá hasta el estado de Michoacán (Manzanilla, 1974; Rzedowski, 1978; Navare y Taylor, 1997).

Abies se caracteriza como un árbol de tamaño grande, perennifolio, de 35 a 50 m de altura (aunque en las montañas mexicanas se han visto ejemplares de más de 60 m) con un tronco recto que va desde los 100 a los 200 cm de diámetro. La corteza es grisácea, áspera, agrietada, dividida en placas regulares. El grosor total de la corteza varía de 18 a 25 mm. Las hojas son como agujas, alternas

dispuestas en espiral, lineares, derechas o poco en forma de hoz, más o menos en dos hileras, torcidas en la base, de 20 a 30 mm de largo por 1.5 mm de ancho; con las puntas agudas, de color verde oscuro en el haz y de color verde claro, ligeramente azulado en el envés. Yemas con el contorno más o menos en forma ovoide, de 6 a 10 mm, de color amarillento y protegidas por pequeños folíolos delgados de 15 a 35 mm de longitud y 1,5 mm de ancho por 0,5 mm de espesor, verde oscuro en el haz, y con dos bandas azul blancas de estomas en el envés; el extremo de la hoja es agudo. Sus conos tienen una longitud de 8 a 16 cm y de 4 a 6 cm de ancho, antes de madurar presentan un color azul púrpura oscuro; las brácteas son púrpura o verdosas, de moderada longitud (López y Mateo, 2000).

Las semillas aladas se despegan cuando los conos se desintegran en la madurez. Presenta semillas ovoides, agudas en la base, comprimidas y resinosas, de 9-10 mm por 5 mm de ancho, lisas de color café brillante; con un ala lateral ancha, suave, delgada, quebradiza, de color café claro, de 22-25 mm de largo por 10-15 mm de ancho. La producción de conos inicia entre los 23 y 27 años.

Su uso es maderable para la construcción, fabricación de papel, de vigas y de tejamanil para techar habitaciones rústicas, para hacer cucharas rústicas, leña y carbón. Las ramas de individuos jóvenes se ocupan como árboles de navidad y los conos como arreglos navideños (Navare y Taylor, 1997). La trementina que se obtiene de la resinación es muy apreciada en la industria de barnices y pinturas y en la de jabones, desinfectantes, desodorantes, detergentes y perfumes. El

exudado se utiliza como balsámico, expectorante y contiene sustancias antihemorrágicas (Manzanilla, 1974, López y Mateo, 2000).

2.5 METODOLOGÍA

2.5.1 Área de estudio

El estudio se realizó en el estado de Tlaxcala el cual tiene aproximadamente 20% de su superficie total cubierta principalmente por bosques templados, en los que predominan coníferas como el *Pinus*, *Abies* y *Juniperus*, así como latifoliadas que incluyen *Quercus*, *Alnus* y otras especies (INEGI, 1999).

La superficie forestal del estado es de 85,376 ha distribuidas geográficamente en las regiones forestales de Tlaxco-Terrenate, Calpulalpan-Nanacamilpa, el Parque Nacional Malinche y una pequeña fracción en los Municipios de Emiliano Zapata y Sanctórum. De la superficie forestal arbolada de la entidad, estimada en 51,709 ha, poco mas de 11 mil ha se encuentran sujetas a manejo forestal regulado en las regiones de Tlaxco-Terrenate y Calpulalpan-Nanacamilpa (Guerra *et al.*, 2008).

El municipio de Tlaxco se ubica en la parte norte del estado de Tlaxcala en las coordenadas geográficas 19° 44' y 19° 31' de latitud norte, 97° 58' y 98° 23' de longitud oeste, presenta una altitud promedio de 2,540 msnm; comprende una superficie de 556.9 km² y representa 13.9% del territorio estatal (INEGI, 1999).

El clima en el municipio es templado subhúmedo, con precipitaciones en verano y un porcentaje de lluvias invernal menor a 5 mm, el régimen pluvial en la región varía de los 600 a los 900 mm anuales. La temperatura media anual varía de los 11 a 14 °C con una máxima de 18 °C y una mínima de 11 °C, los meses más cálidos son abril, mayo y junio (INEGI, 1999).

El relieve se compone principalmente de laderas, predominando las laderas intermedias que en su mayoría están cubiertas de bosques puros y mezclados de oyamel–pino-oyamel–encino, y encino–sabino principalmente.

Las áreas específicas de estudio se ubican en el Ejido Mariano Matamoros (EMM) y el Predio de propiedad privada denominado San José el Manantial (SJM), ambos en el municipio de Tlaxco (Figura 2.1).

El EMM se ubica al noroeste de la población de Tlaxco. Presenta un rodal dominado por *Abies religiosa*, a una elevación media de 2560 msnm, con un relieve compuesto principalmente de laderas. Este rodal se ha excluido de los aprovechamientos forestales comerciales durante más de 30 años por razones de litigio.

Por su parte, el predio SJM cuenta con una asociación de *A. religiosa-Pinus patula* ubicado a una elevación promedio de 2400 msnm. El relieve se compone principalmente de laderas, predominando las laderas intermedias que en su mayoría están cubiertas de bosques puros y mezclados. Este predio ha estado

sujeto a aprovechamientos comerciales por más de 25 años, inicialmente bajo MDS (primer ciclo de corta) y actualmente bajo manejo en el esquema del Método Mexicano de Ordenación de Bosques Irregulares (MMOBI).

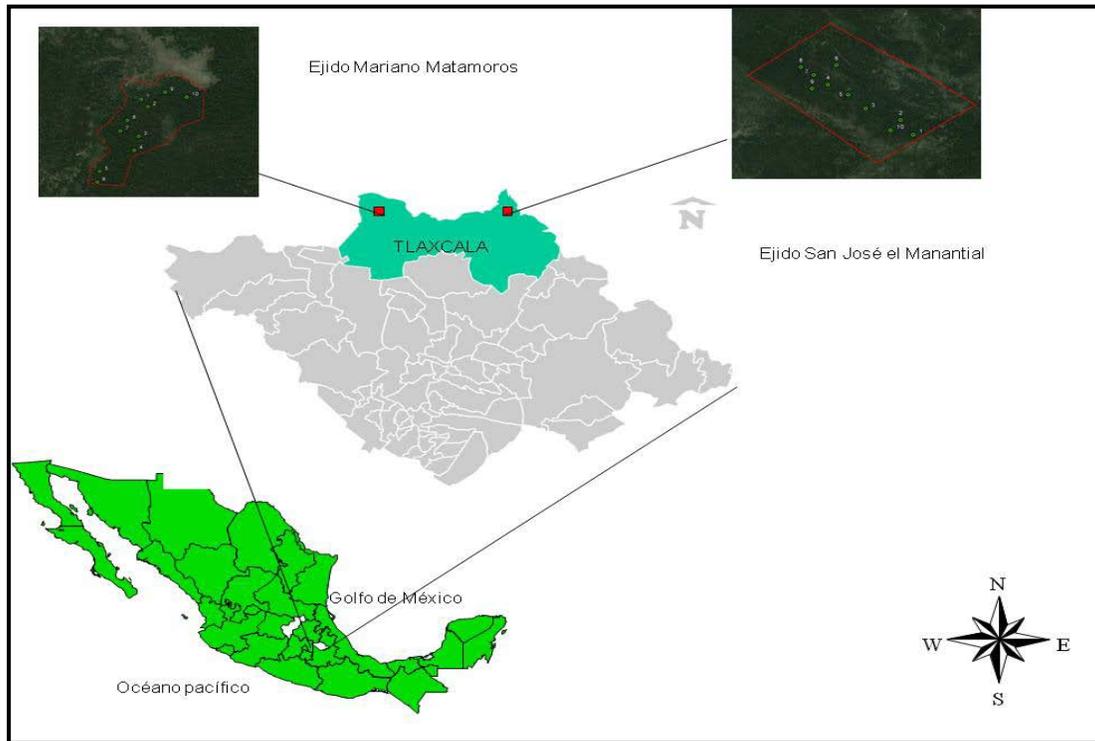


Figura 2.1 Localización del área de estudio del Ejido Mariano Matamos (EMM) y San José el Manantial (SJM), Tlaxco, Tlaxcala.

2.5.2 Obtención de la información

En cada localidad de estudio se establecieron al azar 10 sitios circulares de 0.1 ha, los cuales se ubicaron en imágenes satelitales y se localizaron en campo mediante un geoposicionador global (GPS).

Para la caracterización de la estructura del bosque, en los sitios circulares se marcaron todos los individuos ≥ 2.5 cm de diámetro normal, de todas las especies arbóreas. Las variables dasométricas registradas fueron diámetro normal (a 1.30

m sobre el nivel del suelo), altura total y altura de fuste limpio, y el diámetro de copa (en dos direcciones, N-S y E-O). Además, se contabilizaron y midieron los árboles muertos en pie y tocones. En el centro de cada sitio de muestreo se registraron las coordenadas geográficas, elevación, exposición y pendiente.

2.6 ANÁLISIS DE LA INFORMACIÓN

2.6.1 Índice del valor de importancia relativa

Una de las formas de caracterizar una comunidad vegetal es mediante la estimación del valor de importancia de cada una de las especies presentes, este proporciona información sobre la influencia de cada especie dentro de la misma comunidad. Para lo cual existen formulas ya definidas la frecuencia relativa, el área basal relativa o dominancia relativa y la densidad relativa. El Índice de valor de importancia relativa (IVIR) (Lamprecht, 1990), se calculó con las siguientes fórmulas:

$$AB = \pi (DAP^2)/4$$

Donde: AB = Área basal; DAP = Diámetro a la altura del pecho (1.30 m); π = 3.1416.

$$\text{Área basal Relativa} = \frac{AB \text{ de la especie}}{AB \text{ total de la muestra}} \times 100$$

$$\text{Densidad absoluta} = \frac{\text{No. de individuos de una especie en la muestra}}{\text{Área muestreada}}$$

$$\text{Densidad relativa} = \frac{\text{No. de individuos de una especie en la muestra}}{\text{No. de individuos total en la muestra}} \times 100$$

Frecuencia absoluta = Porcentaje de parcelas en las cuales se encuentra una especie

$$Frecuencia\ relativa = \frac{Frecuencia\ de\ una\ especie}{Suma\ de\ todas\ las\ frecuencias\ de\ las\ especies} \times 100$$

$$IVIR = \frac{Densidad\ relativa + \acute{A}rea\ basal\ relativa + Frecuencia\ relativa}{3}$$

2.6.2 Diversidad alfa y beta

La gran mayoría de los métodos propuestos para evaluar la diversidad de especies se refieren a la diversidad dentro de las comunidades (alfa). En este estudio se determinaron los Índices de diversidad (H') de Shannon-Wiener y de Morisita.

El índice de Shannon-Wiener expresa la uniformidad de los valores de importancia a través de todas las especies de la muestra. Mide el grado promedio de incertidumbre en predecir a que especie pertenecerá un individuo escogido al azar de una colección (Magurran, 1988). Asume que los individuos son seleccionados al azar y que todas las especies están representadas en la muestra. Adquiere valores entre cero, cuando hay una sola especie, y el logaritmo de S , cuando todas las especies están representadas por el mismo número de individuos (Magurran, 1988). El valor de H' usualmente se encuentra entre 1.5 a 3.5 y rara vez sobrepasa 4.5 (Margalef, 1972; Magurran, 1988).

a) Para cada muestra se calculó el índice de diversidad (H') en función de la frecuencia de cada especie:

$$H' = -\sum_{i=1}^S p_i \ln(p_i)$$

Para probar la hipótesis nula de que la diversidad de las dos localidades (EMM y SJM), medidas con el índice de Shannon son iguales, seguimos el procedimiento propuesto por Hutcheson en 1970:

b) Para cada muestra calculamos la varianza del índice de diversidad ponderado:

$$\text{Var } H' = [(\sum p_i (\ln p_i)^2 - (\sum p_i \ln p_i)^2) / N - ((S-1)/2N^2)]$$

c) Se obtiene el valor de t

$$t = [(H'_1 - H'_2) / \sqrt{(\text{Var} H'_1 + \text{Var} H'_2)}]$$

d) Calculamos los grados de libertad asociados con el valor de t .

$$\text{g.l.} = (\text{Var} H'_1 + \text{Var} H'_2) / [(\text{Var} H'_1)^2 + (\text{Var} H'_2)^2 / N_2]$$

Donde:

p_i = La proporción de individuos pertenecientes a la i -ésima especie

S = Número total de especies en la muestra o comunidad

N = Número total de individuos en la muestra

H'_1 = El índice de diversidad de la muestra 1

H'_2 = El índice de diversidad de la muestra 2

$\text{Var } H'_1$ = Varianza del índice de diversidad de la muestra 1

Var H'_2 = Varianza del índice de diversidad de la muestra 2

N_1 = Número total de individuos en la muestra 1

N_2 = Número total de individuos en la muestra 2

t = Valor de t calculada

g.l. = grados de libertad

También se comparó con el Índice de Similitud de comunidades de Morisita, el cual se basa en el índice de dominancia de Simpson, (Horn, 1966; Morisita, 1959). Este índice describe la probabilidad de que dos individuos seleccionados al azar de dos comunidades pertenezcan a la misma especie, con las siguientes formulas:

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

Donde l_1 es el índice de dominancia de Simpson para la comunidad 1, x_i es el número de individuos en las especies i en la comunidad, y N_1 es el número total de individuos en la comunidad 1; de la misma manera:

$$l_2 = \frac{\sum y_i(y_i - 1)}{N_2(N_2 - 1)}$$

Donde l_2 es el índice de dominancia de Simpson para la comunidad 2, y_i es el número de individuos de las especies i en la comunidad, y N_2 es el número total de individuos en la comunidad 2. Una vez obtenidos estos valores, se calcula el índice de Morisita o índice de semejanza de comunidades (propuesto por Horn, (1966)) con la siguiente fórmula:

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

Este índice puede tener valores de 0 (no semejante) a 1.0 (idénticos), y tiene la ventaja de ser poco afectada por el tamaño de la comunidad y la diversidad (Morisita, 1959; Wolda, 1981). Este índice se calculó para las variables de composición para las categorías diamétricas de las especies más importantes de cada localidad.

2.6.3 Índice de Similitud de Jaccard

Este Índice expresa el grado en el que dos muestras son semejantes por las especies presentes en ellas (Magurran, 1988). El intervalo de valores para este índice va de 0 cuando no hay especies compartidas entre ambos sitios, hasta 1 cuando los dos sitios tienen la misma composición de especies.

$$C_j = J / (A + B - J)$$

A = número de especies en la comunidad A

B = número de especies en la comunidad B

J = número de especies comunes en ambas comunidades

Finalmente se realizaron histogramas para la estructura diamétrica y de alturas de las dos localidades.

2.7 RESULTADOS

2.7.1 Características fisiográficas

Las características fisiográficas de los dos predios presentaron diferencias notables. En el EMM (EMM) predominó la exposición Oeste, con pendientes menos pronunciadas y se registró una menor altitud. Mientras que el área SJM se ubicó en exposición Norte, con pendientes más pronunciadas y en un rango de altitud de 3045 a 3221 msnm (Cuadro 2.1). Si las comparamos con otros estudios realizados para esta especie como el de Sánchez *et al.* (1991), López, (2008), Sánchez *et al.* (2005), Encina *et al.* (2008), y Domínguez *et al.* (2004) EMM tuvo diferencias con la exposición y altitudes, siendo esta menor. Dichos autores mencionan que la especie se desarrolla sobre cañadas y áreas muy pronunciadas y en la preferencia de exposición norte; lo cual se debe a que son lugares con mayor humedad propicios para el establecimiento de *A. religiosa*, situación que se asemeja más a lo encontrado en SJM. En cuanto altitud ambas localidades se localizaron en el rango que es reportado por diversos autores para *A. religiosa* entre 2400 a 3800 msnm (Cuevas *et al.*, 2011; Lara *et al.*, 2009; Domínguez *et al.*, 2004). Sin embargo, en este estudio la especie se localizó en altitudes por abajo de los 2100 m en el EMM.

Cuadro 2.1 Características fisiográficas del las localidades de *Abies religiosa* en Tlaxco, Tlaxcala.

Localidades	Altitud (m.s.n.m)	Pendiente (%)	Exposición
San José el Manantial (SJM)	3045 a 3221	30 a 70	Norte
Ejido Mariano Matamoros (EMM)	2180 a 3003	15 a 50	Oeste

2.7.2 Composición florística

Se encontraron 15 especies en total, de las cuales solo 7 se presentaron en las dos localidades. Se observó mayor número de especies en el EMM (13 especies) que en SJM (9 especies). El mayor valor de importancia relativa para las dos localidades fue para *Abies religiosa*, seguido por *Salix paradoxa* Kunth en SJM y *Pinus patula* en EMM. Las demás especies, tuvieron un valor inferior, por lo que se considera que *A. religiosa* es la especie dominante en las dos localidades (Cuadro 2.2). Es notable que en el caso de SJM el IVIR de *A. religiosa* es más de tres veces que el de *S. paradoxa*, la segunda en importancia en la localidad y es casi siete veces mayor al de *P. patula*. En tanto que en EMM la diferencia entre las dos especies dominantes es dos veces más. Lo anterior sugiere una mayor dominancia de *A. religiosa* en SJM que en EMM.

Otro aspecto relevante observado es la escasa presencia de encinos en SJM, a diferencia de lo observado en EMM, en donde a pesar de su escasa aportación por especie al IVIR y AB, como grupo reflejan una presencia importante.

Sin duda estos dos aspectos son producto del manejo al que está sujeto la localidad de SJM, dado que se extrae selectivamente a otras especies que no sean *A. religiosa* y que tienen mayor valor comercial como *P. patula*, lo cual favorece la regeneración de *A. religiosa*.

Cuadro 2.2 Índice del valor de importancia relativa por especie del Ejido Mariano Matamoros y Predio de San José el Manantial Tlaxco, Tlaxcala.

Especie	Densidad (Ind. ha ⁻¹)		Área basal (m ² ha ⁻¹)		IVIR* (%)	
	EMM	SJM	EMM	SJM	EMM	SJM
<i>Abies religiosa</i>	1037	876	22.74	24.861	37.9	55.3
<i>Pinus patula</i>	120	36	17.78	3.383	18.3	8.2
<i>Salix paradoxa</i>	317	420	0.892	0.598	10.2	17.8
<i>Quercus laurina</i>	154	45	3.107	0.624	8.8	7.6
<i>Quercus glabrescens</i>	96		1.455		6.3	
<i>Prunus serotina</i>	110	3	0.297	0.003	6.1	0.8
<i>Pinus hartwegii</i>	6		1.32		3	
<i>Quercus candicans</i>	15		0.559		2.6	
<i>Alnus jorullensis</i>	10	2	0.023	0.03	1.8	0.8
<i>Quercus crassipes</i>	8		0.168		1.8	
<i>Arbutus xalapensis</i>	10	16	0.022	0.048	1.4	4.1
<i>Quercus mexicana</i>	2		0.076		1.3	
<i>Buddleia cordata</i>	1		0.001		0.4	
<i>Pinus ayacahuite</i>		16		0.453		4.5
<i>Pinus montezumae</i>		2		0.161		1
Total	1886	1416	48.44	30.16		

*IVIR= Índice de valor de importancia relativa %

Estudios realizados en Jalisco, Coahuila, Querétaro y Estado de México (Cuevas *et al.*, 2011; Encina *et al.*, 2008; Sánchez, 2004 y Sánchez y López, 2003), mostraron mayor valores de diversidad en los bosques de *Abies* que en los encontrados en Tlaxco. Una posible respuesta a estas diferencias puede ser que

los bosques de los estudios por lo autores mencionados fueron en bosques conservados con el menor grado de perturbación, en cambio los bosques de Tlaxco incluso del EMM están expuesto a extracción o perturbación de algún tipo.

2.7.3 Índices de diversidad

El valor del Índice de Shannon-Wiener, muestra una mayor diversidad de especies en EMM ($H' = 1.47$), que en SJM ($H' = 0.99$). La comparación estadística con la prueba de t de Hutchinson, indican que esta diferencia en diversidad entre las dos localidades es altamente significativa ($p = 0.001$). Dado que el índice de Shannon-Wiener incorpora no solo el número de especies, sino también su abundancia, este resultado evidentemente muestra el efecto del manejo en la diversidad de especies en los rodales de *A. religiosa*.

La extracción selectiva de individuos de ciertas especies favorece un aumento en la abundancia o densidad de las especies remanentes, con la consecuente eliminación de otras especies, que es el caso reflejado por el valor del Índice en SJM (Cuadro 2.3).

Cuadro 2.3 Valor de los índices de diversidad de especies para las dos áreas de estudio en Tlaxco, Tlaxcala.

Localidades	Índice Shannon-Wiener (H')	Índice de Jaccard (C_j)
(SJM)	0.99	0.60
(EMM)	1.47	
t_{3260}	4.6	

A diferencia del índice de Shannon- Wiener el valor de similitud expresado por el índice de Jaccard, también es relativamente bajo, a pesar de que este índice no

incorpora la abundancia, sino únicamente número de especies presentes y compartidas entre las dos localidades. Esto refuerza lo antes indicado sobre el efecto del manejo regulado sobre la diversidad de especies en los rodales de *A. religiosa*.

Por otro lado se observa que la estructura diamétrica para las dos especies principales entre las dos localidades con base en el Índice de Morisita es muy similar (Cuadro 2.4), apoyando lo observado en la distribución diamétrica de las localidades. Estos resultados son importantes porque sugieren, en este caso, que el manejo impacta más en la composición de especies que en la estructura diamétrica de los rodales.

Cuadro 2.4 Valores del índice de Similitud de Morisita entre las dos localidades de *Abies religiosa* de la variable de categoría diamétrica en Tlaxco, Tlaxcala.

Especie	EMM-SJM
<i>Abies religiosa</i>	0.97
<i>Pinus patula</i>	0.82

En general, con las comparaciones de las dos localidades son similares en los aspectos estructurales, a pesar de las diferencias de manejo en ambas localidades. Se puede decir que la variante del método de manejo aplicado (MMOBI) en SJM, no impacta mucho en la estructura de los bosques de *A. religiosa* y cabe esperar que un método más intensivo de manejo repercutiría negativamente tanto en la composición como la estructura de estos bosques en la región.

2.7.4 Estructura diamétrica

En las dos localidades las estructuras diamétricas observadas son similares y con tendencias a rodales incoetáneos (Figura 2.2); comúnmente constituidos por especies tolerantes a la sombra (Daniel *et al.*, 1982). Ambas localidades presentaron las distribuciones diamétricas con un comportamiento estructural que representa un patrón típico de "J" invertida; mostrando una disminución más o menos gradual y constante del número de individuos conforme fue mayor el tamaño de sus respectivas categorías. Sin embargo, una diferencia notable entre los dos rodales es que EMM presenta arbolado de mayor tamaño, pues tiene individuos en las categorías mayores de 70 a 90 cm, mientras que SJM la máxima categoría diamétrica registrada es de 70 cm. Estas tendencias son similares en la mayoría de estudios de *Abies religiosa* (Cuevas *et al.*, 2011; Encina *et al.*, 2008; Figueroa y Moreno, 1993). Se ha observado que estas relaciones de densidad-diámetro son afectadas por la calidad de sitio, densidad del rodal y competencia por los recursos. Así por ejemplo la curva de diámetros de rodales jóvenes en sitios fértiles en general tiene una pendiente más fuerte, con edades mayores, mientras que en sitios menos productivos, la pendiente sea aplanada (Prodan *et al.*, 1997).

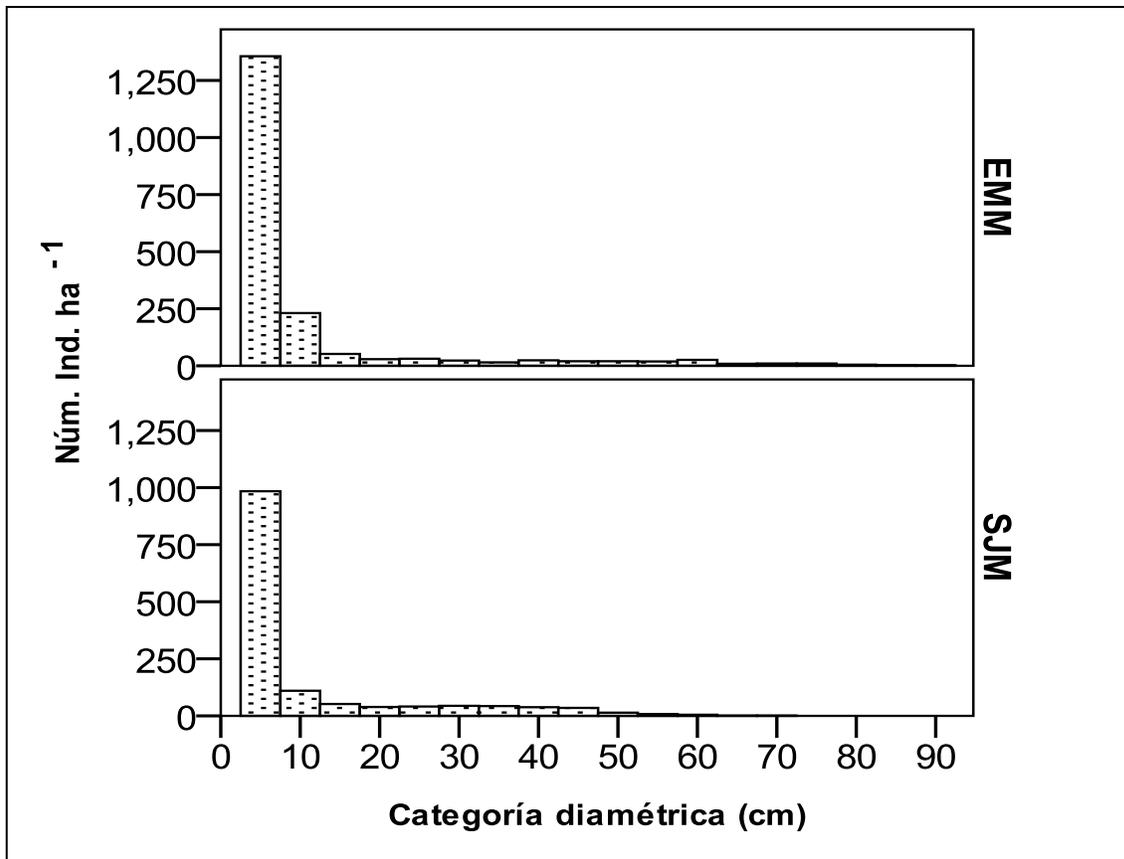


Figura 2.2 Distribución diamétrica del bosque de *Abies religiosa* del Ejido Mariano Matamoros y San José el Manantial, Tlaxco, Tlaxcala.

Con respecto al análisis de la distribución diamétrica a nivel de especie en las dos localidades, *A. religiosa*, presentó un patrón estructural similar al observado para toda la localidad, es decir, una estructura incoetánea. Aunque la diferencia estriba en que el EMM tiene comparativamente menos individuos en las categorías mayores de 15 cm, y presenta individuos en las categorías mayores de 70 cm, con respecto a lo observado en SJM (Figura 2.3).

Un factor adicional que debe considerarse en la estructura diamétrica de *A. religiosa* en EMM es la relativamente alta densidad de árboles muertos en pie (223 ind. ha⁻¹). Esta mortalidad representa el 14% con respecto al total de individuos

vivos. Es decir por cada 100 individuos vivos de *A. religiosa* existen en esta localidad 14 individuos muertos en pie. Los cuales se concentran principalmente en la categoría de 5 cm y representan un área basal de $0.518 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$. Dada la condición de EMM es muy probable que esta mortalidad sea natural, es decir que se deba a procesos de competencia dentro del rodal (inter e intra específica), como consecuencia de su desarrollo normal. Oliver y Larson (1996) mencionan que cuando un rodal se encuentra en fase de exclusión de tallos, existe mayor mortalidad de individuos pequeños por competencia de recursos y espacio. Lo cual no se observó en SJM, a causa de que en el programa de manejo se da prioridad a la extracción de individuos muertos o dañados, por lo que este variable no fue relevante en esta localidad.

En *Pinus patula* se observó una ligera tendencia a formar estructuras diamétricas regulares y desbalanceadas en las dos localidades, presentando individuos en todas las categorías, aunque con mayor densidad en la primera categoría (5 cm). Una diferencia notable entre las dos localidades es que en EMM se puede observar individuos en las categorías de 70 a 90 cm, las cuales no se presentan en SJM (Figura 2.3). Esta tendencia de *P. Patula* indica una adecuada regeneración de la especie, sin embargo la baja densidad en todas las demás categorías sugieren una extracción dirigida en esta especie (por su alto valor comercial) en SJM por el manejo regulado y en EMM probablemente por cortas ilegales.

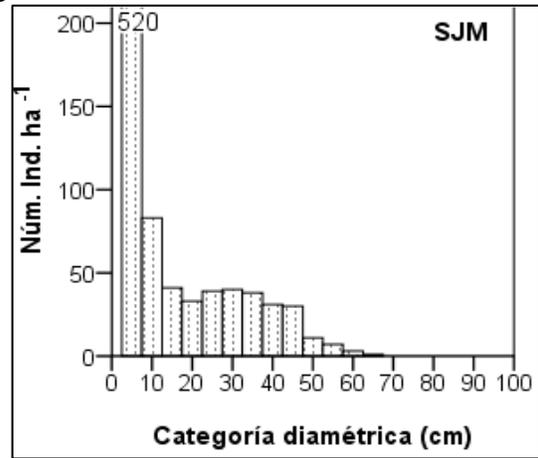
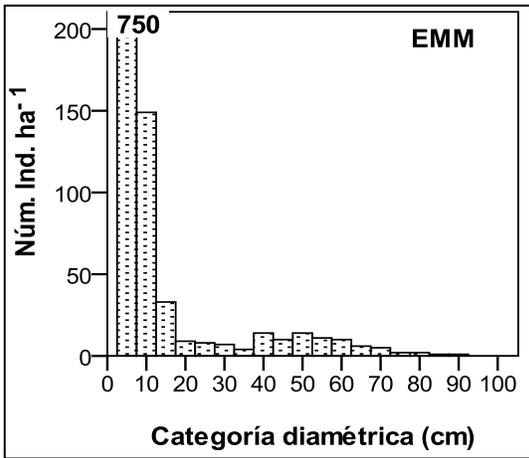
En el caso del género de *Quercus* (Figura 2.3), considerados como grupo, solo en EMM muestra una distribución diamétrica regular y balanceada, es decir con la

mayor acumulación de individuos en las categorías de pequeñas, viéndose la disminución gradual en densidad conforme aumenta las categorías diamétricas. En contraste, en SJM este género estuvo representado por una sola especie (*Q. laurina* Bonpl.), y se observó con una estructura muy desbalanceada ya que no presenta individuos en las categorías de de 20 a 35 cm, ni en las clases mayores de 50 cm. Esta situación en SJM es entendible ya que en los predios bajo aprovechamiento regulado, los encinos son extraídos casi en su totalidad. Lo cual no ocurren en EMM, donde estas especies pueden desarrollarse sin interferencia.

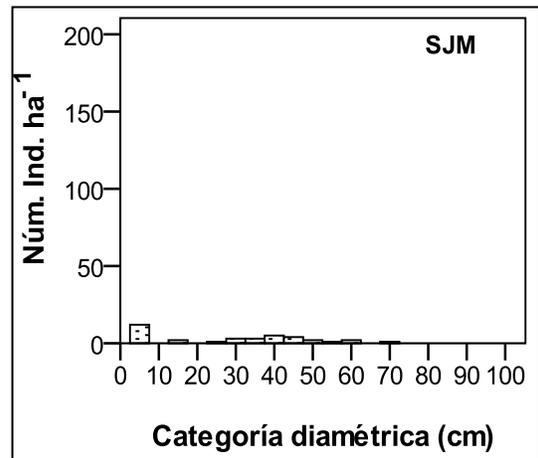
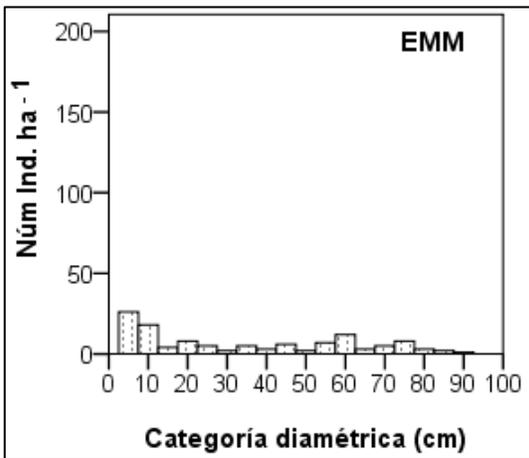
Lo anterior, implica que las especies de género *Quercus*, tienen una mayor competencia con las coníferas de interés comercial en el EMM que en SJM. Esto reafirma lo observado con el IVIR de *A. religiosa* en el EMM que resultó menor al valor registrado para SJM (Figura 2.3).

Cabe destacar, en la Figura 2.3, que de las tres especies mostradas, *P. patula* es la que presenta menos individuos en las clases diamétricas pequeñas, lo que puede interpretarse como una limitada regeneración natural de la especie en los dos rodales. En contraste, *A. religiosa* y las especies de *Quercus*, muestran un mejor establecimiento de renuevos especialmente en el rodal de EMM. Esta situación es congruente con los hábitos de especies tolerantes que pueden establecerse en condiciones de poca disponibilidad de luz, a diferencia de *P. patula* que requiere mayor cantidad de luz para establecerse (Chan-Juan *et al.*, 2010).

Abies religiosa



Pinus patula



Quercus spp.

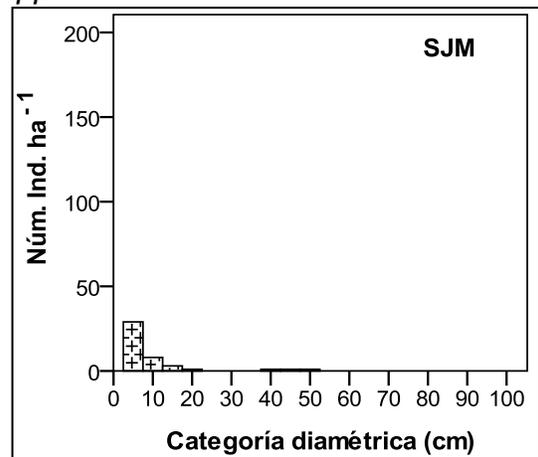
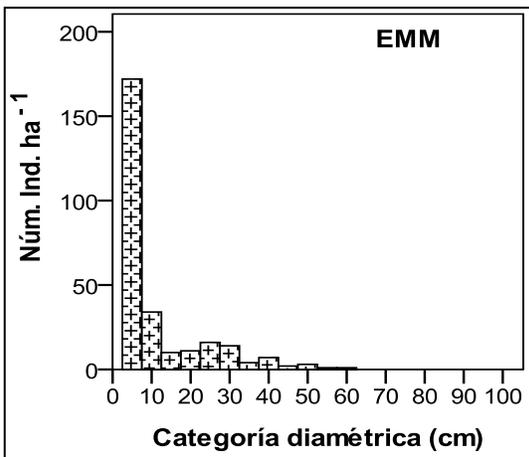


Figura 2.3 Distribución diamétrica para las especies más representativas en el Ejido Mariano Matamoros y San José el Manantial.

2.7.5 Estructura de alturas

La distribución de alturas para las dos áreas, mostró una tendencia similar a los diámetros, para todas las especies del área de estudio, donde en ambos casos se puede apreciar la mayor acumulación de individuos en la categoría de 5 m.

Es importante notar que en EMM las densidades en las categorías mayores de 20 m son considerablemente menores a los observados en EJM, aunque en EMM se observaron los árboles más altos (40 m), con respecto a SJM que la máxima altura fue de 35 m. Evidentemente las alturas máximas observadas son de individuos de *A. religiosa*, ya que las otras especies rara vez alcanzan alturas a 30m (Figura 2.4).

Las alturas observadas de *A. religiosa* en este estudio son considerablemente mayores a las reportadas en el Nevado de Toluca (21 a 28 m) y el Pico de Orizaba (15 a 22 m) (Villers *et al.*, 1998; Ávila y López, 2001). Esto puede atribuirse a las mejores condiciones de sitio para el desarrollo de *A. religiosa* en los dos rodales de estudio.

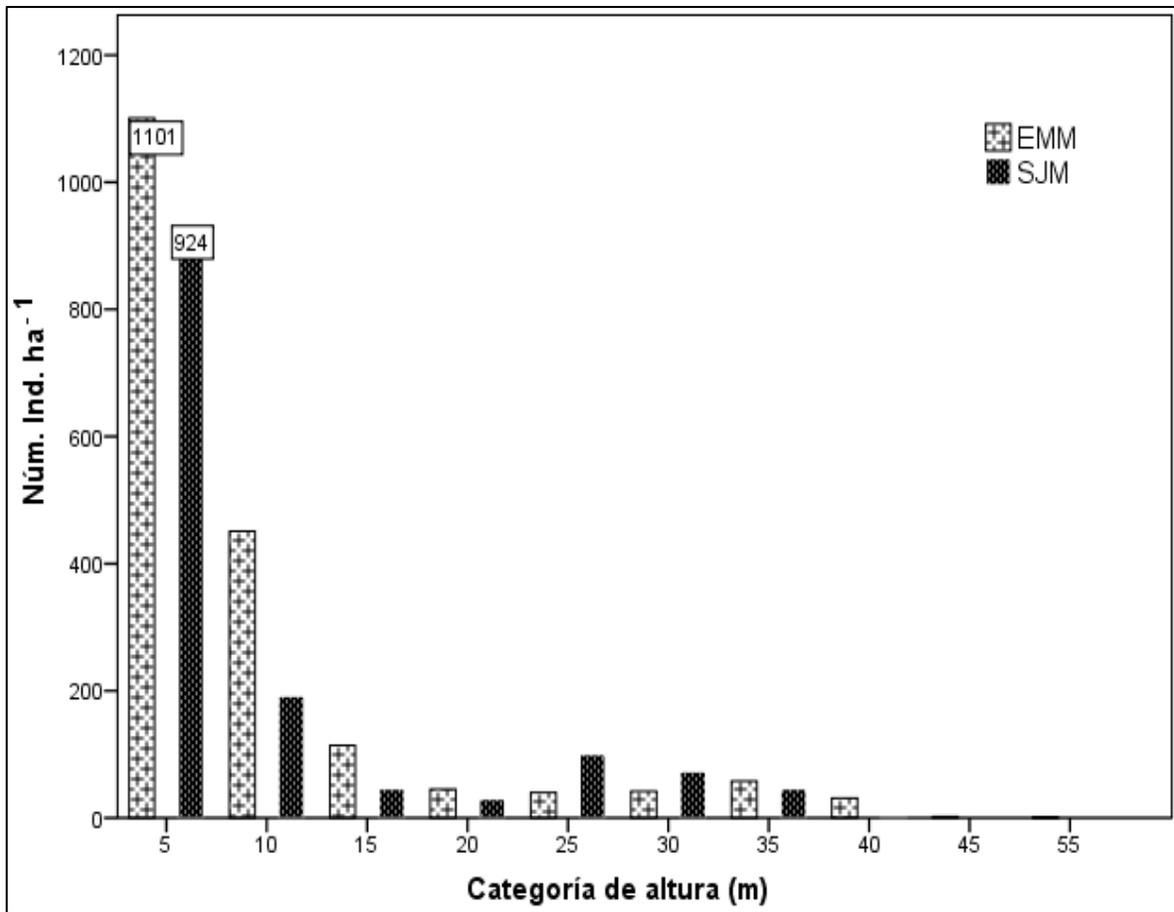


Figura 2.4 Categorías de alturas para todas las especies presentes en el Ejido Mariano Matamoros y San José el Manantial.

2.8 CONCLUSIONES

- ◆ De acuerdo al valor de importancia relativa por especie, las dos localidades se consideran como comunidades dominadas por *Abies religiosa-Pinus patula-Quercus ssp.*
- ◆ Las dos localidades presentaron estructuras diamétricas irregulares con tendencia a la “J” invertida, la cual es determinada principalmente por *A. religiosa*.
- ◆ EL índice de diversidad de Shannon-Weiner reflejo una mayor diversidad de especies en EMM que en SJM, encontrándose que esta diferencia es estadísticamente significativa.
- ◆ Los resultados de este estudio sugieren que el sistema de manejo aplicado en SJM impacta más en la composición de especies que en la estructura de los dos rodales.

Capítulo III

EFFECTO DE LA CONDICIÓN DE ILUMINACIÓN SOBRE LA ARQUITECTURA DE BRINZALES DE *Abies religiosa* Y *Pinus patula* EN TLAXCO, TLAXCALA.

3.1 RESUMEN

Se determinó el efecto de la apertura del dosel sobre la arquitectura de brinzales de *A. religiosa* y *P. patula* evaluando variables morfológicas y de distribución de biomasa aérea. El estudio se realizó en el Ejido Mariano Matamoros del municipio de Tlaxco, Tlaxcala, en un rodal que ha estado excluido de aprovechamientos maderables desde hace 30 años. Se midieron brinzales de las dos especies libres de competencia y enfermedades, sobre un transecto abarcando un gradiente de iluminación, desde dosel cerrado hasta sitio bajo la influencia de claros. Para todos los brinzales se midieron las variables morfológicas Altura total (AT), Diámetro basal (DB), Profundidad de copa (PC), Diámetro de copa (DC), Longitud del brote líder terminal (LLT), Longitud y Número de brotes laterales (LBL y NBL). La condición de iluminación se determinó con la apertura del dosel mediante una cámara con lente de “ojo de pescado” cuyas imágenes fueron procesadas en el programa GLA (Gap Light Analyzer). Una vez determinado y clasificado los individuos, se seleccionaron al menos 15 de cada especie por condición de iluminación para obtener la biomasa por componente y el área foliar. En *A. religiosa* las variables morfológicas (DB, PC, DC, LLT, LBL y NBL) fueron estadísticamente influenciadas por la condición de apertura del dosel, en tanto que para *P. patula* solo cuatro variables morfológicas mostraron este efecto. El ángulo de inserción del brote terminal (AIB) solo fue significativamente afectada por el dosel en *P. patula*. En ambas especies la respuesta de estas variables fue

positiva con el incremento de la disponibilidad de luz. La distribución de biomasa en los diferentes componentes, aumentó en respuesta a la condición de luz. La biomasa acicular por unidad de área (BAA) para las dos especies incrementó con la apertura del dosel mientras que el Índice de área foliar (IAF) tuvo una respuesta contraria, es decir, fue mayor en sitios con menos apertura del dosel en ambas especies. *A. religiosa* presento más plasticidad en su respuesta a la condición de iluminación que *P. patula*, ya que mostró crecimientos significativos en LLT, LBL, NBL, así como la profundidad copa viva y asignación de biomasa de hojas y ramas en las diferentes condiciones de iluminación. Se concluye que ambas especies son favorecidas por la mayor disponibilidad de luz bajo el dosel, aunque el crecimiento de hojas, ramas y brotes, que definen la arquitectura del brinzal, es diferenciado, lo cual les permite coexistir en los bosques de la región.

3.2 ABSTRACT

I determined the effect of canopy openness on the architecture of saplings of *A. religiosa* and *P. patula*, through the evaluation of morphological variables and above ground biomass allocation. The study was carried out in the Ejido Matamoros Mariano in the municipality of Tlaxco, Tlaxcala, in a stand that has been excluded from timber harvesting for 30 years. Saplings of both species, competition and disease free, were measured on a transect covering a luminosity gradient from a nearly closed canopy to canopy gaps. For all saplings I measured morphological variables: Total height (AT), Basal diameter (DB), Crown depth (PC) Crown diameter (DC), Terminal leader shoot length (LLT), Length and number of

lateral shoots (LBL and NBL). The canopy openness was determined by hemispherical photographs taken with a camera with a "fish eye" lens. These images were processed with GLA (Gap Light Analyzer) software. At least 15 individuals of each species by condition the light were selected for component biomass and leaf area analysis. The morphological variables (DB, PC, DC, LLT, LBL and NBL) in *A. religiosa* had significant effect of canopy condition, while for *P. patula* only four morphological variables showed this effect. The insertion angle of lateral shoot (AIB) was significantly affected by the canopy only in *P. patula*. In both species, the response of each variable was positive with the increase in light availability. The biomass allocation in the different components, increased in response to light conditions. Needle biomass per unit area (BAA) for the two species increased with canopy openness, while the leaf area index (LAI) had an opposite response, i.e. it was higher in C1 than C3 in both species. *A. religiosa* showed more plasticity in response to light conditions than *P. patula*, as it showed significant growth in LLT, NBL, LBL and live crown depth and biomass allocation to leaves and branches. I concluded that both species are favored by the increase of light availability under canopy gaps, although the growth of leaves, twigs and buds, which define the architecture of the sapling, was different between species, which allows their coexistence in the forests of the region.

3.3 INTRODUCCIÓN

La disponibilidad de luz es un factor importante en el crecimiento y supervivencia de los árboles y tiene efectos diferenciales sobre la arquitectura de la copa de los mismos (Gravel *et al.*, 2010), debido a las diferencias en los hábitos de

crecimiento de las especies y su grado de tolerancia a la sombra (Gadow *et al.*, 2007).

Particularmente, la arquitectura de la copa en brinzales (individuos juveniles) juega un papel muy importante en la captación de luz, sobretodo en presencia de otros individuos en el interior del bosque (Messier *et al.*, 1999). Se ha encontrado que en las especies tolerantes, la intensidad de luz contribuye a dar forma a la copa, la cual es alargada cuando la disponibilidad de luz es mayor y aplanada-ancha cuando es menor (Olusegun *et al.*, 1994). Este fenómeno refleja la plasticidad de las especies en la modificación de la arquitectura de su copa dependiendo de las condiciones de iluminación en el interior del bosque (Martínez, 1994; Arrieta y Suárez, 2005). Así, las copas de los árboles van cambiando a través del desarrollo del rodal debido a los procesos de competencia, tanto interespecífica como intraespecífica y se ven influenciadas por diferencias de exposición al sol, a los vientos y por la pendiente, que provocan variaciones de anclaje y humedad alrededor del tronco (Martínez *et al.*, 2008).

Diversos estudios han documentado la interacción de la luz con el crecimiento de las especies y han indicado que este es el factor principal que determina el crecimiento de brinzales o árboles jóvenes en el sotobosque (Messier *et al.*, 1999, Givnish, 1988; Claveau *et al.*, 2005; Poorter y Arets, 2003). Las diferencias en iluminación provocan la diferenciación en arquitectura, particularmente en el desarrollo de la rama líder, ramas laterales, brotes y tallos. Asimismo, se han

reportado diferencias en la asignación de biomasa aérea bajo diferentes condiciones de iluminación (Claveau *et al.*, 2005; Canham *et al.*, 1994).

Abies religiosa y *Pinus patula* son dos especies maderables comercialmente importantes en la región central de México, y son contrastantes en sus requerimientos ecológicos, particularmente de iluminación. Generalmente, *A. religiosa* se considera como una especie tolerante a la sombra por lo que es más común en etapas tardías de la sucesión (Nieto de Pascual *et al.*, 2003). En contraste, *P. patula* es considerada como pionera dado que requiere condiciones de mucha iluminación para su establecimiento y desarrollo. A pesar de estas diferencias, en los bosques de la región de Tlaxco, Tlaxcala, estas dos especies normalmente conviven en la mayoría de los predios donde ocurren, lo cual se atribuye a sus diferentes respuestas a las condiciones de iluminación y por tanto a sus estrategias de crecimiento. El conocimiento detallado de estas estrategias es de gran importancia para el manejo de los bosques mixtos con estas especies en la región.

La falta de información sobre la arquitectura de individuos juveniles de *A. religiosa*-*P. patula* y su relación con las condiciones de iluminación, limita el manejo adecuado de estas especies en la región de estudio y propicia la utilización de prácticas silviculturales que no siempre garantizan su regeneración y crecimiento adecuados en las áreas bajo manejo. Por lo que el objetivo de este estudio fue analizar la influencia de las condiciones de iluminación sobre la arquitectura en brinzales de *A. religiosa* y *P. patula* en la región de Tlaxco, Tlaxcala, lo cual

permitirá comprender mejor la respuesta de estas especies a los tratamientos silvícolas a los que están sujetos en esta región.

3.4 REVISIÓN DE LITERATURA

3.4.1 Tolerancia a la sombra

La tolerancia a la sombra se define como la capacidad de una especie de sobrevivir en un bajo nivel luminoso (Poorter y Arets, 2003). Otros autores como Oliver y Larson (1996) mencionan que es la habilidad de las plantas a disminuir el grado de fotosíntesis en condiciones limitadas a la luz, lo que les da una ventaja para sobrevivir en esas condiciones. Messier *et al* (1999) reportan que la especies tolerantes a la sombra tienen una estrategia para seguir viviendo en bajas intensidades de luz, crecer lentamente y garantizar su existencia a través del tiempo. Spurr y Barnes (1980), definen la tolerancia a la sombra como la habilidad de los árboles a sobrevivir y aumentar la ganancia de carbono en el sotobosque. Por otra parte Givnish (1988) y Oliver y Larson (1996), consideran que tolerancia a la sombra se puede presentar como función del grado de cambio morfológico y plasticidad fisiológica de la copa ante cambios ambientales, y con ello presentar diferencias morfológicas en el tiempo (Cuadro 3.1).

Cuadro 3. 1 Características de las especies tolerantes e intolerantes a la sombra

CARACTERÍSTICA	INTOLERANTE	TOLERANTE
Morfología hoja		
Área foliar	Baja	Alta
Orientación de la hoja	Erecto	Horizontal
Mesófilo empalizado	Alto	Bajo
Tamaño del estoma	Pequeño	Alto
Densidad de estomas	Alta	Baja
Fisiología de la hoja		
Rango de saturación de luz	Alto	Bajo
Punto de compensación	Alto	Bajo
Conductividad	Alta	Baja
Morfología de la copa		
Índice del área foliar	Alto	Bajo
Orientación de las ramas	Vertical	Horizontal
Conjunto de la morfología de la planta		
Asignación de hojas	Baja	Alta
Asignación de raíces	Alta	Baja
Radio de copa viva	Bajo	Alto
Tronco	Bajo	Alto
Reproducción	Alta	Baja
Tamaño semilla	Pequeña	Grande
Poda	Alto	Bajo
Dinámica de rodales		
Densidad del rodal	Baja	Alta
Aclareos	Alto	Bajo

Fuente: Ashton y Berlyn, 1992; Parker y Long, 1989; Givinish, 1988; Boardmann, 1977; Carpenter y Smith, 1976; Jackson, 1967.

3.4.2 Factores ambientales que determinan la morfología

Existen diversos factores ambientales, genéticos y edad del árbol que determina la morfología de copa. La respuesta en la interacción entre el genotipo y el medio que le rodea da como resultado una gran variación morfológica entre especies que permite identificar uno o más patrones de crecimiento (Barthelemy y Caraglio, 2007).

Factores como la luz solar directa tienen un fuerte componente direccional, generando sombras nítidas y contrastadas que penetra por los espacios del dosel. Estos espacios son el resultado de la estructura de las copas de los árboles adultos y del espaciamiento entre ellos, mientras que la luz reflejada en las nubes y en el cielo es multidireccional, por este motivo genera sombras vagas e imprecisas (Canham *et al.*, 1989). Por lo anterior, la luz es uno de los factores más importantes que puede determinar la forma y longitud de la copa, en algunas ocasiones la luz puede causar encorvamiento o inclinación de los árboles tolerantes (Valladares *et al.*, 2004).

La captura de luz en el sotobosque se tiende a optimizar evitando el sombreado mutuo entre las hojas del follaje; esto es posible porque las plantas perciben la dirección predominante de la luz y responden orientando adecuadamente el follaje hacia las regiones más luminosas de su entorno (Pearcy *et al.*, 2004).

En general, las especies bien adaptadas a la sombra son más eficaces para aprovechar fotosintéticamente los destellos (Valladares *et al.*, 2004). No obstante, algunos aspectos fisiológicos como la rapidez de la inducción de la fotosíntesis por la luz intensa, rapidez que permite aprovechar mejor los fugaces destellos, parecen no estar tan estrechamente relacionados con la tolerancia a la sombra de una determinada especie como se había pensado (Naumburg y Ellsworth, 2000).

A pesar de que diversos estudios han revelado diferencias en la tolerancia a la sombra de especies no pioneras, y se sugiere que la repartición interespecífica de

la luz puede explicar la coexistencia de especies forestales, estudios recientes en zonas tropicales revelan que hay pocas especies realmente tolerantes a la sombra intensa o que requieran de mucha luz, ya que la mayoría tienen requerimientos lumínicos intermedios y por tanto similares (Wright *et al.*, 2003).

La plasticidad se presenta en la morfología de la copa, la cual puede tener importantes implicaciones en la fotosíntesis en ambientes limitados de luz y en la competencia con otras especies (Messier *et al.*, 1999), por lo que la plasticidad fenotípica también implica una plasticidad en los procesos fisiológicos. Cuando las plantas están limitadas, principalmente por la luz, la plasticidad puede incluir el ajuste en la proporción de la fotosíntesis, la producción de brotes, la asignación de biomasa en raíces, y en la modificación de propiedades de las hojas (Walters y Reich, 1996).

En cuanto a estructura interna se pueden tener hojas de diferente espesor, las que se encuentran en la parte expuesta de la copa tienen un tejido de empalizada más grueso, mientras que del interior o debajo, son de empalizada delgada, de tal manera que un mismo árbol puede producir hojas de sombra y hojas de luz (Ray, 1979). El ángulo de inserción de hojas y ramas de las plantas puede presentar variaciones en el grado de inclinación en relación con una línea de referencia perpendicular al suelo. En este sentido se pueden formar ángulos agudos, medios o rectos. Estas variaciones introducen cambios en la intercepción de la energía luminosa, pero su importancia variará en dependencia del índice de área foliar.

Las hojas son los órganos vegetales más implicados en la evolución de adaptaciones especiales a variables del ambiente tales como la luz (Ray, 1979), ya que son determinantes en la captación de esta, con lo que pueden influir sobre la tasa de crecimiento y el ritmo de producción y renovación de las hojas. Por lo tanto la fenología foliar es parte integrante de la estrategia de captura de luz de las plantas e influye significativamente en la producción vegetal. Se pueden distinguir tres aspectos básicos de las hojas: la longevidad foliar (vida media de cada hoja individual), el hábito foliar (follaje siempre verde, caduco o marcescente) y el ritmo de emergencia de las hojas (Kikuzawa, 2003).

Se ha comprobado que la longevidad de la hoja está relacionada con su costo de construcción (Villar y Merino, 2001), y con su tasa fotosintética máxima (Wright *et al.*, 2003); de forma que las hojas longevas son costosas y con tasas fotosintéticas generalmente bajas, por lo que compensan sus altos costos de construcción mediante largos períodos productivos. Esta estrategia perennifolia permitiría optimizar el uso de los recursos en condiciones adversas, cuando estos recursos (por ejemplo nutrientes) son escasos (Arets *et al.*, 2003).

La disposición de las hojas a lo largo del eje del tallo, también es una característica importante para la eficiencia en la absorción de radiación, por ejemplo, la disposición de hojas opuestas determina un aumento del autosombreado y por tanto disminuye la eficiencia en la captación de la luz (Valladares y Brittes, 2004).

Existe un grupo de características de las plantas vinculadas a su forma y estructura que determinan la cuantía y efectividad en la interceptación de la luz (Loomis y Williams, 1969). Estas características han sido expresadas de varias maneras, como: la biomasa total por unidad, el porcentaje de áreas cubiertas por la vegetación y la concentración. Sin embargo, la de mayor efectividad y significado es el índice de área foliar (IAF) que se expresa como m^2 de superficie foliar por m^2 de superficie de suelo y es considerado como un indicador importante en describir la estructura de la copa de los árboles y la tasa fotosintética de plantas además como el mejor descriptor de la morfología o estructura del follaje o copas (Sang *et al.*, 2008).

3.4.3 Arquitectura de los árboles

En general, la arquitectura de la planta puede ser considerado como un sistema ramificado jerárquico en el cual los diferentes ejes derivados unos de otros (tronco, ramas, tallos etc.) son agrupados en categorías. Cada una de las cuales corresponde a un diferenciación potencial particular (Fernández, 2005). Esta arquitectura de la copa de los árboles está directamente relacionada con el efecto de la luz (Claveau *et al.*, 2005).

La arquitectura de la copa, particularmente en brinzales (individuos juveniles) juega un papel muy importante en la captación de luz, sobretodo en el interior del bosque (Messier *et al.*, 1999). Las especies tolerantes a la sombra, en general presentan copas plásticas, es decir, tienen la habilidad de modificar la arquitectura

de sus copas cuando se encuentran en ambientes donde la disponibilidad de luz es limitada. Este es un mecanismo importante que les permite persistir en el interior del bosque como “regeneración avanzada” formando los denominados “bancos o reservorios de brinzales” (Vallares y Guzmán, 2004).

Estas cohortes representan el potencial de reclutamiento de nuevos individuos para las especies arbóreas en el dosel (Sanguinetti y Kitzberger, 2009). El estudio del mecanismo de mantenimiento de los bancos de brinzales de especies tolerantes a la sombra, permite determinar sus estrategias de regeneración, y por tanto, aporta información relevante para su manejo y conservación (Jordano *et al.*, 2004).

3.4.4 Estudios realizados con la arquitectura

Diferentes estudios han establecido que la funcionalidad con respecto a las características fisiológicas y morfológicas pueden conferir una mayor o menor capacidad de desarrollo bajo condiciones limitantes de luz en el sotobosque. Las especies tolerantes a la sombra tienen menor tasa fotosintética y mayor biomasa aérea, la cual les da una estrategia para seguir viviendo a bajas intensidades de luz, lo que les permite a través del tiempo ir creciendo lentamente y garantizar su existencia (Claveau *et al.*, 2005; Lara *et al.*, 2009). Mientras que Olusegun *et al.* (1994) encontró que los árboles (especialmente el grupo del sotobosque) pueden adaptarse a la luz baja, con una copa más profunda y más ancha que es una distribución eficiente en la geometría de su follaje.

En general el género *Abies* se considera como tolerante a la sombra. Se ha encontrado que la intensidad de luz contribuye a dar forma a la copa, la cual es alargada cuando la disponibilidad de luz es mayor y aplanada-ancha en menor intensidad de luz. Además presenta mayor copa, asignación de ramas y área foliar, lo cual le da ventajas sobre las especies intolerantes para crecer y desarrollarse bajo la sombra en diferentes ambientes (Williams *et al.*, 1999). Este fenómeno refleja la plasticidad de la especie en la modificación de la arquitectura de su copa cuando crece en el interior del bosque (Martínez *et al.*, 2008; Arrieta y Suárez, 2005).

Las interacciones ecológicas como la de la luz-planta intervienen directamente en la arquitectura de copa y el establecimiento de los árboles en un bosque, por lo cual varias investigaciones han tratado de entender esta función (Messier *et al.*, 1999). En este mismo sentido se menciona que la respuesta de las especies varía con la disponibilidad de luz, el tamaño del individuo. Además la disponibilidad de luz influye directamente sobre la distribución de la biomasa. *Abies* por ejemplo, destina mayor biomasa en el follaje, menor asignación a las ramas y posee un área foliar mayor en intensidades bajas de luz, estrategia que se relaciona con una mayor captación de energía para su funcionamiento, por ello presenta una copa de forma aplanada y ancha (Claveau *et al.*, 2005).

Por su parte, Martínez *et al.* (2008) estudió la arquitectura de la copa de tres especies tolerantes a la sombra encontrando que estas cambian la arquitectura de su copa a medida que aumenta la disponibilidad de luz, pero de diferente forma.

Ninguna especie del estudio presentó el típico modelo de copa plana esperada para las especies tolerantes a la sombra. Las dos especies bajo la sombra tendieron a adoptar una copa intermedia entre plana y alargada, mientras que la especie del dosel medio, tendió hacia una copa alargada. Lo cual indicó que a pesar de ser tolerantes a la sombra, aprovechan en forma diferente los ambientes más luminosos para su desarrollo.

3.5 METODOLOGÍA

3.5.1 Descripción del área de estudio

El estudio se realizó en el EMM, el cual se localiza al Noroeste de la población de Tlaxco, Tlaxcala y forma parte de la sierra de Tlaxco-Terrenate. El relieve se compone principalmente de laderas intermedias que en su mayoría están cubiertas de bosque de oyamel, mezcladas otras coníferas y latifoliadas. El clima es templado subhúmedo, con precipitaciones en verano y un porcentaje de lluvia invernal menor a 5 mm. La precipitación pluvial en la región varía entre los 600 a 900 mm anuales. En el Capítulo II se mostró que el rodal es dominado por *A. religiosa*-*P. patula* y mantiene una estructura incoetánea e irregular con mayor abundancia de individuos en clases diamétricas menores de 10 cm, pero con importante presencia de individuos maduros y de grandes dimensiones de las dos especies de interés.

El estudio se realizó en dos fases, una de campo que incluyó la selección de individuos, medición de variables dasométricas, condición de iluminación (apertura

del dosel) y toma de muestras. La fase de laboratorio consistió básicamente en la determinación de biomasa aérea de los brinzales y el procesamiento de la información de campo.

3.5.2 Fase de campo

Selección de Individuos

La selección de los brinzales se realizó sobre transectos equidistantes ubicados en toda el área abarcando desde las orillas hasta el interior del rodal. Se identificaron y marcaron individuos de *A. religiosa* y *P. patula* cuya altura total estuviera entre 1.80 a 3.40 m. Se seleccionaron un total de 181 brinzales de *A. religiosa* y 85 de *P. patula*, a los cuales se les midieron las siguientes variables:

Variables morfológicas:

Diámetro basal (DB): A todos los individuos seleccionados se les midió, con un vernier digital, el diámetro a una altura de 10 cm de la base.

Altura total (AT): esta se midió con un flexometro desde el ápice hasta la base del árbol.

Longitud (profundidad) de copa (PC): Se midió desde el ápice hasta la primera rama viva (de abajo hacia arriba) de cada individuo con flexometro.

Diámetro de copa (DC): Esta se midió en dos ejes N-S y E-O.

Longitud del brote líder terminal (LLT): Se considera al brote principal o líder, desde el ápice del brinzal hasta la inserción del último verticilo.

Longitud de brotes laterales (LBL): Se midieron todos los brotes laterales del primer verticilo, desde la punta de cada brote hasta la inserción en el tallo principal.

Número de brotes laterales (NBL): Se contaron todos los brotes laterales del primer verticilo.

Ángulo de inserción del brote terminal (AIB): Este se midió en grados con un transportador con respecto a la horizontal del suelo.

Medición de la apertura del dosel

Se realizó mediante la toma de una fotografía hemisférica del dosel justo encima de la ubicación de cada de brinzal de las dos especies a los que se les había medido las variables morfológicas. La fotografía se tomó con una cámara Nikon Coolpix 4500, a la cual se adaptó una lente angular de 180° (conocidas como ojo de pescado), para determinar la apertura de dosel donde se encuentra establecido cada individuo. Las tomas se realizaron con soporte por encima de cada brinzal, en días nublados altos durante los meses de febrero a marzo.

Cálculo de la apertura del dosel

Una vez tomada cada fotografía se realizó el cálculo de apertura del dosel a través del software Gap Light Analizar (GLA) versión 2.0, que es un analizador digital diseñado específicamente para el análisis de fotografías hemisféricas y obtener datos de la estructura del dosel, fracción de vacío, apertura, Índice del área foliar,

radiación diaria, posiciones e intensidad solar, entre otras variables (Frazer *et al.*, 1999).

Para lo anterior, se procedió de acuerdo al manual, realizando los siguientes pasos: primero se abrió la imagen correspondiente a cada individuo (Figura 3.1 A), enseguida se selecciono el área a calcular iniciando la orientación de norte a sur (Figura 3.1B), posteriormente se modifican algunos parámetros si es necesario y se clasifica cada imagen en blanco (si es cielo) y negro (si es bosque). Finalmente el software se ejecuta para determinar el porcentaje de apertura del dosel donde se ubica cada brinjal (Frazer *et al.*, 1999).

Una vez determinado el porcentaje de apertura del dosel de cada individuo, se clasificaron en tres clases las cuales fueron: C1 de 10 a 19.9%, C2: de 20 a 29.9% y C3: mayor a 30% de apertura del dosel. Se asume que esta condiciones de apertura del dosel representan para la C1: baja luminosidad, C2: luminosidad intermedia y C3: luminosidad alta. Esta clasificación facilitó la selección de los individuos para la determinación de la biomasa.

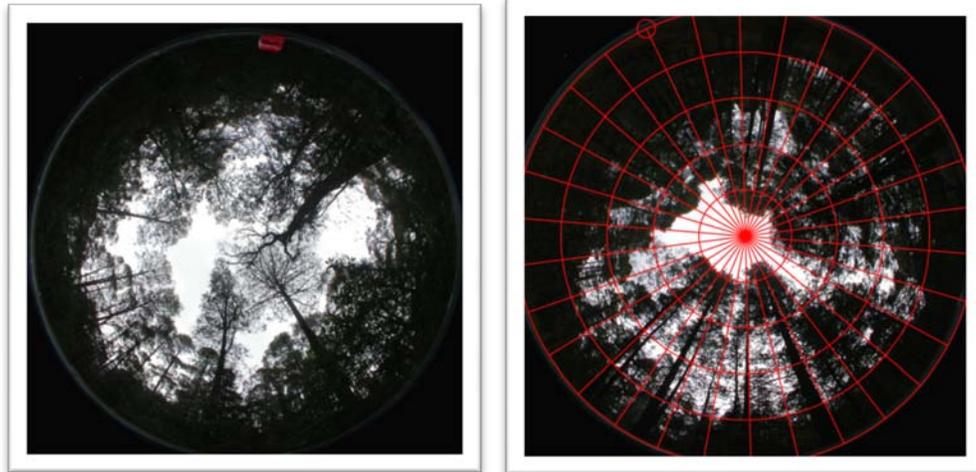


Figura 3.1 A) Imagen de la fotografía con la cámara de ojo de pescado B) Selección para el cálculo de apertura del dosel con el programa GLA.

3.5.3 Fase de laboratorio

Determinación de biomasa aérea

Una vez clasificados todos los individuos por clases de apertura del dosel, se seleccionaron aleatoriamente, en el programa Excel, 15 brinzales de cada especie para las condiciones C1 y C2. Para la C3 se seleccionaron solo 11 plantas de *A. religiosa* y 10 de *P. Patula*, ya que en esta condición no se obtuvieron suficientes brinzales.

Cada brinzal seleccionado se cortó desde la base, posteriormente se seccionó a cada 30 cm iniciando por la punta hasta la base, separando por componentes en (hojas, ramas y tallos); los cuales fueron colocados en bolsas de papel, e identificadas con el número de árbol, especie, componente y número de sección para *Pinus patula*. En el caso de *Abies religiosa* las hojas y ramas de cada sección

se colocaron en una misma bolsa para después ser separados una vez secas en el laboratorio.

Las muestras se secaron en estufas de circulación forzada a 70°C hasta obtener el peso constante, el cual se alcanzó en tres días para las acículas y ramas, mientras que los tallos requirieron al menos siete días en la estufa. Posteriormente se separaron las hojas y ramas de cada sección de *A. religiosa*, y para ambas especies se pesaron sus componentes en una balanza digital Marca TORREY, Modelo EQ-5/10.

De cada sección se obtuvo una sub-muestra de 10 acículas por árbol de *Abies religiosa* para determinar el área foliar específica, mientras que para *Pinus patula*, esta se determinó con base modelo propuesto por Cano *et. al.* (1996).

Área foliar específica:

Para medir el área foliar específica, primero se determino el área foliar proyectada con un integrador de área foliar (LI-COR Modelo LI-3000A) donde se pasaron las acículas de cada sección por individuo a través de las celdas fotoeléctricas y automáticamente se registran los valores del área foliar proyectada en cm². Luego las acículas de cada sección se colocaron en bolsas de papel para su secado en la estufa a 70 C° por 48 h. Posteriormente se pesaron en una balanza analítica (marca BBADAM). El área foliar específica por árbol se calculó con la siguiente fórmula:

$$AFE = \text{Área foliar proyectada de acículas/peso seco de acículas}$$

Una vez obtenida toda esta información se integró una base de datos y se construyeron las relaciones de biomasa establecidas por Claveau *et al*, (2005), para realizar análisis estadísticos y determinar el comportamiento de cada una de las variables en las diferentes aperturas de dosel y para cada especie bajo estudio:

$$\text{Relación de Área Acicular (RAA)} = \text{Área foliar total/ Biomasa total}$$

$$\text{Biomasa Acicular por Unidad de Área (BAA)} = \text{Biomasa acicular/ Área foliar total}$$

$$\text{Relación de Biomasa Acicular (RBA)} = (\text{Biomasa de acículas/ Biomasa total}) * 100$$

$$\text{Relación Biomasa de Ramas (RBR)} = (\text{Biomasa de ramas/ Biomasa total}) * 100$$

$$\text{Relación Biomasa de Tallos (RBT)} = (\text{Biomasa de tallo/ Biomasa total}) * 100$$

$$\text{Índice del Área Foliar} = \text{IAF} = \text{Área foliar específica/ Biomasa de las acículas}$$

3.6 ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

Variables morfológicas

El análisis estadístico se realizó en el programa SAS, Versión 9.0. Las variables morfológicas (altura, diámetro basal, longitud de copa, diámetro de copa, líder terminal, longitud de laterales terminales, número de brotes laterales, longitud de brotes laterales, ángulo de inserción) se analizaron por clases de apertura de dosel mediante análisis de varianza, para los casos con diferencia estadística se hicieron las comparaciones de medias a través de la prueba de Tukey.

Relaciones de biomasa

Las variables de relación de biomasa (RAA, BAA, RBA, RBR, RBT y IAF) también se compararon por condición de iluminación, mediante análisis de covarianza, utilizando a la altura del brinjal como covariable para analizar su comportamiento con respecto a las condiciones de apertura del dosel, con base en el siguiente modelo.

$$V = \mu + C + AT + AT * C + \xi$$

V= Variable fisiológica; C= Clase de apertura del dosel; AT= Altura total; AT*C= interacción de altura y clase de apertura del dosel; ξ = error.

Previo a los análisis se verificó el supuesto de normalidad de cada variable mediante la prueba de Kolmogorov-Smirnov (Neter *et al.*, 1996). Aquellas que no cumplieron con la distribución normal se transformaron en Log_{10} , o ARS. Para *A. religiosa* se transformó al Arco seno (ARS) RBA, Log_{10} RBR, Log_{10} IAF y para *P. patula* fueron Seno (Sen) RBA, Log_{10} IAF, Log_{10} RBR.

Además se analizó la distribución de biomasa aérea (BA=biomasa de Hojas, kg, BR=Biomasa de Ramas kg; BT= Biomasa Tallos kg, BTA Biomasa Total por Árbol) con respecto a apertura del dosel, y las variables que se encontraron con diferencias estadísticas significativas entre las clases de apertura del dosel se les realizó una prueba de comparaciones de medias con la prueba de Tukey.

Finalmente y con el fin de ilustrar gráficamente la distribución de la biomasa aérea en los brinzales en cada condición de luz, se realizó un diagrama de asignación de biomasa por secciones de 30 cm iniciando por el ápice hasta el nivel del suelo.

3.7 RESULTADOS Y DISCUSIÓN

3.7.1 Variables morfológicas

Los resultados observados indican que al menos cuatro de las ocho variables morfológicas consideradas tienen una respuesta diferenciada por especie a las condiciones de iluminación dentro del rodal. Por ejemplo, las variables DB, PC, DC, LLT, NBL y LBL en *A. religiosa* mostraron diferencias altamente significativas (valor de $p \leq 0.0001$) entre las diferentes aperturas del dosel. En el caso de *P. patula*, solo las variables DB, AIB ($p < 0.0001$), PC y, DC ($p < 0.05$) reflejan diferencias significativas con respecto a las clases de apertura del dosel (Cuadro 3.2). Es decir, no todas las variables morfológicas que definen la arquitectura del brinzal son afectadas por la condición de iluminación en que se desarrollan.

Cuadro 3.2 Análisis de varianza entre clases de apertura del dosel para brinzales de *Abies religiosa* y *Pinus patula* en Tlaxco, Tlaxcala.

Variable	<i>A. religiosa</i>		<i>P. patula</i>	
	C.M.E.	P	C.M.E.	P
DB (cm)	3.03	<0.0001 **	2.63	<0.0000**
AT (m)	2.55	0.2162 ns	2.51	0.1450 ns
PC (m)	1.44	<0.0001 **	1.36	0.0003 *
DC (m)	1.46	0.0030 **	1.21	0.0191 *
LLT (cm)	13.3	<0.0001 **	18.6	0.615 ns
NBL (cm)	3.03	<0.0001 **	2.72	0.3412 ns
LBL (cm)	13.8	<0.0001 **	11.59	0.8483 ns
AIB	24.5	0.4076 ns	26.67	0.0016 **

Nota: C. M. E= Cuadrado medio del error. Significancia: * significativa con valor de $p \leq 0.05$, ** altamente significativa con valor de $p \leq 0.0001$, ns= no significativo. DB: Diámetro basal; AT: Altura total; PC: Profundidad de copa; DC: Diámetro de copa; LLT: Longitud del brote líder terminal; NBL: Número de brotes laterales; LBL: Longitud de brotes laterales y AIB: Ángulo de inserción del brote terminal.

Los brinzales de *P. patula* no muestran un efecto de la condición de iluminación en AT, LLT, NBL, LBL, en tanto que para *A. religiosa* solo el AT y AIB no son afectados por la apertura de dosel. Es importante destacar que la AT en ambas especies no es afectada por las diferentes condiciones de luz. Resultados similares fueron reportados por Williams *et al.* (1999) al comparar la respuesta de *Pseudotsuga menziesii* (tolerancia intermedia) y *Pinus contorta* Douglas ex Loudon (intolerante) por lo que sugieren que hay un costo asociado al crecimiento en altura en condiciones de baja iluminación. De esta forma un árbol de mayor tamaño requiere mayores recursos y por lo tanto puede tener implicaciones futuras a su sobrevivencia.

En este sentido, tanto Claveau *et al.*, (2005) como Szymura (2005) indican que los individuos más altos en condiciones de poca disponibilidad de luz, adoptan una estrategia de reducción del crecimiento en altura, la cual no influye en su mortalidad y no disminuye su habilidad para el crecimiento vigoroso en el futuro.

En las variables que tuvieron respuestas significativas la comparación de medias indicó que para *A. religiosa* el DB, la LLT, la PC y el DC fueron similares en las C1 y C2 (iluminación baja e intermedia) y con menor valor en C3 (mayor disponibilidad de luz). Asimismo el NBL y la LBL en *A. religiosa* mostraron menores valores en C1 y difieren significativamente de C2 y C3. Este mismo patrón se presentó para *P. patula* en al menos tres variables (DB, PC y DC), siendo mayor el valor en todos los casos para la condición de mayor apertura del dosel (C3) (Cuadro 3.3).

En general estos resultados indican que la mayor apertura del dosel favorece el desarrollo del follaje (DC y PC) en las dos especies. Sin embargo *A. religiosa* emite mas brotes laterales a medida que aumenta la disponibilidad de luz en el interior del rodal, aun cuando no sacrifica el crecimiento en altura de copa (PC). El crecimiento en DB en ambas especies podría ser consecuencia del mayor desarrollo del follaje a medida que aumenta la disponibilidad de luz en el rodal.

Una tendencia diferente se observó en el AIB en *P. patula*, cuyos valores fueron similares y mayores en C1 y C2 y difieren significativamente de C3. Esta respuesta indica que en abundancia de luz los brinzales de *P. patula* tienden a tener brotes más horizontales, lo cual permite una mayor captación de luz; en tanto que la C1 y C2 los ángulos de inserción son mayores, es decir más verticales, lo cual es una respuesta esperada para una especie intolerante con el fin de eficientar la captación de luz en un dosel poco abierto. Se ha observado que la posición de la rama (vertical o horizontal) es de gran importancia ecológica porque determina el arreglo del follaje y en consecuencia la arquitectura del árbol global (Fang, 2001).

Estos resultados son congruentes considerando el comportamiento de las especies respecto a la luz. Por ejemplo las especies tolerantes a la sombra responden adecuadamente a la apertura de un claro (Martínez *et al.*, 2008). Específicamente el crecimiento en DB de *A. religiosa* es mayor a mayor disponibilidad de luz que en los niveles más bajos, en comparación con *P. patula* que también responde a los diferentes niveles de luz aunque en forma más lenta.

Resultados similares también fueron reportados por Williams *et al.* (1999) con especies semi-tolerantes como *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco que responde más rápido al crecimiento radial que *Pinus contorta* (considerada como intolerante) a medida que aumenta la disponibilidad de luz.

Asimismo, Kunstler *et al.* (2005) observaron que *Fagus sylvatica* L. (especie tolerante) tiene más crecimiento en diámetro en respuesta al aumento de luz que en los niveles más bajos, mientras que la menos tolerante *Quercus pubescens* Will, tiene una reacción más débil a este cambio. Fang (2001) encontró la misma tendencia en *Fagus lucida* Rehder & E.H. Wilson que tuvo mayor diámetro con el incremento de la intensidad de luz que *Lithocarpus hancei*, (Benth.) Rehd. considerada una especie intolerante.

La PC y DC (Figura 3.2) en ambas especies tendieron ser mayores en condiciones de alta disponibilidad de luz, aunque con mayor diferenciación y tamaño en *A. religiosa* la cual tiende a un mayor diámetro de copa por su mayor alargamiento de ramas laterales. Esta característica aumenta considerablemente su captación de luz y persistencia en la sombra (Messier *et al.*, 1999). La misma tendencia también se observó en *Abies alba* Mill que en condiciones de mayor iluminación presenta copas más largas y anchas (Szymura, 2005). Una respuesta contraria se encontró en *Cunninghamia lanceolata* (Lamb.) Hook. que muestra más alargamiento de ramas laterales en condiciones de sombra, lo cual le ayuda a

expandir su copa como una estrategia de adaptación a ambientes sombreados, a diferencia de lo observado en *Pinus massoniana* D. Don (Xi *et al.*, 2011).

Cuadro 3.3 Prueba de comparación de medias (Tukey) entre clases de apertura del dosel en brinzales de *Abies religiosa* y *Pinus Patula*.

Variable	<i>A. religiosa</i>			<i>P. patula</i>	
	C*	N	Media	N	Media
DB (cm)	1	94	2.8 B	13	2.2 B
	2	73	2.9 B	37	2.5 AB
	3	15	4.7 A	34	3.2 A
PC (m)	1	94	1.3 B	34	1.2 B
	2	73	1.5 AB	37	1.4 AB
	3	15	1.9 A	13	1.7 A
DC (m)	1	94	1.2 B	34	1.1 B
	2	73	1.5 B	37	1.2 AB
	3	15	1.9 A	13	1.3 A
LLT (cm)	1	94	10.4 B		
	2	73	15.8 B		
	3	15	19.0 A		
NBL	1	94	2.7 B		
	2	73	3.3 A		
	3	15	3.4 A		
LBL (cm)	1	94	12.1 B		
	2	73	15.4 A		
	3	15	15.6 A		
AIB	1			34	27.1 A
	2			37	29.2 A
	3			13	18.1 B

Nota: Medias con la misma letra no son significativamente diferentes, C*: Apertura de dosel C1 (10-19.9%), C2 (20-30%), C3 (30-45%). DB: Diámetro basal; AT: Altura total; PC: Profundidad de copa; DC: Diámetro de copa; LLT: Longitud del brote líder terminal; NBL: Número de brotes laterales; LBL: Longitud de brotes laterales y AIB: Ángulo de inserción del brote terminal.

Los brinzales de especies tolerantes tienen mayor crecimiento de variables que determinan el tamaño de copa (LLT, NBL, LBL) en respuesta a la apertura del dosel, lo cual mejora la intercepción de luz, (Figura 3.2), hace eficiente su

crecimiento y les permite crecer garantizando su persistencia bajo el dosel (Messier *et al.*, 1999; Claveua *et al.*, 2005; Williams *et al.*, 1999).

Respecto a la respuesta observada de la LLT (Figura 3.2) al aumento de luz en *A. religiosa*, también ha sido reportado por Kunstler *et al* (2005) en la especie tolerante *Fagus sylvatica*, que presentó mayor alargamiento de la líder apical con mas iluminación. La misma tendencia se observó para *Cunninghamia lanceolata* estudiada por Xi *et al.* (2011), y *Abies alba* Mill que mostró mayor crecimiento y dominancia apical en niveles de alta luminosidad (Szymura, 2005).

En el caso del NBL y LBL (Figura 3.2) tuvieron una respuesta similar en aperturas mayores que C1, lo cual indica que niveles altos de sombreado inhiben significativamente el crecimiento y número de brotes laterales en *A. religiosa*. Lo anterior sugiere que la estrategia de los brinzales de esta especie para crecer en baja luminosidad es destinar menos recursos al número y longitud de brotes laterales tal como se ha observado en *Cunninghamia lanceolala* (Xi, 2011), y *Abies alba* Mill que mostro un aumento en el número de brotes en condiciones de poca iluminación (Szymura, 2005). Además estas diferencias entre las especies tolerantes e intolerantes fue observada Williams *et al.* (1999) el cual observó que en *P. menziesii* tenía más largos sus brotes laterales que *P. contorta* en condiciones de luz baja igual que en este estudio, aunque en esta investigación se presentó esta diferencia en todas las clases de luz.

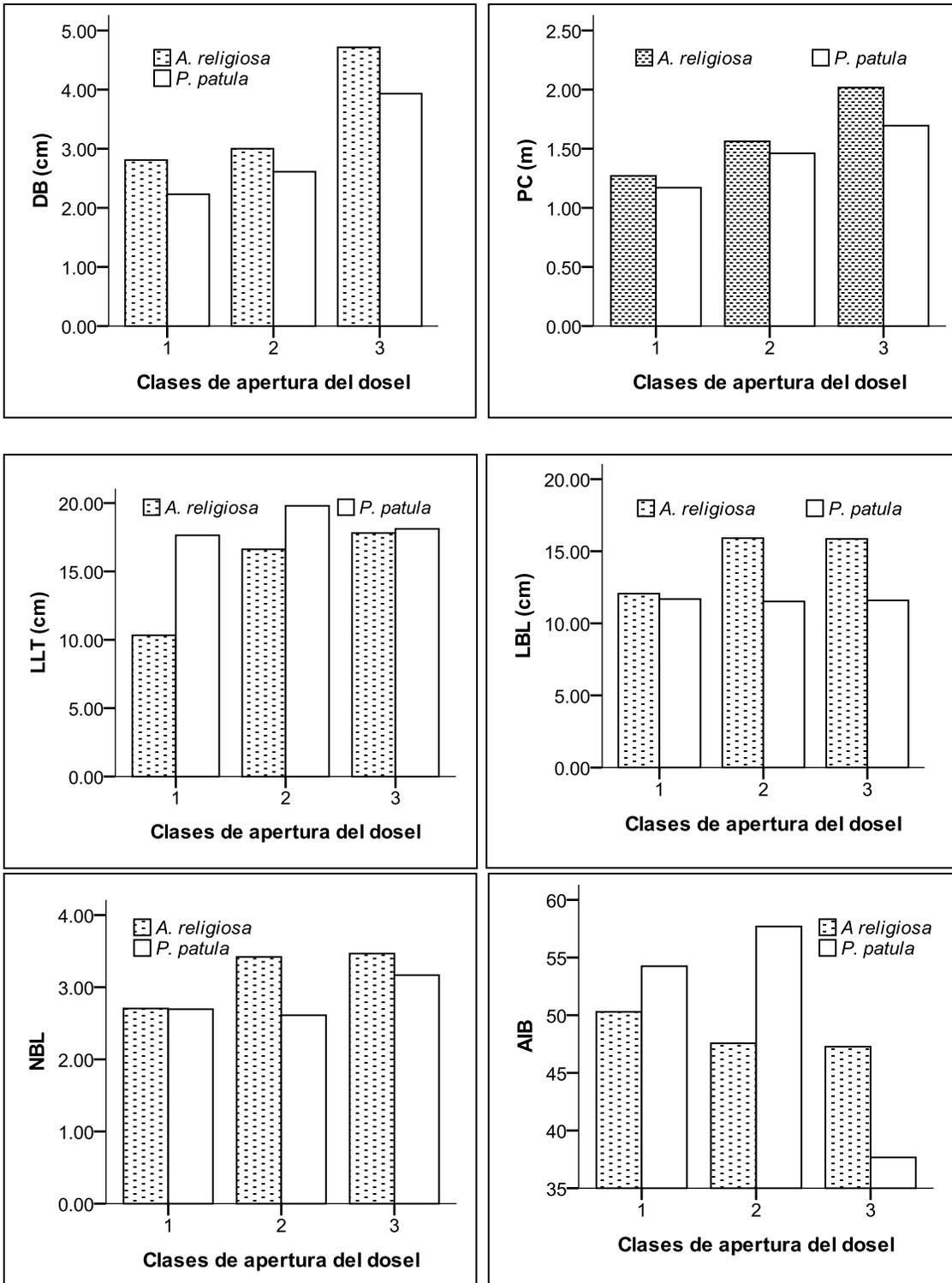


Figura 3. 2 Respuesta de variables morfológicas de *Abies religiosa* y *Pinus patula* en las diferentes condiciones de luz, en Tlaxco, Tlaxcala.

Nota: DB: Diámetro basal; PC: Profundidad de copa; LLT: Longitud del brote líder terminal; LBL: Longitud de brotes laterales; NBL: Número de brotes laterales y AIB: Ángulo de inserción del brote terminal.

Es claro que los brinzales de ambas especies tienen diferentes estrategias para sobrevivir en diferentes condiciones bajo el dosel y tienen la capacidad de modificar su crecimiento y morfología en respuesta a las condiciones diferenciadas de iluminación dentro del rodal como lo señalan Canham (1988) y Valladares y Guzmán (2004) para *Acer sacharum* Marsh y *Quercus ilex* L. en New York y Madrid, España respectivamente.

3.7.2 Interacción entre las aperturas del dosel y las relaciones de biomasa

Dado que las variables de relación de biomasa en ambas especies no mostraron una correlación con las diferentes clases de luz y la altura del brinzal, los efectos de cada una se analizaron por separado. En *A. religiosa* solo la BAA y el IAF tuvieron un efecto significativo de la apertura del dosel ($p < 0.05$) (Cuadro 3.4) en las demás variables no hubo diferencias por efecto de la altura, apertura de dosel, ni por su interacción. Para *P. patula* solo el IAF tuvo diferencias significativas ($p < 0.05$) con la apertura del dosel, y no fue afectada por la altura ni por la interacción AT*C (Cuadro 3.4). Esto indica que solo el IAF es afectado por las diferentes aperturas del dosel en ambas especie.

En la comparación de medias la BAA en *A. religiosa* resultó similar y con menores valores en C1 y C2 que C3, lo cual indica que la mayor apertura del dosel tuvo un mayor efecto en BAA (Cuadro 3.5).

Cuadro 3.4 Análisis de varianza de relaciones de biomasa en brinzales de *Abies religiosa* y *Pinus patula* en Tlaxco, Tlaxcala.

Variable	<i>A. religiosa</i>		<i>P.patula</i>	
	C.M.E	P	C.M.E	P
Relación de Área Acicular				
Apertura del dosel	0.148	0.0914 ns	0.776	0.2430 ns
Altura total (m)	0.222	0.3345 ns	0.000	0.9713 ns
Altura total * Apertura del dosel	0.021	0.9143 ns	0.326	0.5440 ns
Biomasa Acicular por Unidad de Área				
Apertura del dosel	0.003	0.05071*		
Altura total (m)	0.000	0.9873 ns		
Altura total * Apertura del dosel	0.006	0.2341 ns		
Relación de Biomasa de Acículas (kg)				
Apertura del dosel	0.003	0.5186 ns	0.010	0.2438 ns
Altura total (m)	0.008	0.1908 ns	0	0.9595 ns
Altura total * Apertura del dosel	0.010	0.1104 ns	0.01	0.4973 ns
Relación de Biomasa de Ramas (kg)				
Apertura del dosel	0.019	0.6041 ns	0.016	0.3769 ns
Altura total (m)	0.000	0.8061 ns	0.039	0.1342 ns
Altura total * Apertura del dosel	0.004	0.6778 ns	0.040	0.1042 ns
Relación de Biomasa de Tallos (kg)				
Apertura del dosel	0.003	0.7398 ns	0.024	0.1915 ns
Altura total (m)	0.007	0.4564 ns	0.010	0.3974 ns
Altura total * Apertura del dosel	0.002	0.8021 ns	0.021	0.2317 ns
Índice de Área Foliar m²/m²				
Apertura del dosel	0.269	0.0348*	0.3978	0.0386*
Altura total (m)	0.031	0.5133 ns	0.1871	0.2034 ns
Altura total * Apertura del dosel	0.002	0.9614 ns	0.0085	0.9262 ns

Nota: Significancia: * significativa con valor de $p \leq 0.05$, ** altamente significativa con valor de $p \leq 0.0001$, ns= no significativo.

Estos resultados coinciden con lo reportado por Claveau *et al.* (2005) que indican que esta variable solo tuvo efectos en los géneros *Abies* y *Picea* donde los valores más altos fueron en alta luminosidad y se observó un efecto mayor en *Picea* que en *Abies*, y no encontró efectos en el género *Pinus*. Similarmente, en este estudio

no se reflejó efecto alguno en *P. patula*. Estos valores de BAA en *A. religiosa* se relacionan con su capacidad de limitar la acumulación de biomasa cuando se encuentra en condiciones difíciles de crecer por lo que tiende a defoliar sus ramas bajas (Claveau *et al.*, 2005).

Para el IAF se observó que la C1 difiere de C3, y en C2 se asemeja a ambas categorías de iluminación, observándose que el índice del área foliar es mayor en C1 y menor en la C3 para ambas especies (Cuadro3. 5).

El IAF esta directamente relacionada con muchos procesos biológicos y fisiológicos de las plantas, tales como intercepción de luz, la respiración, la transpiración, etc., por lo que tiene un impacto directo en el uso eficiente de la energía solar captada (Sang *et al.*, 2008). En este estudio el IAF de *A. religiosa* se relaciona con la apertura del dosel negativamente, es decir a mayor apertura de dosel menor IAF (Cuadro 3.5).

Estos resultados no concuerdan con el estudio de Claveau *et al.* (2005), quienes encontraron que el IAF no tuvo diferencias con respecto a la altura en las especies del género *Abies* ni *Pinus* en condiciones de luminosidad baja, pero si en condiciones de alta luminosidad.

De acuerdo con Villar *et al.* (2004) cuando una especie tiene un alto IAF le permite captar más recursos (luz, agua y nutrientes) en menos tiempo, lo cual le daría la ventaja de conseguir mayor tamaño (biomasa) en menos tiempo. Esto podría

explicar la repuesta observada en ambas especies en Tlaxco, ya que al aumentar su IAF en condiciones de sombra aumentan su capacidad de fotosintética.

Cuadro 3.5 Prueba de comparación múltiple de medias (Tukey) de relaciones de biomasa entre las condiciones de apertura del dosel

Variable	A. Religiosa			P. patula		
	C*	N	Media	N	Media	
Biomasa Acicular por Unidad Área	1	15	0.177	B		
	2	15	0.180	B		
	3	11	0.204	A		
Índice del Área Foliar m ² /m ²	1	15	0.949	A	15	0.897 A
	2	15	0.855	AB	15	0.787 AB
	3	11	0.656	B	10	0.536 B

Nota: Medias con la misma letra no son significativamente, Clases de apertura de dosel C1 (10-19.9%), C2 (20-30%), C3 (30-45%).

3.7.3 Distribución de biomasa

Al analizar del efecto de aperturas del dosel sobre la asignación de biomasa aérea entre las diferentes partes del árbol, el análisis de varianza indicó que si existieron diferencias estadísticas altamente significativas ($p < 0.0001$) para la BT y significativas ($p < 0.05$) para BH, BR y BTA en *A. religiosa* (Cuadro 3.6). De igual forma en la asignación de la biomasa aérea para *P. patula* se detectaron diferencias significativas ($p < 0.05$) para la BH, BT, BR y BTA. Lo anterior refleja que si existe un efecto de las diferentes condiciones de luz sobre la distribución de biomasa para ambas especies.

Estas diferencias observadas con anterioridad revelan que los valores de las medias de la C1 y C2 son similares y difieren de C3 en las variables de BH, BR, BT y BTA para la *A. religiosa*, notando que a mayor apertura de dosel mayor asignación de biomasa aérea. Estudios con *Abies faxoniana* indicaron que la

ganancia de biomasa del tallo, de ramas y de hojas fue incrementando con el aumento de la disponibilidad de luz (Xian *et al.*, 2008).

Cuadro 3.6 Análisis de varianza entre clases de apertura del dosel de distribución de biomasa de *Abies religiosa* y *Pinus patula* en Tlaxco, Tlaxcala.

Variable	<i>A. religiosa</i>		<i>P. patula</i>	
	C.M.E	P	C.M.E	P
Biomasa de Hojas (kg)	0.243	0.0077*	0.611	0.0514*
Biomasa de Ramas (kg)	0.316	0.0404*	0.197	0.0074*
Biomasa Tallo (kg)	0.52	0.0001**	0.405	0.0491*
Biomasa Total (kg)	1.8	0.0013*	0.764	0.0098*

Nota: C. M. E= Cuadro medio del error. Significancia: * significativa con valor de $p \leq 0.05$, ** altamente significativa con valor de $p \leq 0.0001$, ns= no significativo

En la comparación de medias para *P. patula* en BH, BR, BT y BTA (Cuadro 3.7) se observa que la C1 difiere de la C3, sin embargo en la mayoría de las variables no existen diferencias en la C2. En *P. patula* conforme aumenta la disponibilidad de luz aumentó la asignación de biomasa en todos los componentes, esto es similar a lo encontrado en especies intolerantes del género *Nothofagus* (Dezzotti, 2008) donde la biomasa total de los brinzales aumentó con la mayor disponibilidad de luz.

La asignación de biomasa acicular en *A. religiosa* es mayor que en *P. patula* en todas las condiciones de iluminación, lo cual sugiere que los Pinos pueden ser capaz de sobrevivir en condiciones sombreadas con un mínimo de tejido fotosintético como las de los tolerantes, como lo han indica Williams *et al.*, (1999).

Así mismo los resultados de BR también concuerdan con lo reportado por Claveau *et al.* (2005) quienes mencionan que los individuos que se encuentran en el sotobosque tienen una BR más baja y una corona típica corta y ancha.

Cuadro 3.7 Prueba de comparación múltiple de medias (Tukey) entre las clases de apertura del dosel en brinzales de *Abies religiosa* y *Pinus patula* en Tlaxco, Tlaxcala

Variable	<i>A. religiosa</i>			<i>P.patula</i>		
	C	N	Media	N	Media	
Biomasa de Hojas (kg)	1	15	0.192 B	15	0.069 B	
	2	15	0.201 B	15	0.120 AB	
	3	11	0.366 A	10	0.368 A	
Biomasa de Ramas (kg)	1	15	0.252 B	15	0.100 B	
	2	15	0.289 AB	15	0.173 AB	
	3	11	0.435 A	10	0.383 A	
Biomasa Tallos (kg)	1	15	0.427 B	15	0.218 B	
	2	15	0.443 B	15	0.469 AB	
	3	11	0.744 A	10	0.575 A	
Biomasa Total (kg)	1	15	0.872 B	15	0.388 B	
	2	15	0.934 B	15	0.764AB	
	3	11	1.546 A	10	1.328 A	

Nota: C. M. E= Cuadrado medio del error, Medias con la misma letra no son significativamente, Apertura de dosel C1 (10-19.9%), C2 (20-30%), C3 (30-45%).

En general estos resultados demuestran que los brinzales de ambas especies, independientemente de su nivel de tolerancia y de la estrategia de crecimiento que adopten, responden positivamente a la apertura del dosel, teniendo como consecuencia un mayor crecimiento y acumulación de biomasa a medida que aumenta la disponibilidad de luz en el interior del rodal. Esta respuesta les permite desarrollarse y coexistir en los bosques mixtos de la región de estudio.

3.7.4 Perfil de distribución de biomasa de acículas, de ramas y total

El patrón de distribución de biomasa de acículas para *A. religiosa* fue en aumento aunque similar en las tres condiciones de luz, notándose una mayor acumulación

de BH en la parte intermedia de árbol y menor en los extremos del árbol en todas las condiciones de luz.

Para el caso de *P. patula* los cambios en la acumulación de BH fueron más notorias siendo semejante la cantidad a lo largo del tallo en la C1, mientras que en C3 la acumulación de biomasa de hojas fue mayor en la parte más altas, es decir, de la parte media hacia el ápice. Por lo cual se identifica que bajo un dosel más cerrado *P.patula* tiene menor cantidad de acículas y mas uniformemente distribuidas en el tallo, que en condiciones de luz abundante, lo cual probablemente limita su capacidad para sobrevivir en ambientes sombreados (Figura 3.3).

En cuanto a la distribución de ramas (Figura 3.4) *A. religiosa* presenta la misma tendencia que la BH aunque en mayor cantidad desde la C1 a C3, esta acumulación de BR se duplica en las condiciones de luz abundante, ya que la mayor producción de hojas supone también una mayor producción de ramas para dar soporte a las hojas, por lo cual esta situación es más marcada en la condición C3, tal y como lo señalan Oliver y Larson (1996). La extensión de ramas laterales es una estrategia para la captación de luz en especies tolerantes a la sombra de las cuales viven en las profundidades de sombra del dosel (Xi *et al.*, 2011).

En *P. patula* la acumulación de biomasa de ramas fue menor en C1 que en C3, esta diferencia es relacionada con el grado de tolerancia de la especie, ya que *P. patula* es considerada intolerante y en condiciones de baja luminosidad no asigna

recursos a la producción de hojas y ramas (Williams *et al.*, 1999). Este comportamiento hace que en C1 tenga mayor separación de ramas que en C3, adoptando una forma de copa más estrecha y reducida. De esta forma tiene la misma cantidad de biomasa de ramas en todo el tallo especialmente en C1, mientras que en C3 tiene una forma más amplia semejando a una copa cónica parecida *A. religiosa*.

La posición de ramas y hojas que van adquiriendo en las diferentes condiciones de luz son las que determinan la forma de la copa. Estos cambios pueden garantizar la sobrevivencia de la planta en las diferentes condiciones de luz, ya que la cantidad de luz interceptada por el árbol se relaciona con el tamaño, la forma y la posición de su copa (Bloor y Grubb, 2004).

La acumulación de biomasa total tomando en cuenta hojas, ramas y tallos (Figura 3.5) indica que *A. religiosa* en C1 tienen una copa más corta y ancha que el C2 y C3, lo que hace que disminuya el auto-sombreado y, a su vez permite mejorar su captación de luz en la C1 (Xi *et al.*, 2011). En tanto que en C3 se observa que esta especie tiene una copa más profunda, lo cual podría ser clasificada como una copa más cónica y concuerda con la descripción de una especie tolerante, donde en condiciones de luz directa tiende a desarrollar copas más cónicas (Williams *et al.*, 1999; Oliver y Larson, 1996). Esta forma cónica concuerda con lo encontrado para los abetos en las condiciones de luz altas, donde las copas son relativamente largas y más anchas pero no pierden las ramas más bajas (Szymura, 2005).

En cuanto a *P. patula* su patrón de asignación de BT produce una copa pequeña y menos profunda en las C1 y C2. Solo en C3 se observa una acumulación mayor porque la mayor disponibilidad de luz significa más recursos para el mantenimiento.

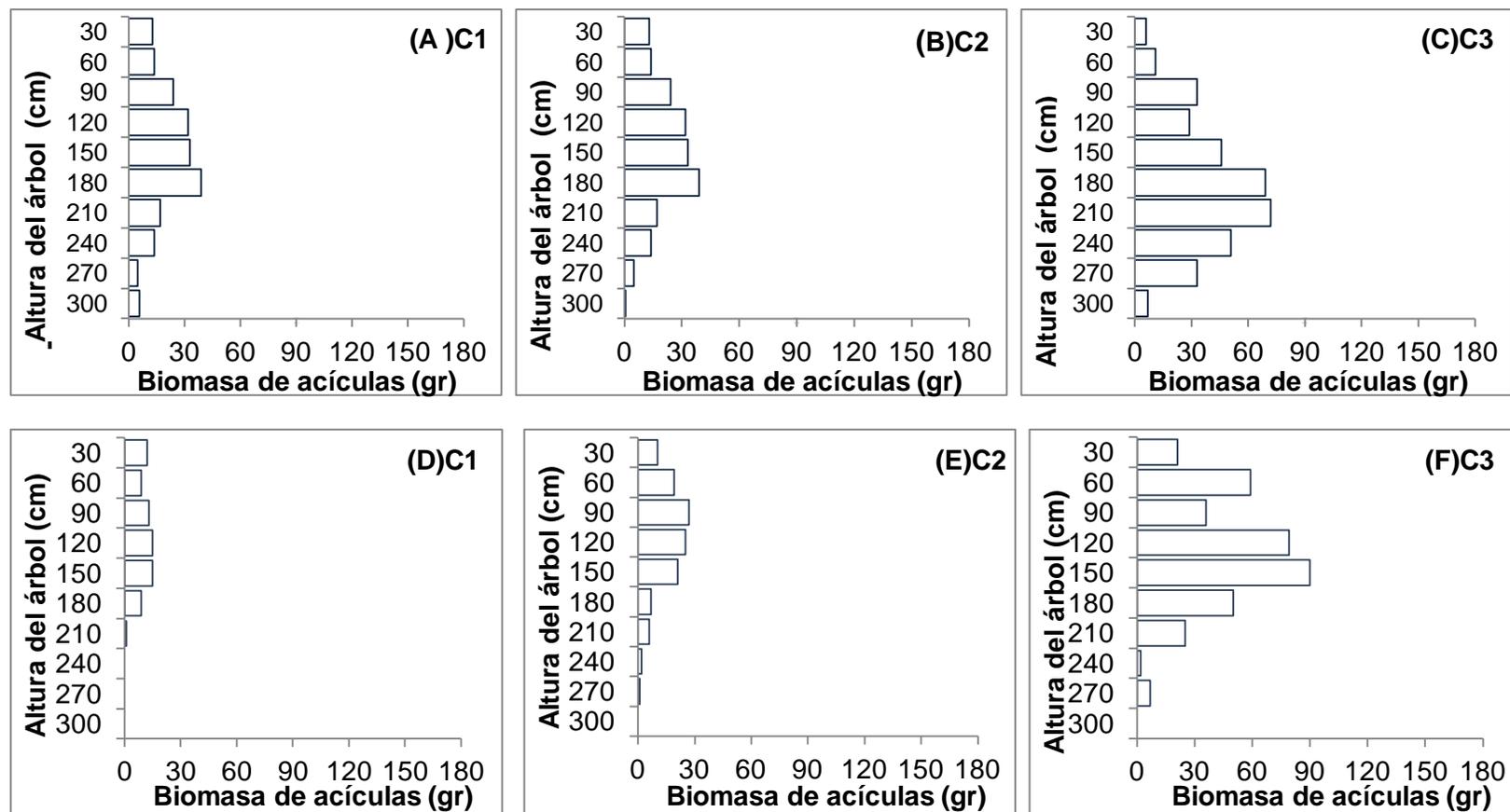


Figura 3.3 Perfil vertical de biomasa acicular de *Abies religiosa* (A, B y C) y *Pinus patula* (D, E y F) en las diferentes condiciones de apertura del dosel C1: 10 a 19.9%, C2: 20 a 29.9 % y C3: 30 a 45%.

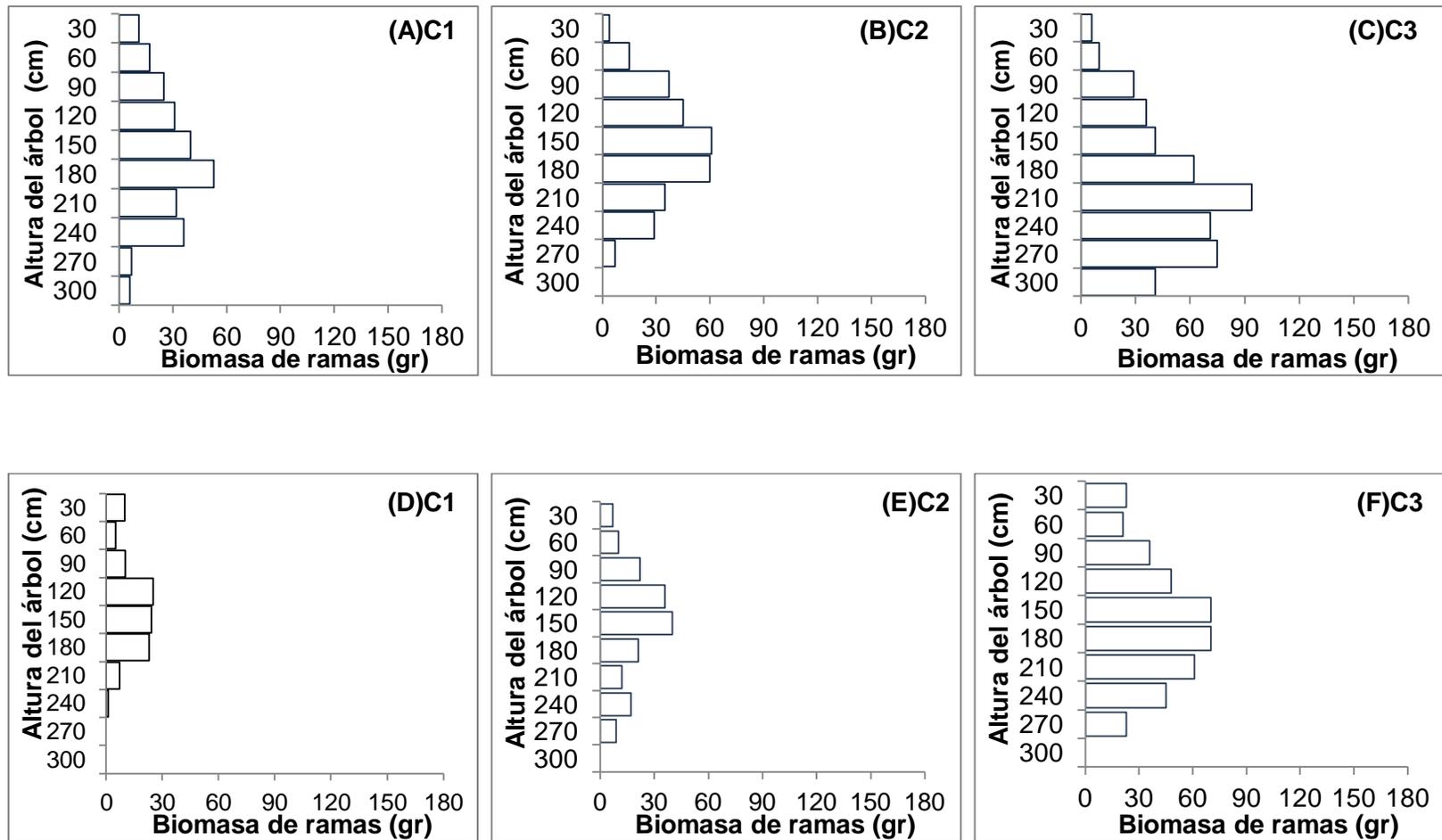


Figura 3. 4 Perfil vertical de biomasa ramas de *Abies religiosa* (A, B y C) y *Pinus patula* (D, E y F) en las diferentes condiciones de apertura del dosel C1: 10 a 19.9%, C2: 20 a 29.9 % y C3: 30 a 45%.

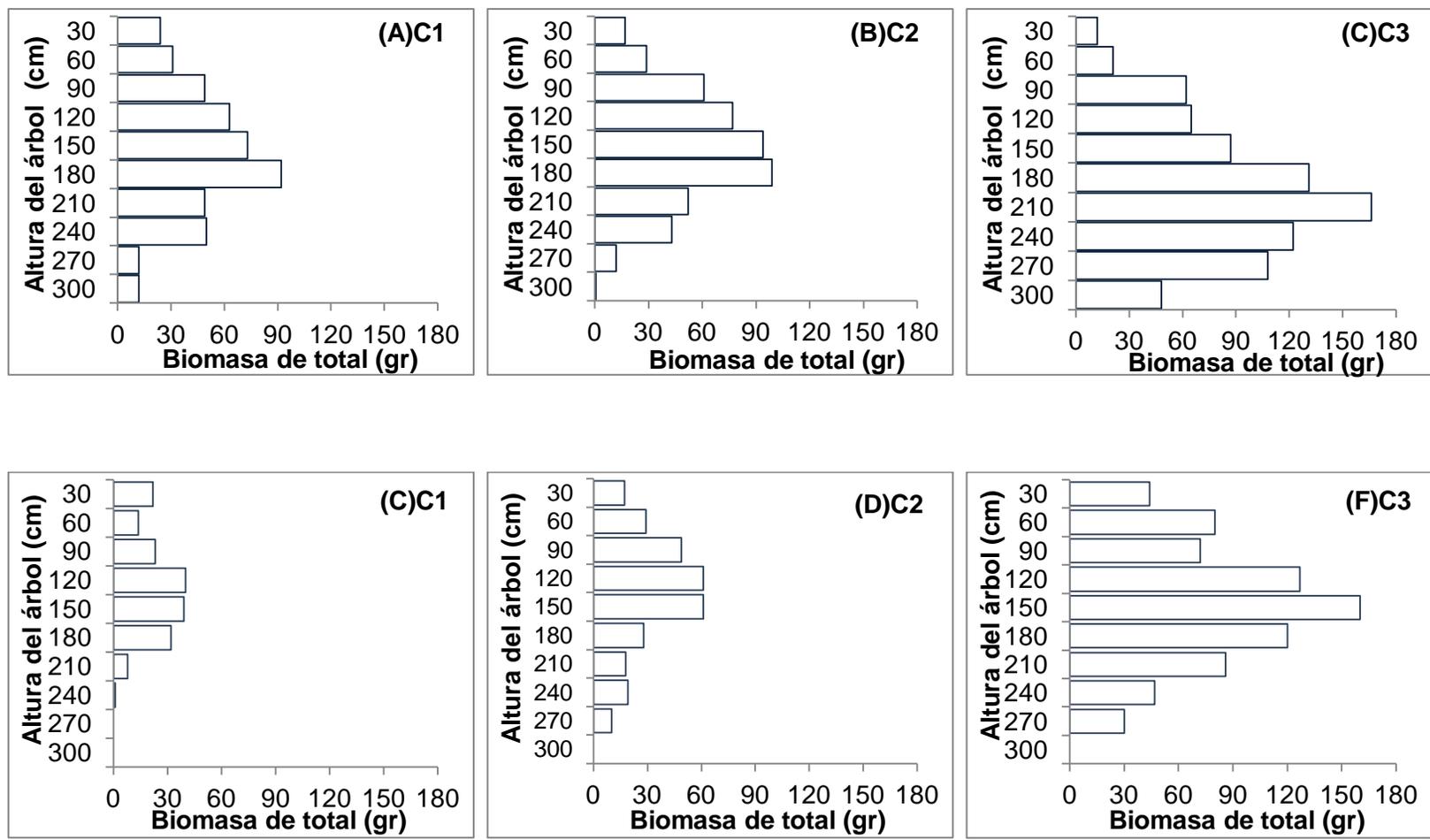


Figura 3.5 Perfil vertical de biomasa total de *Abies religiosa* (A, B y C) y *Pinus patula* (D, E y F) en las diferentes condiciones de apertura del dosel C1: 10 a 19.9%, C2: 20 a 29.9 % y C3: 30 a 45%.

3. 8 CONCLUSIONES

La arquitectura de los árboles en *A. religiosa* y *P.patula* fue modificada en las diferentes condiciones de luz, particularmente en términos de DB, PC, DC, y solo para el caso de *A. religiosa* la variación se observó en LLT, LBL y NBL.

En ningún caso se observó que la respuesta de los brinzales de ambas especies a diferentes condiciones de iluminación sea afectada por la altura del brinzal. Más bien, la disponibilidad de luz es la que determina los cambios en las variables morfológicas.

A. religiosa aumenta su proporción de biomasa acicular por unidad de área al aumentar la apertura del dosel, mientras que *P. patula* no muestra efecto en esta variable. El IAF en ambas especie es afectado negativamente por la condición de iluminación como estrategia para aumenta la captación de luz en ambientes sombreados.

En cuanto a la distribución de biomasa en ambas especies fue incrementando en sus diferentes componentes (hojas, ramas, tallos) con el aumento de la apertura del dosel. Esta acumulación de biomasa sugiere que *A. religiosa* es más plástica morfológicamente.

Aunque *A. religiosa* es considera tolerante y *P. patula* intolerante ambas especies mostraron respuestas similares conforme cambia la condición de iluminación lo cual les permite establecerse en ambientes de poca disponibilidad de luz.

Los resultados en ambas especies sugieren que la apertura de claros por las prácticas silvícolas puede favorecer de manera similar al desarrollo de los brinzales, y la permanencia de una u otra se deberá más bien a otros factores ambientales modificados por las prácticas silviculturales.

CAPÍTULO IV

DISCUSIÓN GENERAL

Las dos localidades estudiadas en la región de Tlaxco, Tlaxcala, cuenta con bosques dominados por *A. religiosa*. Se registraron 15 especies arbóreas en total, de las cuales solo 7 se comparten entre las dos localidades. Se observó una mayor riqueza de especies en EMM (13) que en SJM (9). Las especies comunes en ambas localidades también se han reportado en otras poblaciones de *Abies* que no están sujetas a manejo forestal (Sánchez *et al.*, 2005, Guerra *et al.*, 2012; Cuevas *et al.*, 2011). El mayor índice de valor de importancia relativa (IVIR) en las dos localidades fue para *Abies religiosa*, seguido por *Salix paradoxa* en SJM y *Pinus patula* en EMM. Las demás especies, tuvieron un IVIR considerablemente menor, por lo que se considera que *A. religiosa* es la especie dominante en ambas localidades (Cuadro 2.1, capítulo II). La extracción selectiva de individuos de ciertas especies favorece un aumento en la abundancia o densidad de otras, de manera que la dominancia de una de estas puede ser mas marcada, lo cual conlleva una disminución en el valor de diversidad total de la localidad (Solis *et al.*, 2006). Este parece ser el caso reflejado en SJM que esta sujeto a cortas de selección bajo el Método Mexicano de Ordenación de Bosques Irregulares (MMOBI), en donde las cortas se dirigen mas a *P. patula*, por su mayor valor comercial, dejando espacios que son ocupados principalmente por *A. religiosa* (Cuadro 2.2- capítulo II). Bajo estas consideraciones es entendible el mayor IVIR alcanzado por *A. religiosa* y menor índice de diversidad en SJM. A pesar de que en el presente estudio, el MMOBI tuvo un impacto significativo en la reducción de la diversidad de especies, en otros

estudios se ha observado que este método mantiene más la diversidad que otros métodos más intensivos como el Método de Desarrollo Silvicola (MDS) (Solís *et al.*, 2006).

Otro aspecto relevante en la comparación de las dos localidades es la estructura diamétrica total y específica que presentan. En este caso las dos localidades presentan estructuras diamétricas similares y con tendencias a rodales incoetáneos (Figura 2.2 en Capítulo II); es decir, con un patrón típico de "J" invertida, mostrando una disminución más o menos gradual y constante del número de individuos conforme aumenta el tamaño de sus respectivas categorías. Jardel y Sánchez (1989) indican que este tipo de estructuras son comúnmente constituidos por especies tolerantes a la sombra. Una diferencia notable entre los dos rodales es que EMM presenta arbolado de mayor tamaño, pues tiene individuos en las categorías mayores (70 a 90 cm), mientras que SJM la máxima categoría diamétrica registrada es de 70 cm, lo cual puede ser producto del manejo regulado por más de dos décadas. En términos generales, las diferencias y similitudes observadas entre las dos localidades pueden ser explicadas en función de sus diferencias en condiciones de manejo. En este estudio fue claro que la no intervención en el desarrollo del rodal (EMM) permite una mayor diversidad de especies, aun manteniendo una estructura similar al bosque manejado. En los bosques bajo aprovechamiento se busca crear estructuras que sean más productivas y con las especies de mayor valor comercial, como es el caso de SJM. En este caso particular, el esquema de manejo del MMOBI ha mantenido una estructura semejante al de un rodal

natural como el EMM favoreciendo el desarrollo de las coníferas maderables, con lo cual ha impactado en la disminución de la riqueza de especies en el predio.

Otro aspecto importante analizado en este estudio (Capítulo III) fue el de los efectos de la apertura de claros en el dosel, un proceso que ocurre comúnmente con las cortas. Dado que el tamaño del claro determina la cantidad de luz que penetra hasta el nivel del suelo se espera que la respuesta de los brinzales a las condiciones creadas sea también diferente. La arquitectura de los árboles en *A. religiosa* y *P. patula* fue modificada en las diferentes condiciones de luz, particularmente en términos de DB, PC, DC, y solo para el caso de *A. religiosa* se observó respuesta significativa en LLT, LBT y NBL. En ningún caso se observó que la respuesta de los brinzales de ambas especies a las diferentes condiciones de iluminación fuera afectada por la altura del brinzal, más bien la disponibilidad de luz es la que determina los cambios en las variables morfológicas. *A. religiosa* aumenta su proporción de biomasa acicular por unidad de área al aumentar la apertura del dosel, mientras que *P. patula* no muestra efecto en esta variable. El IAF en ambas especie es afectado negativamente por la condición de iluminación como estrategia para aumentar la captación de luz en ambientes sombreados.

En cuanto a la distribución de biomasa por componentes (hojas, ramas, tallos) en ambas especies la respuesta fue positiva con el aumento de la apertura del dosel. La acumulación de biomasa total tomando en cuenta hojas, ramas y tallos indica que *A. religiosa* en C1 tienen una copa más corta y ancha que el C2 y C3, lo que hace que

disminuya el auto-sombreado y, a su vez permite mejorar su captación de luz en la C1, tal como lo han indicado Xi *et al.*, (2011) para otras especies tolerantes. En tanto que en C3 se observa que esta especie tiene una copa más profunda y cónica (Figura 3.2- capítulo III), lo cual concuerda con la respuesta de una especie tolerante, donde en condiciones de luz directa tiende a desarrollar copas más cónicas (Williams *et al.*, 1999; Oliver y Larson, 1996). Esta forma cónica concuerda también con lo encontrado para los abetos en condiciones de alta disponibilidad de luz, donde las copas son relativamente largas y más anchas pero no pierden las ramas más bajas (Szymura, 2005). En cuanto a *P. patula* su patrón de asignación de BTA produce una copa pequeña y menos profunda en las C1 y C2, solo en C3 se observa una acumulación mayor porque la mayor disponibilidad de luz significa más recursos para el crecimiento. Aunque *A. religiosa* es considerada tolerante y *P. patula* intolerante ambas especies en este caso mostraron respuestas similares conforme cambia la condición de iluminación lo cual les permite establecerse y poder coexistir en ambientes de poca disponibilidad de luz.

Estos resultados en ambas especies sugieren que la apertura de claros por las prácticas silvícolas puede favorecer de manera similar al desarrollo de los brinzales, y la permanencia de una u otra se deberá más bien a otros factores como los tratamientos silvícolas aplicados en las áreas bajo manejo.

CAPITULO V

LITERATURA CITADA

- Aguirre, C. O., J. Jiménez P., H. Kramer y A. Akça. 2003. Análisis estructural de ecosistemas forestales en el Cerro del Potosí, Nuevo León, México. Ciencia-UANL 6: 219-225.
- Andrade, T., A. I. Oros O., R. F. Guzmán O., V. H. Rodríguez M., L. R. Sánchez V., y L. Y. Solís R. 2009. La interacción entre abetos y hongos. Revista de divulgación científica y tecnológica de la Universidad Veracruzana XXII (2): 20-24.
- Araujo, P., M. C. Iturre, V. H. Acosta y R. F. Renolfi. 2008. Estructura del bosque de La María EEA INTA Santiago del Estero. Revista de Ciencias Forestales-Quebracho 16: 5-19.
- Arets, E., P. Van der Hout y R. Zagt. 2003. Responses of tree populations and forest composition to selective logging in Guyana. In: Long-term changes in tropical tree diversity studies from the Guiana Shield, Africa, Borneo and Melanesia. H. ter Steege (ed.): Tropenbos 22. Pp. 95-115.
- Arrieta, S. y F. Suárez. 2005. Marginal holly (*Ilex aquifolium* L. populations in Mediterranean central Spain are constrained by low-seedling recruitment. Flora 201: 152-160.
- Aunós, A. y R. Blanco. 2006. Caracterización de rodales irregulares de *Abies alba* Mill. capitalizados en existencias del Valle de Arán (Pirineos, España) y de las cortas de entresaca practicadas. Invest. Agrar. Sist. Recur. For. 15(1): 96-106.
- Ávila B., C. H. y L. López M. 2001. Distribución y análisis estructural de *Abies hickelii* (flous & gausson) en México. Interciencia 26(6): 244-251.

- Barthelemy, D. y Y. Caraglio. 2007. Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. *Annals of Botany* 99(3): 375-407.
- Bloor, G. J. M. y P. J. Grubb. 2004. Morphological plasticity of shade-tolerant tropical rainforest tree seedlings exposed to light changes. *Functional Ecology* 18: 337-338.
- Brower, L., G. Castilleja y A. Peralta. 2002. Quantitative changes in forest quality in a principal over wintering area of the monarch butterfly in México, 1971-1999. *Conserv. Biol.* 16: 346-359.
- Brower, J. E., J. H. Zar, y C. N. Von Eende. 1990. Field and laboratory methods for general ecology. Wm. C Brown Publishers. Dubuque, I. A. 237p
- Canham, C. D. 1988. Growth and canopy architecture of shade-tolerant trees: response to canopy gaps. *Ecology* 69(3): 786-795.
- 1989. Different responses to gaps among shade tolerant tree species. *Ecology* 70: 548-550.
- Canham, C. D., J. B. Mcaninch y D. M. Wood. 1994. Effects of the frequency, timing, and intensity of simulated browsing on growth and mortality of tree seedlings. *Canadian Journal of Forest Research* 24: 817-825.
- Cano, M. E., A. Velázquez M., J. Vargas H., C. Rodríguez F., y A. M. Fierros G. 1996. Área foliar específica en *Pinus patula*: efecto del tamaño del árbol, edad del follaje y posición en la copa. *Agrociencia* 20(1): 117-122.

- CATIE (Centro agronómico tropical de investigación y enseñanza). 2000. *Abies religiosa* (H.B.K.) Schl. et. Cham. Nota técnica sobre manejo de semillas forestales. No. 108. Turrialba, Costa Rica. 15-16 p.
- Chan-Juan F., L. Yan-Hong., y X. Wen-Juan. 2010. Regeneration characteristics of gaps and their effect on *Abies fargesii* in the Shennongjia National Nature Reserve, China. For. Stud. China 12(4): 206-212.
- Challenger, A. y J. Caballero. 1998. Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México: Pasado, Presente y Futuro. CONABIO, Instituto de Biología. Sierra Madre, México, D. F. 847 p.
- Claveau, Y., C. Messier y P. G. Comeau. 2005. Interacting influence of light and size on aboveground biomass distribution in sub-boreal conifer saplings with contrasting shade tolerance. Tree Physiology 25: 373-384.
- Comisión Nacional Forestal (CONAFOR). 2012. Inventario Nacional Forestal y de Suelos, informe del 2004-2009. Primera edición. CONAFOR. Zapopan Jalisco, México. 173 p.
- Corral, R. J., O. Aguirre, J. Jiménez., y S. Corral. 2005. Un análisis del efecto del aprovechamiento forestal sobre la diversidad estructural en el Bosque Mesófilo de Montaña "El Cielo", Tamaulipas, México. Investigaciones Agrarias. Sistemas de Recursos Forestales 14(2): 217-228.
- Cuevas, G., R., E. A. Cisneros-Lepe., E. J. Jardel-Peláez., E. V., Sánchez-Rodríguez., L. Guzmán-Hernández., N. M. Núñez-López., y C. Rodríguez-Guerrero. 2011. Análisis estructural y de diversidad en los bosques de *Abies* de Jalisco, México. Revista Mexicana de Biodiversidad 82: 1219-1233.

- Daniel, T., J. Helmes. y F. Baker. 1982. Principios de silvicultura. Mc Graw Hill, México, D.F. 496 p.
- Dezzotti, A. 2008. Acumulación y asignación de biomasa en renovales de tres especies de *Nothofagus* en los extremos de un gradiente de luz en claros de un bosque subantártico. *Investigación Agraria: Sistemas y Recursos Forestales* 17(1): 18-30.
- Domínguez, A. F. A., J. J. Vargas H., J. López U., P. Ramírez P., y E. Guízar N. 2004. Aspectos ecológicos de *Pseudotsuga menziesii* en el ejido La Barranca, Pinal de Amoles, Querétaro. *Anales del Instituto de Biología, Serie Botánica* 75(2): 191-203.
- Encina, D. J. A., F. J. Encina D., E. Mata E. y J. Valdes R. 2008. Aspectos estructurales, composición florística y caracterización ecológica del bosque de oyamel de la sierra de Zapalinamé, Coahuila, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 83: 13-24.
- Fang, K. C. 2001. Morphology and growth of deciduous and evergreen broadleaved saplings under different light conditions in a Chinese beech forest with dense bamboo undergrowth. *Ecological Research* 16: 509–517.
- FAO. 2005. Evaluación de los Recursos Forestales Mundiales 2005. Roma, Italia. 169 p.
- Fernández, Q. M. P. 2005. Estado del arte en modelación funcional-estructural de plantas. *Bosque* 26(2): 71-79.
- Figueroa, R. B., y S. Moreno G. 1993. Estructura y sucesión en poblaciones de *Abies religiosa* (Kunt.) Schlecht. et Cham. y *Abies religiosa* var. *emarginata* Loock. et

- Martínez ex Martínez, de la sierra de Manantlán. Jalisco. *Agrociencia Serie Recursos Naturales Renovables* 3: 49-63.
- Franklin J. F., T. A. Spies., R. Van Pelt., A. B. Carey., D. A. Thornburghd., D. R. Berg., D. B. Lindenmayer., M. E. Harmon., W. S. Keeton., D. C. Shaw., K. Bible., y J. Chen. 2002. Disturbances and structural development of natural forest ecosystems with silvicultural implications, using Douglas-fir forests as an example. *Forest Ecology and Management* 155: 399-423.
- Frazer, G. W., C. D. Canham, y K. P. Lertzman. 1999. Gap Light Analyzer (GLA), Version 2.0: Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs, users manual and program documentation. Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia, and the Institute of Ecosystem Studies, Millbrook, New York. 36 p.
- Gadow, K. V., P. Real., y J.G. Álvarez G. 2007. Modelización del Crecimiento y la evolución de bosques. *IUFRO World* 242 p.
- García, A. A. 2008. Vegetación y flora de un bosque relictual de *Picea chihuahuana* Martínez del norte de México. *Polibotánica* 25: 45-68.
- Givnish, T. 1988. Adaptation to sun and shade: a whole-plant perspective. *Aust. J. Plant Physiol.* 15: 63–92.
- Granados, S. D., G. F. López R., y M. A. Hernández G. 2007. Ecología y silvicultura en bosques templados. *Revista Chapingo. Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* 13(1): 67-83.
- Gravel, D., C. D. Canham, M. Beaudet y C. Messier. 2010. Shade tolerance, canopy gaps and mechanisms of coexistence of forest trees. *Oikos* 119: 475–484.

- Guerra de la C., V., J. C. López D., J. López U., C. Bautista S., y L. Hernández G. 2012. Estructura silvícola de poblaciones de *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco en Tlaxcala y Puebla. 2012. Revista Mexicana de Ciencias Forestales 3(13): 73-88.
- Guerra de la C. V., F. Carrillo A. y M. Acosta M. 2008. El aprovechamiento de los Recursos Maderables. In: Guerra de la C. V. y Mallen, R. C. (Comps.). Tlaxcala sus Recursos Forestales: Conservación, Aprovechamiento y Bases para su Manejo Sustentable. Libro Técnico No. 4. CENID-COMEF. Pp. 30-43.
- Guerra de la C. V., F. Carrillo A., M. Acosta M., F. Islas G., E. Flores A., C. Mallen R., y E. Buendía R. 2007. El Manejo forestal en el estado de Tlaxcala. Folleto Técnico NO. 25. INFAP-CIR-CENTRO. 68 p.
- Hutcheson, K. 1970. A test for comparing diversities base on the Shannon formula. Theor. Biol. 29:151-154.
- Instituto Nacional de Estadísticas y Geografía (INEGI). 1999. Estadísticas del medio ambiente México. México. 50 p.
- Instituto Nacional de Estadísticas y Geografía (INEGI) 2010. Anuario de estadísticas por entidad federativa 2010. Instituto Nacional de Estadísticas y Geografía. México. 594 p.
- Instituto Nacional de Estadísticas y Geografía (INEGI) 2011. Anuario de estadísticas por entidad federativa. Instituto Nacional de Estadísticas y Geografía. México. 644 p.
- Jardel, P. E., y L. R. Sánchez-Velásquez. 1989. La sucesión forestal: fundamento ecológico de la silvicultura. Ciencia y Desarrollo 14(84): 33-43.
- Jordano, P., F. Pulido J. Arroyo J. L. García-Castaño y P. García-Fayos. 2004. Procesos de limitación demográfica. In: Valladares, F. (Ed.) Ecología del bosque

- mediterráneo en un mundo cambiante. Ministerio de Medio Ambiente, EGRAF, S. A., Madrid. pp. 229-248.
- Kikuzawa, K. 2003. Phenological and morphological adaptations to the light environment in two woody and two herbaceous plant species. *Functional Ecology* 17(1): 29-38.
- Kimmins, J. P. 2004. *Forest Ecology: A Foundation for Sustainable Management and Environmental Ethics in Forestry*. Prentice Hall. New Jersey, USA. 611 p.
- Kitajima, K. 1994. Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. *Oecologia* 98: 419–428.
- Krebs, C. J. 1989. *Ecological methodology*. Harper Collins Publ. 654 p.
- Kunstler, G., T. Curt., M. Bouchaud y J. Lepart. 2005. Growth, mortality, and morphological response of European beech and downy oak along a light gradient in sub-Mediterranean forest. *Can. J. For. Res.* 35: 1657–1668.
- Lamprecht, H. 1990. *Silvicultura en los Trópicos*. Eschborn, Alemania, GTZ. 365 p.
- Lara, G. R., L. Sánchez V., y J. Corral A. 2009. Regeneración de *Abies religiosa* en claros del dosel versus sotobosque, parque nacional Cofre de Perote, México. *Agrociencia* 43: 739-747.
- Loomis, R. S. y W. A. Williams. 1969. *Productivity and the morphology of crop stands: Patterns with leaves*. Agronomy & horticulture-Faculty Publications. Madison, Wisconsin, USA. 187 p.

- López, Z. G. A., y J. J. Mateo S. 2000. Catálogo de árboles y arbustos. Primera parte coniferales. Editorial Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. Centro de Investigaciones Forestales. 121 p.
- López, D. J. C. 2008. Estructura Silvícola y Dinámica de bosques de *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco en el estado de Tlaxcala. Tesis de Maestría en Ciencias Ambientales. Universidad Autónoma de Tlaxcala. Tlaxcala. México. 93 p.
- Lusk, C. H. 2002. Leaf area accumulation helps juvenile evergreen trees tolerate shade in a temperate rainforest. *Oecologia* 132: 188–196.
- Madrigal, S. X. 1967. Contribución al conocimiento de la ecología de los bosques de oyamel (*Abies religiosa* (H.B.K.) Schl. et Cham.) en el Valle de México. Boletín Técnico No. 18. INIF. México, D. F. 94 p.
- Magurran, A. E. 1988. Ecological diversity and its measurement. Princeton University Press, New Jersey, 179 p.
- Manzanilla, H. 1974. Investigación Epidométrica y Silvicultura de Bosques Mexicanos de *Abies religiosa*. SAG, México. 345 p.
- Martínez, R. M. 1994. Regeneración natural y diversidad de especies arbóreas en selvas húmedas. Boletín de la Sociedad Botánica de México. 54:179-224.
- Martínez, S., J. Meave A., y F. Bongers. 2008. Variación arquitectural de árboles juveniles en relación con la luz en tres especies tolerantes a la sombra en una selva húmeda mexicana. *Revista Chilena de Historia Natural* 81: 361-371.
- Messier, C., R. Doucet, J. C. Ruel, Y. Claveau, C. Kelly y J. M. Lechowicz. 1999. Functional ecology of advance regeneration in relation to light in boreal forests. *Can. J. For. Res* 29: 812–823.

- Morisita, M. 1959. Measuring of interspecific association and similarity between communities. Memories Faculty of Science, Kyushu University. Series E Biology 3: 65-80.
- Moreno, C. E. 2000. Diversidad de quirópteros en un paisaje del centro de Veracruz, México. Tesis de Doctorado. Instituto de Ecología, A. C. Xalapa, Ver. México. 150 p.
- Narave, F. H. y K. Taylor. 1997. Pinaceae. Flora de Veracruz. Instituto de Ecología. A. C- Xalapa, Veracruz, México. Fascículo 98. 53 p.
- Narave, F. H. 1985. La vegetación del Cofre de Perote, Veracruz, México. Biótica 10(1): 35-64 p.
- Naumburg, E. S., D. S. Ellsworth, R. W. Pearcy y W. Robert. 2001. Crown carbon gain and elevated CO² responses of understory saplings with differing allometry and architecture. Functional Ecology 15(2): 263-273.
- Nava, L. M. 2003. Los bosques de la cuenca alta del río Magdalena. D. F México. Un estudio de vegetación y fitodiversidad. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. 65 p.
- Neter J., M. Kutner, C. J. Nachtsheim y W. Wasserman. 1996. Applied linear statistical models. 4 Ed . IRWIN. Chicago. 1408 p.
- Nieto de Pascual P. C., M. A. Musálem, S. y J. C. Boyás D. 2003. Efecto de la vegetación asociada al sotobosque sobre el crecimiento y desarrollo inicial de *Abies religiosa* (HBK.) Schltld. et Cham. Revista Ciencia Forestal en México 28(94): 1-21.

- Olusegun, O. O., J. E. Ash, M. S. Hopkins y A. W. Graham. 1994. Influence of seed size and seedling ecological attributes on shade-tolerance of rain-forest tree species in Northern Queensland. *Journal of Ecology* 82(1): 149-162.
- Oliver, C.D. y B.C. Larson. 1996. *Forest Stand Dynamics*. John Wiley & Sons. New York, USA. 520 p.
- Pearcy, R. W., F. Valladares, S. J. Wright y E. Lasso de Paulis. 2004. A functional analysis of the crown architecture of tropical forest *Psychotria* species: do species vary in light capture efficiency and consequently in carbon gain and growth. *Oecología* 139: 163–177.
- Pham, A. T., D. Grandpré D., y S. Gauthier. 2004. Gap dynamics and replacement patterns in gaps of the northeastern boreal forest of Quebec. *Can. J. For. Res.* 34: 353-364.
- Poorter, L. y E. J. M. Arets. 2003. Light environment and tree strategies in a Bolivian tropical moist forest: an evaluation of the light partitioning hypothesis. *Plant Ecology*. 166: 295-306.
- Prodan, M., R. Peters., F. Cox., P. Real. 1997. "Mensura forestal". Serie de Investigación y educación en desarrollo sostenible. Ed. IICA, 586 p.
- Ray, P. M. 1979. *La Planta Viviente*. Continental. Serie Biología Moderna. México. 17 p.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Ed. Limusa. México, D.F. 432 p.
- Rzedowski, J. 2006. *Vegetación de México*. 1ra. Edición digital, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México. 400 p.
- Samper, C. y I. Vallejo M. 2007. Estructura y dinámica de poblaciones de plantas en un bosque andino. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* 31(118): 57-68.

- Sánchez, G. A., L. López-Mata y D. Granados-Sánchez. 2005. Semejanza florística entre los bosques de *Abies religiosa* (H.B.K) Cham. et Schltdl. de la faja Volcánica Transmexicana. Investigaciones Geográficas, Boletín del Instituto de Geografía- UNAM. 56: 62-76.
- Sánchez, G. A. 2004. Análisis sinecológico, florístico y biogeográfico de la vegetación del norte de la Sierra Nevada. Tesis de Doctorado en Ciencias (Botánica), Colegio de Postgraduados, Montecillo, Texcoco, Estado de México. 54 p.
- Sánchez, G. A. y L. López M. 2003. "Clasificación y ordenación de la vegetación del norte de la Sierra Nevada, a lo largo de un gradiente altitudinal". Anales del Instituto de Biología Serie Botánica 74: 47-71.
- Sánchez, V. L. R., M. R. Pineda L., y A. Hernández M. 1991. Distribución y estructura de la población de *Abies religiosa* (H.B. K.) Schl. et Cham., en el Cofre de Perote, estado de Veracruz, México. Acta Botánica Mexicana 16: 45-55.
- Sanguinetti, J. y T. Kitzberger. 2009. Efectos de la producción de semillas y la heterogeneidad vegetal sobre la supervivencia de semillas y el patrón espacio-temporal de establecimiento de plántulas en *Araucaria araucana*. Revista Chilena de Historia Natural 82: 319-335.
- Sang, W., S. Chen y L. Guangqi. 2008. Dynamics of leaf area index and canopy openness of three forest types in a warm temperate zone. Front. For. China 3(4): 416–421.
- Smith, D. M., B. C. Larson., M. J. Kelty y P. M. S. Ashton. 1996. The Practice of Silviculture: Applied Forest Ecology. 9a. Ed. John Wiley & Sons, Nueva York, EUA. 537 p.

- Spies, A. T. 1998. Forest structure: a key to the ecosystem. *Northwest Sci.* 72(2): 34-39.
- Spies, A. T. y F. J. Franklin. 1996. The diversity and maintenance of old-growth forests. In Szaro, R. D. y D. W. Johnston (eds.). *Biodiversity in Managed Landscapes: Theory and Practice*. Oxford University Press. New York. pp. 296-313.
- Spurr, S. y B. Barnes. 1980. *Forest Ecology*. 3ra ed. John Wiley & Sons, New York. 774 p.
- Szymura, H. T. 2005. Silver fir sapling bank in seminatural stand: Individual architecture and vitality. *Forest Ecology and Management* 212:101–108.
- Tainaka K., Y. Itoh, J. Yoshimura y T. Asami. 2006. A geographical model of high species diversity. *Popul Ecol* 48: 113-119.
- Turner, M. G. y R. H. Gardner. 1991. *Quantitative Methods in Landscape Ecology*. Springer-Verlag, New York, NY, USA. 442 p.
- Valladares, F., I. Aranda y D. Sánchez G. 2004. La luz como factor ecológico y evolutivo para las plantas y su interacción con el agua. In: Valladares, F. 2004. *Ecología del Bosque Mediterráneo en un Mundo Cambiante*. Ministerio de Medio Ambiente, EGRAF, S. A., Madrid. pp. 335-369.
- Valladares, F., y B. Guzmán-Asenjo. 2006. Canopy structure and spatial heterogeneity of light in two understory layers of an abandoned Holm oak forest. *Plant Ecology Ann. For. Sci.* 63(7): 749–761
- Valladares, F., y D. Brittes. 2004. Leaf phyllotaxis: does it really affect light capture?. *Plant Ecology* 174: 11-17.
- Villers, R. L., L. García del V. y J. López B. 1998. Evaluación de los bosques templados en México: una aplicación del parque nacional Nevado de Toluca. *Investigaciones Geográficas Boletín* 36: 7-19.

- Villar, R. y J. Merino. 2001. Comparison of leaf construction costs in woody species with differing leaf life-spans in contrasting ecosystems. *New Phytologist* 151: 213-226.
- Wadsworth, F. H. 2000. Producción forestal para América tropical. Manual de agricultura 710-S. Departamento de Agricultura de los Estados Unidos. Washington DC. 710 p.
- Walters, M. y P. Reich. 1996. Are shade tolerance, survival, and growth linked? Low light and nitrogen effects on hardwood seedlings. *Ecology* 77: 841-853.
- Williams, H., C. Messier y D. D. Kneeshaw. 1999. Effects of light availability and sapling size on the growth and crown morphology of understory Douglas-fir and lodgepole pine. *Can. J. For. Res.* 29: 222–231.
- Wright, S. J., H. C. Muller-Landau, R. Condit y S. P. Hubbell. 2003. Gap-dependent recruitment, realized vital rates, and size distributions of tropical trees. *Ecology* 84: 3174-3185.
- Whitmore, T. C: 1989. Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology* 70: 536-538.
- Wolda, H. 1981. Similarity indices, sample size and diversity. *Oecología* 50: 296-302.
- Xi P. C., U. Kiyoshi., H. Tsuyoshi y S. Peng-yue. 2011. Height growth, diameter-height relationships and branching architecture of *Pinus massoniana* and *Cunninghamia lanceolata* in early regeneration stages in Anhui Province, Eastern China: effects of light intensity and regeneration mode. *For. Stud. China* 13(1): 1- 12
- Xian, J., T. Hu., Y. Zhang y K. Wang. 2008. Effects of forest canopy gap on biomass of *Abies faxoniana* seedlings and its allocation in subalpine coniferous forests of Western Sichuan. *Front. For. China* 3(3): 271–278.