



COLEGIO DE POSTGRADUADOS

INSTITUCIÓN DE ENSEÑANZA E INVESTIGACIÓN EN CIENCIAS AGRÍCOLAS

CAMPUS MONTECILLO

POSTGRADO EN CIENCIAS FORESTALES

ESTIMACIÓN DE LA DISPONIBILIDAD DE LUZ BAJO EL DOSEL DE RODALES DE *Abies religiosa* (Kunth) Schlechtendahl *et* Chamisso

PEDRO ANTONIO PLATEROS GASTÉLUM

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

MAESTRO EN CIENCIAS

MONTECILLO, TEXCOCO, EDO. DE MÉXICO


2018

CARTA DE CONSENTIMIENTO DE USO DE LOS DERECHOS DE AUTOR Y DE LAS REGALIAS COMERCIALES DE PRODUCTOS DE INVESTIGACION

En adición al beneficio ético, moral y académico que he obtenido durante mis estudios en el Colegio de Postgraduados, el que suscribe Pedro Antonio Plateros Gastelum, Alumno (a) de esta Institución, estoy de acuerdo en ser partícipe de las regalías económicas y/o académicas, de procedencia nacional e internacional, que se deriven del trabajo de investigación que realicé en esta institución, bajo la dirección del Profesor Dr. Valentín José Reyes Hernández, por lo que otorgo los derechos de autor de mi tesis Estimación de la disponibilidad de luz bajo el dosel de rodales de Abies religiosa (Kunth) Schlechtendahl et Chamisso y de los productos de dicha investigación al Colegio de Postgraduados. Las patentes y secretos industriales que se puedan derivar serán registrados a nombre el colegio de Postgraduados y las regalías económicas que se deriven serán distribuidas entre la Institución, El Consejero o Director de Tesis y el que suscribe, de acuerdo a las negociaciones entre las tres partes, por ello me comprometo a no realizar ninguna acción que dañe el proceso de explotación comercial de dichos productos a favor de esta Institución.

Montecillo, Mpio. de Texcoco, Edo. de México, a 12 de Febrero de 2018


Firma del
Alumno (a)


Dr. Valentín José Reyes Hernández
Vo. Bo. del Consejero o Director de Tesis

La presente tesis titulada: **Estimación de la disponibilidad de luz bajo el dosel de rodales de *Abies religiosa* (Kunth) Schlechtendahl et Chamisso**, realizada por el alumno Pedro Antonio Plateros Gastelum bajo la dirección del Consejo Particular indicado, ha sido aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

MAESTRO EN CIENCIAS
CIENCIAS FORESTALES

CONSEJO PARTICULAR

CONSEJERO

Dr. Valentín José Reyes Hernández

ASESOR

Dr. Alejandro Velázquez Martínez

ASESORA

Dra. Patricia Hernández de la Rosa

ASESORA

Dra. Gisela Virginia Campos Ángeles

Montecillo, Texcoco, Estado de México, febrero de 2018

ESTIMACIÓN DE LA DISPONIBILIDAD DE LUZ BAJO EL DOSEL DE RODALES DE *Abies religiosa* (Kunth) Schlechtendahl et Chamisso

Pedro Antonio Plateros Gastélum, MC.

Colegio de Postgraduados, 2018

RESUMEN

La luz bajo el dosel es un recurso crítico para las plantas del sotobosque, ya que su disponibilidad y heterogeneidad desempeñan un papel importante en la regeneración y *supervivencia* de muchas especies. A fin de caracterizar en rodales de *Abies religiosa* el ambiente lumínico, la estructura del dosel y su relación con la diversidad presente a nivel del sotobosque, se establecieron unidades de muestreo en las cuales se colectó información para definir atributos de estructura del rodal, y estimar riqueza y diversidad. También, se estimaron parámetros de estructura del dosel, porcentajes de radiación solar directa y difusa transmitida, así como duración y frecuencia de haces de luz, a partir del análisis de fotografías hemisféricas digitales, por medio del paquete de computo Gap Light Analyzer© (GLA). La relación entre las variables de estudio se determinó mediante el coeficiente de correlación de Pearson y regresión lineal simple. Los resultados mostraron la posibilidad de emplear algunos parámetros de la estructura del rodal para estimar la duración de eventos lumínicos, así como el índice de transmisión de luz a través del dosel (GLI); mientras que la riqueza y diversidad a nivel del sotobosque se relacionaron positivamente con la fracción de apertura del dosel, la duración acumulada diaria de luz, la duración promedio de un evento lumínico y el GLI; además, la relación entre los citados parámetros con el índice de área foliar fue en sentido negativo.

Palabras clave: *oyamel, sotobosque, diversidad vegetal, fotografías hemisféricas, haces de luz, apertura del dosel, índice de área foliar.*

**UNDERSTORY LIGHT AVAILABILITY IN STANDS OF *Abies religiosa*
(Kunth) Schlechtendahl. et Chamisso.**

Pedro Antonio Plateros Gastélum, MC.

Colegio de Postgraduados, 2018

ABSTRACT

The light below canopy is a critical resource for understory plants, since its availability and heterogeneity play an important role for regeneration and survival of many plant species in temperate forests. In order to characterize the understory light environment in stands of *Abies religiosa*, canopy structure and its relationships with understory plant diversity, I established sampling units where information to estimate stand structure attributes, as well as vegetation richness and diversity, was collected. Hemispherical photographs, taken in the same sampling units, were used to obtain canopy structure parameters, namely percentages of direct and diffuse transmitted solar radiation, as well as duration and frequency of light beams, The Gap Light Analyzer©(GLA) software was used to analyze the hemispherical photos. Relationships among the study variables were determined with Pearson's correlation coefficient and simple linear regression. The results showed the possibility of using some stand structure parameters to estimate the duration of luminous events, as well as the rate of light transmission through the canopy (Gap Light Index-GLI). Understory richness and diversity were positively related to canopy gap fraction, cumulative daily duration of light, average duration of a luminous event and GLI, whereas for leaf area index the relationship was negative.

Keywords: *fir, understory, plant diversity, hemispheric photographs, sunflecks, canopy gap fraction, leaf area index, gap light index.*

AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por el apoyo recibido para realizar mis estudios de postgrado mediante la beca número 582934.

Al Colegio de Postgraduados, por haberme permitido realizar mis estudios de maestría, en especial Postgrado en Ciencias Forestales.

Al Dr. Valentín José Reyes Hernández por fungir como mi consejero, por su amistad, tiempo, apoyo, disponibilidad, aportaciones y paciencia, agradezco también la libertad y confianza depositadas en mí.

A la Dra. Patricia Hernández de la Rosa, por su apoyo, disponibilidad, sugerencias y tiempo dedicado a la revisión de este documento.

Al Dr. Alejandro Velázquez Martínez, por su confianza y apoyo durante mis estudios de postgrado, así como para la realización de éste trabajo.

A la Dra. Gisela Virginia Campos Ángeles, por brindarme su amistad, apoyo y confianza en todo momento para concluir mis estudios de postgrado.

Al Ing. León Jorge Castaños Martínez e Ing. Salvador Castro Zavala, por el invaluable apoyo recibido para llevar a cabo esta investigación en la Reserva Forestal Multifuncional “El Manantial” S.C., así como a todo su personal de campo.

Al Biol. Andrés Gelacio Miranda Moreno, del Herbario CHAP de la Universidad Autónoma Chapingo, por su apoyo en campo y durante la identificación del material botánico colectado.

A mis compañeros y profesores durante mi estancia en el Colegio de Postgraduados, por su amistad, anécdotas y enseñanzas.

DEDICATORIA

Con admiración y respeto a mis padres Evangelina (†) y Antonio, por su amor y comprensión en todo momento, por una vida de sacrificios y esfuerzos, enseñanzas y palabras de aliento, por su respaldo y confianza siempre.

A Karla por compartir su vida con la mía, su amor, paciencia, comprensión y apoyo incondicional; a nuestra alegría, amor, esperanzas, desvelos y preocupaciones Tony quien cada día con una sonrisa, me recuerda qué es lo verdaderamente importante en la vida... estaré siempre en deuda por este tiempo ausente.

Sinceramente Pedro Antonio.

CONTENIDO

RESUMEN	iv
ABSTRACT	v
LISTADO DE FIGURAS	x
LISTADO DE CUADROS	xii
SÍMBOLOS Y ABREVIATURAS	xiii
INTRODUCCIÓN GENERAL	1
HIPÓTESIS Y OBJETIVOS	9
CAPÍTULO 1. DISPONIBILIDAD DE LUZ BAJO EL DOSEL DE RODALES DE <i>Abies religiosa</i> (Kunth) Schlechtendahl et Chamisso	11
RESUMEN	11
ABSTRACT	12
1.1 INTRODUCCIÓN	13
1.2 MATERIALES Y MÉTODOS	16
1.2.1 <i>Área de estudio</i>	16
1.2.2 <i>Sitios de muestreo y registro de información</i>	19
1.2.3 <i>Equipo fotográfico y ajustes de exposición</i>	20
1.2.4 <i>Procesamiento y análisis digital de imágenes</i>	21
1.2.5 <i>Análisis estadístico</i>	27
1.3 RESULTADOS Y DISCUSIÓN	27
1.3.1 <i>Parámetros de estructura del rodal</i>	27
1.3.2 <i>Fracción de apertura del dosel e Índice de transmisión de luz</i>	33
1.3.3 <i>Índice de área foliar</i>	37
1.3.4 <i>Duración acumulada media diaria de haces de luz</i>	39
1.3.5 <i>Duración promedio de haces de luz</i>	42
1.3.6 <i>Frecuencia de haces de luz</i>	45
1.4 CONCLUSIONES	51
LITERATURA CITADA	53
CAPÍTULO 2. DIVERSIDAD VEGETAL A NIVEL DEL SOTOBOSQUE EN RODALES DE <i>Abies religiosa</i> (Kunth) Schlechtendahl et Chamisso EN AQUIXTLA, PUEBLA, MÉXICO	64

RESUMEN	64
ABSTRACT	65
2.1 INTRODUCCIÓN	66
2.2 MATERIALES Y MÉTODOS	73
2.2.1 <i>Área de estudio</i>	73
2.2.2 <i>Sitios de muestreo</i>	74
2.2.3 <i>Estimación de la estructura del dosel y régimen de luz</i>	75
2.2.4 <i>Estimación de la biodiversidad en el sotobosque</i>	76
2.2.5 <i>Análisis estadístico</i>	79
2.3 RESULTADOS Y DISCUSIÓN	80
2.3.1 <i>Riqueza y diversidad del sotobosque</i>	80
2.3.2 <i>Relación entre diversidad y estructura del rodal</i>	87
2.3.3 <i>Relación entre diversidad y estructura del dosel</i>	88
2.3.4 <i>Relación entre diversidad y transmisión de radiación solar</i>	91
2.3.5 <i>Relación entre diversidad y régimen de luz</i>	92
2.4 CONCLUSIONES	98
LITERATURA CITADA	99
CONCLUSIONES GENERALES	107
APÉNDICE 1	108
APÉNDICE 2	112

LISTADO DE FIGURAS

Figura 1.2.1 Ubicación del Conjunto Predial Reserva Forestal "El Manantial", Aquixtla, Puebla.	18
Figura 1.3.1 Relación entre el diámetro cuadrático (dg) con: a) fracción de apertura del dosel (FAD); b) duración acumulada de radiación (DAS); c) radiación directa transmitida (TransDir); y d) índice de transmisión de luz (GLI).	29
Figura 1.3.2 Relación entre la densidad del rodal (<i>N</i>) con: a) duración acumulada promedio de radiación (DAS) y b) duración promedio de un haz de luz (DPS).	31
Figura 1.3.3 Variación en a) Fracción de apertura del dosel y b) Índice de transmisión de luz (GLI), por unidad de muestreo (UM), la línea azul indica el valor promedio.	34
Figura 1.3.4 Relación entre el índice de transmisión de luz y la fracción de apertura del dosel. La línea punteada indica la relación 1:1, y la línea continua en color rojo corresponde a la ecuación de regresión lineal $GLI = 106.5676 \times FAD + 0.1274$ ($n=80$; $R^2 = 0.90$)	35
Figura 1.3.5 Variación en el índice de área foliar (IAF) por unidad de muestreo (UM), la línea azul indica el valor promedio general. ...	37
Figura 1.3.6 Relación entre el índice de área foliar (IAF) con a) radiación difusa transmitida a través del dosel (TransDif); b) radiación directa transmitida (TransDir); c) fracción de apertura del dosel (FAD); y d) índice de transmisión de luz GLI (%).	39
Figura 1.3.7 Variación en la duración acumulada media de haces de luz en minutos por día (DAS) por unidad de muestreo (UM), la línea azul indica el valor promedio general.	40
Figura 1.3.8 Relación entre la duración promedio acumulada de haces de luz por día en minutos (DAS) con: a) fracción de apertura del dosel (FAD); b) índice de transmisión de luz en porcentaje (GLI); c) radiación directa transmitida a través del dosel (TransDir); y d) índice de área foliar (IAF m^2m^{-2}).	41
Figura 1.3.9 Variación en la duración promedio de haces de luz en minutos (DPS) por unidad de muestreo (UM). La línea azul indica el valor promedio general.	43
Figura 1.3.10 Relación existente entre la duración promedio de haces de luz (DPS) con: a) fracción de apertura del dosel (FAD); b) índice de transmisión de luz (GLI); c) radiación directa transmitida a través del dosel (TransDir); y d) índice de área foliar (IAF, m^2m^{-2}).	44

Figura 1.3.11 Relación entre la fracción de haces de luz (SF) con respecto al total de radiación directa presente bajo el dosel con: a) fracción de apertura del dosel (FAD), b) índice de transmisión de luz (GLI), c) radiación directa transmitida a través del dosel (TransDir), d) radiación difusa transmitida a través del dosel (TransDif) y e) índice de área foliar.....	50
Figura 2.3.1 Distribución de especies por familias bajo el dosel de <i>Abies religiosa</i>	83
Figura 2.3.2 Relación entre el diámetro cuadrático (Dg) y el índice de diversidad de Shannon-Weiner (H') en bosques de <i>Abies religiosa</i>	87
Figura 2.3.3 Relación entre el índice de diversidad de Shannon-Wiener (H') con la fracción de apertura del dosel (FAD) y el índice de área foliar (IAF).	90
Figura 2.3.4 Relación entre medidas de diversidad: riqueza de especies (S), índice de diversidad de Shannon-Wiener (H) e índice de diversidad de Simpson (D_{SI}) con los parámetros de transmisión de luz: radiación directa transmitida a través del dosel (TransDir), radiación difusa transmitida (TransDif) e índice de transmisión de luz (GLI).	93
Figura 2.3.5 Relación entre la riqueza de especies (S), índice de diversidad de Shannon-Wiener (H) y Simpson (D_{SI}) con el parámetro de duración acumulada de luz (DAS), bajo el dosel de <i>Abies religiosa</i>	95

LISTADO DE CUADROS

Cuadro 1.2.1 Clases de radiación solar en función de su duración e intensidad. La intensidad de cada tipo de exposición esta expresada en porcentaje de luz solar total.	25
Cuadro 1.3.1 Valores promedio por unidad muestral de los parámetros de estructura del rodal, estructura del dosel, transmisión de luz a través del dosel y régimen de luz en rodales de <i>Abies religiosa</i>	32
Cuadro 1.3.2 Coeficientes de correlación de Pearson entre características estructurales e indicadores de duración de luz bajo el dosel, en bosques de <i>Abies religiosa</i>	33
Cuadro 1.3.3 Distribución de la frecuencia relativa de clases de duración de radiación solar directa: haces de luz “sunflecks” (SF), parches de luz “sunpatch”, claros de luz “sungaps” y claros “clearing”; por unidad de muestreo bajo el dosel de <i>Abies religiosa</i>	47
Cuadro 1.3.4 Coeficientes de correlación de Pearson para diversos indicadores de distribución de luz bajo el dosel de <i>Abies religiosa</i> en Aquixtla, Puebla.	49
Cuadro 2.3.1 Taxones registrados en las sub-unidades de muestreo.	81
Cuadro 2.3.2 Localización geográfica de unidades muestrales y valores de las medidas de diversidad para el sotobosque de rodales de <i>Abies religiosa</i> en Aquixtla, Puebla.	86

SÍMBOLOS Y ABREVIATURAS

m	Metro
min	Minutos
mm	Milímetros
m ² .ha ⁻¹	Metros cuadrados por hectárea
m ² .m ⁻²	Metros cuadrados por metros cuadrados
min.día ⁻¹	Minutos por día
Mols m ² m ⁻¹	Moles por metro cuadrado por día
W.m ⁻²	Vatio por metro cuadrado
nm	Nanometro
μm	Micrómetro
Ind.ha ⁻¹	Individuos por hectárea
lm	Función de regresión lineal simple en R
β ₁	Intercepto de la variable dependiente
β ₂	Pendiente teórica de la línea
X	Variable independiente
u	Error residual
R ²	Coefficiente de determinación
r	Coefficiente de correlación Pearson
f	Relación focal
<i>P difusa</i>	Radiación difusa incidente sobre el dosel
<i>P directa</i>	Radiación directa incidente sobre el dosel
K	Radiación entrante o incidente arriba y bajo el dosel
k	Coefficiente de extinción
f	Espesor del dosel
<i>T difusa</i>	Radiación difusa transmitida a través del dosel
<i>T directa</i>	Radiación directa transmitida a través del dosel
d _g	Diámetro medio cuadrático
H _m	Altura media
Sc	Constante solar
Kt	Índice de nubosidad
G	Área basal
N	Densidad
S	Riqueza de especies
H'	Índice de Shannon-Wiener
D _{SI}	Índice de diversidad de Simpson

FH	Fotografía hemisférica
<i>ppp</i>	Puntos por pulgada
píxeles	Elementos de imagen
ISO	Sensibilidad del sensor a la luz ambiental
JPEG	Formato de imagen comprimida de alta resolución
RAW	Formato de imagen sin procesar
HD	Alta definición
GLA	Software Gap Light Analyzer
RFA/PAR	Radiación fotosintéticamente activa/Photosynthetically active radiation
UOC	Universal Overcast Sky
FAD	Fracción de apertura del dosel
GLI	Índice de transmisión de luz a través del dosel
IAF/LAI	Índice de área foliar/Leaf Area Index
TransDir	Parámetro de radiación directa transmitida a través del dosel
TransDif	Parámetro de radiación difusa transmitida a través del dosel
DAS	Duración media acumulada de luz
DPS	Duración promedio de un haz de luz
NSD	Número de " <i>sunflecks</i> " por día
<i>sunflecks</i>	Haces de luz
SF	Proporción de haces de luz
SP	Proporción de parches de luz
SG	Proporción de claros de luz
CL	Proporción de claros
C.V.	Coefficiente de variación
<i>i.e.</i>	<i>id es</i>
<i>i.g.</i>	<i>exempli gratia</i>
CSTC	Coefficiente de transmisión bajo cielo claro
ENAIPROS	Estrategia Nacional de Manejo Forestal Sustentable para el Incremento de la Producción y Productividad 2013-2018

INTRODUCCIÓN GENERAL

En la actualidad, uno de los principales desafíos en ecología forestal y conservación es comprender y describir los patrones que regulan, o bien, dan lugar a la presencia de diversas especies a diferentes escalas en los ecosistemas (Sutherland *et al.*, 2013). En este sentido, la composición y estructura del hábitat son importantes para tratar de explicar con cierto grado de certidumbre, la diversidad de especies de un ecosistema (N. V. L. Brokaw, 1987); es aquí donde la teoría del nicho surge como una propuesta para explicar las relaciones existentes entre la estructura del hábitat y la diversidad de especies, de tal forma que la biodiversidad pueda ser explicada a partir del incremento en la heterogeneidad tanto de la vegetación, como del microambiente dentro de ésta (Hutchinson, 1957; Reich *et al.*, 2012).

Un componente importante en los ecosistemas forestales lo constituye el sotobosque, el cual se define como la capa de vegetación que se encuentra creciendo bajo un dosel, que incluye aquellas especies herbáceas, arbustivas y arbóreas que eventualmente se integrarán como parte del dosel (Helms, 1998).

El sotobosque, juega un papel importante en la composición y estructura de los ecosistemas forestales (Hansen *et al.*, 1991), ya que interviene de manera importante en el flujo de energía, en la dinámica del carbono, ciclo

de nutrientes (Gilliam, 2007; Kimmins, 2004), y por ende en la composición y estructura del dosel (Ampoorter *et al.*, 2014; Gilliam, 2007; Légaré *et al.*, 2002). Lo anterior, a pesar de su relativamente escasa contribución a la biomasa forestal total (Bartels y Chen, 2010; McIntosh *et al.*, 2016), además de ser hábitat de diversas especies de insectos y mamíferos, y dar origen a una gran cantidad de productos forestales no maderables (Gilliam, 2007).

Si bien la contribución del sotobosque a la biomasa total superficial en ecosistemas forestales, es inferior a 1 % (Elliott *et al.*, 2015; Gilliam, 2007), contribuye con aproximadamente 20% de la hojarasca presente sobre el suelo forestal (Muller, 2003), desempeña un rol importante en los ciclos biogeoquímicos de elementos esenciales (*e.g.* nitrógeno, fósforo, potasio y magnesio), para los cuales el follaje de las herbáceas presenta, por lo general, concentraciones relativamente altas, en comparación con el follaje de especies arbóreas (Elliott *et al.*, 2015); además de una elevada tasa de descomposición de la hojarasca proveniente de especies herbáceas, lo cual facilita el reciclaje de elementos dentro de los ecosistemas forestales (Peet *et al.*, 2014). De igual forma la participación de la capa herbácea dentro del flujo de energía de los bosques, es significativa, aportando cerca de 4% de la productividad primaria neta (PPN) de los bosques en el hemisferio norte, en comparación a la cantidad de biomasa presente en el dosel y su PPN (Gilliam, 2007; Muller, 2003); esto

considerando que la PPN es una medida de la tasa neta de conversión de la radiación solar en biomasa (Gilliam, 2007). El impacto del sotobosque tanto en el flujo de energía como en los ciclos biogeoquímicos, se da a partir de un atributo común a la mayor parte de las especies herbáceas que es producir en un corto período de tiempo, una gran cantidad de biomasa a manera de follaje (Gilliam, 2007; Peet *et al.*, 2014).

Además, el sotobosque contiene prácticamente la mayor proporción de la diversidad biológica existente en los ecosistemas forestales, particularmente en los bosques templados y boreales (Ampoorter *et al.*, 2014; Barbier *et al.*, 2008; Franklin *et al.*, 2002; Macdonald y Fenniak, 2007; Mölder *et al.*, 2008). Mientras que la relación de la riqueza de especies entre el sotobosque y el dosel es de 5 a 1 para bosques caducifolios, en bosques de coníferas la relación es mayor, debido a la menor riqueza de especies presentes a nivel del dosel (Gilliam, 2014; Vockenhuber *et al.*, 2011; Zellweger *et al.*, 2016).

En los ecosistemas forestales, la diversidad de las comunidades de plantas que componen el sotobosque, se encuentra relacionada tanto con la heterogeneidad ambiental, estructural y biológica presente a nivel del dosel (*e. g.* cantidad de luz recibida, transmitida, directa, difusa, tiempo de incidencia, temperatura, humedad, arreglo espacial, densidad, altura, especies), como con características a nivel del suelo (*e. g.* disponibilidad de nutrientes, pH, humedad, profundidad) (Chávez y Macdonald, 2010a;

Légaré *et al.*, 2002), y se establece de este modo una serie de complejas relaciones entre todos estos componentes del ecosistema (Barbier *et al.*, 2008; Kern *et al.*, 2013).

A partir de estas relaciones se mantiene la funcionalidad de los ecosistemas, contribuyendo a la estabilidad y productividad de los mismos (Gustafsson *et al.*, 2012); el efecto de la presencia de biodiversidad es un factor crítico para la funcionalidad de los ecosistemas ya sea en un sentido positivo o neutro, pero nunca en sentido negativo (Ives y Carpenter, 2007; Lefcheck *et al.*, 2015)

Por otro lado, la variación tanto espacial como temporal de la disponibilidad de recursos en el sotobosque, así como las condiciones del suelo (Bartels y Chen, 2010b), son importantes para el establecimiento, desarrollo y sobrevivencia de las comunidades vegetales que lo integran. De tal forma que las diferencias en requerimientos de recursos de cada especie presente en el sotobosque, permiten la coexistencia de las mismas (Chesson, 2000; Levine y HilleRisLambers, 2009).

En este sentido, la radiación solar es uno de los principales recursos limitantes para el establecimiento de especies vegetales bajo el dosel (Chazdon, 1988; Kimmins, 2004; Smith y Berry, 2013; Tinya y Ódor, 2016), por lo que un incremento en la disponibilidad de éste recurso a dicho nivel incrementará la abundancia de algunas especies, o bien,

excluirá por competencia a otras, aumentando la riqueza (Bartels y Chen, 2010; Franklin *et al.*, 1987).

La heterogeneidad de la radiación solar, directa e indirecta, que incide en el sotobosque dependerá de la composición y estructura del dosel (Mestre *et al.*, 2017); es decir, dicha heterogeneidad está en función del arreglo espacial del dosel, ramas, altura, presencia de claros, densidad del follaje, agrupamiento de hojas y ramas características de las hojas como tamaño, orientación, traslape, movimiento; ya que esto determinará la capacidad del dosel para interceptar la radiación solar incidente, afectando la cantidad y calidad de luz que estará disponible a niveles inferiores (Denslow *et al.*, 1998).

Lo anterior es de importancia desde el punto de vista silvícola, ya que la aplicación de tratamientos silvícolas (*e.g.* aclareos, cortas de regeneración, podas) ocasionan la modificación tanto de la composición como de la estructura del dosel (Oliver y Larson, 1996), de tal manera que la intensidad de la modificación al dosel, tendrá repercusiones en la cobertura del dosel, estructura del rodal, establecimiento de la regeneración, composición y diversidad de especies (Ligot *et al.*, 2014; Promis *et al.*, 2009), esto debido a que la modificación del dosel afectará la disponibilidad de recursos bajo el dosel (*e.g.* luz, agua, nutrientes), o bien de las condiciones ambientales (*e.g.* temperatura) requeridos para el establecimiento y desarrollo de las plantas bajo el dosel (Tinya y Ódor,

2016). De tal manera que el poder describir la estructura del dosel por medio de parámetros como el índice de área foliar o el grado de apertura del dosel, así como su relación con la radiación solar presente bajo el dosel, atributos del rodal, además de la diversidad presente en el sotobosque, es importante al momento de diseñar de los tratamientos silvícolas que pretendan modificar el ambiente lumínico bajo el dosel, para inducir la regeneración de especies forestales de interés, o bien, mantener una cubierta forestal permanente evitando la competencia por los recursos del rodal (*e.g.* intensidad de corta, método de regeneración) (Hale *et al.*, 2009). Así, mediante el ajuste de la intensidad de remoción de arbolado, tamaño y forma del área intervenida, es posible controlar, parcialmente, el ambiente lumínico bajo el dosel, permitiendo ello establecer un sistema silvícola que permita alcanzar una distribución óptima de la radiación solar que permita alcanzar los objetivos del manejo forestal (Beaudet *et al.*, 2011; Messier y Puttonen, 1995).

El índice de área foliar y la apertura del dosel son dos de los principales parámetros utilizados para caracterizar la estructura del dosel (Hardy *et al.*, 2004), así como para estimar la capacidad de transmisión de radiación solar a través del mismo, a partir del modelo de Beer-Lambert-Bouguer (Canham, 1988; Chazdon y Pearcy, 1991; Forrester *et al.*, 2014; Johansson, 1996).

La radiación solar penetra el dosel por reflexión y transmisión, en el caso de luz difusa, y a través de aperturas temporales en el dosel, denominados destellos o haces de luz (*sunflecks*); además de claros permanentes (*gaps*) en el caso de la radiación solar directa (Chazdon y Pearcy, 1991).

Los haces de luz son un componente importante del ambiente lumínico bajo el dosel y se definen como un evento lumínico con una densidad de flujo de fotones (DFF) superior a $50 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (Chazdon y Pearcy, 1991); estos eventos lumínicos, que van de segundos de duración a minutos (Smith y Berry, 2013), son de importancia fundamental para las especies presentes en el sotobosque, ya que contribuyen entre 10 a 80 % de la DFF disponible para llevar a cabo la fotosíntesis bajo el dosel (Chazdon, 1988; Smith y Berry, 2013), y aportan más de la mitad de la radiación directa que llega al sotobosque (Messier y Puttonen, 1995).

Por lo anterior, el régimen de luz bajo el dosel, su distribución y duración, se encuentran íntimamente ligadas a las características de composición y estructura de los rodales, particularmente al índice de área foliar y a la apertura del dosel, los cuales son empleados para describir el comportamiento de la radiación solar a través de un dosel y para estimar el ambiente lumínico presente a nivel del sotobosque (Bugmann, 2001; Canham *et al.*, 1990; Canham, 1988; Hubbell *et al.*, 1999; Promis *et al.*, 2009).

La fotografía hemisférica ha sido utilizada como un método indirecto para estimar el ambiente lumínico bajo la copa de los árboles, la capacidad de transmisión de radiación a través del dosel, y su estructura ya sea como fracción de apertura o cobertura (Beaudet y Messier, 2002; Frazer *et al.*, 1999; Jennings *et al.*, 1999). A partir del análisis de las imágenes digitales del dosel usando paquetes de computo, es posible estimar parámetros como el índice de área foliar, apertura y el régimen lumínico (Frazer *et al.*, 1999). Sin embargo, continua siendo importante entender cómo la radiación incidente sobre el dosel penetra a través de éste (Schleppi y Paquette, 2017), ya que la simplificación de los modelos empleados en los paquetes de cómputo para estimar los parámetros de interés, tanto del dosel como del régimen de radiación solar, tiende a subestimar los valores de éstos (Fournier y Hall, 2017).

La influencia del dosel, sobre la composición y microambiente del sotobosque, en particular en el ambiente lumínico, en función del índice de área foliar y de la apertura, permite usar como variables predictoras algunas características del rodal y del régimen de radiación solar bajo el dosel, obtenidos por ejemplo a partir de fotografías hemisféricas, para atributos del sotobosque como la riqueza y la diversidad de especies (Bartemucci *et al.*, 2006; Bohlman, 2015; Brantley y Young, 2009; Kern *et al.*, 2013; Leblanc *et al.*, 2005; Tagle *et al.*, 2011).

En este trabajo, se explora la utilidad de técnicas indirectas de estimación de radiación existente bajo el dosel, para caracterizar tanto el ambiente lumínico a nivel del sotobosque como algunas características estructurales de rodales dominados por *Abies religiosa* (oyamel) en Aquixtla, Puebla en el centro de México. También, se analiza hasta qué punto dicha caracterización es útil para explicar la diversidad vegetal en dichos rodales, la cual se estima con base en el uso de diversos índices de diversidad de uso generalizado en ciencias biológicas y en particular en ciencias forestales.

En el Capítulo 1 se presentan los resultados de la caracterización mencionada, mientras que el Capítulo 2 presenta el análisis y los resultados de la estimación de diversidad en dichos bosques y su relación con las características estructurales de los rodales bajo estudio.

HIPÓTESIS Y OBJETIVOS

En el presente trabajo se plantearon las siguientes preguntas generales de investigación: (1) ¿La proporción de radiación solar transmitida a través del dosel de *Abies religiosa* depende de la estructura del dosel? y (2) ¿La radiación que incide en el sotobosque de *A. religiosa* se relaciona con valores de riqueza y diversidad de especies en el sotobosque?

Los objetivos del estudio son: (1) determinar la fracción de apertura del dosel, (2) evaluar la variabilidad de la radiación solar incidente con

respecto a la estructura del dosel, (3) relacionar indicadores de transmisión de la radiación solar directa y difusa con parámetros del dosel como el índice de área foliar y la apertura del dosel, (4) identificar la distribución de la radiación directa mediante haces de luz bajo el dosel y (5) obtener los valores de riqueza y diversidad vegetal en el sotobosque de rodales puros de *A. religiosa*.

Por lo cual, las hipótesis formuladas fueron: H₁. Parámetros de la estructura del rodal pueden ser empleados como descriptores de la estructura del dosel, así como de la disponibilidad de luz a nivel del sotobosque de *Abies religiosa*; H₂. La variación y disponibilidad de luz a nivel de rodal, se incrementa a mayor apertura del dosel; y H₃. La riqueza y diversidad del sotobosque de *Abies religiosa* se encuentra estrechamente relacionada, de manera positiva con la disponibilidad de luz bajo el dosel.

CAPÍTULO 1. DISPONIBILIDAD DE LUZ BAJO EL DOSEL DE RODALES DE *Abies religiosa* (Kunth) Schlechtendahl et Chamisso

RESUMEN

La disponibilidad de luz en los bosques es uno de los principales factores que influyen en el establecimiento y desarrollo de especies vegetales bajo el dosel forestal. A fin de caracterizar el ambiente lumínico bajo el dosel de *Abies religiosa*, así como la estructura del dosel y su relación con la diversidad presente a nivel del sotobosque, se establecieron sitios de muestreo en las cuales se colectó información para evaluar atributos del rodal como área basal, densidad y diámetro cuadrático. Además, se determinaron, mediante fotografías digitales hemisféricas, los parámetros estructurales del dosel índice de área foliar, fracción de apertura del dosel e índice de transmisión de luz; los parámetros lumínicos bajo el dosel: radiación directa y difusa, frecuencia, distribución de haces de luz, parches de luz, claros de luz y claros; duración media acumulada diaria de haces de luz y duración promedio de un haz de luz. Se determinó la relación existente entre las variables de estudio mediante regresión lineal simple y de asociación de éstas a partir del coeficiente de correlación de Pearson. Los resultados mostraron relaciones significativas entre parámetros estructurales del dosel ($p < 0.001$) y parámetros lumínicos; mientras que las relaciones de parámetros de estructura del rodal y parámetros lumínicos ($p < 0.05$) tuvieron una menor correlación ($r \approx 0.50$). De tal manera que el mejor predictor para el índice de área foliar, radiación directa y difusa disponible en el sotobosque, así como para el índice de transmisión de luz del dosel, fue la fracción de apertura del dosel.

Palabras clave: *cobertura del dosel; fotografías hemisféricas; haces de luz; índice de área foliar; oyamel, sotobosque.*

**UNDERSTORY LIGHT AVAILABILITY IN STANDS OF *Abies religiosa*
(Kunth) Schltdl. et Cham.**

ABSTRACT

The availability of light is one of the main factors that influence the establishment and development of plant species in the forest understory. In order to characterize the light environment and canopy structure, and their relationships with understory plant diversity, I established sampling sites in pure *Abies religiosa* stands in Aquixtla, Puebla. In these sites, information useful to evaluate stands characteristics, namely basal area, tree density, and quadratic mean diameter was collected. Also, canopy structural characteristics were estimated from hemispherical photographs taken onsite and analysed with the software GLI®; in particular, leaf area index, canopy opening fraction, and light transmission index were obtained. Understory light environment indicators were also estimated, namely direct and diffuse radiation, sunflecks distribution and frequency, sunpatches, sungaps, and clearings, as well as cumulative average daily sunflecks duration and average sunflecks duration. Relationships among the variables estimated were determined with Pearson's correlation coefficient and with simple linear regression. Results showed a significant and strong relationship between canopy structure and solar radiation parameters ($p < 0.001$); while stand structure and light parameters ($p < 0.05$) showed a low correlation ($r \approx 0.50$). Canopy opening fraction was the more powerful explanatory variable for leaf area index, direct and diffuse radiation available in the understorey, as well as for canopy light transmission rate.

Keywords: *canopy cover; hemispherical photography; leaf area index; oyamel fir; sunflecks; understorey.*

1.1 INTRODUCCIÓN

La radiación solar disponible en el sotobosque es uno de los principales factores que influyen en el establecimiento y desarrollo de vegetación bajo el dosel forestal (Lieffers *et al.*, 1999; Macdonald y Fenniak, 2007; Hu *et al.*, 2010). La radiación solar, tanto directa como difusa, que incide en un determinado lugar tiene influencia sobre los procesos fisiológicos, morfológicos y reproductivos de los organismos presentes bajo el dosel forestal, así como sobre los procesos químicos y físicos del ecosistema (Sonohat *et al.*, 2004; Hardy *et al.*, 2004; Promis *et al.*, 2009).

El balance entre la radiación solar incidente en el dosel y en el sotobosque así como su distribución, dependerán de la transmisión e intercepción de la radiación solar por y a través de la cubierta vegetal (Webster *et al.*, 2016), la cual está determinada por la densidad, tamaño y distribución de las copas de los árboles (*i.e.* su estructura) (Jennings *et al.*, 1999; Hardy *et al.*, 2004) (Canham y Burbank, 1994). De esta forma, es posible establecer una relación respecto de la cantidad y heterogeneidad de la radiación solar como resultado de los patrones espaciales del dosel (Canham y Burbank, 1994; Denny y Nielsen, 2017).

Para estimar la transferencia de radiación solar a través del dosel forestal se ha adoptado y modificado el modelo de Beer-Lambert-Bouguer (1.1), mediante el cual se busca describir la atenuación de la radiación solar a

través de un dosel horizontal y homogéneo (Monsi y Saeki, 2005; Forrester *et al.*, 2014).

$$K_{\text{bajo dosel}} = K_{\text{sobre dosel}} e^{-f} \quad (1.1)$$

Donde, K es la radiación entrante o incidente arriba y bajo el dosel, f es el espesor del dosel, el cual dependerá del Índice de área foliar (IAF), y de variables como la fracción de apertura el dosel (FAD) y el ángulo de incidencia de la radiación solar y e es el número de Euler (Hardy *et al.*, 2004).

En este estudio, se realizó la evaluación del dosel por medio del uso de fotografías hemisféricas, debido a que la estructura del dosel afecta directamente la cantidad, calidad, distribución espacial y temporal de la luz dentro del rodal, lo cual influye en la presencia o ausencia de regeneración, así como de diferentes especies a nivel del sotobosque (Macdonald y Fenniak, 2007), además de afectar las condiciones de temperatura, humedad relativa, así como las funciones fisiológicas de los organismos presentes en el bosque (Jennings *et al.*, 1999), El uso de fotografías hemisféricas (FH) se ha generalizado como una herramienta para caracterizar la estructura del dosel forestal, así como para estimar regímenes de radiación solar presente en bosques y selvas (Nobis y Hunziker, 2005; Seidel *et al.*, 2011). El empleo de las FH se basa en el supuesto teórico de la interacción existente entre la radiación solar y el

dosel (Canham y Burbank, 1994; Frazer *et al.*, 1999; Schleppi y Paquette, 2017).

El procesamiento y análisis de fotografías hemisféricas digitales a través de software especializado, comprende la transformación de la posición de cada pixel en coordenadas angulares, la discriminación entre pixeles sin obstrucción (cielo) y obstruidos (vegetación) y el computo de la distribución de brillo del cielo, información que de manera combinada o individual dará como resultado estimaciones de parámetros de la estructura del dosel (FAD, IAF), índices de transmisión de radiación del dosel, frecuencia y duración de haces de luz, así como proporción de luz directa y difusa (Frazer *et al.*, 1999).

Desde la perspectiva silvicultural, este estudio busca estimar la transmisión de radiación solar en rodales de *A. religiosa* a partir de características dasométricas básicas utilizadas por los silvicultores como la estructura del dosel (apertura del dosel) y del rodal (área basal o densidad), lo que permitiría predecir la disponibilidad de radiación solar a nivel del sotobosque, y proponer tratamientos silvícolas que permitan alcanzar diversos objetivos relacionados con los procesos de regeneración de rodales, germinación, supervivencia, desarrollo, sucesión de especies y diversidad (Hale *et al.*, 2009).

Con base en lo anterior, los objetivos de este estudio fueron:

(1) Analizar los efectos del dosel forestal, en rodales puros de *A. religiosa*, en la transmisión de radiación solar al sotobosque;

(2) Evaluar si la estructura del dosel, así como parámetros a nivel del rodal permiten explicar la variación de la radiación solar bajo el dosel.

1.2 MATERIALES Y MÉTODOS

1.2.1 Área de estudio

El conjunto predial denominado Reserva Forestal “El Manantial” S. C. (PRF “El Manantial”) con una superficie total de 266.8 ha (Delgado y Garnica, 2008) se ubica en la región de la “Sierra Norte” del estado de Puebla, entre los 19° 42' 27.4" y 19° 44' 37.6" de latitud norte y los 98° 00' 43.9" y 97° 58' 56.5" de longitud oeste. Agrupa un total de cinco predios: 1. Los Corrales, 2. El Ocote, 3. Fracción Ocojala-Sierra Mojada, 4. Fracción Chichicaxtla y 5. Fracción 1, 1 bis, 2, 2 bis y 2 bis Chichicaxtla, los cuales se encuentran distribuidos en los municipios de Aquixtla e Ixtacamaxtitlán (Castaños y Castro 2014; INEGI, 2007)(Figura 1.2.1). El PRF “El Manantial”, se encuentra dentro de la Región Hidrológica No. 27 Tuxpan-Nautla (INEGI, 2017) y forma parte de las subcuencas Río Tecuantepec y Río Apulco de la Cuenca Tecolutla (INEGI, 2017). Además de ser parte de la Subprovincia fisiográfica Lagos y Volcanes del Anáhuac como parte de la Provincia Eje Neovolcánico; con una topografía accidentada dominando pendientes de entre 20 y 60% y altitudes de los

2650 m hasta los 3178 m (Castaños y Castro, 2014); debido al antecedente geológico de tipo volcánico, predominan en el área de estudio la unidad de suelo de tipo Andosol y la subunidad húmico (FAO-UNESCO, 1998).

Se identifican dos tipos de climas conforme al sistema de clasificación climática de Köppen modificado por García (1964), como resultado del relieve dominante, de la altitud y por la influencia de los vientos alisios con humedad proveniente del Golfo de México: 1) templado subhúmedo con lluvias en verano C(w₁) por debajo de la cota de los 3000 m, con una temperatura media anual entre 12° y 18 °C, temperatura del mes más frío entre -3° a 18 °C y durante el mes más caliente de 22 °C, con una precipitación total anual de 600 a 1000 mm, y 2) templado subhúmedo de mayor humedad C(w₂) por arriba de dicha cota altitudinal, el cual únicamente difiere en la precipitación total anual que va de 700 a 1500 mm (Castaños y Castro, 2014; García, 1964).

La vegetación dominante en el PRF “El Manantial” corresponde a masas mezcladas de pino (*Pinus patula*, *P. pseudostrobus*, *P. ayacahuite* var. *veitchii*, *P. rudis* y *P. teocote*) y oyamel (*Abies religiosa*) en diferentes proporciones; masas puras de pino (*P. patula*) así como de oyamel (*A. religiosa*). En el estrato arbustivo dominan principalmente *Arbutus xalapensis* y *Baccharis conferta* (Castaños y Castro, 2014).

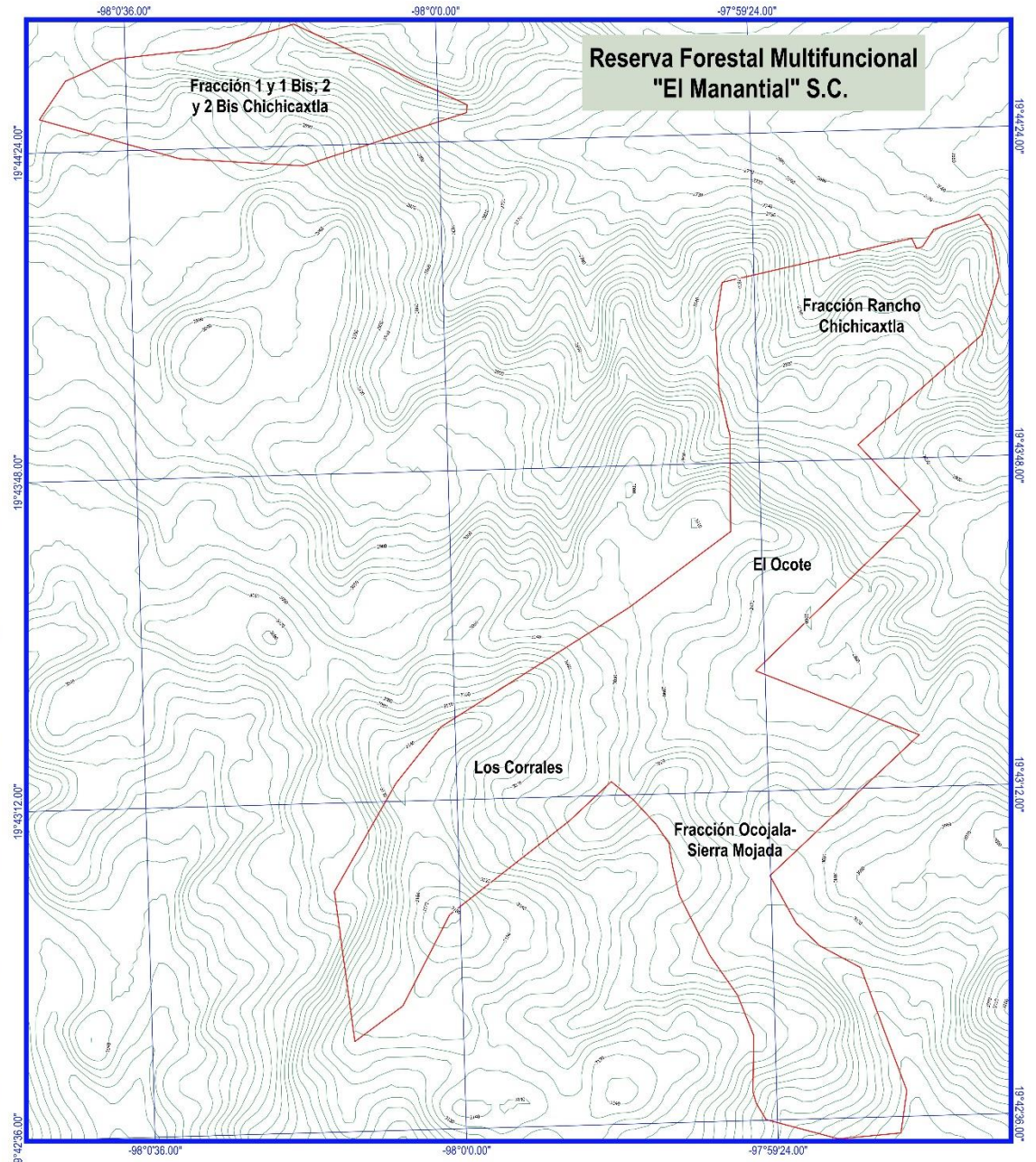
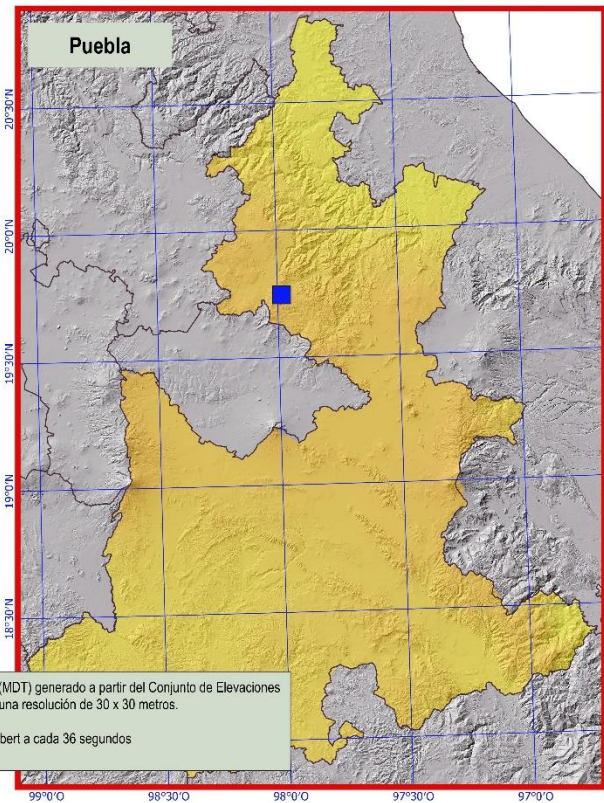


Figura 1.2.1 Ubicación del Conjunto Predial Reserva Forestal "El Manantial", Aquixtla, Puebla.

1.2.2 Sitios de muestreo y registro de información

El registro y colecta de información se realizó en 16 unidades muestrales (UM), lo que representa una intensidad de muestreo de 2.3% (Schreuder *et al.*, 2004) del área que cubre la masa pura de bosque de oyamel en el predio (Castaños y Castro, 2014).

La UM del estrato arbóreo consistió de un sitio circular de 500 m² (radio = 12.61 m) (Figura 1.2.2). En cada UM se realizó la evaluación del arbolado adulto, a partir de variables dasométricas (H =altura, d_n =diámetro normal) de aquellos individuos con diámetro normal igual o mayor a 0.05 m (Bonham, 1989), a fin de establecer relaciones entre parámetros como diámetro cuadrático (dg), diámetro medio (dm), área basal (G) y densidad (N) con el régimen de luz presente bajo el dosel (Hale *et al.*, 2009; Comeau, 2001).

Se utilizaron fotografías hemisféricas para estimar el porcentaje de claros, índice de área foliar y radiación transmitida a través del dosel (Seidel *et al.*, 2011). Dentro de cada UM, con una distribución espacial al centro, norte, sur, este y oeste, se ubicaron cinco puntos para realizar la captura de fotografías hemisféricas y estimar la radiación solar además de la fracción de cielo visible (Nackaerts *et al.*, 2000), a fin de establecer su relación con parámetros del rodal (Chazdon *et al.*, 1996).

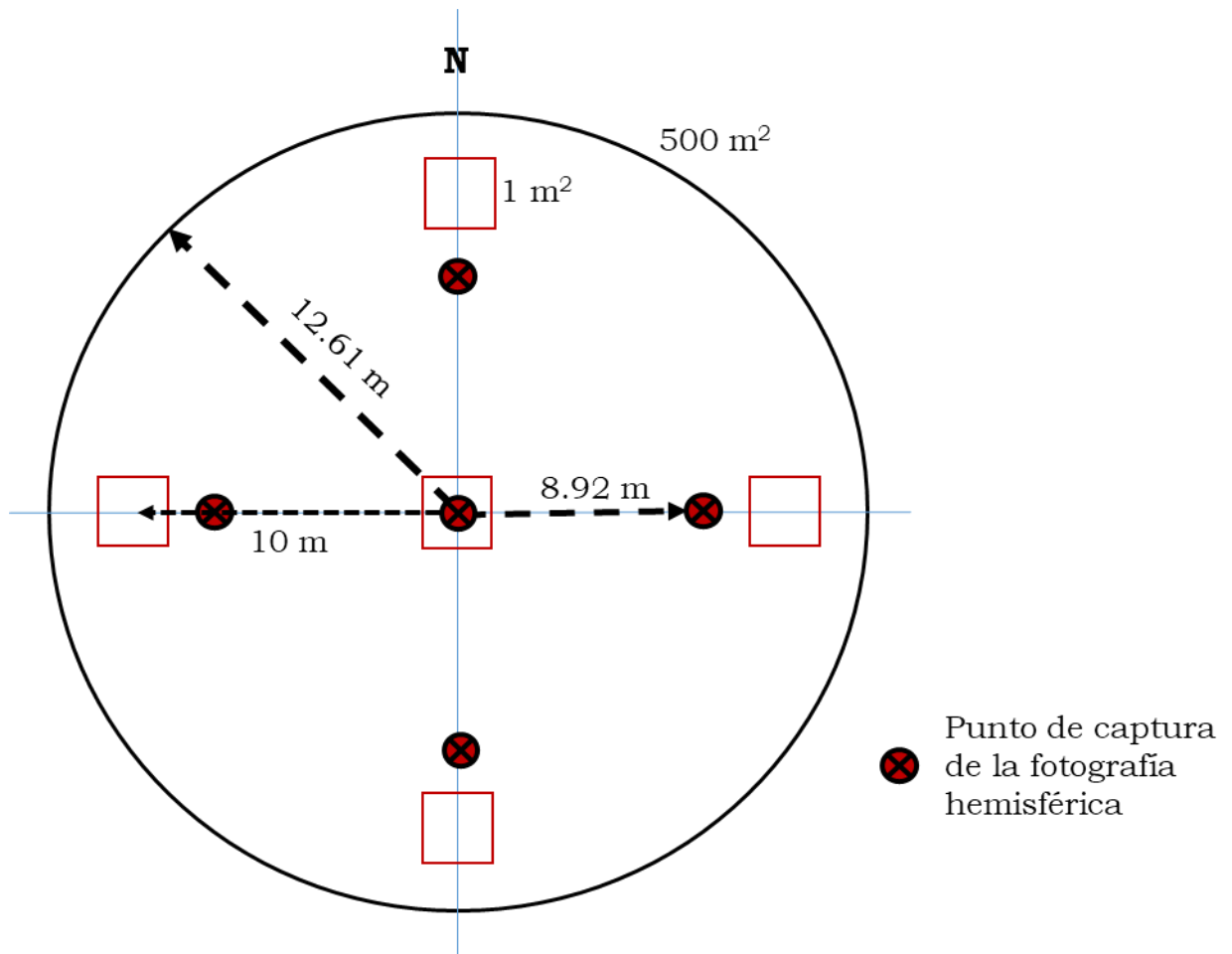


Figura 1.2.2 Esquema general de la unidad de muestreo (UM) de 500 m², incluyendo las cinco posiciones de cámara para obtener las fotografías hemisféricas, así como las cinco sub-unidades de 1 m² empleadas para diversidad de herbáceas y regeneración.

1.2.3 Equipo fotográfico y ajustes de exposición

Cada una de las fotografías hemisféricas fue capturada con una cámara digital Canon® EOS SL1 APS-C sensor CMOS de 18 megapíxeles, provista de una lente hemisférica “ojo de pescado” (*Fisheye*) Rokinon® 8 mm F3.5 HD y un nivel de burbuja Polaroid® de doble eje. El equipo se montó en un trípode para ubicar el lente a una altura de 1.30 m sobre el nivel del suelo, y facilitar su nivelación horizontal y orientación hacia el norte.

Para capturar las imágenes se empleó el protocolo estándar para fotografías hemisféricas usadas en la estimación de la estructura del dosel (Zhang *et al.*, 2005), el cual se basa en la determinación del grado de exposición a la luz, y para lo cual se controla la apertura del lente y la velocidad de obturación (Leblanc *et al.*, 2005). El valor de apertura del lente se determinó en f5.6 y una velocidad de obturación de 1/125 segundos, a una sensibilidad ISO 400 (1/4 de segundo). La calidad de las imágenes capturadas fue de 5184 x 3456 píxeles y una resolución tanto vertical como horizontal de 350 ppp (puntos por pulgada) en formato JPEG a color y RAW. Se obtuvo un total de 80 fotografías de todos los sitios de muestreo (Apéndice 1).

1.2.4 Procesamiento y análisis digital de imágenes

El procesamiento y análisis de las 80 fotografías hemisféricas capturadas se realizó mediante el software Gap Light Analyzer[®] (GLA) v.2.0 desarrollado por Frazer *et al.*, (1999), conforme al procedimiento descrito en el manual del usuario el cual consta de cinco etapas: a) apertura de la imagen, b) registro de la imagen, c) configuración, d) clasificación de la imagen y e) cálculo de resultados (Frazer *et al.*, 1999; Nobis and Hunziker 2005). Se obtuvieron estimaciones de variables de estructura del dosel: fracción de apertura del dosel (FAD) (Jennings *et al.*, 1999) e índice de área foliar (IAF) (Frazer *et al.*, 2001; Webster *et al.*, 2016); así como los parámetros de radiación solar: radiación directa transmitida a través del

dosel (TransDir); luz difusa transmitida a través del dosel (TransDif) (Frazer *et al.*, 1999); además de la estimación de la distribución de haces de luz bajo el dosel.

Para el análisis de cada fotografía, el software GLA© requiere de información particular del sitio donde se realizó la captura de la imagen como latitud, longitud, altitud, exposición y pendiente, además de establecer el período de análisis a considerar (días), y de proporcionar algunos parámetros de ajuste definidos por el usuario, tales como: a) índice de nubosidad ($Kt = 0.5$) (Frazer *et al.*, 1999); b) fracción del espectro electromagnético ($Sf = 0.45$) (Papaioannou *et al.*, 1996; Lieffers *et al.*, 1999; Hardy *et al.*, 2004); c) unidades a emplear ($U = \text{moles } m^{-2} d^{-1}$); d) fracción de la radiación directa incidente ($Fd = 0.5$) (Canham y Burbank, 1994; Frazer *et al.*, 1999; Beaudet *et al.*, 2011); e) coeficiente de transmisión bajo cielo claro (CSTC=0.65) (Gates, 1980; Frazer *et al.*, 1999; Beaudet *et al.*, 2011; Scanga, 2014) y f) valor de la constante solar ($Sc = 1367 W m^{-2}$) (Frazer *et al.*, 1999; Kopp y Lean, 2011; Schleppi y Paquette, 2017).

El índice de nubosidad (Kt) es una medida de la nubosidad específica para un sitio y toma valores entre 0 y 1; en este caso este valor se fijó en 0.5, que es adecuado para describir la nubosidad anual en América del Norte (Frazer *et al.*, 1999). La fracción espectral es la porción de radiación solar comprendida en el intervalo de radiación de longitud de onda corta que va de 0.25 a 25.0 μm (Papaioannou *et al.*, 1996), el valor de la fracción

espectral considerado en este estudio fue de 0.45, lo que representa la radiación fotosintéticamente activa (RFA/PAR) o las longitudes de onda visibles entre 380 nm y 710 nm (Lieffers *et al.*, 1999) y que corresponden aproximadamente al 45% de la radiación anual incidente en una superficie horizontal (Papaioannou *et al.*, 1996; Hardy *et al.*, 2004).

La fracción de la radiación directa incidente (F_d) representa la relación entre la radiación directa y la radiación global incidente sobre una superficie horizontal por unidad de tiempo; para la mayor parte de las regiones de América del Norte, F_d es de aproximadamente 0.5 de la radiación global para un año (Canham y Burbank 1994; Frazer *et al.*, 1999; Beaudet *et al.*, 2011).

El coeficiente de transmisión bajo cielo claro describe la claridad regional de la atmósfera con relación a la transmisión instantánea de radiación directa (entre 0.3 y 3.0 μm) en un intervalo de 0.4 a 0.8 μm (Gates, 1980); para la mayor parte de las regiones libres de polvo este coeficiente generalmente se encuentra entre 0.6 y 0.7 μm (Frazer *et al.*, 1999). En este trabajo se utilizó un valor de 0.65 (Beaudet *et al.*, 2011; Scanga, 2014).

La constante o irradiación solar, es la media de la radiación electromagnética que incluye todos los tipos de radiación procedentes del sol (Frazer *et al.*, 2001); dado que es una medida de densidad de flujo, es la cantidad de energía recibida en forma de radiación solar por unidad de tiempo y unidad de superficie estimada en la parte externa de la atmósfera

terrestre en un plano perpendicular a los rayos del sol (Gates, 1980); si bien el valor probable de esta constante se ha calculado en $1360.8 \pm 0.5 \text{ W}\cdot\text{m}^{-2}$, el cual es inferior al anterior valor calculado de $1365.4 \pm 1.3 \text{ W}\cdot\text{m}^{-2}$ (Kopp y Lean, 2011), en este estudio se empleó el valor de $1367 \text{ W}\cdot\text{m}^{-2}$ el cual es establecido por defecto en el software GLA© (Frazer *et al.*, 1999; Schleppi y Paquette 2017).

Por otro lado, el modelo seleccionado para describir la intensidad del sol en condiciones de cielo nublado en el software GLA© fue el denominado Universal Overcast Sky (UOC), el cual considera que en condiciones de cielo nublado uniforme en las cuales el sol no es visible, las nubes presentan una superficie horizontal difusa en la cual la radiación incidente está sujeta a la Ley del coseno de Lambert, lo cual resulta en una radiación isotrópica (Schleppi y Paquette, 2017); es decir cada una de las regiones del cielo hemisférico presentan una intensidad de brillo similar (Frazer *et al.*, 1999).

Así, después de las anteriores consideraciones, por medio del software GLA©, para cada fotografía se estimaron la fracción de apertura del dosel (FAD) y el índice de área foliar (IAF) (Frazer *et al.*, 2001; Webster *et al.*, 2016); se obtuvieron también los siguientes estimadores de radiación solar en función de la radiación incidente por encima del dosel: a) radiación directa transmitida a través del dosel (TransDir); b) luz difusa transmitida a través del dosel (TransDif); y para describir la duración en minutos de la

radiación solar que potencialmente podría alcanzar un punto en el sotobosque (Hu *et al.*, 2010) se obtuvo: c) duración promedio acumulada de los haces de luz (DAS); d) duración media de un haz de luz (DPS); y e) frecuencia relativa de haces de luz (FRH) (Frazer *et al.*, 1999). La distribución de frecuencia relativa de haces de luz, se realizó utilizando la clasificación propuesta por Smith y Carter (2013), la cual divide a los episodios de radiación solar en función de la duración e intensidad de las variaciones de radiación presentes tanto en el dosel forestal como en el sotobosque (Cuadro 1.2.1).

De igual forma, por medio del modelo básico de transmisión de luz a través de claros del software GLA©, se estimaron los porcentajes de radiación incidente directa, difusa y total transmitida a través de claros en el dosel en el sotobosque (Frazer *et al.*, 1999) y se determinó el porcentaje de radiación transmitida a través de claros en el dosel hacia el sotobosque, lo que en conjunto se denomina índice de transmisión de luz (GLI) (Frazer *et al.*, 1999; Canham, 1988; Bartemucci *et al.*, 2006).

Cuadro 1.2.1 Clases de radiación solar en función de su duración e intensidad. La intensidad de cada tipo de exposición esta expresada en porcentaje de luz solar total.

	Intensidad (%)	Duración (min)
Haz de luz - “sunfleck”	<100	< 8
Parche o mancha de luz - “sunpatch”	100	>8
Claro de luz - “sun gap”	100	>60
Claro - “clearing”	100	>120

Modificado de Smith y Carter (2003)

El GLI es relativamente similar al índice de luz en claros (Gap Light Index - GLI) (1.2) propuesto por Canham (1988), que especifica el porcentaje de Radiación Fotosintéticamente Activa (RFA o PAR) incidente, transmitida a través de un claro del dosel hacia cualquier punto sobre el sotobosque durante un período de tiempo determinado.

Este índice permite relacionar, a pesar de la variación espacial y temporal, de los niveles de luz incidente en el sotobosque, el tamaño y la forma de un claro con la transmisión RFA tanto directa como difusa a cualquier punto en particular dentro o fuera del claro.

$$GLI = [(T_{difusa} P_{difusa}) + (T_{directa} P_{directa})] [100] \quad (1.2)$$

Donde P_{difusa} y $P_{directa}$ son las proporciones de RFA incidente en la parte superior del dosel como radiación difusa y radiación directa, respectivamente ($P_{difusa} = 1 - P_{directa}$); y T_{difusa} y $T_{directa}$ son las proporciones de radiación difusa y directa que son transmitidas a través de un claro en el dosel a un punto del sotobosque.

Este índice toma valores desde 0, que es cuando no está definido un claro visible en el dosel hasta un máximo de 100 que corresponde a un sitio en ausencia de dosel, o bien a cielo abierto (Canham, 1988; Bartemucci *et al.*, 2006).

1.2.5 Análisis estadístico

El análisis de las variables obtenidas se realizó con el paquete para computación y gráficos estadísticos R[®] (Venables y Smith, 2017), mediante el cual, para cada una de las variables de estructura del rodal y del dosel y de radiación solar estimadas, se calcularon los valores medios, desviación estándar y coeficiente de variación por unidad muestral.

Además, se realizaron análisis de correlación de Pearson entre las características estructurales y las variables de disponibilidad de luz bajo dosel, para después ajustar modelos de asociaciones entre ellas por medio de análisis de regresión lineal simple (Función “*lm*” en R[®]) (2.3).

$$Y_t = \beta_1 + B_2 X_t + u_t \quad (1.3)$$

Donde β_1 es el intercepto teórico de la variable dependiente (Y) del modelo, β_2 es la pendiente teórica de la línea, X la variable independiente que afecta a Y , mientras que u es el error residual (Muenchen y Hilbe, 2010).

1.3 RESULTADOS Y DISCUSIÓN

1.3.1 Parámetros de estructura del rodal

El área basal (G) de las unidades de muestreo se distribuyó en un intervalo de 22.64 a 53.55 m² ha⁻¹; mientras que para el diámetro cuadrático (dg) fue entre 14.4 y 34.9 cm; diámetro medio (dm) entre 13.1 y 33.2 cm; la densidad (N) presentó una distribución entre 460 y 1980

árboles ha^{-1} ; la altura media entre los rodales fue entre 15.15 y 23.97 m (Cuadro 1.3.1).

Los análisis de correlación (APENDICE 2) y de regresión simple mostraron la existencia de relaciones positivas significativas ($p < 0.05$) del diámetro cuadrático (dg) con los parámetros FAD ($R^2=0.28$); DAS ($R^2=0.34$); TranDir ($R^2=0.27$) y GLI ($R^2=0.25$) (Figura 1.3.1). Mientras que la relación de la densidad (M) fue también significativa ($p < 0.05$) pero en sentido negativo para DAS ($R^2= 0.29$) y DPS ($R^2= 0.27$) (Figura 1.3.2).

En cuanto al diámetro medio (dm) se obtuvieron relaciones positivas con FAD ($r=0.58$; $R^2=0.34$; $p < 0.05$), GLI ($r=0.56$; $R^2=0.31$; $p < 0.05$), DAS ($r=0.64$; $R^2=0.34$; $p < 0.01$), DPS ($r=0.53$; $R^2=0.28$; $p < 0.05$); TransDir ($r=0.58$; $R^2=0.34$) y TransDif ($r=0.53$; $R^2=0.285$), éstos últimos con $p < 0.05$; y en sentido negativo con IAF ($r=-0.54$; $R^2=0.29$; $p < 0.05$).

El resto de los parámetros de estructura del rodal, régimen y distribución de luz, mostraron correlaciones nulas o débiles ($p > 0.05$), con lo cual hipótesis H_1 planteada se rechaza en estos casos particulares, lo cual contrasta con otros trabajos que reportan relaciones significativas negativas no lineales entre la radiación bajo el dosel y el área basal del rodal (Buckley, 1999; Ligot *et al.*, 2014); en particular, entre la fracción de radiación difusa transmitida (Comeau, 2001) y la capacidad de transmisión de luz a través del dosel con el área basal (Sonohat *et al.*, 2004).

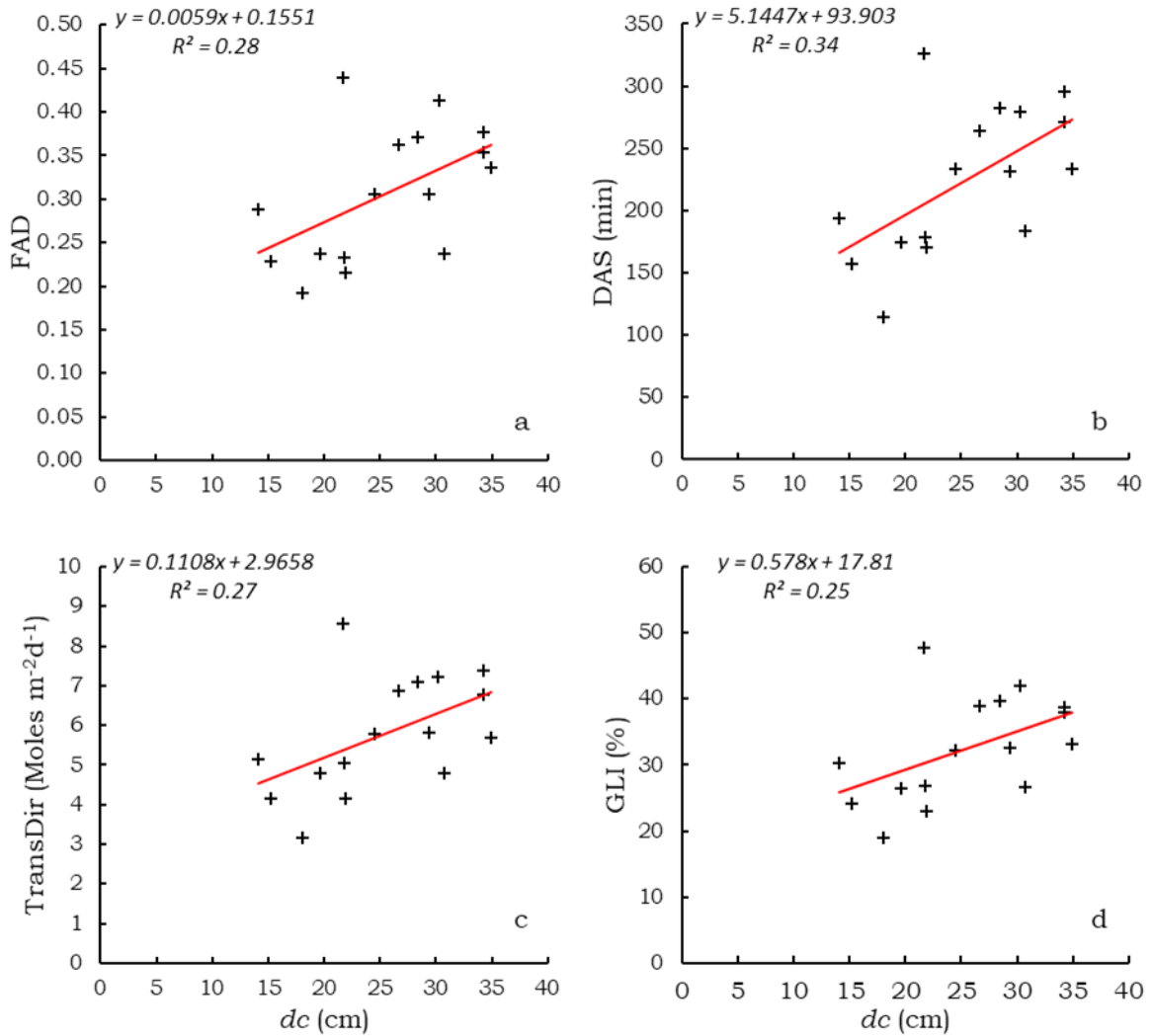


Figura 1.3.1 Relación entre el diámetro cuadrático (d_g) con: a) fracción de apertura del dosel (FAD); b) duración acumulada de radiación (DAS); c) radiación directa transmitida (TransDir); y d) índice de transmisión de luz (GLI).

Así, los resultados obtenidos muestran que incrementos tanto en el diámetro cuadrático, como en el diámetro medio, implican una reducción en la densidad, lo cual significará un incremento en la apertura del dosel (Beaudet *et al.*, 2011), resultando en una mayor duración e incidencia de radiación directa presente a nivel del sotobosque; es decir, el diámetro cuadrático explica poco más de una cuarta parte de la variación en FAD, DAS, GLI y TransDir, por lo que puede ser empleado como un estimador

de la capacidad del dosel de transmitir la radiación incidente hacia el sotobosque; si bien el diámetro medio (dm) es capaz de explicar para los mismos parámetros que el dg , porcentajes de variación entre 30% y 40%, y de manera adicional para los parámetros DPS y TransDif aproximadamente un 28%, es recomendable emplear el diámetro cuadrático como estimador de transmisión de luz, ya que es considerado como un valor medio descriptivo de atributos del rodal, al representar el diámetro del árbol de área basal media, es decir una medida del nivel de ocupación del espacio dentro del rodal (Curtis y Marshall, 2000).

Se encontró también una relación negativa de la densidad del rodal con parámetros de duración de eventos lumínicos (DAS y DPS), lo que indica que un incremento en la densidad del rodal disminuirá la variabilidad espacial de aperturas en el dosel (Beaudet *et al.*, 2011), con un efecto importante en la duración de los haces de luz incidentes en el sotobosque; este resultado es consistente con otros estudios en bosques de coníferas y boreales, donde se han reportado relaciones negativas entre la densidad del rodal con disponibilidad y transmisión de luz bajo el dosel (*e.g.* radiación difusa) (Comeau, 2001; Comeau *et al.*, 2006).

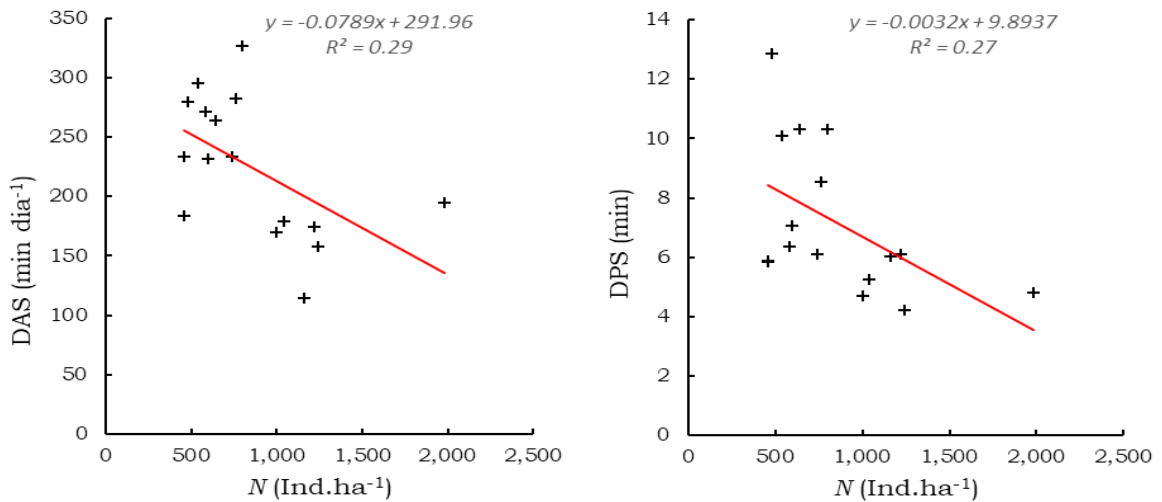


Figura 1.3.2 Relación entre la densidad del rodal (N) con: a) duración acumulada promedio de radiación (DAS) y b) duración promedio de un haz de luz (DPS).

A partir de los resultados obtenidos se acepta parcialmente H_1 mediante la cual se planteó que parámetros de la estructura del rodal puede ser empleados como descriptores de la estructura del dosel, así como de la disponibilidad de luz a nivel del sotobosque de *Abies religiosa*. Siendo ésta, válida para las relaciones encontradas entre algunos parámetros de estructura del rodal como diámetro cuadrático y densidad, con parámetros de estructura del dosel como la apertura del dosel e índice de transmisión de luz, así como parámetros del régimen de luz (*e.g.* duración acumulada de haces de luz, duración promedio de un haz de luz y radiación directa transmitida a través del dosel).

Cuadro 1.3.1 Valores promedio por unidad muestral de los parámetros de estructura del rodal, estructura del dosel, transmisión de luz a través del dosel y régimen de luz en rodales de *Abies religiosa*.

Parámetros/UM	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Estructura del rodal																
Diámetro medio cuadrático (d_g) cm	21.8	21.9	30.7	26.7	19.6	34.9	29.4	28.4	21.7	34.3	30.2	34.2	24.5	14.4	15.2	18.1
Diámetro medio (d_m) cm	18.8	18.8	28.4	25.3	18.2	31.6	28.8	27.5	20.7	29.5	29.9	33.2	23.3	13.1	14.7	16.3
Altura media (H_m) m	20.17	18.39	21.89	21.02	17.86	23.56	22.50	22.15	18.48	21.52	22.17	23.97	20.93	13.86	12.15	16.16
Área basal (G) $m^2 \cdot ha^{-1}$	38.87	37.66	34.12	35.70	36.96	44.08	40.75	48.19	29.58	53.55	34.46	49.69	35.02	32.20	22.64	29.72
Densidad (N) Ind. ha^{-1}	1040	1000	460	640	1220	460	600	760	800	580	480	540	740	1980	1240	1160
Estructura del dosel																
Fracción de apertura del dosel (FAD)	0.23	0.22	0.24	0.36	0.24	0.34	0.31	0.37	0.44	0.38	0.41	0.35	0.31	0.29	0.23	0.19
Índice de área foliar (IAF) $m^2 \cdot m^{-2}$	1.68	1.778	1.686	1.11	1.63	1.282	1.304	1.086	0.87	1.13	1.012	1.192	1.346	1.362	1.686	1.892
Transmisión de luz																
Índice de transmisión de luz (GLI) %	26.91	23.02	26.59	38.95	26.51	33.21	32.57	39.66	47.67	37.96	42.01	38.79	32.26	30.24	24.21	19.03
Radiación directa transmitida a través del dosel (TransDir)	5.04	4.15	4.78	6.86	4.78	5.70	5.80	7.10	8.58	6.77	7.23	7.38	5.78	5.15	4.15	3.18
Radiación difusa transmitida a través del dosel (TransDif)	4.47	3.98	4.62	6.90	4.59	6.04	5.71	6.92	8.27	6.65	7.61	6.33	5.62	5.54	4.40	3.55
Dinámica de luz																
Duración media acumulada de luz (DAS) $min \cdot dia^{-1}$	178.92	170.01	183.70	264.10	174.16	233.50	231.55	282.36	326.54	271.08	279.75	295.34	233.81	194.25	157.35	114.07
Número de "sunflecks" por día (NSD)	33	36	32	26	28	39	33	33	32	43	23	30	38	40	37	19
Duración promedio de haz de luz (DPS) min.	5.23	4.71	5.82	10.33	6.10	5.86	7.07	8.55	10.32	6.35	12.85	10.09	6.10	4.79	4.22	6.04
Proporción de haces de luz (SF)	0.87	0.90	0.90	0.75	0.87	0.85	0.81	0.77	0.74	0.86	0.76	0.79	0.85	0.89	0.92	0.86
Proporción de parches de luz (SP)	0.12	0.10	0.10	0.22	0.12	0.14	0.18	0.22	0.23	0.14	0.20	0.18	0.14	0.11	0.08	0.14
Proporción de claros de luz (SG)	0.00	0.00	0.00	0.03	0.01	0.01	0.01	0.01	0.03	0.00	0.02	0.01	0.01	0.00	0.00	0.01
Proporción de claros (CL)	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.03	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00

Unidades muestrales (UM): 1) Chichicaxtla Bis I, 2) Chichicaxtla Bis II, 3) Chichicaxtla I, 4) El Ocote I, 5) El Ocote II, 6) El Ocote III, 7) Los Corrales I, 8) Los Corrales II, 9) Los Corrales III, 10) Los Corrales IV, 11) Los Corrales V, 12) Los Corrales VI, 13) Los Corrales VII, 14) Ocojala Sierra Mojada I, 15) Ocojala Sierra Mojada II, 16) Ocojala Sierra Mojada III.

1.3.2 Fracción de apertura del dosel e Índice de transmisión de luz

La fracción de apertura del dosel (FAD) promedio fue de 0.3059 ± 0.0946 , con un coeficiente de variación de 30.92 %, valor máximo de 0.4792 y mínimo de 0.1262 (Figura 1.3.3a); mientras que para el índice de transmisión de luz (GLI) el promedio fue de 32.47 ± 10.65 %, con un valor mínimo de 10.84, máximo de 53.48 %, y coeficiente de variación de 32.79 % (Cuadro 1.3.1). Debido a que al incrementar la apertura del dosel (*i.e.* mayor presencia de claros), se incrementará el porcentaje de radiación tanto directa como difusa que será transmitido a través de éste (Messier *et al.*, 1998; Promis *et al.*, 2009), se determinó la asociación entre los parámetros FAD y GLI mediante el coeficiente de correlación de Pearson, cuyo valor fue de 0.95 ($p < 0.001$) (Cuadro 1.3.2).

Cuadro 1.3.2 Coeficientes de correlación de Pearson entre características estructurales e indicadores de duración de luz bajo el dosel, en bosques de *Abies religiosa*

	DAS	DPS	FAD	IAF	TransDir	TransDif	GLI
DAS	1.00						
DPS	0.71	1.00					
FAD	0.91	0.70	1.00				
IAF	-0.89	-0.65	-0.97	1.00			
TransDir	0.96	0.73	0.87	-0.87	1.00		
TransDif	0.89	0.72	0.98	-0.97	0.90	1.00	
GLI	0.95	0.75	0.95	-0.94	0.98	0.97	1.00

DAS=Duración acumulada promedio de haces de luz por día; DPS=Duración promedio de un haz de luz; FAD=Fracción de apertura del dosel; IAF=Índice de área foliar; TransDif=Luz difusa transmitida; TransDir=Luz directa transmitida; GLI=Índice de transmisión de luz. Todas las correlaciones fueron significativas con $p < 0.001$.

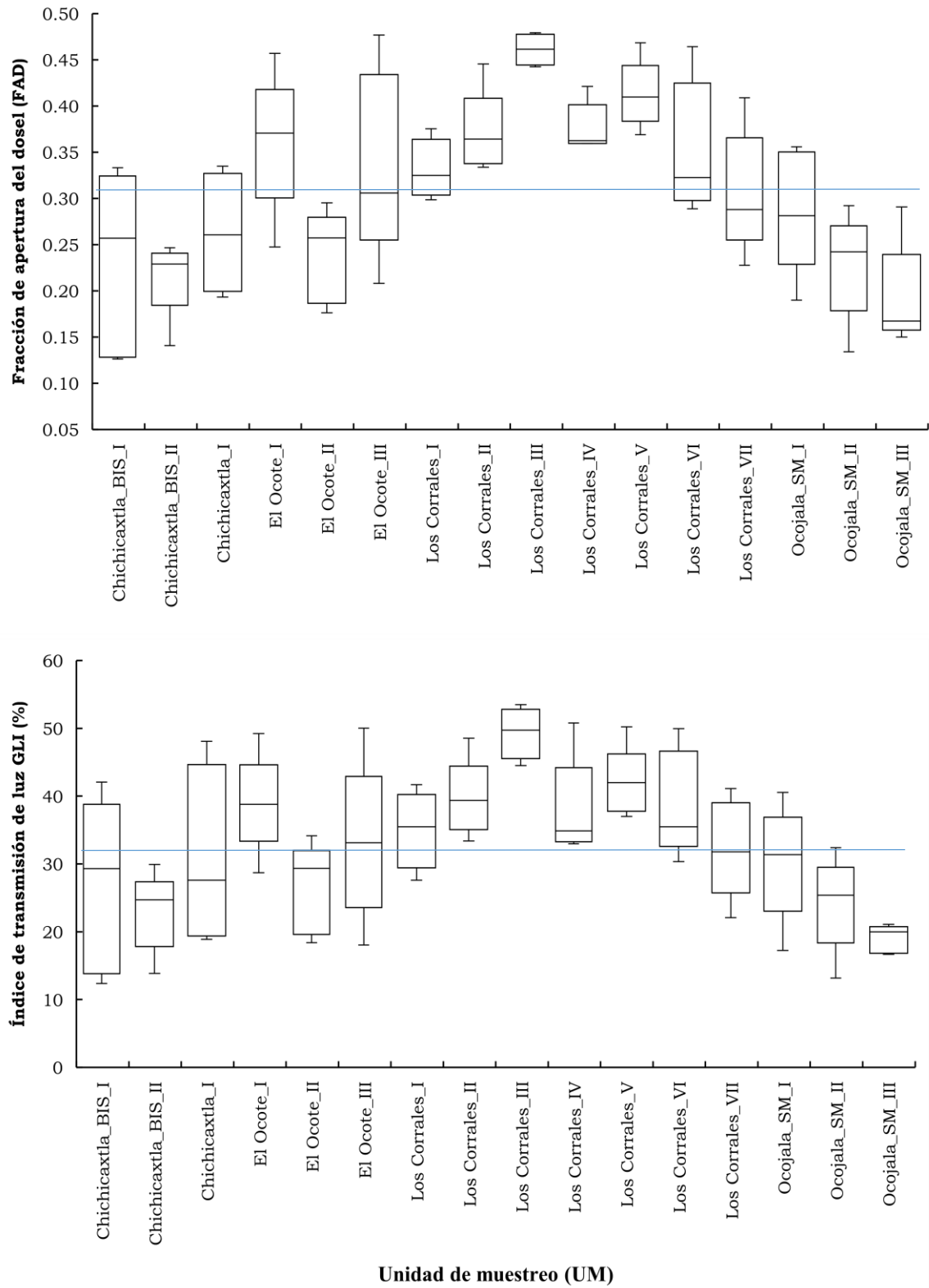


Figura 1.3.3 Variación en a) Fracción de apertura del dosel y b) Índice de transmisión de luz (GLI), por unidad de muestreo (UM), la línea azul indica el valor promedio

La relación entre la estructura del dosel y transmisión de luz, puede ser explicada por medio de una regresión lineal simple entre el grado de apertura del dosel (FAD) y la cantidad de luz transmitida (GLI) a través de éste (Figura 1.3.4). El coeficiente de determinación para el modelo de regresión lineal fue de 0.90.

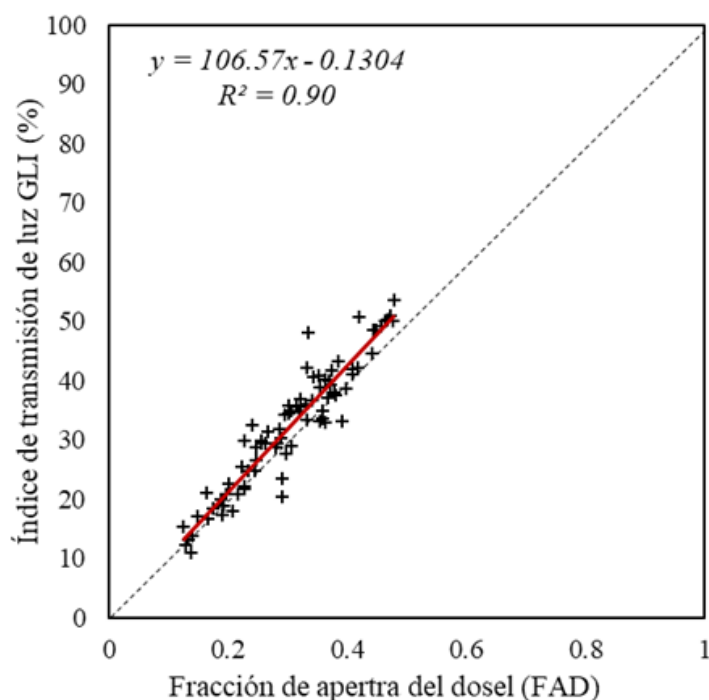


Figura 1.3.4 Relación entre el índice de transmisión de luz y la fracción de apertura del dosel. La línea punteada indica la relación 1:1, y la línea continua en color rojo corresponde a la ecuación de regresión lineal $GLI = 106.5676 \times FAD + 0.1274$ ($n=80$; $R^2 = 0.90$)

Este resultado concuerda con otros modelos de transmisión de luz en los cuales se ha utilizado a la cobertura como una variable importante para explicar la transmisión de luz a través del dosel forestal; por ejemplo, utilizando el densitómetro esférico se han obtenido valores de R^2 en un intervalo de 0.71 a 0.99 para especies de clima templado como *Fagus*

sylvatica L., *Quercus petraea* (Mattus.) Liebl., *Q. robur* L., (Baudry *et al.*, 2014), *Q. rubra* L., *Pinus resinosa* Ait. (Buckley, 1999), *Betula papyrifera* Marsh. (Comeau *et al.*, 1998), *B. pubescens* Ehrh. y *B. pendula* Roth (Johansson, 1996); así como para especies de clima tropical como *Cedrella odorata* L., *Cordia alliodora* Ruiz. y Pav., *Erythrina poeppigiana* Walp., *Eucalyptus deglupta* Blume, *Eucalyptus saligna* Sm., *Hieronyma alchorneoides* Allemao, *Musa sapientum* L., *Pouteria sapota* Jacq. and *Psidium guajava* L. (Bellow y Nair, 2003).

De igual manera, en modelos de transmisión de luz en los cuales se han usado fotografías hemisféricas para estimar la estructura del dosel, se han obtenido valores del coeficiente de determinación mayores a 0.60 para especies como *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco, *Tsuga heterophylla*, (Raf.) Sarg., *Thuja plicata* Donn., *Alnus rubra* Bong. (Frazer *et al.*, 2001), *Acer saccharum* Marshall, *Betula alleghaniensis* Britton, *Fagus grandifolia* Ehrh. (Beaudet y Messier, 2002), *E. globulus* Labill., *Pinus patula* Schiede ex Schltld. y Cham., *Cupressus lusitanica* Miller, *Grevillea robusta* Cunn., *Juniperus procera* Endl. (Yirdaw y Luukkanen, 2004), *Liriodendron tulipifera* L. y *Liquidambar styraciflua* L. (Lhotka y Loewenstein, 2006).

Estos resultados indican que un incremento en la disponibilidad de luz bajo el dosel forestal, dependerá básicamente del incremento de claros en el dosel (Canham, 1988; Gray *et al.*, 2002; Lhotka y Loewenstein, 2006).

1.3.3 Índice de área foliar

Los estadísticos para el índice de área foliar estimada a partir de las fotografías hemisféricas son los siguientes: media de $1.38 \pm 0.41 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$, y valores máximo y mínimo de $2.38 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$ y $0.76 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$, respectivamente (Figura 1.3.5), con un coeficiente de variación de 29.7 %.

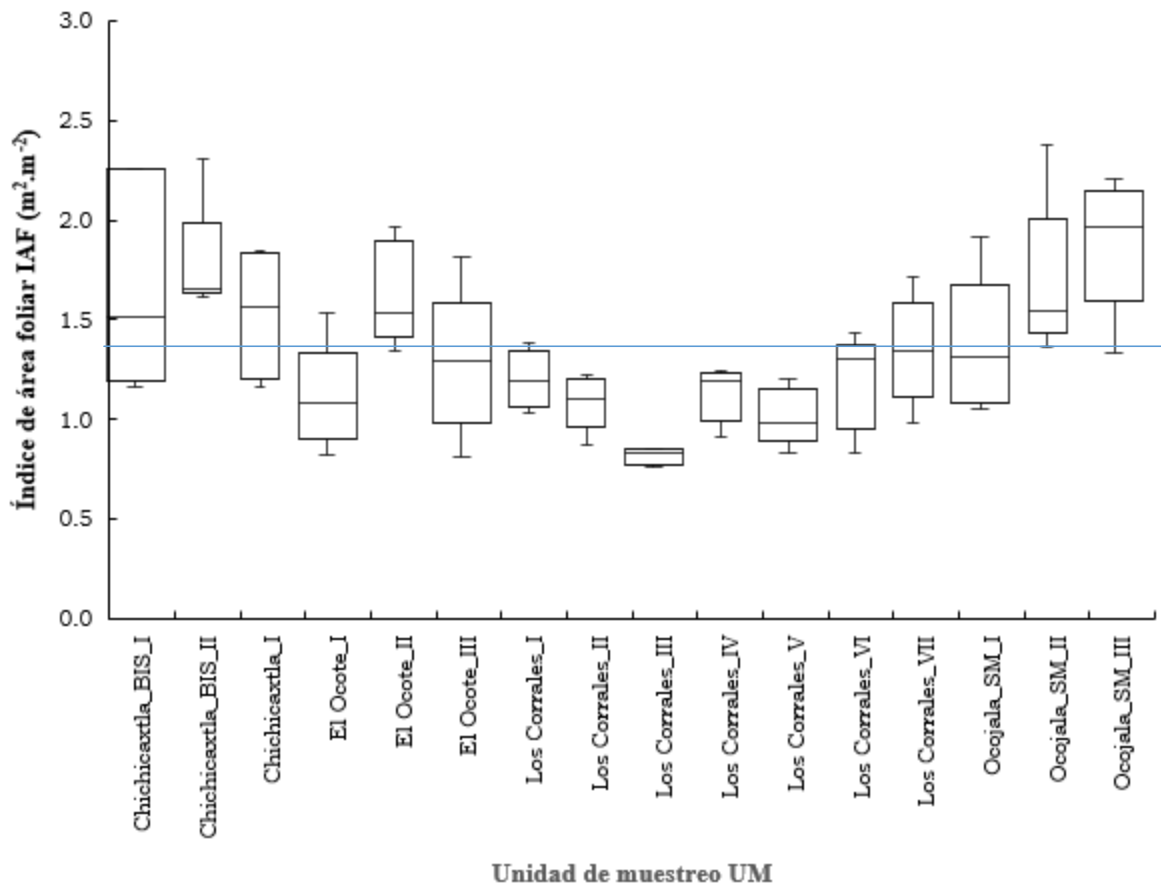


Figura 1.3.5 Variación en el índice de área foliar (IAF) por unidad de muestreo (UM), la línea azul indica el valor promedio general.

El IAF se estimó a partir de características del dosel y de transmisión de luz, por lo que muestra una correlación negativa con la luz difusa transmitida (TransDif) con valor de $r=-0.97$, con la luz directa a través del

dosel (TransDir) $r=-0.87$, fracción de apertura del dosel (FAD) $r=-0.97$ y $r=-0.94$ con el índice de transmisión de luz (GLI) (Cuadro 1.3.2).

La estimación del IAF a partir de parámetros de transmisión de luz y estructura del dosel por medio del modelo Beer-Lambert (Waring y Running, 1998), muestra que la relación existente entre los parámetros TransDif, TransDir, FAD y GLI, se ajusta a un modelo de tipo exponencial (Gower y Normanm, 1991) para cada uno de los parámetros analizados (Figura 1.3.6). Esto indica, que la transmisión de la luz hacia la parte baja del dosel disminuirá de manera exponencial al aumentar el área de intercepción del dosel (Chazdon y Pearcy, 1991; Hardy *et al.*, 2004; López-Sandoval *et al.*, 2015).

Los valores estimados en este trabajo para el IAF, se encuentran dentro del intervalo de valores obtenido por medio de otros métodos indirectos en bosques de *Abies religiosa*; se han reportado valores que van de 3.0 a 4.5 $\text{m}^2 \text{m}^{-2}$ para bosques densos y de 1.0 a 3.0 $\text{m}^2 \text{m}^{-2}$ para aquellos de menor densidad, usando datos radiométricos de imágenes de satélite ajustados mediante fotografías hemisféricas (Velasco *et al.*, 2010); así como valores de IAF de entre 3.3 ± 0.18 y $2.85 \pm 0.35 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$ obtenidos a partir del uso de sensores de radiación fotosintéticamente activa o PAR (Pérez *et al.*, 2007).

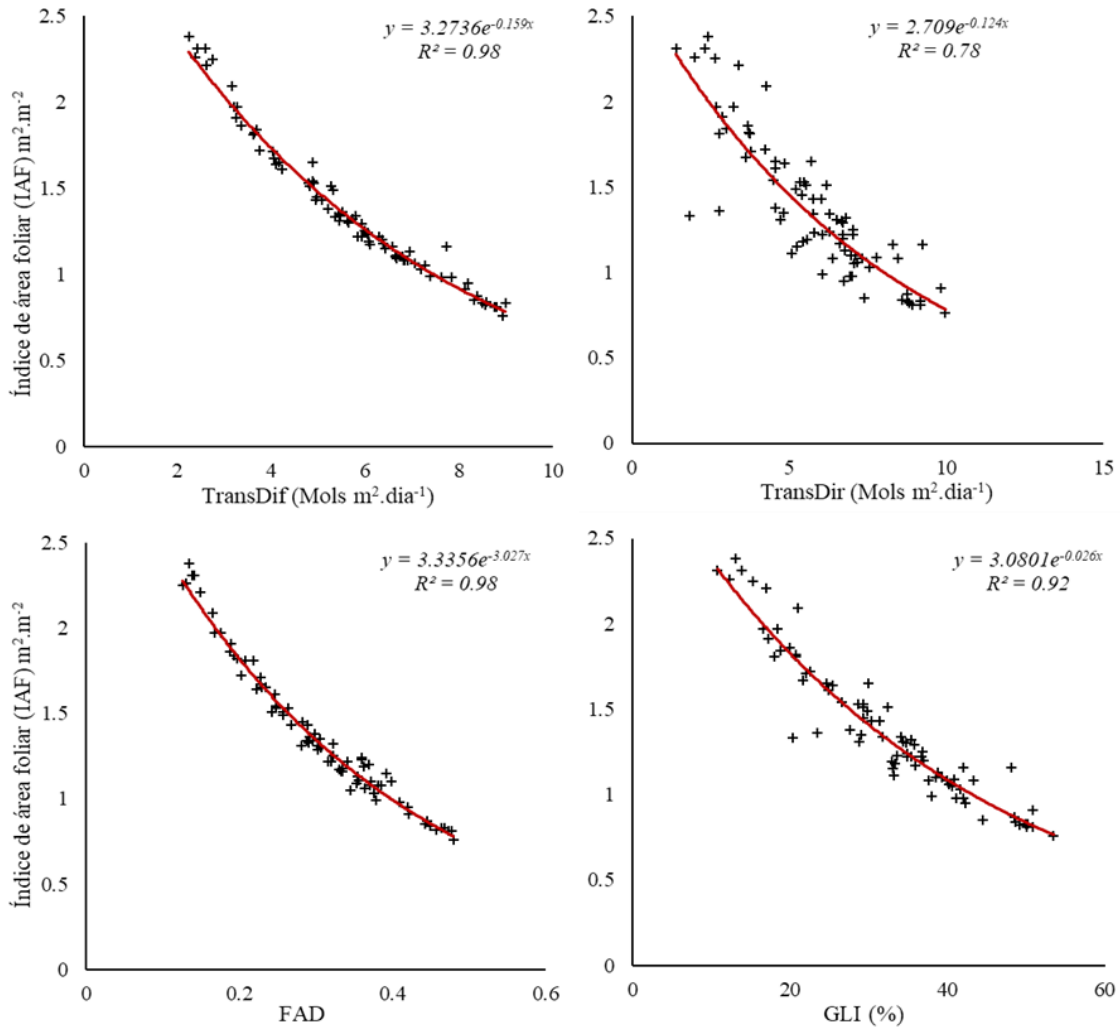


Figura 1.3.6 Relación entre el índice de área foliar (IAF) con a) radiación difusa transmitida a través del dosel (TransDif); b) radiación directa transmitida (TransDir); c) fracción de apertura del dosel (FAD); y d) índice de transmisión de luz GLI (%).

1.3.4 Duración acumulada media diaria de haces de luz

Para la duración acumulada media de haces de luz (DAS) (media \pm desviación estándar), que describe el número de minutos de radiación directa potencial que podría recibir un sitio durante un día a lo largo de un año, se obtuvo un promedio de 224.4 ± 76.4 minutos por día, con un

máximo de 377.8, mínimo de 60.2 minutos y un coeficiente de variación de 34.04 % (Figura 1.3.7).

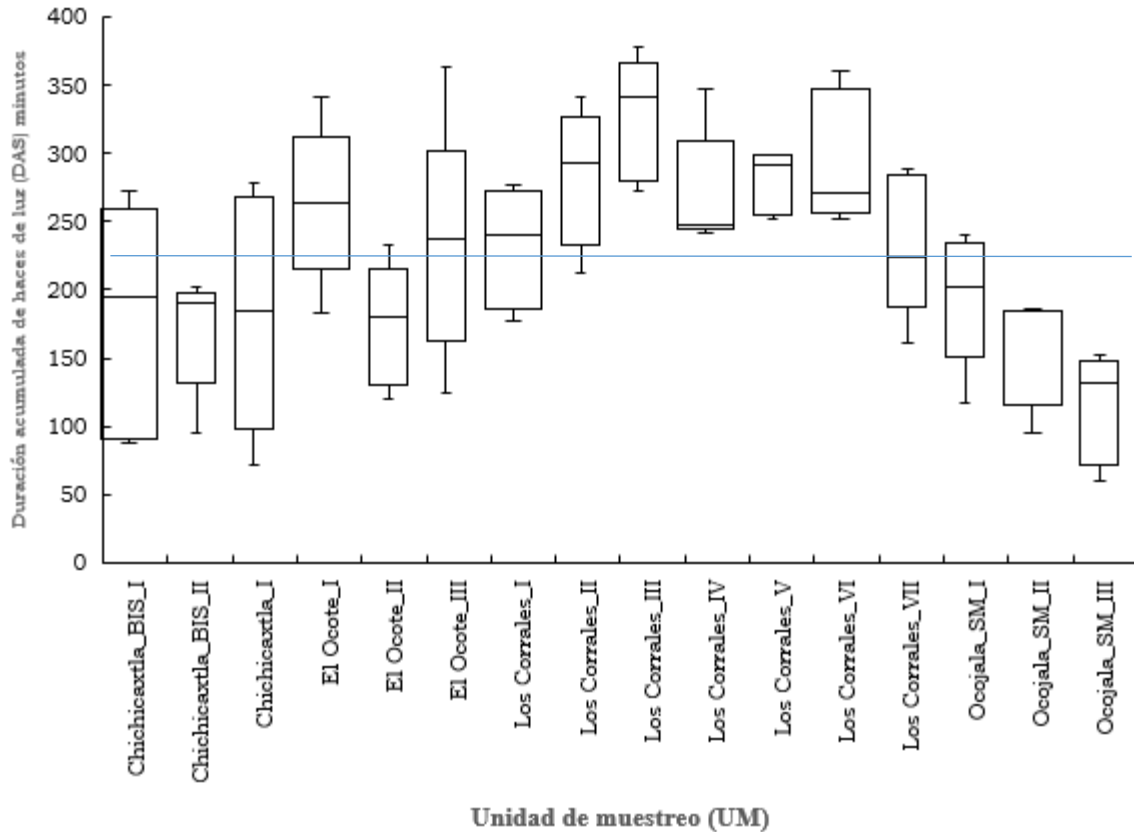


Figura 1.3.7 Variación en la duración acumulada media de haces de luz en minutos por día (DAS) por unidad de muestreo (UM), la línea azul indica el valor promedio general.

La DAS se relacionó de manera positiva con FAD ($R^2= 0.82$, $p<0.0001$); con el índice de transmisión de luz (GLI) ($R^2=0.91$, $p<0.0001$), y con la radiación directa transmitida (TransDir) ($R^2=0.93$, $p<0.0001$) (Figura 1.3.8).

Esto sugiere que, a medida que se incrementa la presencia de claros en el dosel, se aumenta la cantidad de luz directa presente bajo el mismo

(Hardy et al., 2004), lo cual influye en el índice de transmisión de luz (Frazer et al., 1999), como resultado de un incremento en la duración promedio de los haces de luz que podrían alcanzar algún punto en el sotobosque (Lambers *et al.*, 2008).

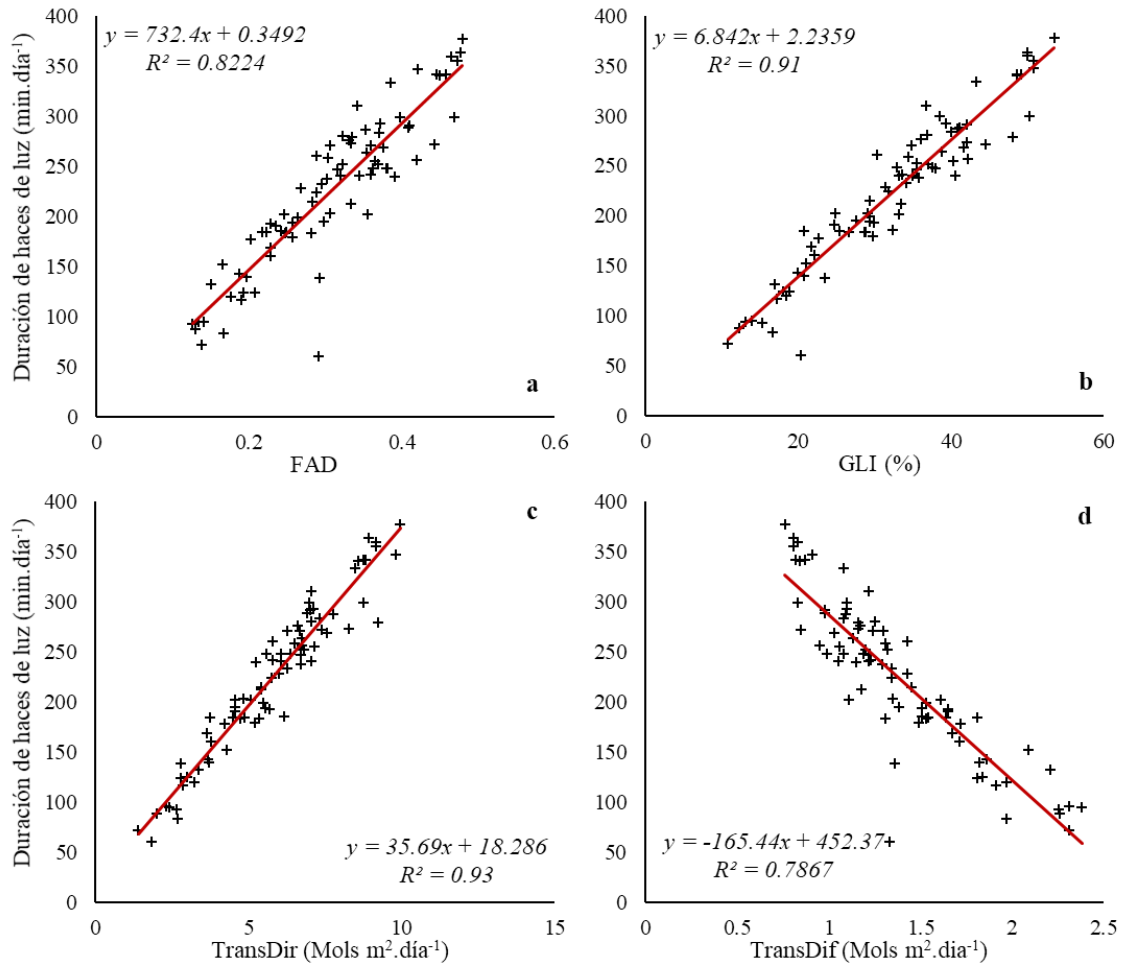


Figura 1.3.8 Relación entre la duración promedio acumulada de haces de luz por día en minutos (DAS) con: a) fracción de apertura del dosel (FAD); b) índice de transmisión de luz en porcentaje (GLI); c) radiación directa transmitida a través del dosel (TransDir); y d) índice de área foliar (IAF m^2m^{-2}).

El índice de área foliar (IAF) presentó una relación negativa con DAS

$R^2=0.79$ ($p<0.0001$), debido principalmente a que un incremento en valor

del índice de área foliar representa a un dosel más denso (Chazdon y Pearcy, 1991) que da lugar a la presencia de aperturas en el dosel de menor tamaño (Smith y Carter, 2013) y reduce la penetración de radiación directa a través del dosel así como la duración de los haces de luz a nivel del sotobosque.

1.3.5 Duración promedio de haces de luz

La duración promedio (\pm desviación estándar), de un haz de luz (DPS) es de 7.15 ± 2.88 min, con un valor máximo de 18.26, mínimo de 3.38, y coeficiente de variación de 40.27 % (Figura 1.3.9).

Si bien los valores estimados para este parámetro son similares a los valores de 5.26 ± 0.46 min y 6.43 ± 0.52 obtenidos para bosques puros de *Pinus elliottii* sin y bajo manejo silvícola (Cabrelli *et al.*, 2006), así como con aquellos obtenidos en bosques mezclados de *Pinus pseudostrobus*, *Juniperus fláccida*, *Quercus rysophyla*, *Q. canbyy*, *Q. laceyy* y *Arbustus xalapensis* con valores de 5.7 ± 3.05 sin tratamientos silvícolas y 5.72 ± 3.68 bajo manejo forestal (Roblero, 2013), es conveniente señalar que el ambiente lumínico bajo diferentes tipos de dosel forestal tendrá también diferentes condiciones de luz (Chazdon y Pearcy, 1991; Chen, 2014; Smith y Berry, 2013).

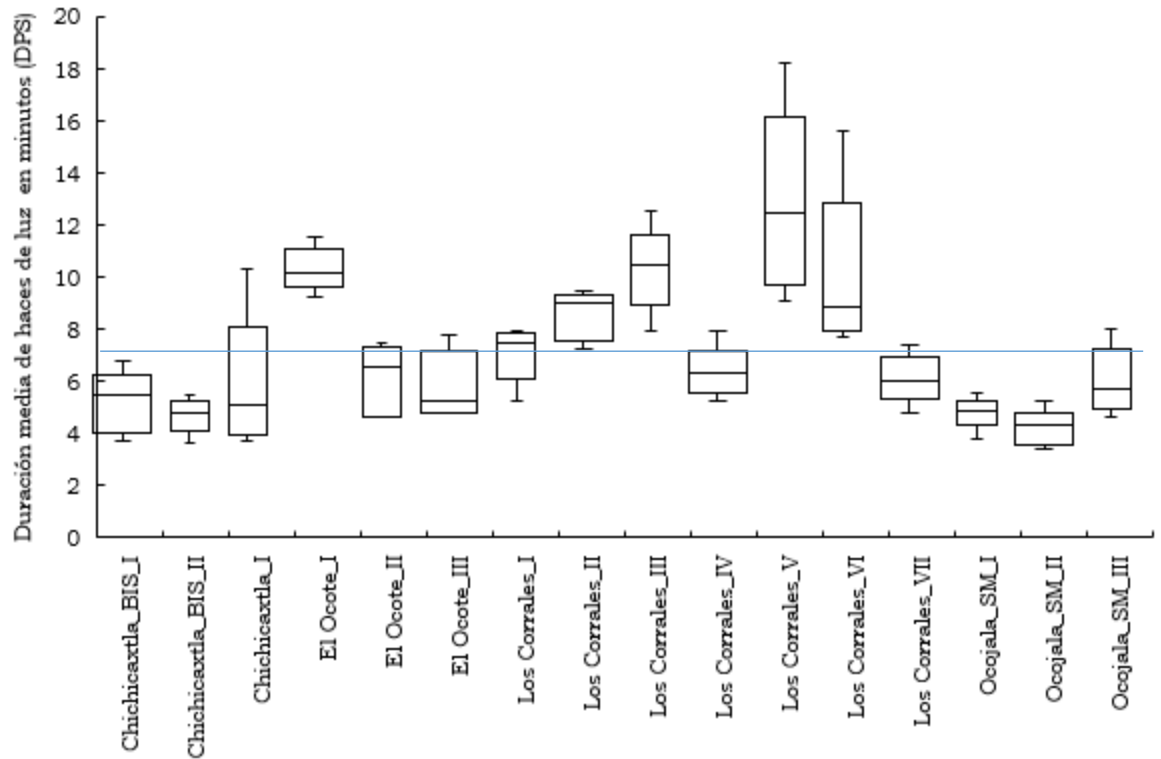


Figura 1.3.9 Variación en la duración promedio de haces de luz en minutos (DPS) por unidad de muestreo (UM). La línea azul indica el valor promedio general.

El análisis de regresión muestra que DPS se relaciona de manera positiva con el parámetro de estructura del dosel FAD ($R^2=0.49$) (Figura 1.3.10a) y con la transmisión de radiación a través del dosel (GLI) ($R^2=0.56$) (Figura 1.3.10b), TransDir ($R^2=0.54$) (Figura 1.3.10c) y TransDif ($R^2=0.52$), lo cual indica que con un incremento en cualesquiera de estos parámetros se incrementará la duración de los haces o destellos de luz bajo.

La duración media de un haz de luz (DPS) tiene una relación negativa con el índice de área foliar (IAF) ($R^2=0.42$, $p<0.0001$) (Figura 1.3.10d), manifestándose nuevamente que la estructura de las copas juega un rol importante en la dinámica del ambiente lumínico, así como en el

comportamiento de los haces de luz que serán transmitidos a través del dosel y alcanzarán el sotobosque (Marthews *et al.*, 2008).

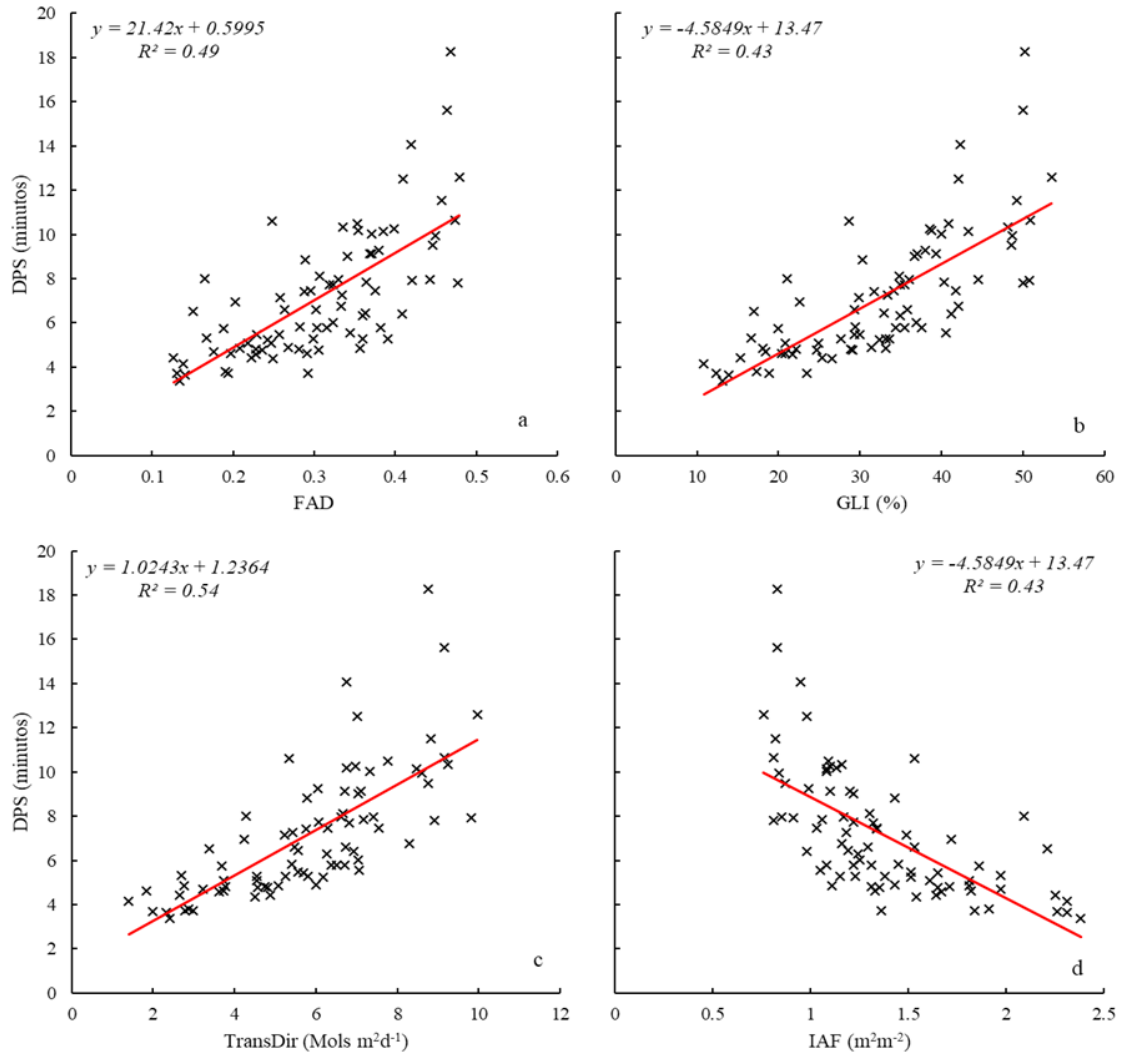


Figura 1.3.10 Relación existente entre la duración promedio de haces de luz (DPS) con: a) fracción de apertura del dosel (FAD); b) índice de transmisión de luz (GLI); c) radiación directa transmitida a través del dosel (TransDir); y d) índice de área foliar (IAF, m^2m^{-2}).

Así, cualquier incremento en la transmisión de luz directa a través del dosel, ya sea por una mayor cantidad y tamaño de claros, o bien, por la disminución del follaje (es decir del índice de área foliar), influenciará de

manera positiva a la duración de los haces de luz que alcanzarán el sotobosque.

En general, los indicadores de la fracción de apertura del dosel, índice de área foliar, la cantidad de luz directa (TransDir) y difusa (TransDif) transmitida a través del dosel en los rodales analizados son muy variables (Cuadro 1.3.1), lo cual sugiere que tanto la estructura como la transmisión de luz a través del dosel es muy heterogénea, dando como resultado un ambiente lumínico variable en el sotobosque de los rodales analizados.

1.3.6 Frecuencia de haces de luz

El análisis de distribución de frecuencias por clase de duración de los haces de luz permite una mejor comprensión de la estructura del dosel (Smith *et al.*, 1992) (Cuadro 1.3.3).

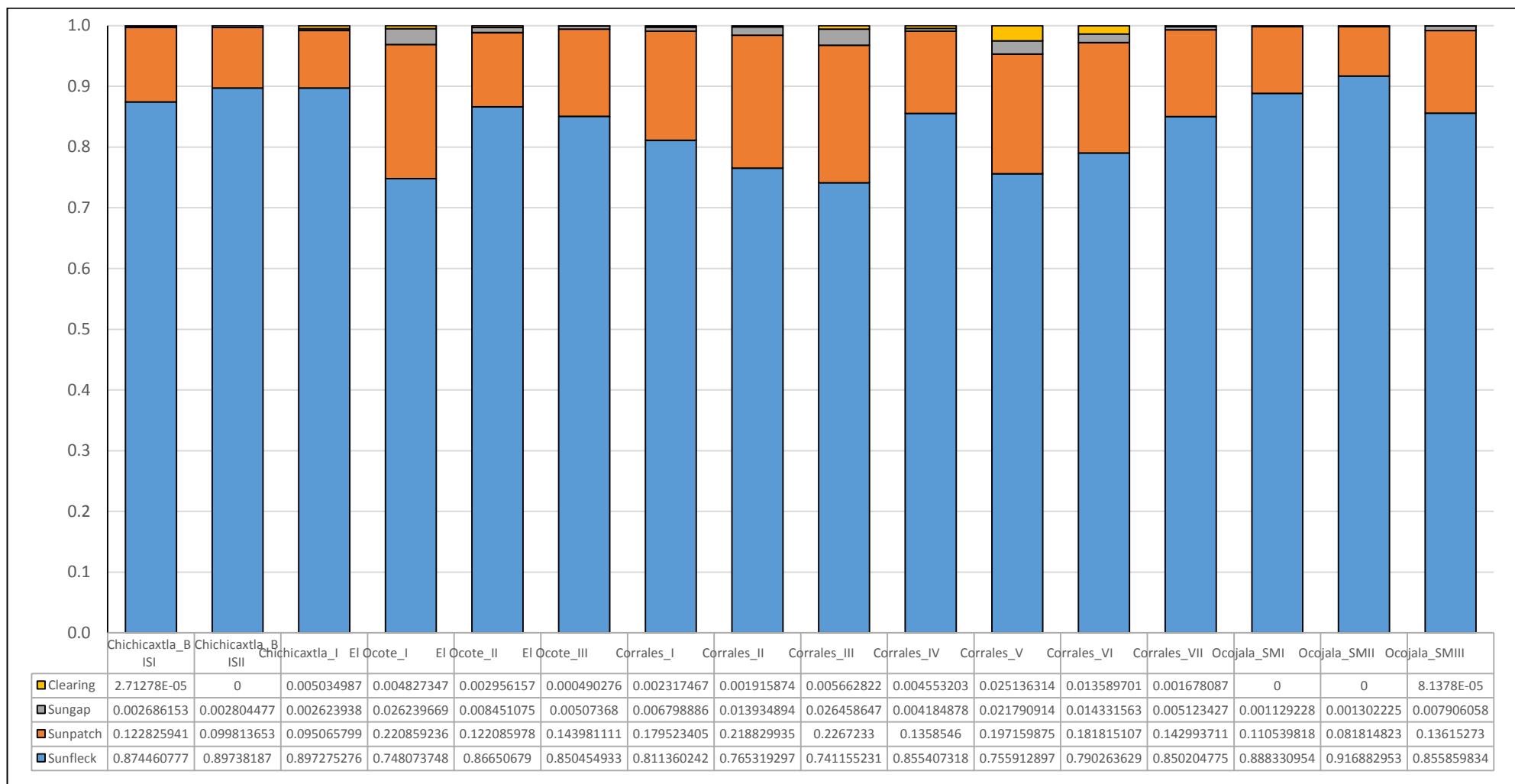
Los estadísticos obtenidos para el porcentaje del total de radiación solar directa incidente bajo el dosel del oyamel (*i.e.* haces de luz, SF) son: media de $83.5 \pm 6.26\%$, con valores máximos y mínimos de 95.76% y 70.26% , respectivamente, y un coeficiente de variación de 7.52% ; en el caso de parches o manchas (SP), media de $15.1 \pm 5\%$ de la luz presente bajo el dosel (máximo = 26.3% y mínimo = 4.2%); mientras que los menores aportes al total de radiación directa presente al nivel del sotobosque fueron de las clases claros de luz (SG) y claros (CL) cuyos valores no cumplen el supuesto de normalidad.

Los resultados obtenidos mediante la distribución de frecuencias muestran que más del 70% de la radiación que ingresa en forma directa y se encuentra disponible en el sotobosque, se realiza a partir de haces de luz o pulsos de radiación directa de corta duración (< 8 min) (Cuadro 1.3.3).

Esto coincide con evaluaciones de la contribución de los haces de luz, en los cuales se determinó que éstos contribuyen entre 50% y 70% del total de la luz disponible en el sotobosque en bosques tropicales (Chazdon y Pearcy, 1991); en el caso de bosques de coníferas siempre verdes, la composición, estructura, así como la etapa de sucesión es muy heterogénea, por lo cual la caracterización de los regímenes de luz es difícil (Canham y Burbank, 1994; Chazdon *et al.*, 1996).

Sin embargo, se considera que la cantidad de radiación solar disponible bajo el dosel de bosques de coníferas perennes es mayor que aquella presente bajo el dosel de bosques tropicales siempre verdes, debido a que existen menos estratos de árboles y doseles moderadamente abiertos (Canham *et al.*, 1990; Chazdon, 1988; Chen, 2014).

El análisis de regresión lineal mostró que la variación en la incidencia de haces o destellos de luz (SF), con duración menor a 8 min, puede ser explicada hasta en un 55%, por el parámetro de estructura FAD (Figura 1.3.11a), o con los parámetros de transmisión de radiación GLI ($R^2=0.58$) (Figura 1.3.11b), TransDir ($R^2=0.58$) (Figura 1.3.11c).



Cuadro 1.3.3 Distribución de la frecuencia relativa de clases de duración de radiación solar directa: haces de luz “sunflecks” (SF), parches de luz “sunpatch”, claros de luz “sungaps” y claros “clearing”; por unidad de muestreo bajo el dosel de *Abies religiosa*.

y TransDif ($R^2=0.53$) (Figura 1.3.11d); existe también una relación de SF positiva con el índice de área foliar (IAF) ($R^2=0.50$)(Figura 1.3.11e).

La asociación negativa entre la presencia de eventos lumínicos de una duración menor a 8 min (SF) con los parámetros FAD, GLI, TransDir y TransDif, sugiere que un incremento en la apertura del dosel disminuirá la presencia de haces de luz de corta duración, incrementando el aporte de radiación directa presente en el sotobosque gracias a aquellos eventos lumínicos de radiación directa de mayor duración.

Por otro lado, la asociación positiva de la fracción de radiación directa aportada por SF con el IAF, puede ser interpretada en función de la estructura del dosel, como el hecho de que un dosel cerrado de coníferas presentará una gran cantidad de pequeñas aperturas en el dosel, debido a una cobertura uniforme o continua (Bartemucci *et al.*, 2006; Chazdon y Pearcy, 1991; Hardy *et al.*, 2004; Smith y Berry, 2013).

En el caso de los parches o manchas de luz (SP) así como de los claros de luz (SG), los cuales se relacionan de manera negativa con el índice de área foliar (IAF) (valores de $R^2= 0.46$ y $R^2= 0.29$, respectivamente) y de forma positiva con la transmisión de radiación (GLI, TranDir y TransDif) y con el FAD, los resultados sugieren que para un dosel en el cual se incrementa la presencia de claros, de igual forma se incrementará la transmisión de luz a través de éste, estableciéndose un dosel discontinuo, en el cual los

eventos lumínicos incrementarán su duración (Hardy *et al.*, 2004; Marthews *et al.*, 2008; Sapkota y Odén, 2009).

En el caso de la radiación solar directa proveniente de eventos lumínicos de más de 120 min de duración que inciden en el dosel forestal y se denominan claros (CL), se obtuvo una correlación débil ($r < 0.50$) tanto con los parámetros de estructura del dosel como para aquellos relacionados con la transmisión de la radiación a través del dosel (Cuadro 1.3.4).

Cuadro 1.3.4 Coeficientes de correlación de Pearson para diversos indicadores de distribución de luz bajo el dosel de *Abies religiosa* en Aquixtla, Puebla.

	SF	SP	SG	CL	FAD	GLI	IAF	TransDif	TransDir
SF	1.00								
SP	-0.98	1.00							
SG	-0.85	0.77	1.00						
CL	-0.38	0.22 ^{ns}	0.39	1.00					
FAD	-0.74	0.71	0.58	0.44	1.00				
GLI	-0.76	0.72	0.63	0.46	0.95	1.00			
IAF	0.71	-0.68	-0.54	-0.39	-0.97	-0.94	1.00		
TransDif	-0.73	0.68	0.59	0.47	0.98	0.97	-0.97	1.00	
TransDir	-0.76	0.72	0.63	0.43	0.87	0.98	-0.87	0.90	1.0000

SF = haces de luz “*sunflecks*”; SP= parches de luz, “*sunpatch*”; SG = claros de luz “*sungaps*”; CL = claros “*clearing*”; FAD= fracción de apertura del dosel; GLI= índice de transmisión de luz; IAF=índice de área foliar; TransDiff= luz difusa transmitida; TransDir= luz directa transmitida. Todos los coeficientes de correlación resultaron estadísticamente significativos a $p < 0.001$, salvo donde se señale lo contrario como ns=no significativo con $p > 0.05$.

En términos generales, se puede establecer que los parámetros de estructura del dosel de *Abies religiosa*, fracción de apertura del dosel (FAD) e índice de área foliar (IAF), tienen una gran importancia como moduladores del ambiente lumínico presente a nivel del sotobosque, lo

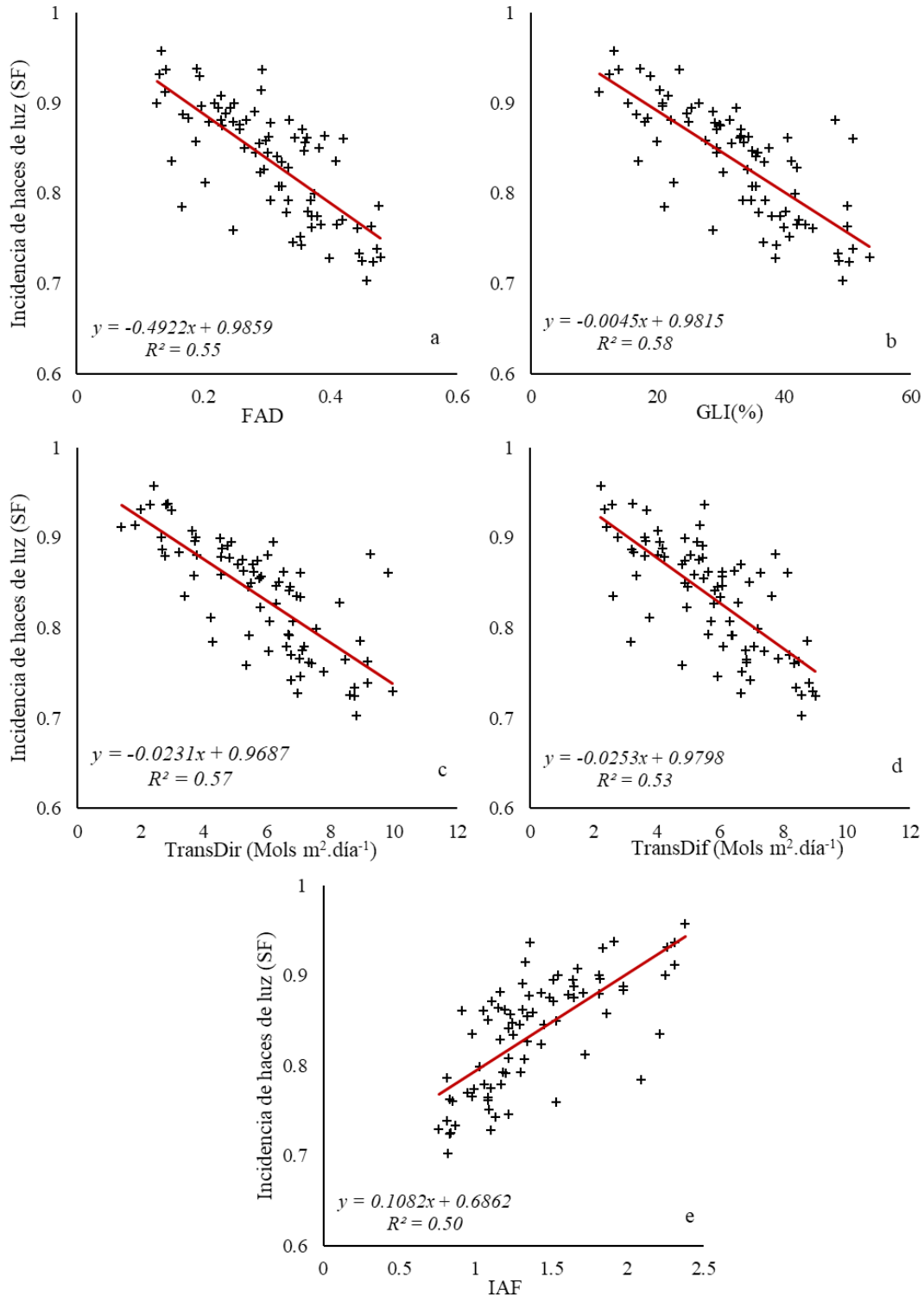


Figura 1.3.11 Relación entre la fracción de haces de luz (SF) con respecto al total de radiación directa presente bajo el dosel con: a) fracción de apertura del dosel (FAD), b) índice de transmisión de luz (GLI), c) radiación directa transmitida a través del dosel (TransDir), d) radiación difusa transmitida a través del dosel (TransDif) y e) índice de área foliar.

cual puede corroborarse en función de las fuertes correlaciones de estas dos variables con el resto de descriptores tanto de la estructura como de la transmisión de radiación solar a través del dosel.

En función de las relaciones positivas obtenidas del parámetro fracción de apertura del dosel con descriptores tanto del dosel como de transmisión y distribución de radiación solar bajo el dosel, se valida la hipótesis planteada H₂, ya que la variación y disponibilidad de luz a nivel de rodal, será mayor conforme se incremente la apertura del dosel

1.4 CONCLUSIONES

La transmisión de radiación solar hacia el sotobosque en bosques de *Abies religiosa* se caracteriza por una gran variación espacial y temporal. En donde un incremento en la apertura del dosel implica que mayores cantidades de radiación solar alcanzarán el piso forestal. Parámetros de estructura del dosel, principalmente, y del rodal en menor grado explican, al menos en parte, la variación del régimen de radiación solar presente bajo el dosel de *Abies religiosa*. El mejor predictor para el índice de área foliar, radiación directa y difusa disponible en el sotobosque, así como para el índice de transmisión de luz del dosel, fue la fracción de apertura del dosel obtenida del análisis de fotografías hemisféricas, mientras que las estimaciones a partir de algún parámetro de la estructura del rodal mostraron una relación débil.

La estimación del índice de área foliar a partir de parámetros de transmisión de luz y estructura del dosel por medio del modelo Beer-Lambert, mostró que la relación existente entre los parámetros de radiación transmitida (directa y difusa), apertura del dosel e índice de transmisión de luz del dosel, se ajustan a un modelo de tipo exponencial, indicando que la transmisión de luz disminuirá siguiendo dicha tendencia al aumentar el área de intercepción debido a un incremento en la cobertura y densidad de copas.

Los modelos lineales, ajustados para intentar explicar y estimar de manera sencilla los componentes del régimen y dinámica de la radiación solar presente en el sotobosque, a partir de parámetros de estructura del dosel, mostraron una relación moderada. De esta forma, los parámetros de apertura del dosel e índice de transmisión de luz, pueden ser usados para explicar buena parte de la variación en la duración y ración de la incidencia de haces de luz (*e.g.* duración media acumulada diaria, haces de luz “*sunflecks*”, parches de luz “*sunpatch*” y claros de luz “*sungap*”). La capacidad de los parámetros de estructura del rodal (área basal, densidad y diámetro cuadrático) para estimar los componentes del régimen y dinámica de la radiación solar bajo el dosel, fue débil o nula, con valores de correlación y/o determinación por debajo del 30 %, y algunos no significativos con $p=0.05$.

Esto sugiere la posibilidad de que parámetros de estructura del dosel, obtenidos mediante fotografías hemisféricas, sean empleados para proveer estimaciones del régimen y dinámica de luz disponible bajo el dosel de *Abies religiosa* en la región de estudio.

LITERATURA CITADA

- Ampoorter, E., Baeten, L., Koricheva, J., Vanhellefont, M., y Verheyen, K. (2014). Do diverse overstoreys induce diverse understoreys? Lessons learnt from an experimental-observational platform in Finland. *Forest Ecology and Management*, 318, 206–215. <http://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.01.030>
- Barbier, S., Gosselin, F., y Balandier, P. (2008). Influence of tree species on understory vegetation diversity and mechanisms involved-A critical review for temperate and boreal forests. *Forest Ecology and Management*, 254(1), 1–15. <http://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.09.038>
- Bartels, S. F., y Chen, H. Y. H. (2010a). Is understory plant species diversity driven by resource quantity or resource heterogeneity? *Ecological Society of America. Ecology*, 91(7), 1931–1938. <http://doi.org/10.1890/09-1376.1>
- Bartels, S. F., y Chen, H. Y. H. (2010b). Is understory plant species diversity driven by resource quantity or resource heterogeneity? *Ecology*, 91(7), 1931–1938. <http://doi.org/10.1890/09-1376.1>
- Bartemucci, P., Messier, C., Canham, C. D., Bartemucci, P., y Canham, C. D. (2006). Overstory influences on light attenuation patterns and understory plant community diversity and composition in southern boreal forests of Quebec. *Can. J. For. Res*, 36, 2065–2079. <http://doi.org/10.1139/X06-088>
- Baudry, O., Charmetant, C., Collet, C., y Ponette, Q. (2014). Estimating light climate in forest with the convex densiometer: Operator effect, geometry and relation to diffuse light. *European Journal of Forest Research*, 133(1), 101–110. <http://doi.org/10.1007/s10342-013-0746-6>
- Beaudet, M., Harvey, B. D., Messier, C., Coates, K. D., Poulin, J., Kneeshaw, D. D., y Bergeron, Y. (2011). Managing understory light

conditions in boreal mixedwoods through variation in the intensity and spatial pattern of harvest: A modelling approach. *Forest Ecology and Management*, 261(1), 84–94.
<http://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.09.033>

- Beaudet, M., y Messier, C. (2002). Variation in canopy openness and light transmission following selection cutting in northern hardwood stands: An assessment based on hemispherical photographs. *Agricultural and Forest Meteorology*, 110(3), 217–228. [http://doi.org/10.1016/S0168-1923\(01\)00289-1](http://doi.org/10.1016/S0168-1923(01)00289-1)
- Bellow, J. G., y Nair, P. K. R. (2003). Comparing common methods for assessing understorey light availability in shaded-perennial agroforestry systems. *Agricultural and Forest Meteorology*, 114, 197–211.
- Bohlman, S. A. (2015). Species Diversity of Canopy Versus Understory Trees in a Neotropical Forest: Implications for Forest Structure, Function and Monitoring. *Ecosystems*, 18(4), 658–670.
<http://doi.org/10.1007/s10021-015-9854-0>
- Bonham, C. D. (1989). Measurements for terrestrial vegetation. New York, NY: Wiley-Blackwell.
- Brantley, S. T., y Young, D. R. (2009). Linking light attenuation, sunflecks, and canopy architecture in mesic shrub thickets. *Plant Ecology*, 206(2), 225–236. <http://doi.org/10.1007/s11258-009-9637-9>
- Brokaw, N. V. L. (1987). Gap-Phase Regeneration of Three Pioneer Tree Species in a Tropical Forest. *Journal of Ecology*, 75(1), 9–19.
- Buckley, D. (1999). Practical field methods of estimating canopy cover, PAR, and LAI in Michigan oak and pine stands. *Northern Journal of Applied Forestry*, 16, 25–32.
<http://www.ingentaconnect.com/content/saf/njaf/1999/00000016/0000001/art00007>
- Bugmann, H. (2001). A review of forest gap models. *Climatic Change*.
<http://doi.org/10.1023/A:1012525626267>
- Canham, C. D. (1988). An index for understory light levels in and around canopy gaps. *Ecology*, 69(5), 1634–1638.
<http://doi.org/10.2307/1941664>
- Canham, C. D., y Burbank, D. H. (1994). Causes and consequences of resource heterogeneity in forests: interspecific variation in light transmission by canopy trees. *Canadian Journal of Forest Research*,

24(2), 337–349.

- Canham, C. D., Denslow, J. S., Platt, W. J., Runkle, J. R., Spies, T. A., y White, P. S. (1990). Light regimes beneath closed canopies and tree-fall gaps in temperate and tropical forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 20, 620–631.
- Castaños, M. L. J., y Castro, Z. S. (2014). Manejo Forestal Reserva Forestal Multifuncional, “El Manantial S.C.”: Conceptos, conductas y acciones. Zapopan, Jalisco: Comisión Nacional Forestal - Programa de las Naciones Unidas para el Desarrollo.
<http://doi.org/10.1017/CBO9781107415324.004>
- Chávez, V., y Macdonald, S. E. (2010). The influence of canopy patch mosaics on understory plant community composition in boreal mixedwood forest. *Forest Ecology and Management*, 259(6), 1067–1075. <http://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.12.013>
- Chazdon, R. L. (1988). Sunflecks and Their Importance to Forest Understorey Plants. (M. Begon, A. H. Fitter, E. D. Ford, y A. Macfadyen, Eds.), *Advances in Ecological Research*. London: Academic Press Inc. [http://doi.org/10.1016/S0065-2504\(08\)60179-8](http://doi.org/10.1016/S0065-2504(08)60179-8)
- Chazdon, R. L., y Pearcy, R. W. (1991). The Importance of Sunflecks for Forest Understorey Plants. *BioScience*, 41(11), 760–766.
<http://doi.org/10.2307/1311725>
- Chazdon, R. L., Pearcy, R. W., Lee, D. W., y Fetcher, N. (1996). Photosynthetic responses of tropical forest plants to contrasting light environments. In S. S. Mulkey, R. L. Chazdon, y A. P. Smith (Eds.), *Tropical forest plant ecophysiology* (pp. 1–55). Boston, MA: Chapman y Hall.
- Chen, H. Y. H. (2014). Characteristics of Light Availability Under Forest Canopies and Its Influences on Photosynthesis of Understorey Plants. *Forestry Studies in China*, 5(3)(January 2003), 54–62.
- Chesson, P. (2000). Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 31, 343–66.
<http://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.31.1.343>
- Comeau, P. G. (2001). Relationships between stand parameters and understorey light in boreal aspen stands. *Journal of Ecosystems and Management*, 1(2), 1–8.

- Comeau, P. G., Gendron, F., y Letchford, T. (1998). A comparison of several methods for estimating light under a paper birch mixedwood stand. *Canadian Journal of Forest Research Revue Canadienne De Recherche Forestiere*, 28(12), 1843–1850.
<http://doi.org/10.1139/x98-159>
- Comeau, P., Heineman, J., y Newsome, T. (2006). Evaluation of relationships between understory light and aspen basal area in the British Columbia central interior, 226, 80–87.
<http://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.12.060>
- Curtis, R. P., y Marshall, D. D. (2000). Why quadratic mean diameter? *Western Journal of Applied Forestry*, 15(360), 137–139.
- Delgado, M. G., y Garnica, Z. S. (2008). Informe de Evaluación para la Certificación del Manejo Forestal del Conjunto Predial “El Manantial.” Forest Alliance.
- Denny, C. K., y Nielsen, S. E. (2017). Spatial heterogeneity of the forest canopy scales with the heterogeneity of an understory shrub based on fractal analysis. *Forests*, 8(5). <http://doi.org/10.3390/f8050146>
- Denslow, J. S., Ellison, A. M., y Sanford, R. E. (1998). Treefall gap size effects on above- and below-ground processes in a tropical wet forest. *Journal of Ecology*, 86(4), 597–609. <http://doi.org/10.1046/j.1365-2745.1998.00295.x>
- Elliott, K. J., Vose, J. M., Knoepp, J. D., Clinton, B. D., y Kloeppe, B. D. (2015). Functional Role of the Herbaceous Layer in Eastern Deciduous Forest Ecosystems. *Ecosystems*, 18(2), 221–236.
<http://doi.org/10.1007/s10021-014-9825-x>
- FAO-UNESCO. (1998). Revised legend of FAO-UNESCO soil map of the world. International Soil Reference and Information Centre. Roma: FAO.
- Forrester, D. I., Guisasola, R., Tang, X., Albrecht, A. T., Dong, T. L., y le Maire, G. (2014). Using a stand-level model to predict light absorption in stands with vertically and horizontally heterogeneous canopies. *Forest Ecosystems*, 1(1), 1–19. <http://doi.org/10.1186/s40663-014-0017-0>
- Fournier, R. A., y Hall, R. J. (Eds.). (2017). Hemispherical Photography in Forest Science: Theory, Methods, Applications. Dordrecht: Springer Netherlands.
- Franklin, J. F., Spies, T. A., Pelt, R. V., Carey, A. B., Thornburgh, D. A.,

- Berg, D. R., y Chen, J. ; (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. [http://doi.org/10.1016/S0378-1127\(01\)00575-8](http://doi.org/10.1016/S0378-1127(01)00575-8)
- Franklin, J. F., Spies, T. A., Pelt, R. Van, Carey, A. B., Thornburgh, D. A., Berg, D. R., y Chen, J. (1987). Disturbances and structural development of natural forest ecosystems with silvicultural implications, using Douglas-fir forests as an example. *Forest Ecology and Management*, 75(1–3), 9–19. [http://doi.org/10.1016/S0378-1127\(01\)00575-8](http://doi.org/10.1016/S0378-1127(01)00575-8)
- Frazer, G. W., Canham, C. D., y Lertzman, K. P. (1999). Gap Light Analyzer (GLA): Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs, users manual and program documentation. Users Manual and Program Documentation, Version 2.0. Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia, and the Institute of Ecosystem Studies, Millbrook, New York.
- Frazer, G. W., Fournier, R. A., Trofymow, J. A., y Hall, R. J. (2001). A comparison of digital and film fisheye photography for analysis of forest canopy structure and gap light transmission. *Agricultural and Forest Meteorology*, 109(4), 249–263. [http://doi.org/10.1016/S0168-1923\(01\)00274-X](http://doi.org/10.1016/S0168-1923(01)00274-X)
- García, E. (1964). Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (Quinta edi). México, D.F.: Instituto de Geografía UNAM.
- Gates, D. M. (1980). Solar Radiation. In *Biophysical Ecology* (pp. 96–147). New York, NY: Springer New York. http://doi.org/10.1007/978-1-4612-6024-0_6
- Gilliam, F. (2014). The Herbaceous Layer in Forests of Eastern North America. (F. S. Gilliam, Ed.), *The Herbaceous Layer in Forests of Eastern North America* (Second Edition). New York: Oxford University Press. <http://doi.org/10.1093/acprof:osobl/9780199837656.001.0001>
- Gilliam, F. S. (2007). The Ecological Significance of the Herbaceous Layer in Temperate Forest Ecosystems. *BioScience*, 57(10), 845. <http://doi.org/10.1641/B571007>
- Gray, A. N., Spies, T. a, y Easter, M. J. (2002). Microclimatic and soil moisture responses to gap formation in coastal Douglas-fir forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 32(Tilman 1988), 332–343.

<http://doi.org/10.1139/x01-200>

- Gustafsson, L., Baker, S. C., Bauhus, J., Beese, W. J., Brodie, A., Kouki, J., ... Franklin, J. F. (2012). Retention Forestry to Maintain Multifunctional Forests: A World Perspective. *BioScience*, 62(7), 633–645. <http://doi.org/DOI 10.1525/bio.2012.62.7.6>
- Hale, S. E., Edwards, C., Mason, W. L., Price, M., y Peace, A. (2009). Relationships between canopy transmittance and stand parameters in Sitka spruce and Scots pine stands in Britain. *Forestry*, 82(5), 503–513. <http://doi.org/10.1093/forestry/cpp020>
- Hansen, a. J., Spies, T.A, Swanson, F. J., y Ohmann, J. L. (1991). Conserving Biodiversity in Managed Forests Lessons from natural forests among. *American Institute of Biological Sciences*, 41(6), 382–392. <http://doi.org/10.2307/1311745>
- Hardy, J. P., Melloh, R., Koenig, G., Marks, D., Winstral, A., Pomeroy, J. W., y Link, T. (2004). Solar radiation transmission through conifer canopies. *Agricultural and Forest Meteorology*, 126(3–4), 257–270. <http://doi.org/10.1016/j.agrformet.2004.06.012>
- Helms, J. A. (1998). The dictionary of forestry. CAB International and the Society of American Foresters. 210.
- Hu, L., Yan, B., Wu, X., y Li, J. (2010). Calculation method for sunshine duration in canopy gaps and its application in analyzing gap light regimes. *Forest Ecology and Management*, 259(3), 350–359.
- Hubbell, S. P., Foster, R. B., O'Brien, S. T., Harms, K. E., R., C., Wechsler, B., y Lao. (1999). Light gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a neotropical forest. *Science*, 283, 554–557.
- Hutchinson, G. E. (1957). Population studies – animal ecology and demography – concluding remarks. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology, 22, 415–427.
- INEGI. (2007). Núcleos agrarios: Tabulados básicos por municipio. Programa de Certificación de Derechos Ejidales y titulación de Solares Puebla. PROCEDE.
- INEGI. (2017). Mapa Digital México V. 6.0. <http://gaia.inegi.org.mx>
- Ives, A. R., y Carpenter, S. R. (2007). Stability and diversity of ecosystems. *Science*, 317(5834), 58–62. <http://doi.org/10.1126/science.1133258>
- Jennings, S. B., Brown, N. D., y Sheil, D. (1999). Assessing forest canopies

and understorey illumination: canopy closure, canopy cover and other measures. *Forestry*, 72(1), 59–74.
<http://doi.org/10.1093/forestry/72.1.59>

- Johansson, T. (1996). Estimation of canopy density and irradiance in 20- to 40-year-old birch stands (*Betula pubescens* ehrh and *betula pendula* roth). *Trees - Structure and Function*, 10(4), 223–230.
<http://doi.org/10.1007/BF02185673>
- Kern, C. C., Montgomery, R. A., Reich, P. B., y Strong, T. F. (2013). Canopy gap size influences niche partitioning of the ground-layer plant community in a northern temperate forest. *Journal of Plant Ecology*, 6(1), 101–112. <http://doi.org/10.1093/jpe/rts016>
- Kern, C. C., Montgomery, R. A., Reich, P. B., y Strong, T. F. (2013). Canopy gap size influences niche partitioning of the ground-layer plant community in a northern temperate forest. *Journal of Plant Ecology*, 6(1), 101–112. <http://doi.org/10.1093/jpe/rts016>
- Kimmins, J. P. (2004). *Forest ecology: a foundation for sustainable forest management and environmental ethics in forestry* (3rd edition). Upper Saddle River, NJ: Pearson Prentice Hall.
- Kopp, G., y Lean, J. L. (2011). A new, lower value of total solar irradiance: Evidence and climate significance. *Geophysical Research Letters*, 38(1), 1–7. <http://doi.org/10.1029/2010GL045777>
- Lambers, H., Chapin, F. S., y Pons, T. L. (2008). *Plant Physiological Ecology* (Second Edition). New York: Springer.
- Leblanc, S. G., Chen, J. M., Fernandes, R., Deering, D. W., y Conley, A. (2005). Methodology comparison for canopy structure parameters extraction from digital hemispherical photography in boreal forests. *Agricultural and Forest Meteorology*, 129(3–4), 187–207.
- Lefcheck, J. S., Byrnes, J. E. K., Isbell, F., Gamfeldt, L., Griffin, J. N., Eisenhauer, N., y Duffy, J. E. (2015). Biodiversity enhances ecosystem multifunctionality across trophic levels and habitats. *Nature Communications*, 6, 1–7. <http://doi.org/10.1038/ncomms7936>
- Légaré, S., Bergeron, Y., y Paré, D. (2002). Influence of forest composition on understory cover in boreal mixed-wood forests of western Quebec. *In Silva Fennica* (Vol. 36, pp. 353–366).
<http://doi.org/10.14214/sf.567>
- Levine, J. M., y HilleRisLambers, J. (2009). The importance of niches for the maintenance of species diversity. *Nature*, 461(7261), 254–257.

<http://doi.org/10.1038/nature08251>

- Lhotka, J. M., y Loewenstein, E. F. (2006). Indirect measures for characterizing light along a gradient of mixed-hardwood riparian forest canopy structures. *Forest Ecology and Management*, 226(1–3), 310–318. <http://doi.org/10.1016/j.foreco.2006.01.043>
- Lieffers, V. J., Messier, C., Stadt, K. J., Gendron, F., y Comeau, P. G. (1999). Predicting and managing light in the understory of boreal forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 29(6), 796–811. <http://doi.org/10.1139/x98-165>
- Ligot, G., Balandier, P., Courbaud, B., Jonard, M., Kneeshaw, D., y Claessens, H. (2014). Managing understory light to maintain a mixture of species with different shade tolerance. *Forest Ecology and Management*, 327. <http://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.05.010>
- Long, J. N., Dean, T. J., y Roberts, S. D. (2004). Linkages between silviculture and ecology: Examination of several important conceptual models. *Forest Ecology and Management*, 200(1–3), 249–261. <http://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.07.005>
- López-Sandoval, J. A., López-Mata, L., Cruz-Cárdenas, G., Vibrans, H., Vargas, O., y Martínez, M. (2015). Modelado de los factores ambientales que determinan la distribución de especies sinantrópicas de *Physalis*. *Botanical Sciences*, 93(4), 755–764. <http://doi.org/10.17129/botsci.192>
- Macdonald, S. E., y Fenniak, T. E. (2007). Understory plant communities of boreal mixedwood forests in western Canada: Natural patterns and response to variable-retention harvesting. *Forest Ecology and Management*, 242(1), 34–48. <http://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.01.029>
- Marthews, T. R., Burslem, D. F. R. P., Phillips, R. T., y Mullins, C. E. (2008). Modelling Direct Radiation and Canopy Gap Regimes in Tropical Forests. *Biotropica*, 40(6), 676–685.
- McIntosh, A. C. S., Macdonald, S. E., y Quideau, S. A. (2016). Understory plant community composition is associated with fine-scale above- and below-ground resource heterogeneity in mature lodgepole pine (*Pinus contorta*) forests. *PLoS ONE*, 11(3), 1–17. <http://doi.org/10.1371/journal.pone.0151436>
- Messier, C., Parent, S., y Bergeron, Y. (1998). Effects of Overstory and Understory Vegetation on the Understory Light Environment in Mixed Boreal Forests. *Journal of Vegetation Science*, 9(4), 511.

<http://doi.org/10.2307/3237266>

- Messier, C., y Puttonen, P. (1995). Spatial and temporal variation in the light environment of developing Scots pine stands: the basis for a quick and efficient method of characterizing light. *Canadian Journal of Forest Research*, 25(4), 343–354. <http://doi.org/10.1139/x95-038>
- Mestre, L., Toro-Manríquez, M., Soler, R., Huertas-Herrera, A., Martínez-Pastur, G., y Lencinas, M. V. (2017). The influence of canopy-layer composition on understory plant diversity in southern temperate forests. *Forest Ecosystems*, 4(1), 6. <http://doi.org/10.1186/s40663-017-0093-z>
- Mölder, A., Bernhardt-Römermann, M., y Schmidt, W. (2008). Herb-layer diversity in deciduous forests: Raised by tree richness or beaten by beech? *Forest Ecology and Management*, 256(3), 272–281. <http://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.04.012>
- Monsi, M., y Saeki, T. (2005). On the Factor Light in Plant Communities and its Importance for Matter Production. *Annals of Botany*, 95(3), 549–567. <http://doi.org/10.1093/aob/mci052>
- Muenchen, R. A., y Hilbe, J. M. (2010). *Statistics and Computing R for Stata Users*. Springer New York.
- Muller, R. N. (2003). Nutrient relations of the herbaceous layer in deciduous forest ecosystems. In R. K. Peet, N. L. Christensen, y F. S. Gilliam (Eds.), *The Herbaceous Layer in Forests of Eastern North America* (pp. 15–37). New York: Oxford University Press. <http://doi.org/10.1093/acprof:osobl/9780199837656.003.0011>
- Nackaerts, K., Coppin, P., Muys, B., y Hermy, M. (2000). Sampling methodology for LAI measurements with LAI-2000 in small forest stands. *Agricultural and Forest Meteorology*, 101(4), 247–250. [http://doi.org/10.1016/S0168-1923\(00\)00090-3](http://doi.org/10.1016/S0168-1923(00)00090-3)
- Nobis, M., y Hunziker, U. (2005). Automatic thresholding for hemispherical canopy-photographs based on edge detection. *Agricultural and Forest Meteorology*, 128(3–4), 243–250. <http://doi.org/10.1016/j.agrformet.2004.10.002>
- Oliver, C. D., y Larson, B. C. (1996). *Forest stand dynamics*. New York (USA) John Wiley.
- Papaioannou, G., Nikolidakis, G., Asimakopoulus, D., y Retalis, D. (1996). Photosynthetically active radiation in Athens. *Agricultural and Forest Meteorology*, 81(1972), 287–298.

- Promis, A., Schindler, D., Reif, A., y Cruz, G. (2009). Solar radiation transmission in and around canopy gaps in an uneven-aged *Nothofagus betuloides* forest. *International Journal of Biometeorology*, 53(4), 355–367. <http://doi.org/10.1007/s00484-009-0222-7>
- Reich, P. B., Frelich, L. E., Voldseth, R. A., Bakken, P., y Adair, E. C. (2012). Understorey diversity in southern boreal forests is regulated by productivity and its indirect impacts on resource availability and heterogeneity. *Journal of Ecology*, 100(2), 539–545. <http://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01922.x>
- Roblero Soto, A. (2013). Caracterización del microambiente lumínico en áreas bajo diferentes sistemas de manejo, utilizando fotografías hemisféricas. Universidad Autónoma de Nuevo León. Tesis de Maestría.
- Sapkota, I. P., y Odén, P. C. (2009). Gap characteristics and their effects on regeneration, dominance and early growth of woody species. *Journal of Plant Ecology*, 2(1), 21–29. <http://doi.org/10.1093/jpe/rtp004>
- Scanga, S. E. (2014). Population dynamics in canopy gaps: Nonlinear response to variable light regimes by an understory plant. *Plant Ecology*, 215(8), 927–935. <http://doi.org/10.1007/s11258-014-0344-9>
- Schleppi, P., y Paquette, A. (2017). Hemispherical Photography in Forest Science: Theory, Methods, Applications (Vol. 28).
- Schreuder, H. T., Ernst, R., y Ramirez-Maldonado, H. (2004). Statistical Techniques for Sampling and Monitoring Natural Resources. *Agriculture*, RMRS-126(April), 111. <http://www.treesearch.fs.fed.us/pubs/6287>
- Seidel, D., Fleck, S., Leuschner, C., y Hammett, T. (2011). Review of ground-based methods to measure the distribution of biomass in forest canopies. *Annals of Forest Science*, 68(2), 225–244. <http://doi.org/10.1007/s13595-011-0040-z>
- Smith, W. K., y Berry, Z. C. (2013). Sunflecks? *Tree Physiology*, (33), 233–237. <http://doi.org/10.1093/treephys/tpt005>
- Sonohat, G., Balandier, P., y Ruchaud, F. (2004). Predicting solar radiation transmittance in the understory of even-aged coniferous stands in temperate forests. *Annals of Forest Science*, 61(7), 629–641.
- Sutherland, W. J., Freckleton, R. P., Godfray, H. C. J., Beissinger, S. R.,

- Benton, T., Cameron, D. D., y Wiegand, T. (2013). Identification of 100 fundamental ecological questions. *Journal of Ecology*, 101(1), 58–67.
<http://doi.org/10.1111/1365-2745.12025>
- Tagle, M. A. G., Pérez, J. J., y Himmelsbach, W. (2011). Impact of firewood extraction on leaf area index and canopy openness in mixed pine-oak forests in northeast Mexico. *Forstarchiv*, 82(1), 20–25.
<http://doi.org/10.2376/0300-4112-81-20>
- Tinya, F., y Ódor, P. (2016). Congruence of the spatial pattern of light and understory vegetation in an old-growth, temperate mixed forest. *Forest Ecology and Management*, 381, 84–92.
<http://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.09.027>
- Venables, W. D., y Smith, D. M. (2017). An Introduction to R.
<http://doi.org/10.1016/B978-0-12-381308-4.00001-7>
- Vockenhuber, E. A., Scherber, C., Langenbruch, C., Meißner, M., Seidel, D., y Tschardtke, T. (2011). Tree diversity and environmental context predict herb species richness and cover in Germany's largest connected deciduous forest. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 13(2), 111–119.
<http://doi.org/10.1016/j.ppees.2011.02.004>
- Webster, C., Rutter, N., Zahner, F., y Jonas, T. (2016). Measurement of Incoming Radiation below Forest Canopies: A Comparison of Different Radiometer Configurations. *Journal of Hydrometeorology*, 17(3), 853–864. <http://doi.org/10.1175/JHM-D-15-0125.1>
- Yirdaw, E., y Luukkanen, O. (2004). Photosynthetically active radiation transmittance of forest plantation canopies in the Ethiopian highlands. *Forest Ecology and Management*, 188(1–3), 17–24.
<http://doi.org/10.1016/j.foreco.2003.07.024>
- Zellweger, F., Baltensweiler, A., Ginzler, C., Roth, T., Braunisch, V., Bugmann, H., y Bollmann, K. (2016). Environmental predictors of species richness in forest landscapes: Abiotic factors versus vegetation structure. *Journal of Biogeography*, 43(6).
<http://doi.org/10.1111/jbi.12696>
- Zhang, Y., Chen, J. M., y Miller, J. R. (2005). Determining digital hemispherical photograph exposure for leaf area index estimation. *Agricultural and Forest Meteorology*, 133, 166–181.

CAPÍTULO 2. DIVERSIDAD VEGETAL A NIVEL DEL SOTOBOSQUE EN RODALES DE *Abies religiosa* (Kunth) Schlechtendahl et Chamisso EN AQUIXTLA, PUEBLA, MÉXICO

RESUMEN

Las plantas del sotobosque representan el mayor componente de biodiversidad en la mayoría de los ecosistemas forestales, desempeñando un papel clave en el funcionamiento de los bosques. A pesar de esta importancia, la influencia de la estructura y composición del dosel en la diversidad de plantas presentes en el sotobosque, es relativamente poco entendida para los bosques templados de México. El objetivo de este trabajo fue evaluar cómo la estructura del dosel, así como la disponibilidad de luz, influyen en la diversidad del sotobosque en rodales de *Abies religiosa*. La investigación se llevó a cabo en 16 unidades de muestreo de 500 metros cuadrados. El ambiente lumínico, así como la estructura del dosel fueron evaluados usando fotografías hemisféricas. Se obtuvieron cinco fotografías hemisféricas de cada unidad de muestreo. Establecimos cinco cuadrantes, de un metro cuadrado, en cada una de las dieciséis parcelas, todas las plantas dentro de los cuadrantes fueron registradas e identificadas a nivel de especie. De los datos de muestreo calculamos la riqueza de especies y la α -diversidad usando el índice de Shannon y Simpson. La relación entre las variables de estudio fue determinada por regresión lineal simple y su asociación mediante el coeficiente de correlación de Pearson. La estructura del dosel influye en la diversidad del sotobosque de diversas maneras, principalmente la apertura del dosel, la cual tiene una influencia importante en la riqueza y la diversidad del sotobosque; resultó evidente que un aumento en la apertura del dosel tendrá un efecto positivo en la riqueza y diversidad de las especies en el sotobosque, aumentando la heterogeneidad y disponibilidad de la luz, promoviendo la presencia de diferentes especies.

Palabras clave: *Índice de Shannon, Índice de Simpson, Bosque de oyamel, Riqueza de especies, dosel, fotografías hemisféricas.*

UNDERSTORY VEGETATION DIVERSITY IN STANDS OF *Abies religiosa* (Kunth) Schltldl. et Cham. IN AQUIXTLA, PUEBLA, MÉXICO

ABSTRACT

Understory vegetation represents the largest component of biodiversity in most forest ecosystems and plays a key role in forests functioning. Despite their importance, the influence of canopy structure and composition on understory plant diversity is poorly understood for temperate forests of México. The aim of this study was to evaluate the influence of canopy structure and understory light availability on understory vegetation diversity in *Abies religiosa* forests. Understorey light levels were estimated with hemispherical photos obtained in sampling units of 500 m² established in pure oyamel stands. Also, five quadrats were set up on each sampling unit, and all plants inside the quadrats were tallied and identified at the species level. Species richness and α -diversity were calculated for each stand, using Shannon's and Simpson's diversity indexes. The relationships among the study variables was determined with both Pearson's correlation coefficient and simple linear regression. Canopy-layer structure influences the herb-layer diversity in different ways, mainly the opening of the canopy has an important influence on understory richness and diversity. It is clear that an increase in canopy opening has a positive effect on the understory vegetation richness and diversity, since the former increases understory light heterogeneity and availability, which promotes the presence of different species.

Keywords: *Shannon index, Simpson Index, fir forest, species richness, canopy, hemispheric photographs.*

2.1 INTRODUCCIÓN

El interés actual en la conservación de la biodiversidad en sus tres niveles: genética, especies y ecosistemas, ha dado como resultado que tanto el manejo forestal como los tratamientos silvícolas sean diseñados y aplicados de tal forma que mantengan la integridad de los ecosistemas forestales en los cuales son llevados a cabo y a su vez logren satisfacer las necesidades de la sociedad (Aguirre-Calderón, 2015; Hawksworth y Bull, 2006; Noss, 1993). Lo anterior derivado del convenio de diversidad biológica de Río de Janeiro, así como de otros compromisos de carácter internacional establecidos en las Resoluciones de Helsinki en 1993 y Montreal en 1996 , respecto al “*mantenimiento, conservación y mejora apropiada de la diversidad biológica de los ecosistemas forestales*” (Secretariat of the Convention on Biological Diversity, 2001).

De esta manera, el interés en alcanzar una silvicultura sustentable con base en el conocimiento y manejo de los ecosistemas forestales de manera integral, ha dado lugar a la búsqueda del entendimiento de los efectos del manejo forestal sobre los patrones de biodiversidad tanto vegetal como animal y a escalas que van desde individuo, comunidad, rodal y hasta el nivel de paisaje (Ellum, 2009).

En particular, el interés se ha centrado en los bosques templados, en los cuales el sotobosque contiene prácticamente la mayor proporción de la diversidad biológica existente en estos ecosistemas forestales (Barbier *et*

al., 2008; Franklin *et al.*, 2002; Macdonald y Fenniak, 2007; Mölder *et al.*, 2008); el sotobosque es capaz de proveer tanto hábitat como recursos específicos para algunas especies raras o exclusivas, lo cual permite que sean empleadas como un indicador de biodiversidad (Spyreas y Matthews, 2006), además de estar directamente involucrado en los flujos de energía, ciclo de nutrientes, biodiversidad y la regeneración de éstos ecosistemas (Gilliam, 2007), y dar lugar a nuevos microambientes para el establecimiento y desarrollo de otras especies (Simonson *et al.*, 2014).

En este sentido, la vegetación presente a nivel del sotobosque contribuye de manera significativa al funcionamiento de los ecosistemas forestales (Bartels y Chen, 2010a; Macdonald y Fenniak, 2007; McIntosh *et al.*, 2016). Es un componente importante en el flujo de energía dentro del bosque, la dinámica del carbón y el flujo de nutrientes (Ampoorter *et al.*, 2014; Augusto *et al.*, 2003; Franklin *et al.*, 2002); además de proveer hábitat para diversas especies de animales (Gilliam, 2007; Gustafsson *et al.*, 2012; Mori *et al.*, 2017).

Sin embargo, las comunidades vegetales que integran el sotobosque, tienen una composición, estructura, y patrones de distribución ampliamente heterogéneos, los cuales dependen en buena medida de las condiciones microambientales dentro del rodal, la estructura del bosque y de aquellas especies presentes en el estrato superior (Tinya y Ódor, 2016). En general, el sotobosque es considerado un ambiente poco favorable para

el desarrollo de las especies forestales, dado que existe una disponibilidad restringida de recursos considerados indispensables en el desarrollo de las especies vegetales (Kimmins, 2004).

Dentro de estos recursos restringidos particularmente podemos considerar los niveles relativamente bajos de luz presentes bajo el dosel forestal, estableciéndose de esta manera una relación entre la composición y estructura del dosel con la biodiversidad del sotobosque (Barbier *et al.*, 2008; Chávez y Macdonald, 2010; Légaré *et al.*, 2002; Smith *et al.*, 2008). Cuando los niveles de luz bajo el dosel se incrementan, el crecimiento y establecimiento de las especies de plantas presentes en el sotobosque se incrementa (Canham y Burbank, 1994; Chazdon y Pearcy, 1991; Gilliam, 2007).

La evaluación de la biodiversidad presente en los ecosistemas, de acuerdo con Magurran (2004), parte de tres supuestos, el primero considera a todas las especies iguales, por lo tanto, la abundancia relativa de las especies en la comunidad, será el único factor que determine su importancia al momento de evaluar la diversidad; el segundo asume que al momento de evaluar la diversidad, todos los individuos son iguales; y por último asume que durante la evaluación de la biodiversidad, la totalidad de la abundancia de las especies (número de individuos) ha sido registrada, a partir de unidades comparables y apropiadas.

De tal forma que, la evaluación de la biodiversidad de especies presentes en un ecosistema incluye dos componentes distintos. El primero se refiere a la riqueza de especies y el segundo es la equidad entre especies (Gotelli, 2008). En función de lo anterior las medidas de diversidad son clasificadas en medidas de riqueza de especies, o bien, medidas de heterogeneidad, éstas últimas combinando riqueza y equidad (Magurran, 2004).

La riqueza de especies es simplemente el número de especies por unidad de área, mientras que la diversidad biológica es un término más amplio que puede incorporar diversidad de grupos funcionales, número de niveles tróficos o abundancia relativa de especies (Gotelli, 2008), siendo esta última su equidad. El mayor problema de las estimaciones de riqueza, es la dependencia del esfuerzo de muestreo (Magurran, 2004).

Las medidas de riqueza de especies típicamente se dividen en medidas de diversidad α , β y γ (Whittaker, 1972). La diversidad α , también conocida como diversidad local o del sitio, es prácticamente sinónimo de riqueza de especies a pequeña escala (Magurran, 2004), por lo general consiste en un conteo de especies dentro de un área considerada relativamente homogénea. En este caso, la determinación de qué es local y homogéneo, dependerá del tamaño de los organismos que serán estudiados; y puede variar desde una muestra de 1.0 m² para especies herbáceas o gramíneas, hasta 1000 m² o más para árboles (Bonham, 1989).

Los índices de diversidad de Simpson (D_{SI}) y Shannon-Weiner (H') incorporan la abundancia de especies además de su riqueza y son empleados para reflejar la probabilidad de que dos individuos tomados al azar sean de la misma especie. El primero de éstos índices es considerado como uno de los más apropiados cuando la dominancia de la comunidad corresponde a una o pocas especies, de igual forma se le considera un buen estimador de la diversidad para tamaños de muestra pequeños (Magurran, 2004). Mientras, el segundo enfatiza el componente de la riqueza de especies, pero sus resultados no son fáciles de interpretar. Una desventaja de ambos índices, se debe a que restan importancia a especies poco comunes (Magurran, 2004), algo importante al momento de evaluar la diversidad, ya que la abundancia de estas, posiblemente se encuentre relacionada con una mayor complejidad estructural de las comunidades (Halffter y Moreno, 2005).

La estimación de la diversidad empleando los índices de Simpson y Shannon-Weiner posibilita la comparación de resultados, esto siempre y cuando sea desarrollado el complemento del índice de Simpson ($1-D$) y se ajuste el índice de Shannon a una escala 0 a 1 mediante la fórmula $H'/\ln(S)$, conocida como índice de equidad (E). De tal forma que los valores de D y H' reflejarán la heterogeneidad a una escala compatible de 0 a 1, en la cual valores cercanos a 1 indican una comunidad más diversa (Magurran, 2004).

Los bosques de *Abies* presentes en las zonas templadas de México, son considerados relictos de bosques boreales (Challenger y Caballero, 1998; Rzedowski, 2006) y ocupan aproximadamente 128,840 ha (INEGI, 2014), que representan 0.06 % de la superficie del país (Challenger y Soberón, 2008); estos bosques poseen un patrón de distribución espacial discontinuo, y forman comúnmente manchones aislados (Rzedowski, 2006). Las mayores extensiones continuas de estos bosques se presentan en la faja volcánica transmexicana, dentro de los límites altitudinales de 2400 a 3600 m, donde la especie *Abies religiosa* domina el estrato arbóreo superior (Challenger y Soberón, 2008; Cuevas-Guzmán *et al.*, 2011; Rzedowski, 2006).

Los bosques de *Abies religiosa* han sido afectados en estructura, composición florística, diversidad, distribución y extensión por aprovechamientos forestales, incendios, ganadería extensiva, cambio de uso de suelo, contaminación del aire y plagas (Challenger y Soberón, 2008; Cuevas-Guzmán *et al.*, 2011; González-Medina *et al.*, 2010); además, al igual que para otras especies forestales, se espera alguna repercusión en su distribución y extensión debido al cambio climático (Beniston, 2003; Millar *et al.*, 2007) .

La diversidad presente en los bosques de *Abies* es un aspecto relevante, ya que si bien son considerados semejantes desde el punto de vista estructural, presentan diferencias en la composición florística entre

localidades, de tal manera que la proporción de géneros y especies compartidos entre localidades es menor a 5% (Sánchez-González *et al.*, 2005). Rzedowski (2006) describe estas comunidades como bosques densos, de tal manera que presentan condiciones de penumbra bajo dosel limitando el desarrollo de vegetación arbustiva y herbácea, además de presentar una cobertura entre 60 y 95% de musgo en el suelo. Sin embargo, posterior a un disturbio la riqueza de especies arbustivas y herbáceas aumenta, así como la densidad de algunas de éstas, debido a la disponibilidad de luz al interior de la comunidad, incrementando la diversidad del sotobosque (Rzedowski, 2006; Sánchez-González *et al.*, 2005).

En México, como parte de sus políticas públicas, se busca promover el aprovechamiento sustentable de los recursos forestales, la aplicación de técnicas silvícolas apropiadas, conservar la biodiversidad, así como mejorar las condiciones de vida de su población (ENAIROS, 2013). Con base en lo anterior, los objetivos de este trabajo fueron: obtener los valores de riqueza y diversidad vegetal en el sotobosque de rodales puros de *Abies religiosa* bajo manejo forestal y determinar sus relaciones con atributos de la estructura del rodal y del dosel, así como del régimen de luz bajo el dosel, de tal manera que algunos de éstos parámetros obtenidos mediante fotografías hemisféricas, pudiesen ser empleados para proveer estimaciones de riqueza y diversidad bajo el dosel, permitiendo contar con

una herramienta de pronóstico durante el aprovechamiento sustentable del bosque.

2.2 MATERIALES Y MÉTODOS

2.2.1 Área de estudio

El presente trabajo se desarrolló en el Conjunto predial denominado Reserva Forestal “El Manantial” S.C., el cual cuenta con una superficie total de 266.7 ha, bajo manejo forestal (Delgado y Garnica, 2008) se ubica en la región de la “Sierra Norte” del estado de Puebla, entre los 19° 42' 27.4" y 19° 44' 37.6" de latitud norte y los 98° 00' 43.9" y 97° 58' 56.5" de longitud oeste; dentro de las subcuencas Río Tecuantepec y Río Apulco de la Cuenca Tecolutla de la Región Hidrológica No. 27 Tuxpan-Nautla (INEGI, 2017).

Es parte de la Subprovincia fisiográfica Lagos y Volcanes del Anáhuac, de la Provincia Eje Neovolcánico; dado el antecedente geológico de tipo volcánico, predominan en el área de estudio la unidad de suelo de tipo Andosol y la subunidad húmico (FAO-UNESCO, 1998). La distribución altitudinal dentro del predio va de los 2650 m a 3178 m, con pendientes entre 20 y 60 % (Castaños y Castro, 2014);

Se identifican dos tipos de climas: Templado subhúmedo con lluvias en verano C(w₁) por debajo de la cota de los 3000 m y Templado subhúmedo de mayor humedad C(w₂) por arriba de ésta cota altitudinal, mismos que

difieren únicamente en el índice de humedad de Lang (Precipitación/Temperatura), siendo para $C(w_1)$ de 43.2 y 55 para $C(w_2)$, mientras que para el resto de variables climáticas son semejantes: temperatura media anual de 15°C, temperatura promedio del mes más frío 10°C y temperatura promedio del mes más caliente de 22°C. Precipitación en el mes más seco menor de 40 mm; precipitación total anual de 600 a 1000 mm; lluvias de verano y porcentaje de lluvia invernal entre 5 y 10% del total anual (Castaños y Castro, 2014; García, 1964).

La vegetación dominante en el PRF “El Manantial” corresponde a masas mezcladas (rodales con menos del 80% de los árboles presentes en el dosel de una sólo especie) de pino (*Pinus patula*, *P. pseudostrobus*, *P. ayacahuite var. veitchii*, *P. rudis* y *P. teocote*) y oyamel (*Abies religiosa*) en diferentes proporciones; masas puras (al menos el 80% de los árboles que integran el dosel de una misma especie) de pino (*P. patula*), así como de oyamel (*A. religiosa*). Mientras que en el estrato arbustivo está compuesto principalmente por *Arbutus xalapensis* y *Baccharis conferta* (Castaños y Castro, 2014).

2.2.2 Sitios de muestreo

Dentro de las 16 unidades de muestreo de 500 m² distribuidas en las masas puras de oyamel de la Reserva Forestal “El Manantial” (Figura 1.2.2), se ubicaron cinco sub-unidades de 1 m² ($n=80$) (Goslee, 2006; Stohlgren *et al.*, 1995)(Figura 1.2.2), distanciadas 10 m a partir del centro

de la UM y distribuidas espacialmente hacia el norte, sur, este y oeste del centro, la quinta sub-unidad se ubicó en el centro de la UM.

En cada sub-unidad se llevó a cabo la identificación de todas las especies vasculares presentes en el sotobosque (hierbas, arbustos y pastos), además de cuantificarse el número de individuos de cada una de las especies, para el caso de especies no vasculares como el caso de las briofitas únicamente se registró su presencia o ausencia dentro de la sub-unidad. En el caso de aquellos especímenes de los cuales no fue posible su identificación taxonómica en campo, se tomaron muestras para su posterior identificación y depósito en el Herbario de la División de Ciencias Forestales de la Universidad Autónoma Chapingo. Los muestreos, identificación en campo y colecta de ejemplares se llevaron a cabo durante los meses agosto y septiembre de 2017.

2.2.3 Estimación de la estructura del dosel y régimen de luz

Se utilizaron 80 fotografías hemisféricas para estimar el porcentaje de claros, índice de área foliar y radiación transmitida a través del dosel (Seidel *et al.*, 2011)(Apéndice 1); parámetros de radiación solar: radiación directa transmitida a través del dosel (TransDir); luz difusa transmitida a través del dosel (TransDif) (Frazer *et al.*, 1999); además de la estimación de la distribución de haces de luz bajo el dosel utilizando la clasificación propuesta por Smith y Carter (2013), así como el porcentaje de radiación transmitida a través de claros en el dosel hacia el sotobosque, lo que en

conjunto se denomina índice de transmisión de luz (GLI) (Frazer *et al.*, 1999; Canham, 1988; Bartemucci *et al.*, 2006). Se empleó el software Gap Light Analyzer[®] (GLA) v.2.0 desarrollado por Frazer y colaboradores (1999) para el procesamiento de las fotografías hemisféricas. Para mayores detalles de la captura de las fotografías hemisféricas, así como del procesamiento y análisis de éstas ver el Capítulo 1.

2.2.4 Estimación de la biodiversidad en el sotobosque

Se utilizó el conteo directo del número de especies en muestras de igual tamaño (5.0 m² por UM) (Ludwig y Reynolds, 1988) como alternativa al uso de algún índice para determinar la riqueza de especies (S), sin considerar la proporción y distribución de cada especie. La riqueza de especies no muestra cómo se encuentra distribuida u organizada la diversidad de especies dentro de la comunidad bajo estudio, pero es un parámetro comúnmente empleado para comparar localidades diferentes (Gotelli y Colwell, 2001).

Se estimaron también los índices de Shannon-Wiener (H') y el de dominancia de Simpson (D_{SI}), ya que éstos permiten incorporar tanto la riqueza de especies como su densidad. El primero combina la información de riqueza y la equidad (Magurran, 2004), mientras que el segundo es considerado un buen estimador de la diversidad con tamaños de muestra relativamente pequeños, además de capturar la varianza de la distribución

de abundancias de las especies presentes en la muestra (Gotelli, 2008; Magurran, 2004).

El índice de Shannon-Wiener es uno de los métodos más ampliamente empleados para comparar la diversidad biológica, y usa datos de la abundancia relativa para de este modo incorporar la equidad y la riqueza de especies en una sola medida de diversidad (Magurran, 2004):

$$H' = - \sum_{i=1}^s p_i \ln p_i$$

Donde \ln es el logaritmo natural, p_i es la proporción de individuos encontrados de la i -ésima especie:

$$p_i = \frac{n_i}{N_i}$$

Donde, n_i es igual a la abundancia de la i -ésima especie y N_i es la abundancia total de especies en la muestra.

De esta manera, se relacionan el número de especies con la proporción de individuos pertenecientes a cada una de ellas en la muestra, además de medir la uniformidad en la distribución de los individuos entre las especies. El índice de Shannon-Wiener obtenido a partir de datos empíricos generalmente se encuentra entre 1.5 y 3.5, y en raras ocasiones es mayor a 4. El valor de 0 se obtiene cuando existe sólo una especie,

mientras que el valor máximo posible se obtiene a partir de $\ln(S)$, es decir, cuando todas las especies se encuentran representadas por el mismo número de individuos (Magurran, 2004).

El índice de Simpson considera la probabilidad de que dos individuos de la población seleccionados al azar sean de la misma especie, e indica la relación existente entre riqueza o número de especies (S) y la abundancia o número de individuos por especie, se representa con una D (Magurran, 2004):

$$D = \sum p_i^2$$

Donde p_i es la proporción de individuos de la i -ésima especie. En este caso, a medida que el valor de D se incrementa la diversidad disminuye, por lo que se emplea el denominado índice de diversidad de Simpson que se expresa como:

$$D_{SI} = 1 - D$$

De esta manera, el valor aumenta a medida que la comunidad se vuelve más diversa. Este índice es uno de los más significativos y robustos disponibles, ya que es capaz de capturar la varianza de la distribución de abundancias y atribuir más peso a la abundancia relativa de las especies en una comunidad.

Los valores para el índice de diversidad de Simpson van de 0 a 1, donde valores cercanos a 1 indican en una comunidad la presencia de muchas especies con abundancias igualmente bajas, mientras que números cercanos a 0 expresan menos especies y que una de ellas es dominante (Magurran, 2004).

Cada índice de diversidad utilizado fue calculado por unidad de muestreo, mediante el lenguaje de programación abierto para análisis de datos R[©] (Venables *et al.*, 2015), a través del paquete Vegan 2.4-5 desarrollado para cálculos de diversidad biológica (Oksanen, 2015).

2.2.5 Análisis estadístico

El análisis de las variables obtenidas se realizó con el paquete para computación y gráficos estadísticos R[©] (Venables y Smith, 2017). Mediante el cual, para cada una de las variables de estructura del rodal, así como del dosel, además de la duración y la distribución de la radiación solar estimadas, se calcularon los valores medios, desviación estándar y coeficiente de variación por unidad muestral. Se llevó a cabo un análisis de correlación de Pearson entre las características estructurales y las variables de disponibilidad de luz bajo dosel, para después estimar modelos de asociaciones entre ellas por medio de análisis de regresión lineal simple (Ver fórmula 1.3).

2.3 RESULTADOS Y DISCUSIÓN

2.3.1 Riqueza y diversidad del sotobosque

Un total de 44 especies de plantas fue colectado en el sotobosque de *Abies religiosa* (Cuadro 2.3.1). Del total de especies colectadas, no fue posible lograr la identificación de siete ejemplares, debido a que durante el muestreo se encontraban en una etapa juvenil de su desarrollo, y carecían de una diferenciación morfológica clara para su identificación (Villaseñor, 2016). La riqueza de especies entre las unidades de muestreo presentó una variación de entre 6 y 19 especies vasculares, así como la presencia de briofitas en todas las unidades de muestreo (Cuadro 2.3.2).

La riqueza de especies en el bosque bajo estudio ($S=44$), es mayor a la reportada para bosques de la misma especie en el Estado de México ($S=39$), reportada por Castro (2016), donde 29 correspondieron al estrato herbáceo y nueve al arbustivo; pero menor a la reportada por Sánchez-González y colaboradores (2006) para transectos altitudinales realizados entre 3000 y 3500 m, durante 16 meses, en bosques del oriente del Estado de México ($S=137$), en comparación a este estudio en el cual las UM se distribuyeron en un intervalo altitudinal de 2860 m a 3157 m (Cuadro 2.3.2) el cual es menor en altitud y tiempo de muestreo. De igual forma es menor a la reportada en otros trabajos en Jalisco ($S=64$) (Cuevas-Guzmán *et al.*, 2011), Veracruz ($S=122$) (Narave, 1985) y Coahuila ($S=73$) (Encina-Dominguez *et al.*, 2008).

Sin embargo, es pertinente señalar que en dichos trabajos además del estrato herbáceo se incluyeron el arbustivo y el arbóreo por ser bosques de *Abies* mezclados con elementos de Bosque mesófilo de montaña para el caso de Jalisco, o *Pinus*, *Quercus* y *Pseudotsuga* para el resto de las localidades, lo cual incrementa la riqueza, en comparación al presente estudio el cual se realizó en masas puras, además de que no se consideran las variaciones en la superficie de muestreo.

Cuadro 2.3.1 Taxones registrados en las sub-unidades de muestreo.

División	Clase	Familia	Especie
POLYPODIOPHYTA			
	POLYPODIOPSISIDA		
		Polypodiaceae	<i>Polypodium polypodioides</i> (L.) Watt
		Aspleniaceae	<i>Asplenium monanthes</i> L.
PINOPHYTA			
	PINOPSISIDA		
		Pinaceae	<i>Abies religiosa</i> (Kunth) Schtdl. et Cham.
MAGNOLIOPHYTA			
	LILIOPSISIDA		
		Poaceae	<i>Brachypodium mexicanum</i> (Roem. et Schult.) Link <i>Piptochaetium fimbriatum</i> (Kunth) Hitchc
		Orchidaceae	<i>Deiregyne eriophora</i> (B.L. Rob. y Greenm.) Garay
	MAGNOLIOPSISIDA		
		Asteraceae	<i>Baccharis conferta</i> Kunth <i>Archibaccharis serratifolia</i> (Kunth) S.F.Blake <i>Erigeron galeottii</i> (A.Gray) Greene <i>Senecio callosus</i> Sch.Bip. <i>Stevia monardifolia</i> Kunth <i>Bidens odorata</i> Cav.

- Bidens pilosa* L.
Ageratina glabrata (Kunth) R.M. King y H. Rob.
Gnaphalium viscosum Kunth
Roldana platanifolia (Benth.) H. Rob. y Brettell
- Rosaceae
- Alchemilla procumbens* Rose
Acaena elongata L.
Rubus pringlei Rydb.
- Solanaceae
- Cestrum elegans* (Brongn.) Schltldl.
Solanum nigrescens M. Martens y Galeotti
- Fagaceae
- Quercus* sp.
- Caryophyllaceae
- Arenaria lanuginosa* (Michx.) Rohrb
- Ericaceae
- Arbutus xalapensis* Kunth
Pernettya ciliata (Schltldl. ety Cham.) Small
- Grossulariaceae
- Ribes ciliatum* Humb. et Bonpl. ex Roem. et Schult.
- Lamiaceae
- Salvia elegans* Vahl.
Lepechinia caulescens (Ortega) Epling
- Oxalidaceae
- Oxalis alpina* (Rose) R.Knuth
- Rubiaceae
- Didymaea alsinoides* (Cham. et Schltldl.) Standl.
Galium hypocarpium (L.) Endl. ex Griseb.
Hamelia patens Jacq.
- Plantaginaceae
- Plantago australis* Lam.
- Pyrolaceae
- Monotropa uniflora* L.
- Caprifoliaceae
- Lonicera mexicana* (Kunth) Rehder.
- Geraniaceae
- Geranium seemannii* Peyr.
Geranium lilacinum R. Knuth

Siete especies fueron registradas, pero no identificadas.

Las especies colectadas corresponden a 19 familias, siendo la más numerosa Asteraceae con nueve géneros (*Ageratina*, *Stevia*, *Bidens*, *Baccharis*, *Roldana*, *Erigeron*, *Senecio*, *Archibaccharis* y *Gnaphalium*), seguida de Ericaceae y Rosaceae con tres géneros cada una. Las familias Rubiaceae, Poaceae, Solanaceae, y Lamiaceae estuvieron representadas por dos géneros cada una, mientras que el resto de las familias solo presentaron un género, tal es el caso de Aspleniaceae, Orchidaceae, Apiaceae, Grossulariaceae, Plantaginaceae, Polypodiaceae, Oxalidaceae, Pinaceae, Fagaceae, Caryophyllaceae, Caprifoliaceae y Geraniaceae, ésta última con dos especies (Figura 2.3.1).

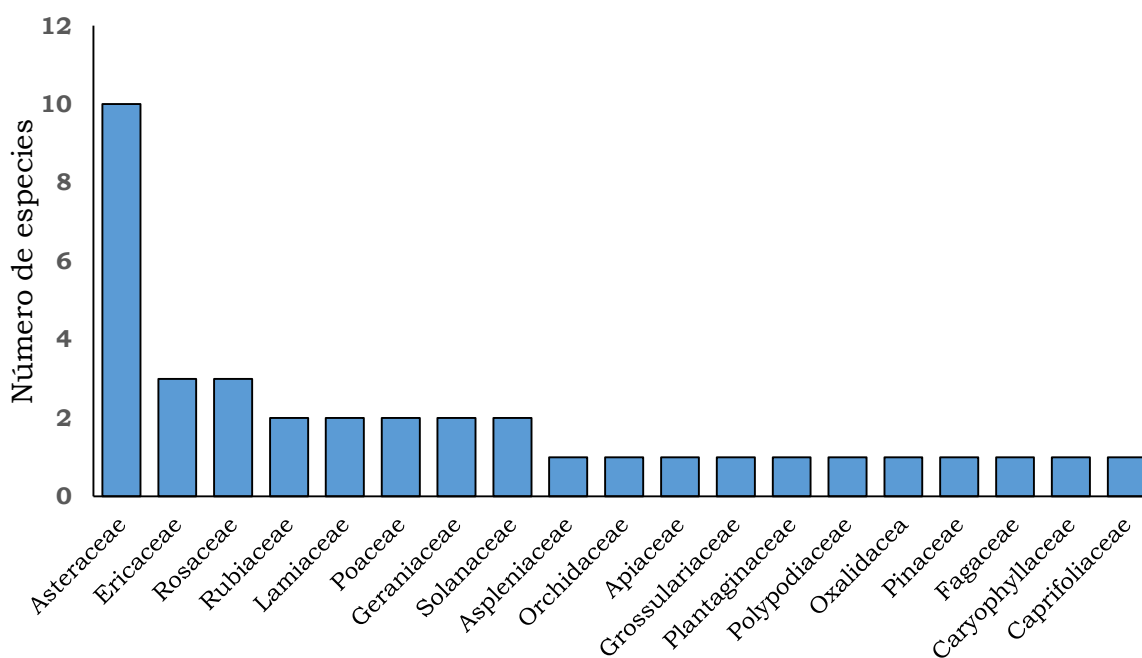


Figura 2.3.1 Distribución de especies por familias bajo el dosel de *Abies religiosa*.

Los géneros y especies registrados en este estudio son comunes para los bosques de *Abies religiosa* de otras áreas de México, y coincide en este sentido la familia Asteraceae como la más numerosa en cuanto a géneros (Cuevas-Guzmán *et al.*, 2011; Sánchez-González *et al.*, 2005; Sánchez-González *et al.*, 2006).

La composición florística de los bosques de oyamel ubicados en la franja Volcánica Transversal de México, se caracteriza por agrupar en una pequeña proporción de familias la mayor parte de géneros y especies presentes en una comunidad (Sánchez-González *et al.*, 2005). Lo anterior, asumiendo el patrón de distribución constante de especies para regiones templadas propuesto por Tolmatschew (Malyshev, 1991), en el cual la mayoría de las especies de flora presentes en las comunidades de una región florística, se encontrarán agrupadas en aproximadamente diez familias, siendo constante el porcentaje de contribución dentro de la región florística (Tolmatschew, 2008). En este trabajo, la distribución de especies colectadas por familias es congruente con lo expresado en el párrafo anterior, ya que el 59 % de las especies se concentra en tan sólo ocho familias, las cuales coinciden con la composición florística reportada para bosques de *Abies religiosa* en la faja volcánica transmexicana (Sánchez-González *et al.*, 2006). Asimismo, el 29.6% de las especies colectadas: *Abies religiosa*, *Baccharis conferta*, *Geranium seemannii*, *Arbutus xalapensis*, *Ribes ciliatum*, *Monotropa uniflora*, *Brachypodium mexicanum*, *Rubus pringle* Rydb, *Didymaea alsinoides*, *Arenaria*

lanuginosa, *Senecio callosus*, *Alchemilla procumbens* y *Acaena elongata*, coinciden con las especies identificadas como las más comunes para los bosques de *Abies religiosa* de esta región florística (Sánchez-González *et al.*, 2005).

En cuanto a los índices utilizados para evaluar la diversidad del sotobosque, el índice de diversidad de Shannon-Wiener (H') presenta una distribución entre los valores de 0.98 y 2.52, de un valor de la máxima diversidad esperada de $H'_{máx.}=3.78$ para $S=44$; Mientras que los valores para el índice de diversidad de Simpson (D_{SI}) se distribuyeron en un intervalo de 0.48 a 0.89.

Para bosques de *Abies* ubicados en los Parques Nacionales Zoquiapan e Iztacihuatl-Popocatepetl, empleando 40 sitios de muestreo circulares de 0.1 ha, con un sitio circular de evaluación de herbáceas anidado de 7.0 m², se obtuvieron valores entre 0.62 y 2.59 para el índice de Shannon-Wiener (Castro, 2016), los cuales se encuentran dentro del intervalo de valores obtenido, aun cuando el esfuerzo de muestreo fue menor en el presente trabajo.

Los valores obtenidos para el índice de Simpson fueron más altos a los calculados para bosques mezclados de pino cuyo intervalo reportado está entre 0.09 y 0.32 (Arroyo, 2016), pero son similares a aquellos obtenidos en bosques de oyamel en el PN Zoquiapan y el PN Iztacihuatl-Popocatepetl con D_{SI} de entre 0.08 y 0.71 (Castro, 2016).

Cuadro 2.3.2 Localización geográfica de unidades muestrales y valores de las medidas de diversidad para el sotobosque de rodales de *Abies religiosa* en Aquixtla, Puebla.

Parámetros/UM	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Ubicación																
Latitud (N)	19.7405	19.7403	19.7313	19.7276	19.7272	19.7246	19.7173	19.7177	19.7203	19.7188	19.7207	19.7210	19.7210	19.7183	19.7222	19.7106
Longitud (W)	98.0076	98.0082	97.9868	97.9881	97.9879	97.9915	97.9994	97.9989	97.9997	97.9981	97.9963	97.9962	97.9987	97.9893	97.9900	97.9862
Pendiente (%)	64	59	34	75	72	64	81	71	68	67	37	58	70	42	37	74
Exposición	NE	N	NW	NE	E	S	NE	N	E	NE	E	E	S	S	NE	E
Altitud (m)	2985	2913	2860	3013	2950	3000	3157	3134	3117	3113	3068	3075	3118	3046	2989	2972
Diversidad																
Riqueza de especies (S)	11	12	14	15	10	12	13	14	19	15	17	17	16	15	9	6
Índice de diversidad de Simpson (D_s)	0.81	0.83	0.87	0.90	0.84	0.79	0.89	0.85	0.90	0.89	0.86	0.88	0.84	0.82	0.71	0.49
Índice Shannon-Wiener (H')	1.87	2.00	2.23	2.13	2.03	1.84	2.35	2.20	2.39	2.32	2.17	2.25	1.95	2.00	1.51	0.99
Índice de Equidad (E')	0.81	0.80	0.85	0.90	0.88	0.77	0.92	0.83	0.86	0.88	0.78	0.86	0.79	0.77	0.69	0.55

Latitud y longitud en grados decimales. Unidades muestrales 1) Chichicaxtla Bis I, 2) Chichicaxtla Bis II, 3) Chichicaxtla I, 4) El Ocote I, 5) El Ocote II, 6) El Ocote III, 7) Los Corrales I, 8) Los Corrales II, 9) Los Corrales III, 10) Los Corrales IV, 11) Los Corrales V, 12) Los Corrales VI, 13) Los Corrales VII, 14) Ocojala Sierra Mojada I, 15) Ocojala Sierra Mojada II, 16) Ocojala Sierra Mojada III.

2.3.2 Relación entre diversidad y estructura del rodal

El análisis de relación entre los parámetros de estructura del rodal (*e.g.* densidad, área basal y diámetro cuadrático) con la riqueza y diversidad presente, mediante regresión lineal, no mostro relaciones significativas ($p > 0.05$) para riqueza de especies (S) y el índice de diversidad de Simpson (D_{SI}) con densidad ($R^2 = 0.14$ y $R^2 = 0.15$), área basal ($R^2 = 0.08$ y $R^2 = 0.18$) o diámetro cuadrático ($R^2 = 0.20$ y $R^2 = 0.23$), respectivamente.

El índice de Shannon-Wiener (H) mostro una relación significativa ($p < 0.05$) únicamente con el diámetro cuadrático ($R^2 = 0.29$) (Figura 2.3.2); sin embargo, para los otros parámetros de estructura del rodal, dicha relación no fue significativa ($p > 0.05$).

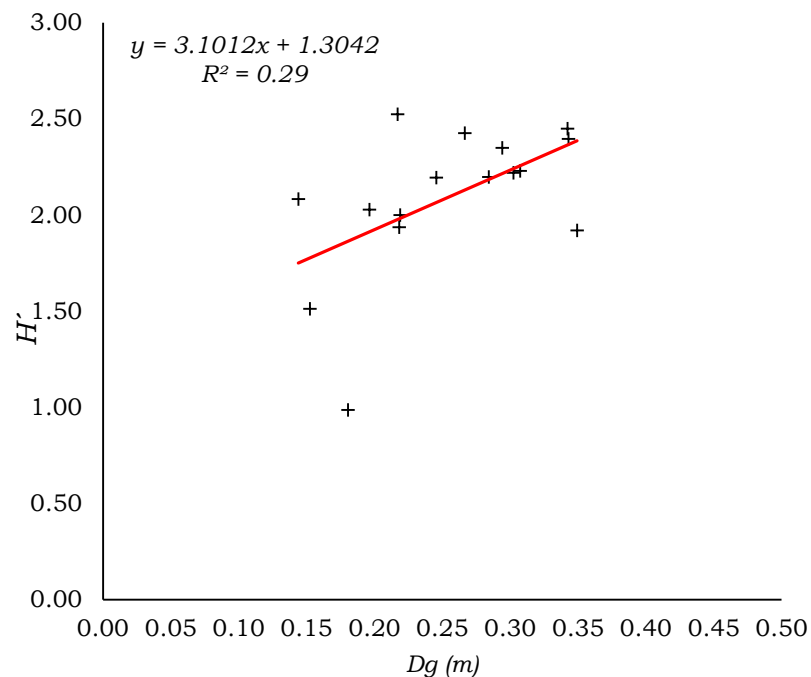


Figura 2.3.2 Relación entre el diámetro cuadrático (Dg) y el índice de diversidad de Shannon-Weiner (H) en bosques de *Abies religiosa*.

Los resultados obtenidos contrastan con los resultados de trabajos en donde se ha encontrado una relación entre la densidad y el área basal con los índices de diversidad de Shannon y Simpson para bosques de hojosas (Tenzin y Hasenauer, 2016); relación área basal y cobertura del dosel como indicador de riqueza y dominancia bajo el dosel en bosques de *Quercus* (Barbier *et al.*, 2009); o bien, con los resultados de Zillios y Gosselin (2013) para bosques de *Picea* y *Abies* en donde el área basal fue relacionada con la riqueza de especies del sotobosque. Sin embargo, estos dos últimos autores sugieren que los predictores de riqueza o diversidad en función de parámetros dendrométricos empleados de manera aislada, presentan una menor capacidad para explicar variaciones en la riqueza de especies.

2.3.3 Relación entre diversidad y estructura del dosel

El análisis de regresión mostró que la riqueza de especies (S) tiene una relación lineal positiva con el parámetro fracción de apertura del dosel (FAD) ($R^2=0.68$; $p<0.001$) y por lo tanto negativa con el índice de área foliar (IAF) ($R^2=0.69$; $p<0.001$). Es decir, casi un 70% de la riqueza de especies puede ser explicada por la apertura del dosel y/o por el área foliar del rodal.

El índice de diversidad de Shannon-Wiener (H') también mostró una relación lineal positiva con FAD ($R^2=0.51$; $p<0.01$) y negativa con el IAF

($R^2=0.55$; $p<0.001$); de igual forma, el índice de diversidad de Simpson (D_{SI}) presento una relación lineal positiva con FAD ($R^2=0.34$; $p<0.05$) y negativa con el IAF ($R^2=0.39$; $p<0.01$).

La relación entre el índice de diversidad de Shannon-Wiener con FAD es susceptible de describirse por medio del modelo lineal

$H'=3.6285 \cdot \text{FAD} + 0.9814$ ($p<0.01$, $R^2=0.51$) (Figura 2.3.3a), mientras que para la relación entre el mismo índice y el IAF el modelo lineal es $H'=-0.937 \cdot \text{IAF} + 3.3821$ ($p<0.001$; $R^2=0.55$) (Figura 2.3.3b).

La relación entre la diversidad del sotobosque y la cobertura del dosel ha sido también descrita para bosques caducifolios de Norteamérica con coberturas < 50 % y valores de $H'=2.5$ (McEwan y Muller, 2011) para bosques de *Picea* y *Abies* en Europa, y en bosques de *Nothofagus* en Argentina (Quinteros *et al.*, 2010)

Los resultados obtenidos en este estudio, que relacionan las medidas de diversidad empleadas con la estructura del dosel, coinciden con el supuesto de que la composición y estructura de los rodales puede llegar a ser determinante para las comunidades de plantas presentes a nivel del sotobosque (Fahey y Puettmann, 2007; Macdonald y Fenniak, 2007).

Dada esta influencia del dosel forestal en la riqueza y diversidad del sotobosque, variaciones en la densidad, expresada en términos de la

apertura o bien por el índice de área foliar, afectarán de manera determinante a las comunidades vegetales que integran al sotobosque (Macdonald y Fenniak, 2007; Roberts y Gilliam, 1995). En este estudio, es evidente que un incremento en la apertura del dosel tendrá un efecto positivo tanto en la riqueza como en la diversidad de especies presentes en el sotobosque, al incrementarse la heterogeneidad y disponibilidad de luz, promoviendo diferencias en la distribución de especies (Kern *et al.*, 2013).

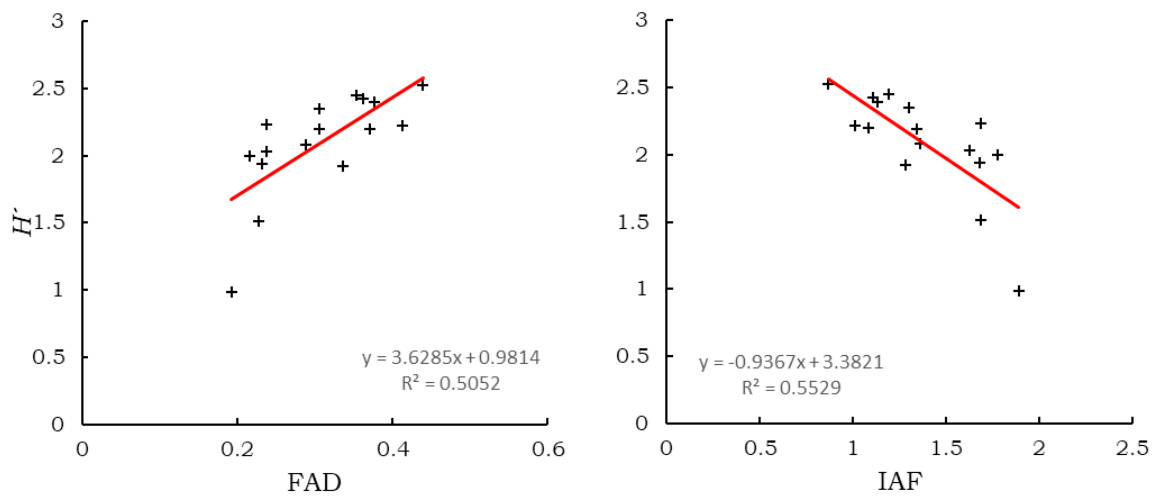


Figura 2.3.3 Relación entre el índice de diversidad de Shannon-Wiener (H') con la fracción de apertura del dosel (FAD) y el índice de área foliar (IAF).

Lo anterior tiene implicaciones al momento de diseñar un sistema silvícola para bosques de *Abies religiosa*, esto a partir de la manipulación de la cobertura del dosel, lo cual incrementará la heterogeneidad tanto horizontal como vertical, del ambiente lumínico a nivel del sotobosque, o bien la disminuirá, en función de la intensidad de la corta (Comeau, 2001), favoreciendo el establecimiento de especies tolerantes o en su caso intolerantes, tanto de especies arbóreas como herbáceas, será posible

orientar el desarrollo futuro del rodal, a partir de la tasa de reclutamiento de especies ya presentes bajo el dosel, o bien de nuevas especies, modificando la composición del rodal (Brokaw y Busing, 2000; Kern *et al.*, 2013).

La heterogeneidad ambiental, en cuanto a la disponibilidad de luz, creada por la presencia de claros, a la par de la disponibilidad de otros recursos en el microambiente tales como agua y nutrientes, propiciará la coexistencia de diferentes especies bajo el dosel forestal (Battles *et al.*, 1995; Brandani y Orians, 1988; Chazdon, 1999; Grau, 2002), mientras que un incremento en el índice de área foliar, lo cual implica también una modificación del ambiente lumínico bajo el dosel debido a una disminución de la capacidad de transmisión de radiación, afectará negativamente a la riqueza, diversidad y composición presente en el sotobosque.

2.3.4 Relación entre diversidad y transmisión de radiación solar

Existe una fuerte relación positiva entre la riqueza de especies (S) con los parámetros de transmisión de luz a través del dosel, los cuales pueden llegar a explicar entre 70 y 76% de la variación en riqueza de especies: radiación directa transmitida (TransDir) ($R^2=0.76$; $p<0.001$) (Figura 2.3.4a), radiación difusa transmitida (TransDif) ($R^2=0.69$; $p<0.001$) (Figura

2.3.4b) e índice de transmisión de luz (GLI) ($R^2=0.74$; $p<0.001$) (Figura 2.3.4c).

De igual forma, para el índice de diversidad de Shannon-Wiener (H) la relación es positiva con la radiación directa transmitida a través del dosel (TransDir) ($R^2=0.65$; $p<0.001$) (Figura 2.3.4d), difusa transmitida (TransDif) ($R^2=0.52$; $p<0.01$) (Figura 2.3.4e) e índice de transmisión de luz (GLI) ($R^2=0.60$; $p<0.001$) (Figura 2.3.4f).

De las medidas de diversidad utilizadas, el índice de diversidad de Simpson (D_{SI}) presentó las correlaciones más bajas aunque significativas con respecto a los otros índices, con los parámetros de transmisión de radiación a través del dosel: TransDir ($R^2=0.47$; $p<0.01$) (Figura 2.3.4g), TransDif ($R^2=0.37$; $p<0.05$) (Figura 2.3.4h) y GLI ($R^2=0.43$; $p<0.01$) (Figura 2.3.4i); menos de la mitad de la variación en el índice de diversidad de Simpson (D_{SI}) es explicada por cambios en los parámetros de transmisión de radiación solar directa y difusa empleados.

2.3.5 Relación entre diversidad y régimen de luz

En cuanto a la relación entre las medidas de diversidad con los parámetros que moldean el régimen de luz bajo el dosel de *Abies religiosa*, entre el 37 y el 77% de la variación en dichos índices es explicada por los regímenes de luz, de la siguiente forma: duración acumulada media de

haces de luz (DAS) ($R^2=0.77$; $p<0.001$) (Figura 2.3.5) y con la duración media de un haz de luz (DPS) ($R^2=0.41$; $p<0.01$), mientras que la relación

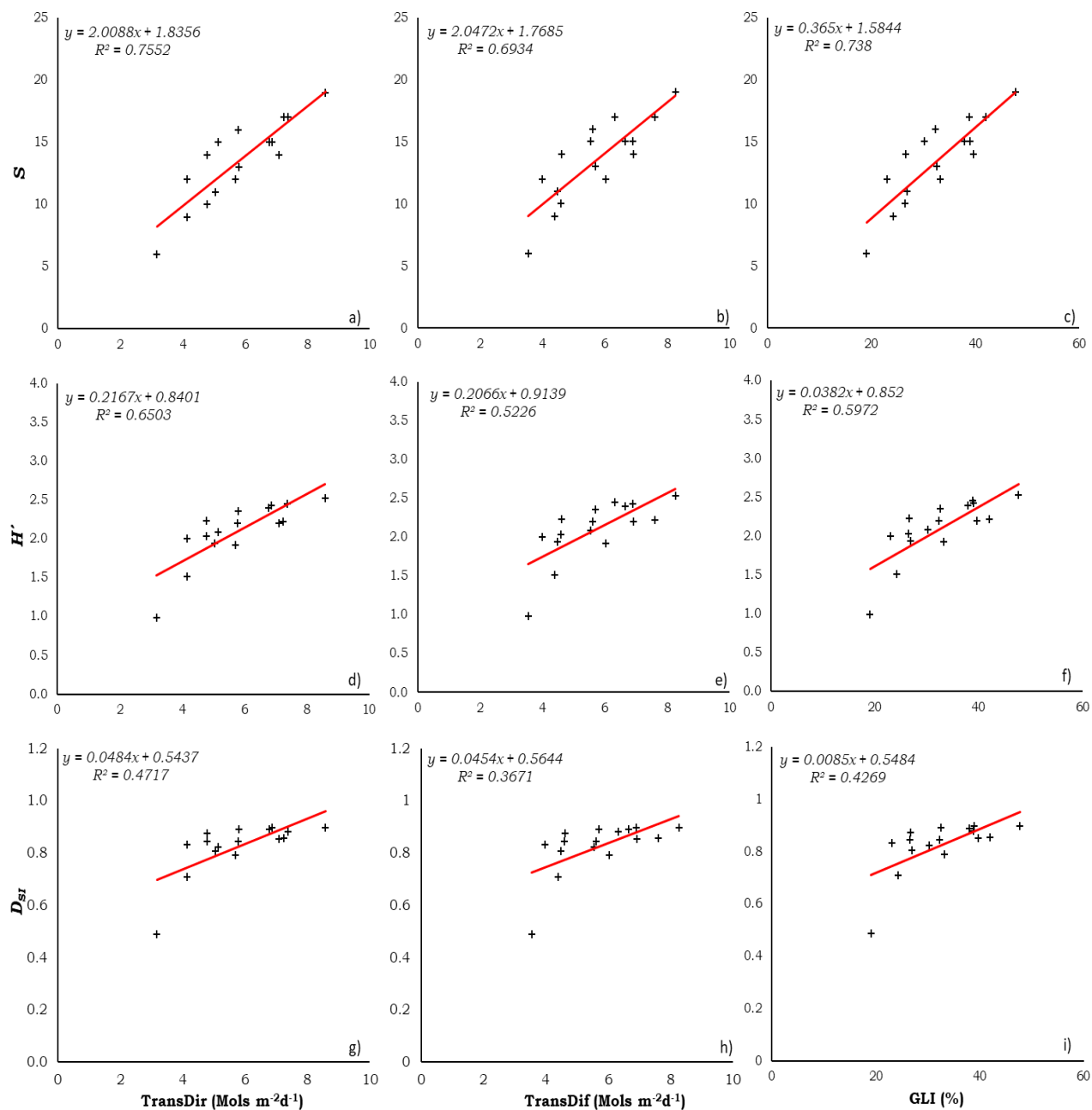


Figura 2.3.4 Relación entre medidas de diversidad: riqueza de especies (S), índice de diversidad de Shannon-Wiener (H') e índice de diversidad de Simpson (D_{sr}) con los parámetros de transmisión de luz: radiación directa transmitida a través del dosel ($TransDir$), radiación difusa transmitida ($TransDif$) e índice de transmisión de luz (GLI).

fue negativa para la proporción de incidencia de haces o destellos de luz (SF) ($R^2=0.37$; $p<0.05$). Para el resto de los parámetros de régimen de luz, la riqueza de especies mostro una relación baja, aunque significativa, por ejemplo, parches o machas de luz (SP) ($R^2=0.33$; $p<0.05$); claros de luz (SG) ($R^2=0.30$; $p<0.05$) y claros (CL) ($R^2=0.30$; $p<0.05$).

El análisis de regresión para el índice de diversidad de Shannon-Wiener (H') estableció la existencia de una relación fuerte con la duración acumulada media de haces de luz (DAS) ($R^2=0.67$; $p<0.001$) (Figura 2.3.5); mientras que con el resto de parámetros del régimen de luz la relación fue positiva y significativa ($p<0.05$) pero débil (explican alrededor del 27 % de la variación total), tal es el caso de duración media de un haz de luz (DPS) ($R^2=0.27$) y parches o manchas de luz (SP) ($R^2=0.27$); y negativa para la incidencia de haces o destellos de luz (SF) ($R^2=0.28$). En el caso de CG (eventos lumínicos entre 60 y menos de 120 min) y CL (eventos lumínicos mayores o iguales a 120 min) no se obtuvieron relaciones significativas ($p>0.05$).

Con el índice de diversidad de Simpson (D_{SI}) se estableció solo una relación positiva con la duración acumulada media de haces de luz (DAS) ($R^2=0.49$; $p<0.01$) (Figura 2.3.5); mientras que para el resto de parámetros del régimen y distribución de luz (e.g. DPS, SF, SP, SG y CL) no se obtuvieron relaciones positivas o negativas significativas ($p>0.05$).

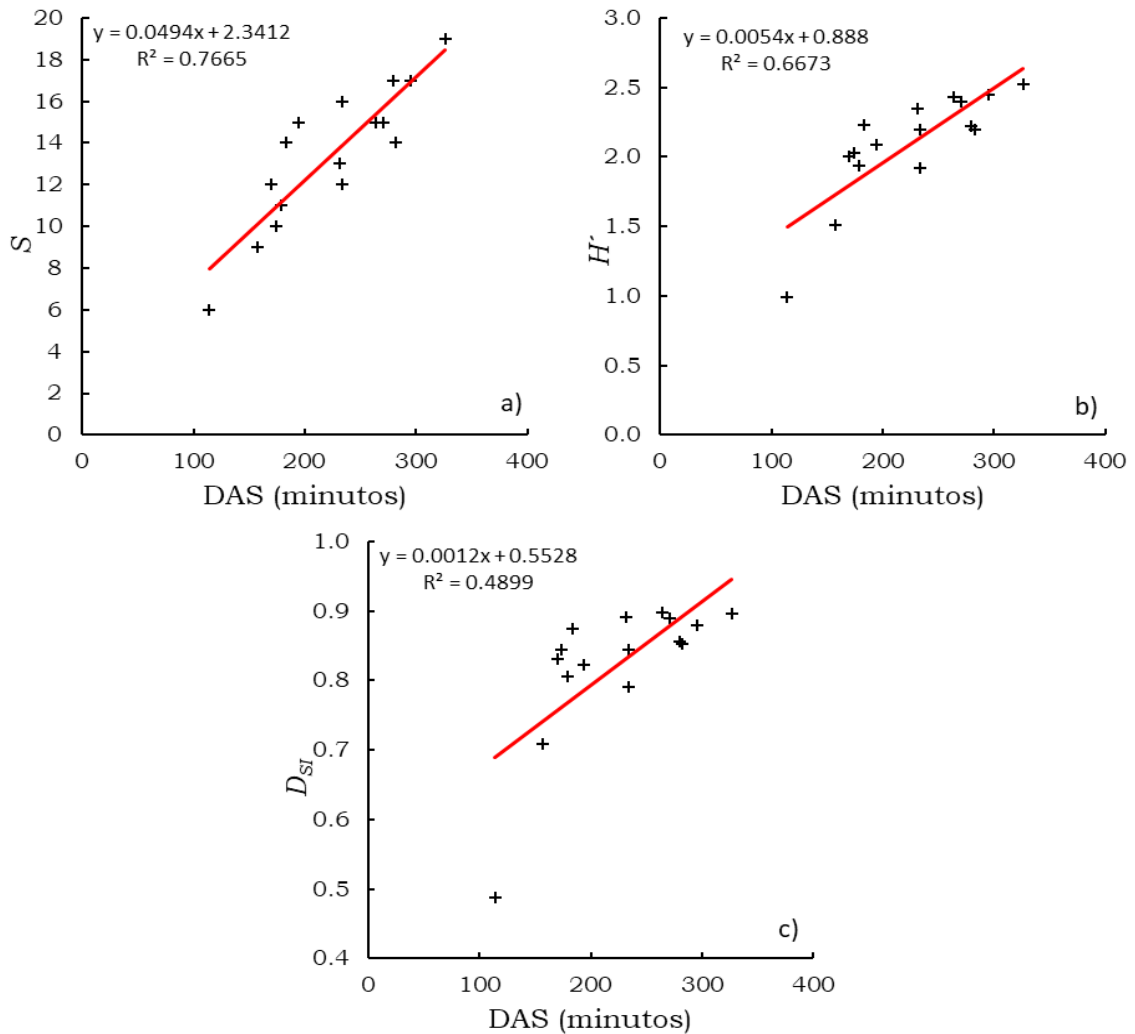


Figura 2.3.5 Relación entre la riqueza de especies (S), índice de diversidad de Shannon-Wiener (H') y Simpson (D_{Si}) con el parámetro de duración acumulada de luz (DAS), bajo el dosel de *Abies religiosa*.

El índice de diversidad de Shannon-Wiener (H') y la riqueza (S), fueron relativamente más sensibles a las variaciones en el régimen de luz presente bajo el sotobosque que el índice de Simpson. En particular, la riqueza de especies (S) mostró relación con variaciones en el régimen de radiación solar bajo el dosel, debido a que el incremento en la distribución de eventos lumínicos con diversos lapsos de duración, dará como

resultado un ambiente lumínico heterogéneo, el cual podría dar pie a la existencia de diferentes nichos que pudiesen ser ocupados por especies con requerimientos lumínicos específicos, incrementando la riqueza del sotobosque (Bartemucci *et al.*, 2006; Canham, 1988; Scanga, 2014; Smith y Berry, 2013)

Grace y Pugsek (1997) mencionan que la variación en la riqueza de especies a nivel del sotobosque puede ser explicada a partir de condiciones abióticas, biomasa, disturbio y radiación solar. Así, es posible sustentar el hecho de que no es únicamente la luz el factor determinante en la diversidad vegetal presente bajo el dosel forestal, lo que puede explicar, en parte, los valores obtenidos para los coeficientes de determinación entre las medidas de diversidad, con los parámetros de frecuencia y distribución de radiación solar que se usaron en este estudio. Es decir, valores más bien bajos pueden anticiparse dada la influencia de múltiples factores micro-ambientales y de otra índole, sobre la biodiversidad a nivel de sotobosque.

Sin embargo, es de resaltar también, que al menos un 30 % de la variación total en biodiversidad vegetal encontrada en los rodales analizados en este estudio es explicada por la variación en regímenes lumínicos a nivel del sotobosque. Los resultados obtenidos muestran que la duración acumulada media de haces de luz por día, es decir la acumulación de

eventos lumínicos en el sotobosque (*i.e.* de radiación directa) contribuye de manera significativa a incrementar tanto la riqueza como la diversidad presente bajo el dosel, en parte debido a que la radiación solar es considerada como uno de los principales factores limitantes para la vegetación forestal y la riqueza de especies (Amptorter *et al.*, 2014; Jennings *et al.* 1999).

Lo anterior es quizás debido a que un incremento en la disponibilidad de luz diaria, es decir, un incremento en la densidad diaria del flujo de fotones (PFD) ($\text{mol.m}^{-2} \cdot \text{día}^{-1}$), se relaciona a su vez con la tasa de fotosíntesis diaria ($\text{mmol.m}^{-2} \cdot \text{día}^{-1}$), y se refleja en la tasa de crecimiento relativo ($\text{g.g}^{-1} \cdot \text{año}^{-1}$). Así, la DAS tiene una influencia significativa en los procesos de crecimiento, sobrevivencia y reproducción dentro de las comunidades vegetales que integran el sotobosque, permitiendo la coexistencia de diversas especies (Bartels y Chen, 2010; Chazdon *et al.*, 1996; Chen, 2014; Seidel *et al.*, 2011; Yirdaw y Luukkanen, 2004).

Considerando los resultados obtenidos es posible aceptar la hipótesis planteada que relaciona la riqueza y diversidad del sotobosque con la disponibilidad de luz bajo el dosel (H_3) particularmente con la duración acumulada media de haces de luz por día, es decir la acumulación de eventos lumínicos, de radiación directa, en el sotobosque, lo cual representa una mayor disponibilidad de luz bajo el dosel.

2.4 CONCLUSIONES

Si bien la riqueza de especies en este estudio fue menor a la reportada para otros bosques de *Abies*, los géneros y especies registrados son comunes para los bosques de *Abies religiosa* de otras áreas de México, principalmente con aquellos presentes en la faja volcánica transmexicana.

Los modelos de regresión lineal, ajustados para intentar explicar y estimar de manera sencilla la riqueza de especies y la diversidad, a partir de parámetros de estructura del rodal, mostraron una relación débil entre los parámetros analizados, lo cual muestra que para bosques de *Abies religiosa* no es posible plantear un modelo lineal que pueda ser empleado para explicar la variabilidad en el número de especies o la diversidad que se encuentra en sotobosque, con base únicamente en un parámetro dendrométrico.

Parámetros de estructura del dosel y del régimen de luz explican principalmente la variación en la riqueza de especies y en menor grado la diversidad presente, particularmente para el Índice de Shannon-Weiner. De esta forma los parámetros de apertura del dosel e índice de área foliar pueden ser empleados para explicar parte de la variación en la riqueza de especies, así como la duración media acumulada de luz. Lo anterior sugiere la factibilidad de que parámetros de estructura del dosel y del régimen de luz, obtenidos mediante fotografías hemisféricas, sean

empleados para proveer estimaciones de riqueza y diversidad bajo el dosel de *Abies religiosa*.

LITERATURA CITADA

- Aguirre-Calderón, O. A. (2015). Forest management in the XXI Century. *Madera y Bosques*, Vol. 21(Número: especial), 17–28.
<http://www1.inecol.edu.mx/myb/resumeness/no.esp.2015/myb21esp1728.pdf>
- Ampoorter, E., Baeten, L., Koricheva, J., Vanhellefont, M., y Verheyen, K. (2014). Do diverse overstoreys induce diverse understoreys? Lessons learnt from an experimental-observational platform in Finland. *Forest Ecology and Management*, 318, 206–215.
<http://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.01.030>
- Augusto, L., Dupouey, J. L., y Ranger, J. (2003). Effects of tree species on understory vegetation and environmental conditions in temperate forests. *Annals of Forest Science*, 60, 823–831.
<http://doi.org/10.1051/forest:2003077>
- Barbier, S., Gosselin, F., y Balandier, P. (2008). Influence of tree species on understory vegetation diversity and mechanisms involved-A critical review for temperate and boreal forests. *Forest Ecology and Management*, 254(1), 1–15.
<http://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.09.038>
- Bartels, S. F., y Chen, H. Y. H. (2010). Is understory plant species diversity driven by resource quantity or resource heterogeneity? Ecological Society of America. *Ecology*, 91(7), 1931–1938.
<http://doi.org/10.1890/09-1376.1>
- Bartemucci, P., Messier, C., Canham, C. D., Bartemucci, P., y Canham, C. D. (2006). Overstorey influences on light attenuation patterns and understory plant community diversity and composition in southern boreal forests of Quebec. *Can. J. For. Res*, 36, 2065–2079.
<http://doi.org/10.1139/X06-088>
- Battles, J. J., Fahey, T. J., y Harney, E. M. B. (1995). Spatial Patterning in the Canopy Gap Regime of a Subalpine *Abies-Picea* Forest in the Northeastern United States. *Journal of Vegetation Science*, 6(6), 807–814. <http://doi.org/10.2307/3236394>

- Beniston, M. (2003). Climatic Change in Mountain Regions: A review of possible impacts. *Climate Change*, 59, 5–31.
- Bonham, C. D. (1989). Measurements for terrestrial vegetation. New York, NY: Wiley-Blackwell.
- Brandani, A., y Orians, G. H. (1988). Internal heterogeneity of gaps and species richness in costa rican tropical wet forest. *Journal of Tropical Ecology*, 4(2), 99–119. <http://doi.org/10.1017/S0266467400002625>
- Brokaw, N., y Busing, R. T. (2000). Niche versus chance and tree diversity in forest gaps. *Trends in Ecology and Evolution*. [http://doi.org/10.1016/S0169-5347\(00\)01822-X](http://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)01822-X)
- Canham, C. D. (1988). An index for understory light levels in and around canopy gaps. *Ecology*, 69(5), 1634–1638. <http://doi.org/10.2307/1941664>
- Canham, C. D., y Burbank, D. H. (1994). Causes and consequences of resource heterogeneity in forests: interspecific variation in light transmission by canopy trees. *Canadian Journal of Forest Research*, 24(2), 337–349.
- Castaños, M. L. J., y Castro, Z. S. (2014). Manejo Forestal Reserva Forestal Multifuncional, “El Manantial S.C.”: Conceptos, conductas y acciones. Zapopan, Jalisco: Comisión Nacional Forestal - Programa de las Naciones Unidas para el Desarrollo. <http://doi.org/10.1017/CBO9781107415324.004>
- Castro, M. (2016). Registro de la riqueza herbácea y arbustiva en el bosque de Abies religiosa de la zona de amortiguamiento del Parque Nacional Izta-Popo y el Parque Nacional Zoquiapan. Universidad Nacional Autónoma de México. Tesis de Licenciatura.
- Challenger, A., y Caballero, J. (1998). Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México: pasado, presente y futuro. Comisión Nacional para el Concimientoy Uso de la Biodiversidad.
- Challenger, A., y Soberón, J. (2008). Los ecosistemas terrestres. Capital Natural de México, Vol. I: Conocimiento actual de la Biodiversidad, I, 87–108.
- Chávez, V., y Macdonald, S. E. (2010). The influence of canopy patch mosaics on understory plant community composition in boreal mixedwood forest. *Forest Ecology and Management*, 259(6), 1067–1075. <http://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.12.013>

- Chazdon, R. L. (1999). Tropical Tree Richness and Resource-Based Niches. *Science*, 285(5433), 1459a–1459.
<http://doi.org/10.1126/science.285.5433.1459a>
- Chazdon, R. L., y Pearcy, R. W. (1991). The Importance of Sunflecks for Forest Understory Plants. *BioScience*, 41(11), 760–766.
<http://doi.org/10.2307/1311725>
- Chazdon, R. L., Pearcy, R. W., Lee, D. W., y Fetcher, N. (1996). Photosynthetic responses of tropical forest plants to contrasting light environments. In S. S. Mulkey, R. L. Chazdon, y A. P. Smith (Eds.), *Tropical forest plant ecophysiology* (pp. 1–55). Boston, MA: Chapman y Hall.
- Chen, H. Y. H. (2014). Characteristics of Light Availability Under Forest Canopies and Its Influences on Photosynthesis of Understory Plants. *Forestry Studies in China*, 5(3)(January 2003), 54–62.
- Comeau, P. G. (2001). Relationships between stand parameters and understorey light in boreal aspen stands. *Journal of Ecosystems and Management*, 1(2), 1–8.
- Cuevas-Guzmán, R., Cisneros-Lepe, E., Jardel-Peláez, E., Sánchez-Rodríguez, E., Guzmán-Hernández, L., Rodríguez-Guerrero, C., y Núñez-López, N. (2011). Análisis estructural y de diversidad en los bosques de Abies de Jalisco, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 82, 1219–1233.
<http://www.scielo.org.mx/pdf/rmbiodiv/v82n4/v82n4a16.pdf>
- Delgado, M. G., y Garnica, Z. S. (2008). Informe de Evaluación para la Certificación del Manejo Forestal del Conjunto Predial “El Manantial.” RainForest Alliance.
- Ellum, D. S. (2009). Floristic Diversity in Managed Forests : Demography and Physiology of Understory Plants Following Disturbance in Southern New England Forests. *Journal of Sustainable Forestry*, (28:1-2), 132–151. <http://doi.org/10.1080/10549810802626431>
- Encina-Dominguez, J. A., Encina-Domínguez, F. J., Mata-Rocha, E., y Valdes-Reyna, J. (2008). Aspectos estructurales, composición florística y caracterización ecológica del bosque de oyamel de la Sierra de Zapalinamé, Coahuila, México. *Bol. Soc. Bot. Méx.*, 83, 13–24.

- Fahey, R. T., y Puettmann, K. J. (2007). Ground-layer disturbance and initial conditions influence gap partitioning of understorey vegetation. *Journal of Ecology*, 95(5), 1098–1109. <http://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2007.01283.x>
- FAO-UNESCO. (1998). Revised legend of FAO-UNESCO soil map of the world. International Soil Reference and Information Centre. Roma: FAO.
- Franklin, J. F., Spies, T. A., Pelt, R. V., Carey, A. B., Thornburgh, D. A., Berg, D. R., y Chen, J. ; (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. [http://doi.org/10.1016/S0378-1127\(01\)00575-8](http://doi.org/10.1016/S0378-1127(01)00575-8)
- Frazer, G. W., Canham, C. D., y Lertzman, K. P. (1999). Gap Light Analyzer (GLA): Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs. User's Manual and Program Documentation, Version 2.0. Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia, and the Institute of Ecosystem Studies, Millbrook, New York.
- García, E. (1964). Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (Quinta edición). México, D.F.: Instituto de Geografía UNAM.
- Gilliam, F. S. (2007). The Ecological Significance of the Herbaceous Layer in Temperate Forest Ecosystems. *BioScience*, 57(10), 845. <http://doi.org/10.1641/B571007>
- González-Medina, R. E., Mendoza-Briseño, M., y Alvarado-Rosales, D. (2010). Ozone exposition in relation to vitality in a fir (*Abies religiosa* (Kunth) Schltdl. y Cham) forest. *Madera y Bosques*, 16(4), 7–19. <http://www.scopus.com/inward/record.url?eid=2-s2.0-80155189569y#38;partnerID=40y#38;md5=103f8a86f56c6b84b931156f9a32adb7>
- Goslee, S. C. (2006). Behavior of vegetation sampling methods in the presence of spatial autocorrelation. *Plant Ecology*, 187(2), 203–212. <http://doi.org/10.1007/s11258-005-3495-x>
- Gotelli, N. J. (2008). A primer of ecology. (A. D. Sinauer, Ed.) (Fourth Edition). Sunderland, MA: Sinauer Associates, Inc. [http://doi.org/10.1016/0169-5347\(96\)81117-7](http://doi.org/10.1016/0169-5347(96)81117-7)

- Gotelli, N. J., y Colwell, R. K. (2001). Quantifying Biodiversity: Procedures and Pitfalls in the Measurement and Comparison of Species Richness. *Ecology Letters*, 4(4), 379–391. <http://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2001.00230.x>
- Grace, J. B., y Pugsek, B. H. (1997). A Structural Equation Model of Plant Species Richness and Its Application to a Coastal Wetland. *The American Naturalist*, 149(3), 436–460. <http://doi.org/10.1086/285999>
- Grau, H. R. (2002). Scale-dependent relationships between treefalls and species richness in a neotropical montane forest. *Ecology*, 83(9), 2591–2601. [http://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[2591:SDRBTA\]2.0.CO;2](http://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[2591:SDRBTA]2.0.CO;2)
- Gustafsson, L., Baker, S. C., Bauhus, J., Beese, W. J., Brodie, A., Kouki, J., y Franklin, J. F. (2012). Retention Forestry to Maintain Multifunctional Forests: A World Perspective. *BioScience*, 62(7), 633–645. <http://doi.org/DOI 10.1525/bio.2012.62.7.6>
- Hawthornth, D. L., y Bull, A. T. (Eds.). (2006). *Forest Diversity and Management*. Kluwer Academic Publishers. <http://kar.kent.ac.uk/9481/>
- INEGI. (2014). Conjunto de datos vectoriales de Uso del suelo y vegetación. Escala 1:250 000. Serie VI. Capa Unión. Aguascalientes, México.
- INEGI. (2017). Mapa Digital México V. 6.0. Retrieved March 30, 2001, from <http://gaia.inegi.org.mx>
- Jennings, S. B., Brown, N. D., y Sheil, D. (1999). Assessing forest canopies and understorey illumination: canopy closure, canopy cover and other measures. *Forestry*, 72(1), 59–74. <http://doi.org/10.1093/forestry/72.1.59>
- Kern, C. C., D’Amato, A. W., y Strong, T. F. (2013). Diversifying the composition and structure of managed, late-successional forests with harvest gaps: What is the optimal gap size? *Forest Ecology and Management*, 304. <http://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.04.029>
- Kern, C. C., Montgomery, R. A., Reich, P. B., y Strong, T. F. (2013). Canopy gap size influences niche partitioning of the ground-layer plant community in a northern temperate forest. *Journal of Plant Ecology*, 6(1), 101–112. <http://doi.org/10.1093/jpe/rts016>
- Kimmins, J. P. (2004). *Forest ecology: a foundation for sustainable forest management and environmental ethics in forestry* (3rd ed.). Upper Saddle River, NJ: Pearson Prentice Hall.

- Légaré, S., Bergeron, Y., y Paré, D. (2002). Influence of forest composition on understory cover in boreal mixed-wood forests of western Quebec. *In Silva Fennica* (Vol. 36, pp. 353–366).
<http://doi.org/10.14214/sf.567>
- Macdonald, S. E., y Fenniak, T. E. (2007). Understory plant communities of boreal mixedwood forests in western Canada: Natural patterns and response to variable-retention harvesting. *Forest Ecology and Management*, 242(1), 34–48.
<http://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.01.029>
- Magurran, A. E. (2004). *Measuring of Biological Diversity*. Blackwell science. <http://doi.org/10.2989/16085910409503825>
- Malyshev, L. I. (1991). Some Quantitative Approaches to Problems of Comparative Floristics. *Quantitative Approaches to Phytogeography*, 15–34.
- McEwan, R. W., y Muller, R. N. (2011). Dynamics, diversity, and resource gradient relationships in the herbaceous layer of an old-growth Appalachian forest. *Plant Ecology*, 212(7), 1179–1191.
<http://doi.org/10.1007/s11258-011-9896-0>
- McIntosh, A. C. S., Macdonald, S. E., y Quideau, S. A. (2016). Understory plant community composition is associated with fine-scale above- and below-ground resource heterogeneity in mature lodgepole pine (*Pinus contorta*) forests. *PLoS ONE*, 11(3), 1–17.
<http://doi.org/10.1371/journal.pone.0151436>
- Millar, C. I., Stephenson, N. L., y Stephens, S. L. (2007). Climate change and forest of the future: Managing in the face of uncertainty. *Ecological Applications*, 17(8), 2145–2151.
<http://doi.org/http://dx.doi.org/10.1890/06-1715.1>
- Mölder, A., Bernhardt-Römermann, M., y Schmidt, W. (2008). Herb-layer diversity in deciduous forests: Raised by tree richness or beaten by beech? *Forest Ecology and Management*, 256(3), 272–281.
<http://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.04.012>
- Mori, A. S., Lertzman, K. P., y Gustafsson, L. (2017). Biodiversity and ecosystem services in forest ecosystems: a research agenda for applied forest ecology. *Journal of Applied Ecology*, 54(1).
<http://doi.org/10.1111/1365-2664.12669>
- Narave, H. (1985). La vegetación del Cofre de Perote, Veracruz, México. *Biótica*, 10(1), 35–63.

- Noss, R. F. (1993). Sustainable Forestry or Sustainable Forests? *In* H. Aplet, N. Johnson, O. J.T., y A. V. Sample (Eds.), *Defining Sustainable Forestry* (pp. 17–43). Washington, DC: Island Press.
<http://books.google.com/books?hl=en&lr=yid=QRryyAYOYYkCypgis=1>
- Oksanen, J. (2015). Vegan: ecological diversity, 1(2), 1–12.
<http://doi.org/10.1029/2006JF000545>
- Roberts, M. R., y Gilliam, F. S. (1995). Patterns and Mechanisms of Plant Diversity in Forested Ecosystems: Implications for Forest Management. *Ecological Applications*. <http://doi.org/10.2307/2269348>
- Rzedowski, J. (2006). *Vegetación de México* (1a. Edición). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México.
http://www.biodiversidad.gob.mx/publicaciones/librosDig/pdf/VegetacionMx_Cont.pdf
- Sánchez-González, A., López-Mata, L., y Granados-Sánchez, D. (2005). Semejanza florística entre los bosques de *Abies religiosa* (H.B.K.) Cham. y Schltld. de la Faja Volcánica Transmexicana. *Investigaciones Geográficas*, 56, 62–76.
- Sánchez-González, A., López-Mata, L., y Vibrans, H. (2006). Composición y patrones de distribución geográfica de la flora del bosque de oyamel del cerro Tláloc, México. *Bol. Soc. Bot. Méx.*, 79(December), 67–78.
- Scanga, S. E. (2014). Population dynamics in canopy gaps: Nonlinear response to variable light regimes by an understory plant. *Plant Ecology*, 215(8), 927–935. <http://doi.org/10.1007/s11258-014-0344-9>
- Secretariat of the Convention on Biological Diversity. (2001). *The Value of Forest Ecosystems*. Montreal. SCBD, 67.
<http://www.cbd.int/doc/publications/cbd-ts-04.pdf>
- Seidel, D., Fleck, S., Leuschner, C., y Hammett, T. (2011). Review of ground-based methods to measure the distribution of biomass in forest canopies. *Annals of Forest Science*, 68(2), 225–244.
<http://doi.org/10.1007/s13595-011-0040-z>
- Simonson, W. D., Allen, H. D., y Coomes, D. A. (2014). Applications of airborne lidar for the assessment of animal species diversity. *Methods in Ecology and Evolution*, 5(8), 719–729. <http://doi.org/10.1111/2041-210X.12219>
- Smith, K. J., Keeton, W. S., Twery, M. J., y Tobi, D. R. (2008). Understory plant responses to uneven-aged forestry alternatives in northern

- hardwood–conifer forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 38(6), 1303–1318. <http://doi.org/10.1139/X07-236>
- Smith, W. K., y Berry, Z. C. (2013). Sunflecks? *Tree Physiology*, (33), 233–237. <http://doi.org/10.1093/treephys/tpt005>
- Spyreas, G., y Matthews, J. W. (2006). Floristic conservation value, nested understory floras, and the development of second-growth forest. *Ecological Applications*, 16(4), 1351–1366. [http://doi.org/10.1890/1051-0761\(2006\)016\[1351:FCVNUF\]2.0.CO;2](http://doi.org/10.1890/1051-0761(2006)016[1351:FCVNUF]2.0.CO;2)
- Stohlgren, T. J., Falkner, M. B., y Schell, L. D. (1995). A Modified-Whittaker Nested Vegetation Sampling Method. *Vegetatio*, 117(2), 113–121. <http://doi.org/10.1007/s>
- Tinya, F., y Ódor, P. (2016). Congruence of the spatial pattern of light and understory vegetation in an old-growth, temperate mixed forest. *Forest Ecology and Management*, 381, 84–92. <http://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.09.027>
- Tolmatschew, A. I. (2008). Über einige quantitative Wechselbeziehungen der Floren der Erde. *Feddes Repertorium*, 82(5), 343–356. <http://doi.org/10.1002/fedr.19710820503>
- Venables, W. D., y Smith, D. M. (2017). An Introduction to R. <http://doi.org/10.1016/B978-0-12-381308-4.00001-7>
- Venables, W. N., Smith, D. M., y R Core Team. (2015). An Introduction to R. User Manual, 2, 99. <http://doi.org/10.1111/j.1541-0420.2010.01426.x>
- Villaseñor, J. L. (2016). Checklist of the native vascular plants of Mexico nor. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 87, 559–902. <http://doi.org/10.1016/j.rmb.2016.06.017>
- Whittaker, A. R. H. (1972). Evolution and Measurement of Species Diversity. *Taxon*, 21(2/3), 213–251.
- Yirdaw, E., y Luukkanen, O. (2004). Photosynthetically active radiation transmittance of forest plantation canopies in the Ethiopian highlands. *Forest Ecology and Management*, 188(1–3), 17–24. <http://doi.org/10.1016/j.foreco.2003.07.024>

CONCLUSIONES GENERALES

Este trabajo de investigación, sugiere que la estimación de los componentes del régimen y dinámica de la radiación solar presentes bajo el dosel de *Abies religiosa*, empleando descriptores de la estructura del rodal (e. g. área basal, densidad, diámetro medio o diámetro cuadrático), no son recomendables, en virtud de las débiles relaciones obtenidas.

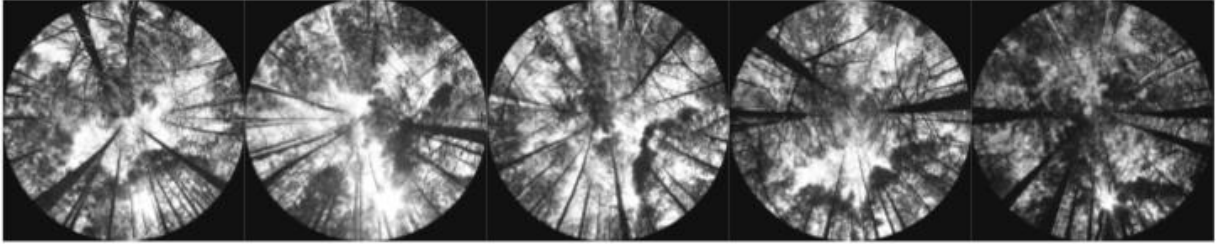
Sin embargo, los parámetros de estructura del dosel (e. g. índice de área foliar, índice de transmisión de luz), estimados a partir la apertura del dosel obtenida mediante fotografías hemisféricas, se desempeñan como mejores predictores del ambiente lumínico presenta a nivel del sotobosque.

Esto último debido a la estrecha relación existente entre la capacidad de intercepción del dosel, en función de la cobertura y densidad de las copas, con la radiación solar que incide sobre el dosel y podrá alcanzar el sotobosque ya sea como luz directa o difusa.

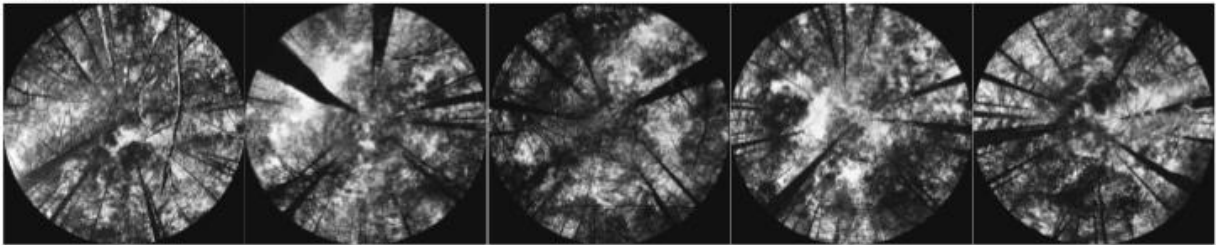
Por último, es posible concluir que el empleo de parámetros de estructura del dosel, o bien del régimen y dinámica de luz bajo el dosel, estimados a partir de la apertura del dosel, sea factible para proveer aproximaciones de riqueza y diversidad bajo el dosel de *Abies religiosa*, dada la estrecha relación existente entre la disponibilidad de luz bajo el dosel y la diversidad del sotobosque.

APÉNDICE 1

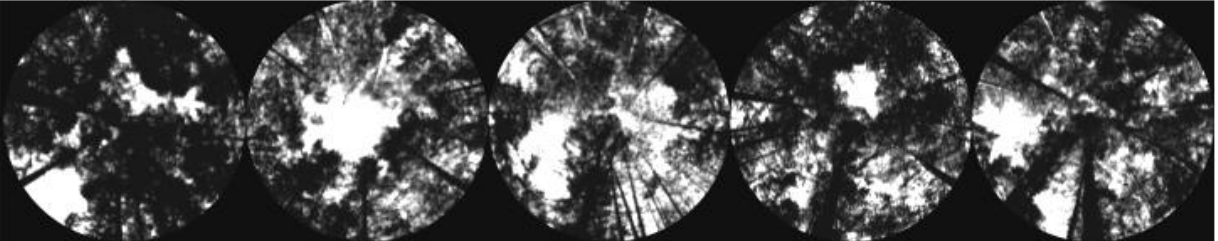
1. Chichicaxtla 1Bis I



2. Chichicaxtla 1Bis II



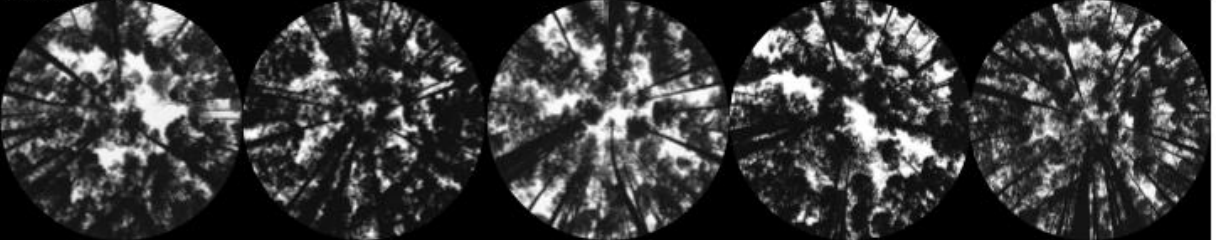
3. Chichicaxtla



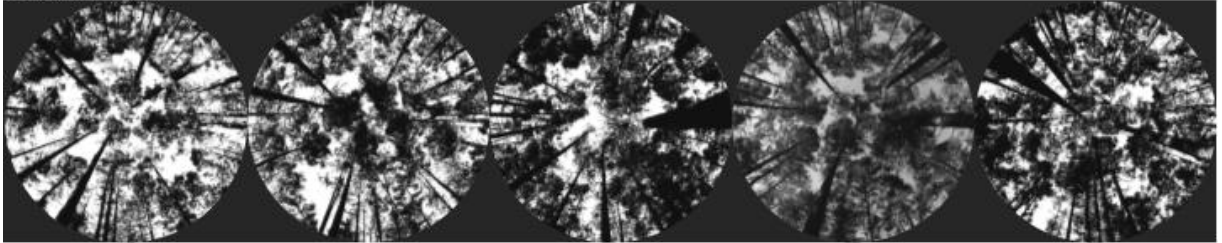
4. El Ocote I



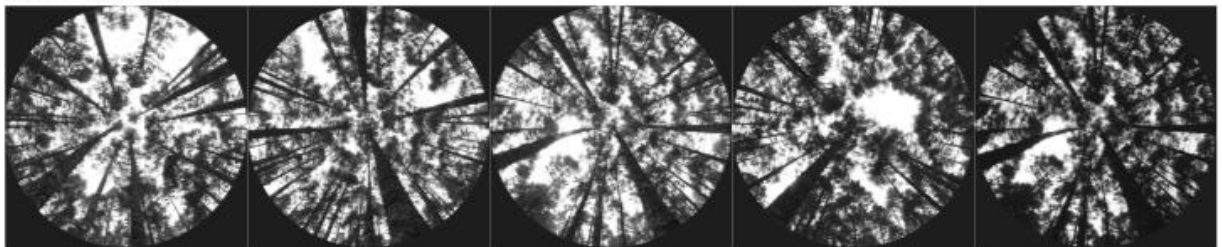
5. El Ocote II



6. El Ocote III



7. Los Corrales i



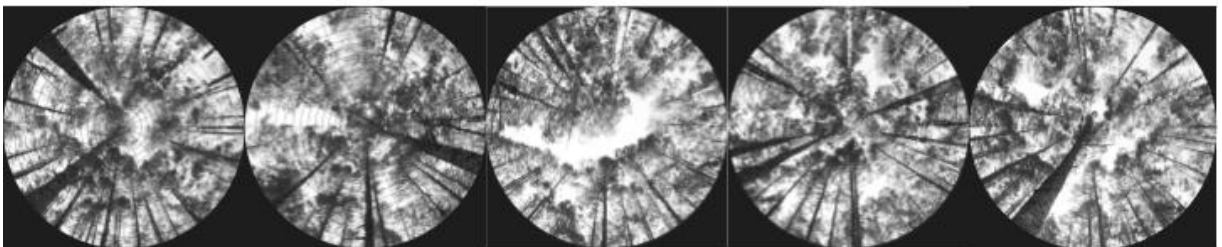
8. Los Corrales II



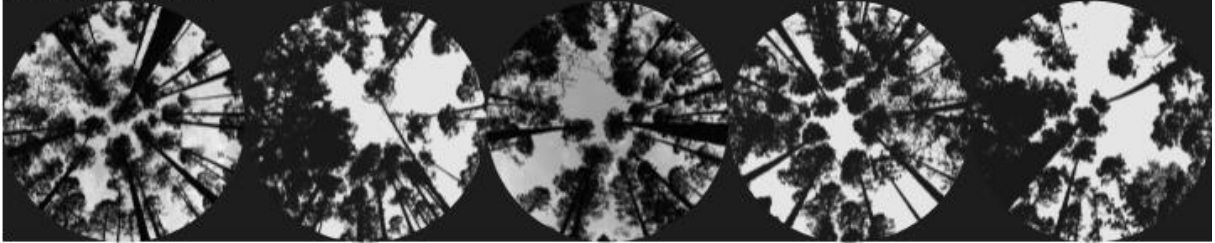
9. Los Corrales III



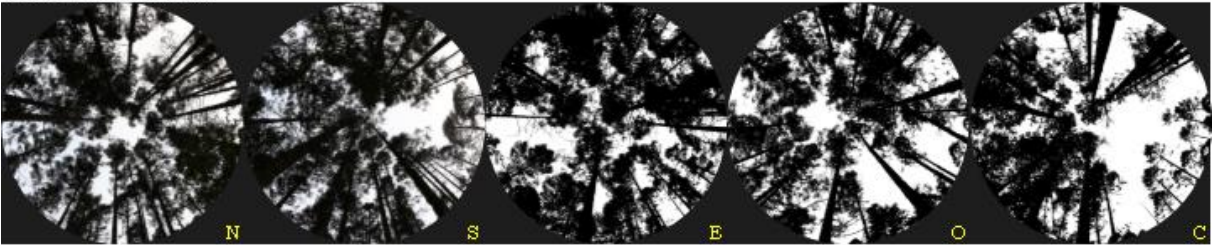
10. Los Corrales IV



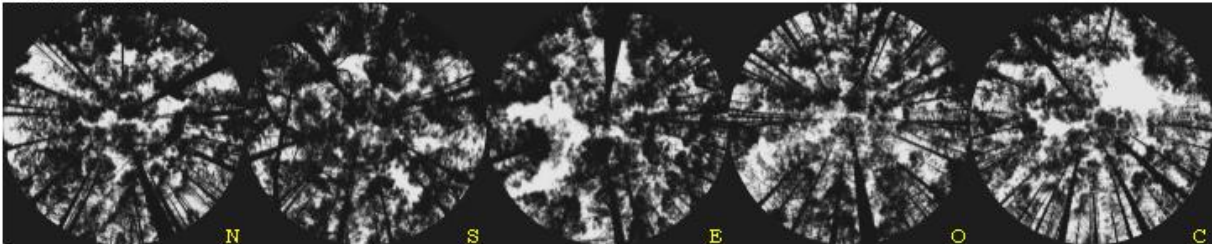
11. Los Corrales V



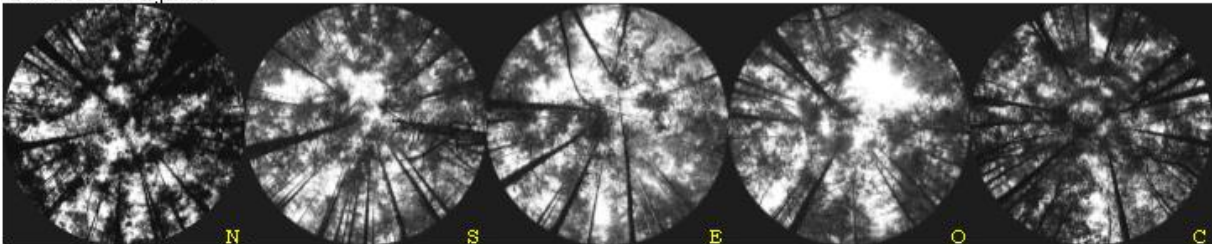
12. Los Corrales VI



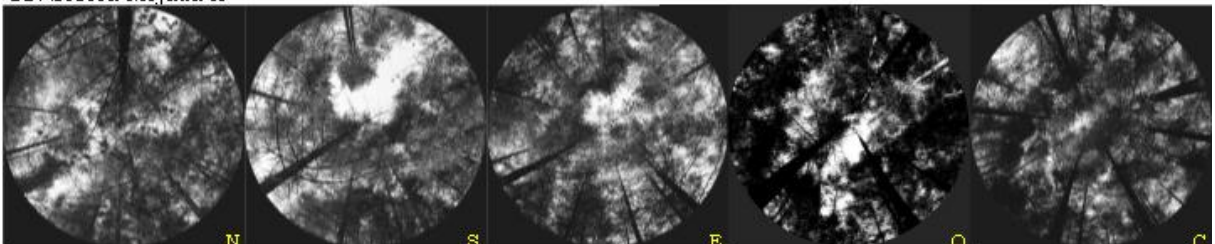
13. Los Corrales VII



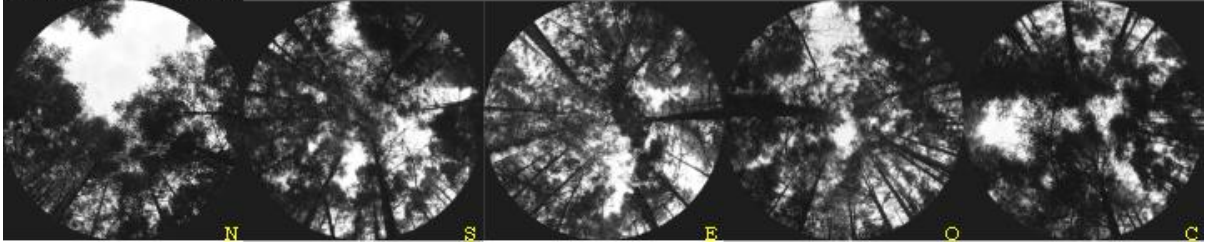
14. Sierra Mojada I



15. Sierra Mojada II



16. Sierra Mojada III



APÉNDICE 2

Coeficientes de correlación de Pearson y nivel de significancia (*p-value*) para diversos indicadores de estructura del rodal, dosel y distribución de luz bajo el dosel de *Abies religiosa* en Aquixtla, Puebla.

	G	dg	N	FAD	IAF	DAS	NSD	DPS	SF	SP	SG	CL	GLI	TransDir	TransDif
G	1.00														
dg	0.76 <i>0.001</i>	1.00													
NSD	-0.47 <i>0.066</i>	-0.88 <i>0.000</i>	1.00												
FAD	0.37 <i>0.157</i>	0.53 <i>0.035</i>	-0.48 <i>0.061</i>	1.00											
IAF	-0.37 <i>0.162</i>	-0.49 <i>0.056</i>	0.42 <i>0.109</i>	-0.97 <i>0.000</i>	1.00										
DAS	0.47 <i>0.068</i>	0.59 <i>0.017</i>	-0.54 <i>0.031</i>	0.91 <i>0.000</i>	-0.89 <i>0.000</i>	1.00									
NSD	0.29 <i>0.276</i>	0.10 <i>0.723</i>	0.12 <i>0.653</i>	0.27 <i>0.016</i>	-0.32 <i>0.004</i>	0.35 <i>0.002</i>	1.00								
DPS	0.17 <i>0.540</i>	0.43 <i>0.095</i>	-0.52 <i>0.041</i>	0.70 <i>0.000</i>	-0.65 <i>0.000</i>	0.71 <i>0.000</i>	-0.35 <i>0.001</i>	1.00							
SF	-0.23 <i>0.382</i>	-0.39 <i>0.133</i>	0.47 <i>0.064</i>	-0.74 <i>0.000</i>	0.70 <i>0.000</i>	-0.78 <i>0.000</i>	0.16 <i>0.167</i>	-0.85 <i>0.000</i>	1.00						
SP	0.28 <i>0.303</i>	0.38 <i>0.141</i>	-0.45 <i>0.078</i>	0.71 <i>0.000</i>	-0.68 <i>0.000</i>	0.76 <i>0.000</i>	-0.06 <i>0.607</i>	0.73 <i>0.000</i>	-0.98 <i>0.000</i>	1.00					
SG	-0.01 <i>0.956</i>	0.21 <i>0.438</i>	-0.37 <i>0.153</i>	0.58 <i>0.000</i>	-0.54 <i>0.000</i>	0.62 <i>0.000</i>	-0.34 <i>0.002</i>	0.82 <i>0.000</i>	-0.85 <i>0.000</i>	0.77 <i>0.000</i>	1.00				
CL	0.13 <i>0.632</i>	0.45 <i>0.083</i>	-0.46 <i>0.072</i>	0.44 <i>0.000</i>	-0.39 <i>0.000</i>	0.39 <i>0.000</i>	-0.38 <i>0.001</i>	0.79 <i>0.000</i>	-0.39 <i>0.000</i>	0.22 <i>0.051</i>	0.39 <i>0.000</i>	1.00			
GLI	0.36 <i>0.176</i>	0.50 <i>0.050</i>	-0.47 <i>0.069</i>	0.95 <i>0.000</i>	-0.94 <i>0.000</i>	0.95 <i>0.000</i>	0.26 <i>0.020</i>	0.75 <i>0.000</i>	-0.76 <i>0.000</i>	0.72 <i>0.000</i>	0.63 <i>0.000</i>	0.46 <i>0.000</i>	1.00		
TransDir	0.40 <i>0.120</i>	0.52 <i>0.040</i>	-0.49 <i>0.056</i>	0.87 <i>0.000</i>	-0.87 <i>0.000</i>	0.96 <i>0.000</i>	0.28 <i>0.013</i>	0.73 <i>0.000</i>	-0.76 <i>0.000</i>	0.72 <i>0.000</i>	0.63 <i>0.000</i>	0.43 <i>0.000</i>	0.98 <i>0.000</i>	1.00	
TransDif	0.30 <i>0.262</i>	0.47 <i>0.069</i>	-0.44 <i>0.091</i>	0.98 <i>0.000</i>	-0.97 <i>0.000</i>	0.89 <i>0.000</i>	0.23 <i>0.044</i>	0.72 <i>0.000</i>	-0.73 <i>0.000</i>	0.68 <i>0.000</i>	0.59 <i>0.000</i>	0.47 <i>0.000</i>	0.97 <i>0.000</i>	0.90 <i>0.000</i>	1.00

G=área basal; dg=diámetro cuadrático, N=densidad; FAD=fracción de apertura del dosel; IAF=índice de área foliar; DAS=duración acumulada diaria; NSD=haces de luz diarios; DPS=duración media de un haz de luz; SF=haces de luz "sunflecks"; SP=parques de luz; SG=claros de luz; CL=claros; GLI= índice de transmisión de luz; TransDif= luz difusa transmitida; TransDir=luz directa transmitida.