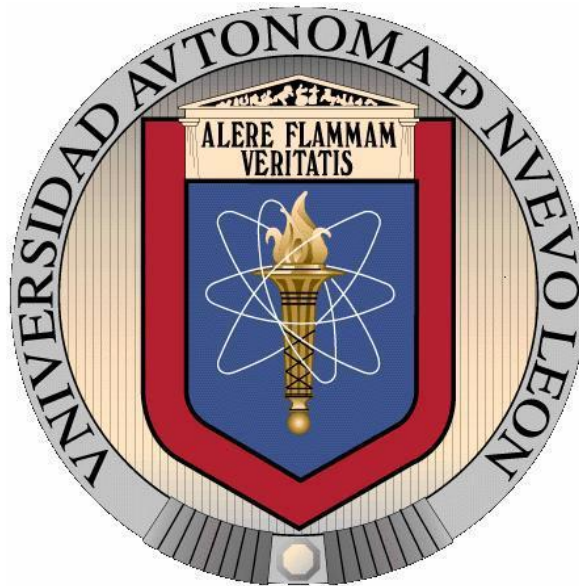


**UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN  
FACULTAD DE CIENCIAS FORESTALES**



**REGENERACIÓN NATURAL EN POBLACIONES DE *Picea martinezii* T. F.  
Patterson DISTRIBUIDAS EN EL NORESTE DE MÉXICO**

**POR**

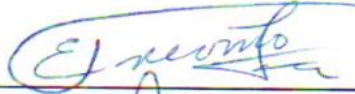
**M.C. JOSÉ ISRAEL LÓPEZ MARTÍNEZ**

**COMO REQUISITO PARCIAL PARA OBTENER EL GRADO DE DOCTOR EN  
CIENCIAS CON ORIENTACIÓN EN MANEJO DE RECURSOS NATURALES**

**DICIEMBRE, 2018**

**REGENERACIÓN NATURAL EN POBLACIONES DE *Picea martinezii* T. F.  
Patterson DISTRIBUIDAS EN EL NORESTE DE MÉXICO**

Aprobación de Tesis



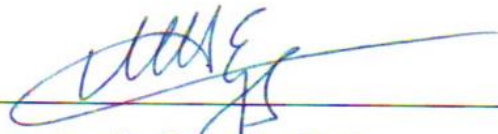
---

Dr. Eduardo Javier Treviño Garza  
Director



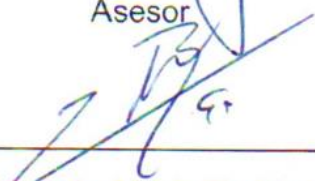
---

Dr. Oscar Alberto Aguirre Calderón  
Codirector



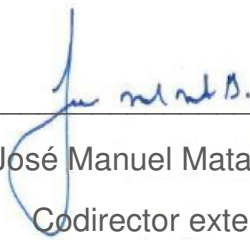
---

Dr. Marco Aurelio González Tagle  
Asesor



---

Dr. Eduardo Alanís Rodríguez  
Asesor



---

Dr. José Manuel Mata Balderas  
Codirector externo

Diciembre, 2018

Manifiesto que la presente investigación es original y fue desarrollada para obtener el grado de Doctor en Ciencias con Orientación en Manejo de Recursos Naturales, donde se utiliza información de otros autores se otorgan los créditos correspondientes.

A handwritten signature in blue ink, consisting of several overlapping loops and lines, positioned above the name.

José Israel López Martínez

Diciembre de 2018

## **AGRADECIMIENTOS**

Agradezco a la Facultad de Ciencias Forestales de la Universidad Autónoma de Nuevo León, por haberme abierto sus puertas para la realización y culminación de mis estudios de doctorado.

Agradezco al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), por el apoyo económico brindado para poder llevar a cabo mis estudios de doctorado.

Agradezco al Dr. Eduardo Javier Treviño Garza, por haberme permitido formar parte de su equipo de trabajo, por su paciencia, sus consejos y la motivación que siempre me brindó para mejorar mi formación científica y por la asesoría brinda para el desarrollo y la buena culminación del presente trabajo de investigación.

Agradezco al Dr. Oscar Alberto Aguirre Calderón por su acompañamiento en el proceso de mi formación científica. Por sus sugerencias, su buena disponibilidad y sus aportaciones para el desarrollo y conclusión del presente trabajo de investigación.

Agradezco al Dr. Marco Aurelio González Tagle por su acompañamiento a lo largo de mis estudios de doctorado, por sus acertadas opiniones y sugerencias en la mejora y enriquecimiento del presente trabajo de investigación.

Agradezco al Dr. Eduardo Alanís Rodríguez por su acompañamiento a lo largo de mis estudios de doctorado, por su buena disponibilidad, sus consejos y por su actitud siempre positiva que me transmitió para atender situaciones relacionadas con mi formación científica y con el desarrollo y conclusión del presente trabajo de investigación.

Agradezco al Dr. José Manuel Mata Balderas por su acompañamiento a lo largo de mis estudios de doctorado, por su excelente disponibilidad, sus consejos y por ser un buen ejemplo en la busca del camino hacia el éxito y la felicidad, lo cual sin duda ha influido en gran medida en la motivación para desarrollar y concluir en buen término el presente trabajo de investigación.

Agradezco a los dueños y poseedores de los predios donde se realizó el presente trabajo de investigación, muy en especial al Sr. Paulo Hernández Lucio comisariado del Ejido La Encantada y al Sr. Manuel Casas comisariado del Ejido La Trinidad.

Aprovecho para hacer un amplio y muy especial agradecimiento para todos mis amigos y compañeros de la Facultad de Ciencias Forestales, incluyendo a los profesores, administrativos, trabajadores, al laboratorio de geomántica, laboratorio de suelos y laboratorio de química, a mis amigos y compañeros de posgrado y licenciatura, y en general a todas aquellas personas que me demostraron su afecto y apoyo a lo largo de mis estudios de doctorado.



# ÍNDICE DE CONTENIDO

AGRADECIMIENTOS.....	ii
DEDICATORIA .....	iii
ÍNDICE DE CONTENIDO .....	iv
ÍNDICE DE TABLAS .....	vi
ÍNDICE DE FIGURAS.....	vii
RESUMEN.....	1
ABSTRACT.....	2
<b>INTRODUCCIÓN GENERAL.....</b>	<b>3</b>
JUSTIFICACIÓN.....	5
HIPÓTESIS.....	6
OBJETIVO GENERAL.....	6
OBJETIVOS PARTICULARES .....	7
<b>ANTECEDENTES.....</b>	<b>8</b>
Regeneración natural .....	8
Suministro de semillas.....	8
Germinación de las semillas.....	10
Establecimiento de las plántulas .....	12
Factores que intervienen en el establecimiento de la regeneración .....	13
Evaluación de la regeneración y los factores que intervienen en la misma...	15
<b>CAPÍTULO I. DENSIDAD DE RENUÉVOS E INDIVIDUOS ARBÓREOS DE <i>Picea martinezii</i> EN CUATRO COMUNIDADES FORESTALES DEL NORESTE DE MÉXICO.....</b>	<b>24</b>
1.1. Resumen .....	24
1.2. Abstract.....	25
1.3. Introducción .....	25
1.4. Materiales y métodos.....	26
1.5. Resultados.....	29
1.6. Discusión .....	32
1.7. Conclusiones .....	33
<b>CAPÍTULO II. CARACTERIZACIÓN ESTRUCTURAL ARBÓREA EN CUATRO COMUNIDADES FORESTALES CON <i>Picea martinezii</i>.....</b>	<b>34</b>
2.1. Resumen .....	34
2.2. Abstract.....	35

2.3. Introducción .....	36
2.4. Materiales y métodos.....	36
2.5. Resultados.....	40
2.6. Discusión .....	46
2.7. Conclusiones .....	49
<b>CAPÍTULO III. AMBIENTE LUMÍNICO EN CUATRO COMUNIDADES FORESTALES CON <i>Picea martinezii</i></b> .....	<b>50</b>
3.1. Resumen .....	50
3.2. Abstract.....	51
3.3. Introducción .....	51
3.4. Materiales y métodos.....	53
3.5. Resultados.....	53
3.6. Discusión .....	55
3.7. Conclusiones .....	56
<b>CAPÍTULO IV. PROPIEDADES FISICOQUÍMICAS DEL SUELO EN CUATRO COMUNIDADES FORESTALES CON <i>Picea martinezii</i></b> .....	<b>58</b>
4.1. Resumen .....	58
4.2. Abstract.....	59
4.3. Introducción .....	59
4.4. Materiales y métodos.....	61
4.5. Resultados.....	61
4.6. Discusión .....	63
4.7. Conclusiones .....	64
<b>CAPÍTULO V. DENSIDAD Y VIABILIDAD DE SEMILLAS PRESENTES EN EL SUELO DE CUATRO COMUNIDADES FORESTALES CON <i>Picea martinezii</i></b> .....	<b>65</b>
5.1. Resumen .....	65
5.2. Abstract.....	66
5.3. Introducción .....	66
5.4. Materiales y métodos.....	68
5.5. Resultados.....	71
5.6. Discusión .....	74
5.7. Conclusiones .....	75
<b>CONCLUSIONES GENERALES</b> .....	<b>76</b>
<b>BIBLIOGRAFÍA</b> .....	<b>77</b>

## ÍNDICE DE TABLAS

<b>Tabla 1.</b> Características dasométricas de los individuos arbóreos registrados en las cuatro comunidades forestales con <i>Picea martinezii</i> .....	41
<b>Tabla 2.</b> Resultados generales de los índice de Clark y Evans ( <i>R</i> ), mezcla de especies ( <i>Mi</i> ), diferenciación ( <i>Ti</i> ) y dominancia ( <i>Ui</i> ) dimensional en las cuatro comunidades considerando todos los géneros arbóreos registrados. ....	42
<b>Tabla 3.</b> Resultados particulares de los índice de Clark y Evans ( <i>R</i> ), mezcla de especies ( <i>Mi</i> ), diferenciación ( <i>Ti</i> ) y dominancia ( <i>Ui</i> ) dimensional para los géneros arbóreos representativos registrados en las cuatro comunidades con <i>Picea martinezii</i> . ....	44
<b>Tabla 4.</b> Propiedades fisicoquímicas del suelo en cuatro comunidades forestales con <i>Picea martinezii</i> .....	62
<b>Tabla 5.</b> Viabilidad de semillas de <i>Picea martinezii</i> en las cuatro comunidades forestales obtenida mediante los ensayos de corte. ....	73



## ÍNDICE DE FIGURAS

<b>Figura 1.</b> Ubicación de las cuatro comunidades forestales con <i>Picea martinezii</i> distribuidas en el noreste de México, en el estado de Nuevo León (Elaboración propia empleando datos vectoriales y ráster proporcionados por el INEGI). L1: El Butano, L2: Agua de Alardín, L3: El Bosque, L4: La Tinaja. ....	27
<b>Figura 2.</b> Esquema del establecimiento de los sitios de muestreo en cada una de las cuatro comunidades forestales (Corral et al., 2009).....	29
<b>Figura 3.</b> Comparación de la densidad de regeneración natural de <i>Picea martinezii</i> entre las cuatro comunidades forestales estudiadas. ....	30
<b>Figura 4.</b> Densidades de regeneración de <i>Picea martinezii</i> por clases de altura presentes en las cuatro comunidades forestales estudiadas.....	30
<b>Figura 5.</b> Comparación de la densidad de individuos arbóreos de <i>Picea martinezii</i> entre las cuatro comunidades forestales estudiadas. ....	31
<b>Figura 6.</b> Categorización diamétrica de los individuos arbóreos de <i>Picea martinezii</i> presentes en las cuatro comunidades forestales estudiadas. ....	32
<b>Figura 7.</b> Distribución espacial y dimensional de todos los géneros arbóreos registrados en las cuatro comunidades estudiadas. (7a) El Butano, (7b) Agua de Alardín, (7c) El Bosque, (7d) La Tinaja. Los círculos representan los árboles de acuerdo con su respectivo diámetro normal. ....	43
<b>Figura 8.</b> Categorización diamétrica de los cuatro géneros representativos registrados en la cuatro comunidades. (8a) El Butano, (8b) Agua de Alardín, (8c) El Bosque, (8d) La Tinaja. ....	46
<b>Figura 9.</b> Coberturas de dosel en las cuatro comunidades con <i>Picea martinezii</i> . ....	54
<b>Figura 10.</b> Iluminancia en cuatro comunidades con <i>Picea martinezii</i> . ....	54
<b>Figura 11.</b> Colecta en campo de las muestras del banco de semillas del suelo. ....	68
<b>Figura 12.</b> Ilustración del proceso de la preparación de muestras y separación de semillas del suelo.....	69

<b>Figura 13.</b> Comparación de la densidad de semillas en las cuatro comunidades forestales con <i>Picea martinezii</i> . Gráficos con diferente literal indican diferencias estadísticas según la prueba <i>post hoc</i> Bonferroni ( $p < 0.05$ ). .....	71
<b>Figura 14.</b> Porcentajes de pureza de semillas en cada una de las cuatro comunidades forestales con <i>Picea martinezii</i> . .....	72
<b>Figura 15.</b> Semillas de <i>Picea martinezii</i> con nulo porcentaje de germinación en las cuatro comunidades forestales estudiadas. ....	72
<b>Figura 16.</b> Características de las semillas sometidas a ensayos de corte. a) semillas viables, b) semillas no viables.....	74

## RESUMEN

El objetivo fue evaluar la regeneración natural de *Picea martinezii* en cuatro comunidades forestales distribuidas en el noreste de México. Se determinó la densidad de renuevo y arbolado adulto, encontrando para el primero valores de entre 300 y 400 individuos ha<sup>-1</sup> y para el segundo entre 100 y 366 individuos ha<sup>-1</sup>, sin presentar diferencias en ambos casos. Para entender a mayor profundidad la regeneración, se caracterizó la estructura espacial arbórea, donde se encontró que los individuos se distribuyen de una manera aleatoria, presentan un grado de mezcla entre medio y alto, y muestran grados medios en diferenciación y dominancia dimensional. Se analizó el ambiente lumínico, donde se obtuvieron valores de cobertura de dosel entre 79.20 y 85.44 % y valores de iluminancia entre 304 y 901 Lux, sin presentar grandes diferencias. Se analizaron algunas propiedades fisicoquímicas del suelo, no encontrando variaciones significativas en textura, potencial de hidrogeno (pH), conductividad eléctrica (CE), materia orgánica (MO), ni tampoco en el contenido de nutrientes macro (N, K, Ca, Mg y P) y micro (Cu, Mn, Zn y Fe). Se analizó el banco de semillas presentes en el suelo, obteniéndose densidades de entre 37 y 91 semillas / m<sup>2</sup>, sin grandes diferencias entre comunidades, sin embargo solo una comunidad presentó semillas viables y el porcentaje fue muy bajo (16 %). Se concluye que el estado de la regeneración de *Picea martinezii* es igual en las cuatro comunidades, lo cual concuerda con los resultados obtenidos para las variables de los factores físico-ambientales considerados, las cuales en su mayoría no presentan grandes diferencias, lo cual indica condiciones muy similares para que la regeneración se desarrolle de igual manera.

**Palabras clave:** renuevo, estructura, ambiente lumínico, suelo, banco de semillas.

## ABSTRACT

The aim was to evaluate the natural regeneration of *Picea martinezii* in four forest communities distributed in northeastern Mexico. The density of seedlings and adult trees was determined, finding for the first case values between 300 and 400 individuals ha<sup>-1</sup> and for the second between 100 and 366 individuals ha<sup>-1</sup>, without presenting differences in both cases. To understand the regeneration in greater depth, the arboreal spatial structure was characterized, where it was found that the individuals are distributed in a random way, they present a degree of mixture between medium and high, and they show medium degrees in differentiation and dimensional dominance. The light environment was analyzed, where canopy cover values were obtained between 79.20 and 85.44% and illuminance values between 304 and 901 Lux, without showing great differences. Some physicochemical properties of the soil were analyzed, where no important variations were found in texture, potential of hydrogen (pH), electrical conductivity (EC), organic matter (OM), nor in the macro nutrient content (N, K, Ca, Mg and P) and micro (Cu, Mn, Zn and Fe). The bank of seeds present in the soil was analyzed, where densities of between 37 and 91 seeds / m<sup>2</sup> were obtained, without great differences among communities, however only one community presented viable seeds and the percentage was very low (16 %). It is concluded that the state of *Picea martinezii* regeneration is equal in the four communities, which agrees with the results obtained for the variables of the physical environmental factors considered, which mostly do not present important differences, which indicates very similar conditions and this allows a similar development in regeneration.

**Keywords:** Seedlings, structure, light environment, soil, seed bank.

## INTRODUCCIÓN GENERAL

*Picea martinezii* es una especie de la familia Pinaceae endémica del noreste de México, su distribución se restringe a algunas poblaciones de tamaño reducido situadas en varias localidades de la Sierra Madre Oriental (SMO) en el estado de Nuevo León (CONABIO-CONANP, 2009). Debido a esta situación, la especie se encuentra en la norma oficial mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010 y en la lista roja de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN por sus siglas en inglés) bajo un estatus de especie en peligro de extinción (SEMARNAT, 2010; Thomas y Farjon, 2013a). La reducción en el tamaño de sus poblaciones se atribuye a la inadecuada planeación de los aprovechamientos, los incendios forestales y problemas de endogamia (Alanís *et al.*, 2004; Ledig *et al.*, 2000).

Tanto para las especies arbóreas en peligro de extinción y para todas las especies vegetales que habitan en los ecosistemas forestales, un aspecto que es importante de considerar es su regeneración natural, debido a que esta permite el establecimiento de las nuevas generaciones y por consiguiente la conservación de las especies. El proceso de regeneración natural comprende una serie de fases que inician con la fecundidad del arbolado adulto y concluyen con la incorporación efectiva de los nuevos individuos al dosel arbóreo. El desarrollo de estas fases y el logro de las mismas dependerán de los factores ambientales, la variabilidad climática, el suelo y la competencia ejercida por otros seres vivos presentes (Abellanas, 2014). Para el caso de *Picea martinezii* se han realizado trabajos de investigación enfocados principalmente a la primera fase de la regeneración natural, analizando la fecundidad del arbolado adulto considerando indicadores reproductivos y de diversidad genética (Flores-López *et al.*, 2012; Ledig *et al.*, 2000), sin embargo para la especie, existen escasos trabajos en los que se estudien las plántulas establecidas y los factores que intervienen para garantizar su permanencia.

Las plántulas establecidas se puede evaluar bajo circunstancias concretas como pueden ser la influencia de las condiciones de luz, diversidad del micrositio y la dinámica espacial del propio regenerado (Pardos *et al.*, 2012). En la evaluación de las plantas establecidas por lo general se considera la densidad de las mismas (número de individuos por unidad de superficie) donde frecuentemente se incluyen para su estudio únicamente individuos con diámetros menores a los 2.5 o 7.5 cm dependiendo de los objetivos del estudio (Serrada, 2003; Corral *et al.*, 2009). Además, también se toman en cuenta algunas características del arbolado adulto tales como su densidad y estructura, debido a que estas presentan una estrecha relación con las plántulas regeneradas y por lo tanto aportan información importante para entender mejor los procesos de regeneración (Mishra *et al.*, 2013; Singh *et al.*, 2016). En el estudio de los factores concretos que intervienen en el establecimiento y desarrollo de la regeneración, específicamente para el estudio de las condiciones de luz frecuentemente se emplean dos tipos de mediciones; directas e indirectas. En las primeras podemos encontrar las fotométricas (lumen, lux y candela m<sup>-2</sup>) que mide la intensidad de la luz incidente o iluminancia, y en las segundas podemos encontrar el empleo de técnicas que utilizan estimaciones de cobertura y cierre del dosel (Promis, 2013). Dentro de otros factores que también intervienen en la regeneración se encuentra el recurso suelo, ya que este aporta los nutrientes, agua, aire y el medio físico para el establecimiento de las plantas, y su estudio por lo general incluye el análisis de algunas de sus propiedades fisicoquímicas (Thiers *et al.*, 2014), además, dentro del mismo suelo, el banco de semillas también es fundamental en el proceso de regeneración, por lo que su estudio aportara un mejor entendimiento de dicho proceso (Bedoya-Patiño *et al.*, 2010), al respecto, para su estudio existen tres grandes metodologías para su análisis; en el primer caso se encuentran los métodos de separación, en el segundo los de germinación y en el tercero los de enterramiento (Thompson *et al.*, 1997), en el caso de emplear métodos por separación, adicionalmente se deben emplear otras metodologías adicionales para determinar la densidad y viabilidad de las semillas extraídas,

tales como las establecidas en la “Guía para la manipulación de semillas forestales” emitida por la FAO (1991).

Para analizar la regeneración natural de las comunidades forestales con *Picea Martinezii* ubicadas en el noreste de México se consideró la densidad de renuevos e individuos arbóreos, así como el comportamiento de la estructura del arbolado, el ambiente lumínico, algunas propiedades fisicoquímicas del suelo, así como la densidad y viabilidad de semillas presentes.

## JUSTIFICACIÓN

La pérdida de la biodiversidad biológica altera el funcionamiento de los ecosistemas y su capacidad para proporcionar a la sociedad los bienes y servicios para prosperar (Cardinale *et al.*, 2012.) Considerando que *Picea martinezii* se encuentra catalogada a nivel nacional e internacional como una especie en peligro de extinción, es importante implementar investigaciones enfocadas a su estudio para generar información que sirva de base para la implementación de acciones relacionadas con la conservación y restauración de sus poblaciones, para de esta manera ayudar a evitar que se altere el funcionamiento de las comunidades forestales donde esta especie habita.

Dentro de los estudios necesarios para conocer la dinámica de las comunidades con *Picea martinezii* se encuentran los relacionados con la regeneración natural, específicamente en las etapas de germinación de las semillas y establecimiento de las plántulas. En este trabajo se evaluó la regeneración natural de esta especie en las dos etapas de regeneración mencionadas. Los resultados obtenidos tendrán impactos positivos ecológicos, económicos y sociales. Ecológicamente servirán de base para implementar acciones centradas en conservar y restaurar las comunidades forestales con *Picea martinezii*, tales como actividades de reforestación en las áreas donde estas se concentran, así como en zonas aledañas, e incluso en áreas que presenten las mismas

condiciones físico-ambientales y que requieran ser reforestadas, esto a su vez ayudara a que se mantengan los procesos ecológicos característicos de los ecosistemas forestales donde habitan los individuos de la especie bajo estudio. Económicamente, la aplicación de los conocimientos derivados de los resultados obtenidos en este trabajo de investigación, permitirá a los administradores de los bosques y a las entidades gubernamentales realizar un uso más eficiente de los recursos económicos que serán empleados para realizar las actividades de conservación y restauración de la especie, ya que dichas actividades podrán tener una mayor posibilidad de éxito. En el aspecto social, los resultados derivados de este trabajo coadyuvaran a que se garantice la permanencia de la especie lo cual permitirá que no se vean alterados los ecosistemas donde esta habita, garantizando a su vez la permanencia de los servicios ambientales que dichos ecosistemas proporcionan.

## **HIPÓTESIS**

La regeneración natural de *Picea martinezii* es diferente en cuatro comunidades forestales distribuidas en el noreste de México.

## **OBJETIVO GENERAL**

Evaluar la regeneración natural en comunidades forestales con *Picea martinezii* en el noreste de México.



## OBJETIVOS PARTICULARES

1. Comparar la densidad de renuevos e individuos arbóreos de *Picea martinezii*.
2. Caracterizar la estructura del arbolado en comunidades forestales con *Picea martinezii*.
3. Analizar el ambiente lumínico en comunidades forestales con *Picea martinezii*.
4. Analizar y comparar algunas propiedades fisicoquímicas del suelo en comunidades forestales con *Picea martinezii*.
5. Analizar y comparar la densidad y viabilidad de semillas presentes en el suelo de comunidades forestales con *Picea martinezii*.

## ANTECEDENTES

### **Regeneración natural**

La regeneración natural es el proceso por el cual las plantas se reemplazan. Es una forma de restablecer la vegetación que no implica gastos económicos y ayuda a preservar la identidad y la diversidad genética (Yang *et al.*, 2014). De acuerdo con Minore y Laacke (1992), el proceso de regeneración incluye tres etapas principales; la primera constituye el suministro de semillas, la segunda se refiere a su germinación y en la tercera se considera el establecimiento de las plántulas.

### **Suministro de semillas**

El suministro de semillas implica tres procesos fundamentales; su producción, dispersión y supervivencia (Minore y Laacke, 1992).

La producción de semillas es un elemento clave para la regeneración natural ya que representa el primer cuello de botella para que esta se pueda llevar a cabo (Pardos *et al.*, 2012). La masa de semillas es un indicador particularmente importante de la producción potencial y esta refleja la inversión de recursos por cada semilla, por ejemplo, las inversiones totales de nitrógeno (N) y fósforo (P) están inversamente relacionadas con el número de semillas que se pueden producir (producción de semilla por área de dosel) (Henery y Westoby, 2001). Por lo tanto, la masa de semillas junto con otros rasgos de las plantas pueden ser útiles como indicadores de la variación en la producción de semillas entre especies dentro de una comunidad. Sin embargo, al igual que los demás procesos de la regeneración, la producción de semillas variará dentro y entre las especies en respuesta a factores abióticos como el agua, la disponibilidad de nutrientes y luz, así como factores bióticos como la competencia, la herbivoría y la presencia de polinizadores (Leishman *et al.*, 1999; Peters *et al.*, 2014). Además de los indicadores de producción de semillas mencionados, existen otros rasgos

de las plantas que también influyen en dicha producción, por ejemplo, la emergencia temprana se ha relacionado con una mayor fecundidad (Verdú y Traveset, 2005) y esta puede explicar con mayor detalle los patrones de producción de semillas en condiciones favorables (es decir cuando hay poco riesgo de mortalidad después de la emergencia); en contraste, el tamaño mínimo de la planta puede ser un indicador de la capacidad de producción de semillas bajo condiciones favorables (Aarssen, 2015). La fenología de la floración también puede influir en que la producción de semillas se lleve a cabo de una manera exitosa. A su vez, la fenología está influenciada por diferentes factores abióticos, donde algunos de ellos como son la temperatura, o la humedad del suelo podrían favorecer a las poblaciones con tiempos de floración que coincidan con periodos climáticos propicios para que se pueda efectuar una buena floración y por consiguiente una buena producción de semillas (Douma *et al.*, 2012).

La dispersión de las semillas también es una de las fases claves en el proceso de la regeneración de las plantas, ya que esta determina el área potencial de reclutamiento y al mismo tiempo puede actuar como base para las etapas posteriores de crecimiento de la planta. La dispersión de las semillas es el medio más común para que las plantas colonicen nuevas áreas y eviten la competencia entre individuos de la misma especie y enemigos naturales como los herbívoros o los patógenos (Traveset *et al.*, 2014). Las semillas se pueden dispersar de diferentes maneras, ya sea por acción del viento, el agua, la gravedad y por un amplio grupo de animales (incluidos los que consumen frutas y/o semillas, así como los que mueven las semillas a través de su pelaje, plumaje o pies) (Howe y Smallwood, 1982). Pardos *et al.* (2012), clasifican estas formas de dispersión en dos fases; la dispersión primaria y la secundaria, en la primera las semillas se dispersan de manera natural o por acción del viento y en la segunda es donde interviene la fauna.

Después de que las semillas maduran y se desprenden de la planta madre, estas tarde o temprano llegan a la superficie del suelo. En algunos casos la germinación

se da casi de forma inmediata y en otros este proceso puede tardar periodos de tiempo indefinidos y es cuando se dice que las semillas pasan a formar parte del banco de semillas del suelo, donde estas podrán permanecer hasta por más de un año dependiendo del tipo de semillas que se trate (Thompson *et al.*, 1997). Una vez que las semillas llegan a formar parte del banco del suelo, estas quedan expuestas a diferentes factores físico-ambientales que influyen en su supervivencia. Se ha visto que los factores meteorológicos no parecen estar relacionados directamente con la supervivencia de las semillas, sin embargo de forma indirecta si pueden impactarla positiva o negativamente, por ejemplo, en el caso de la lluvia esta puede impactar de manera positiva la supervivencia de las semillas ya que las puede arrastrar hacia agujeros o grietas donde pueden permanecer ocultas de los comedores de semillas y donde además se les proporciona un micrositio protegido donde hay suelo mineral disponible (Vaartaja, 1950), en el caso de la nieve, este puede tener un impacto positivo o negativo, ya que algunas especies pueden germinar sobre, dentro y debajo de la nieve, el problema se presenta cuando la germinación se origina sobre la nieve y esta empieza a derretirse, lo que ocasiona la perdida de las plántulas ya que estas mueren antes de penetrar el suelo (Franklin y Krueger, 1968; Gordon, 1970). El otro gran problema que enfrentan las semillas una vez que se encuentran en el suelo es que estas pueden ser comidas por una gran variedad de animales entre ellos algunos roedores o aves (Gashwiler, 1970), en algunos casos el problema puede ser muy grave si la producción de semillas es muy poca (Curtis y Foiles, 1961).

### **Germinación de las semillas**

Después de que se han llevado a cabo los procesos de producción, dispersión y supervivencia de las semillas, estas alcanzan un punto en el cual, si existen las condiciones adecuadas de microhábitat, se efectuara la germinación y emergencias de las plántulas (Pardos *et al.*, 2012), se ha comprobado que la germinación y emergencia de las plántulas están fuertemente relacionadas con

la heterogeneidad macro ambiental, donde tienen una fuerte asociación con la luz, la cobertura, y el contenido de agua en el suelo (Laliberté *et al.*, 2008; Urbieta *et al.*, 2008). Fenner y Thomson (2005), mencionan cinco factores ambientales que influyen en el proceso de germinación, estos son la temperatura, la luz, el agua, ambiente químico del suelo y el cambio climático. La temperatura tiene efectos importantes en la germinación los cuales pueden dividirse en efectos de temperaturas constantes y alternativas. En los climas estacionales la temperatura es un buen indicador de la época del año y debido a esto, tiene una gran implicación en la determinación del momento de la germinación. En el caso de la luz, las respuestas de las semillas a esta son importantes para prevenir la aparición de germinación en lugares y en momentos desfavorables para el establecimiento de las plántulas. La capacidad de detectar diferentes aspectos del entorno luminoso permite que la semilla tenga al menos algún control sobre dónde y cuándo tiene lugar la germinación. Las posibilidades de un establecimiento exitoso pueden ser determinadas si las semillas en germinación están enterradas en el suelo o están en la superficie. Si están enterradas la profundidad precisa es crucial para la emergencia, si estas se encuentran en la superficie, entonces el grado de sombra (especialmente de la vegetación circundante) puede ser decisivo. En algunos casos, la duración del día desempeña un papel en la determinación del momento de la germinación (Densmore, 1997). En todas estas situaciones, la capacidad de detectar la intensidad, calidad o periodicidad de la luz proporciona a la semilla la información que necesita sobre su entorno. Respecto a la humedad, su contenido en las semillas es muy importante, y este dependerá del tipo de semillas que se trate, por ejemplo, la semillas ortodoxas no requieren de muchas humedad, mientras que las semillas llamadas recalcitrantes si requieren de altos contenidos para mantener su viabilidad (Murdoch y Ellis, 2000). En relación al suelo, todas las plantas a excepción de las epífitas (que germinan en las ramas de los arboles) y algunas especies de manglares (que germinan estando unidas al individuo de origen), el suelo proporciona el medio físico en el que todas las semillas germinan, siendo su composición química un aspecto clave en la germinación de

las semillas, donde el oxígeno, los nitratos y los compuestos orgánicos son los componentes más relevantes que intervienen en el proceso (Steinbauer y Grigsby, 1957; Hilhorst y Karssen, 2000; Sène *et al.*, 2000). El cambio climático es un factor que también puede influir en la germinación de las semillas, principalmente debido a que se encuentra asociado a los cambios de temperatura. Se piensa que la regeneración a partir de semillas se beneficia del calentamiento del clima, donde este comportamiento es más marcado en las partes frías del planeta, por ejemplo, se ha visto en las comunidades vegetales alpinas que algunas especies no pueden tener una buena regeneración en años fríos, mientras que en climas más cálidos esta tiende a ser más regular (Wagner y Mitterhofer, 1998).

### **Establecimiento de las plántulas**

El término plántula se utiliza refiriéndose de manera general a todas las plantas jóvenes, sin embargo queda la incógnita de hasta cuando una plántula deja de serlo, es decir, cuando se puede considerar que la plántula ha pasado a un estado de planta juvenil. Algunos autores sugieren que la transición de una plántula a una planta joven se da cuando se alcanza la tasa de crecimiento relativo máximo diario, e incluso, también se ha demostrado que el punto donde se alcanza dicho crecimiento coincide con la terminación de la dependencia de los cotiledones y el agotamiento de las reservas de la semilla (Hunt *et al.*, 1993; Hanley *et al.*, 2004).

El establecimiento de las plántulas representa el último obstáculo en el proceso de regeneración, donde también se puede considerar que con el inicio de la fase de plántula se concluye el proceso de la germinación. En la mayoría de los casos el establecimiento inicia con dos fases principales; la primera consiste en el anclaje del sistema radicular en el suelo y la segunda está definida por el establecimiento de la plúmula (brote) la cual crece hacia la luz para finalmente formar la plántula (Fenner y Thomson, 2005).

Un aspecto que influye en el establecimiento y crecimiento de las plántulas es el tamaño de las semillas. Se ha demostrado que el tamaño de la semillas tiene una relación negativa con la tasa de crecimiento relativo máximo diario (Grubb *et al.*, 1996; Reich *et al.*, 1998), sin embargo se ha encontrado una relación lineal entre el peso inicial de la plántula y la tasa de crecimiento relativo máximo diario (Marañón y Grubb, 1993). Otros estudios sugieren que si una semilla pequeña y una grande germinan al mismo tiempo habrá un periodo en el que primero dominen los individuos originados a partir de las semillas grandes, sin embargo a medida que pasa el tiempo esta dominancia tiende a desaparecer cuando las especies de semillas pequeñas de rápido crecimiento alcanzan a las más grandes (Howe y Richter, 1982; Stock *et al.*, 1990). También, se considera que una de las funciones de la semilla es proporcionar al embrión una reserva de nutrientes minerales y orgánicos para nutrir a la plántula en las primeras etapas de establecimiento, dicho suministro está directamente relacionado con el tamaño de las semillas, donde las semillas de mayor tamaño presentan una mayor reserva absoluta de nutrientes, sin embargo existen estudios que demuestran que hay una tendencia general de que las semillas más pequeñas tienen concentraciones más altas de elementos minerales (Fenner, 1983; Pate *et al.*, 1986). De los elementos minerales que constituyen las reservas de las semillas solo una parte se utiliza en las funciones estructurales y el resto pasan a formar parte del semillero en el suelo. Algunos elementos poco móviles como el calcio pueden ser más difíciles de trasladar al embrión (Lamont y Groom 2002; Brookes *et al.*, 1980), mientras que en los elementos más móviles una proporción de estos puede perderse por lixiviación durante el proceso de germinación (Ozanne y Asher, 1965; West *et al.*, 1994).

### **Factores que intervienen en el establecimiento de la regeneración**

Una vez que la plántula es establecida esta enfrenta un nuevo conjunto de peligros. Mientras que la falta de luz, agua o nutrientes tiene poco o ningún efecto sobre la supervivencia de las semillas, éstas se convierten en las principales

causas de muerte en las plántulas. Además, los depredadores y patógenos que amenazaron la semilla son reemplazados por un conjunto diferente en la etapa de plántula (Fenner y Thomson, 2005).

Una de las principales causas de mortalidad de las plántulas, es la competencia de otras plántulas o la vegetación que se encuentra presente a su alrededor, una plántula recién germinada puede tener una gran desventaja respecto a las plantas ya establecidas en la captura de recursos. La competencia por la luz, el agua y los nutrientes puede ser muy intensa incluso en áreas con poca vegetación (Silva y Watkinson, 1998). En el caso de los pastizales, la vegetación existente se ha identificado como una limitación importante para el establecimiento de plántulas de árboles y arbustos (Gordon y Rice, 1993).

La herbivoría es otra causa importante de la mortalidad de las plántulas en muchas comunidades forestales. Los herbívoros pueden ser vertebrados (frecuentemente roedores) o invertebrados (generalmente insectos o moluscos) (Hanley, 1998). La eliminación de una pequeña parte de una plántula puede tener graves consecuencias, en especial si la afectación es a nivel del suelo (Dirzo y Harper, 1980). El riesgo por afectación de herbivoría es probablemente mayor en las etapas muy tempranas del establecimiento. Dentro de una población con una sola especie vegetal, se ha demostrado que las plántulas más pequeñas pueden ser más vulnerables, esto se debe a las cantidades cambiantes de compuestos de defensa en las plántulas a medida que estas se van desarrollando, e incluso, en algunos casos puede haber una compensación entre la defensa física y química (Hanley y Lamont, 2002).

Otro aspecto que puede limitar el establecimiento de algunas plántulas es la infección micorrícica. Una plántula recién germinada con una pequeña extensión de raíz puede tener un acceso limitado a un suministro externo de elementos químicos para nutrirse, la formación de micorrizas puede ayudar a realizar dichos suministros. La infección micorrícica es probablemente esencial en muchos casos para que la plántula pueda progresar más allá de las etapas iniciales, en



especial para aquellas especies de semillas pequeñas que se establecen en suelos pobres (Allsopp y Stock, 1995).

Dentro de otros aspectos importantes que pueden influir en el establecimiento y desarrollo de las plántulas se encuentra el ambiente lumínico. La radiación solar es uno de los elementos meteorológicos de mayor relevancia en el planeta ya que está directamente relacionada con la mayoría de los procesos naturales que ocurren en él, por ejemplo, la radiación tiene una gran influencia ecológica sobre las plantas ya que esta impacta directamente en su fotosíntesis, morfología, tolerancia a la sombra, crecimiento y supervivencia (Geiger *et al.*, 2003; Kimmins, 1987). Para entender la dinámica en los bosques es importante entender el comportamiento de la radiación solar en el interior de estos, ya que la cantidad y calidad de dicha radiación impacta en las diferentes etapas de la regeneración de las plantas, desde su germinación, establecimiento, el crecimiento y supervivencia de las mismas (Grant, 1997). De acuerdo con Kimmins (1987), la totalidad de radiación solar que impacta sobre el dosel del bosque depende de varios factores, entre ellos la latitud, hora del día, claridad de la atmósfera y la altitud. Dentro del dosel el comportamiento de la luz depende de otros factores, entre estos, y de mayor importancia se encuentra la estructura de las propias masas forestales. De manera concreta los huecos creados en el dosel de las masas forestales son los que mayormente influyen en la dinámica espacial y temporal de la regeneración natural sobre todo en aquellos bosques que presentan estructuras complejas (Coates y Burton, 1997).

### **Evaluación de la regeneración y los factores que intervienen en la misma**

Se considera que la regeneración natural es fundamental en la gestión sostenible de los ecosistemas forestales y eso justifica la necesidad de realizar trabajos de investigación que se enfoquen en el estudio de este proceso. Tradicionalmente, dicho proceso se ha estudiado desde dos enfoques diferentes; el primero se relaciona con el estudio individualizado de cada una de las fases que lo comprenden (por ejemplo la fructificación, dispersión y germinación), lo cual

permite identificar los diferentes obstáculos que intervienen para que se pueda efectuar de manera exitosa. El segundo se basa en el estudio integral del proceso en su conjunto, estudiando el regenerado establecido e identificando los factores que favorecen o limitan su establecimiento (Pardos *et al.*, 2012).

Para el caso de este trabajo la descripción de los estudios se centran principalmente en el segundo enfoque y solo se describe un estudio del primero (germinación o viabilidad del banco de semillas del suelo) ya que la investigación que se presenta se realiza considerando el regenerado ya establecido de *Picea martinezii* y algunos factores físico-ambientales que influyen en su establecimiento. En el estudio de la regeneración natural considerando el regenerado ya establecido, lo primero que se toma en cuenta es su densidad y su relación con la densidad de individuos arbóreos, posteriormente se estudian los factores que intervienen en el establecimiento del regenerado tales como las condiciones lumínicas, la dinámica espacial del regenerado o arbolado adulto, y la influencia de la diversidad del micrositio (considerando las propiedades fisicoquímicas del suelo y el banco de semillas presentes en el mismo).

*Densidad del regenerado y arbolado adulto.* En los estudios donde se pretende evaluar la regeneración natural considerando las plántulas o renuevos ya establecidos uno de los primeros aspectos a determinar es su densidad y la de los individuos arbóreos (Myers *et al.*, 2000; Torres, 2003).

Para la evaluación de la regeneración natural considerando la densidad de los renuevos ya establecidos y los individuos arbóreos, se suelen emplear sitios de muestreo de tamaños variables, donde además, se clasifican a los renuevos e individuos arbóreos de acuerdo a su diámetro dependiendo de los objetivos de estudio, por ejemplo, para sitios de investigación forestal Corral *et al.* (2009) recomiendan el establecimiento de sitios cuadrados de 2 500 m<sup>2</sup> (50 X 50 m) para muestrear el arbolado adulto (individuos con diámetro a la altura de 1.3 m > 7.5 cm), dentro de los cuales sugieren el establecimiento sistemático de cuatro subsitios cuadrados de 25 m<sup>2</sup> (5 x 5 m) para muestrear los renuevos (individuos

con diámetro a la altura de 1.3 m < 7.5 cm), mientras que para muestreos en ecología vegetal, Mostacedo y Fredericksen (2000) consideran sitios cuadrados de entre 25 y 100 m<sup>2</sup> para muestrear individuos arbóreos (con diámetro a la altura de 1.3 m > 10 cm) y sitios cuadrados de 1 m<sup>2</sup> para muestrear los renuevos (con diámetros a la altura de 1.3 m < 10 cm).

El objetivo de evaluar la regeneración natural considerando la densidad de individuos regenerados e individuos arbóreos, en muchos de los casos es con fines de aprovechamiento debido a que al relacionar estos dos aspectos se puede conocer el comportamiento de los tratamientos y de esta manera se pueden garantizar las cosechas de madera en el futuro (Kuehne y Puettmann, 2008; Madsen y Hahn, 2008; Iijima y Shibuya, 2010; Martin-DeMoor *et al.*, 2010), sin embargo, la regeneración natural considerando la densidad de individuos regenerados e individuos arbóreos también se ha evaluado con fines de conservación y restauración de los ecosistemas forestales (Martínez-Sánchez *et al.*, 1999; Juntunen y Neuvonen, 2006; Bače *et al.*, 2012; Yang *et al.*, 2014).

*Evaluación del ambiente lumínico.* Para evaluar el ambiente lumínico que interviene en el establecimiento de la regeneración natural se consideran dos metodologías principales; en el primer caso se realizan mediciones directas del ambiente lumínico y en el segundo se realizan mediciones indirectas.

Las mediciones directas de la luz en el interior del bosque según Jennings *et al.* (1999) se han clasificado en tres grupos de acuerdo con sus implicaciones ecológicas, las cuales pueden ser fotogramétricas, radiométricas y quantum. Las fotogramétricas generalmente se expresan en unidades de lumen, lux y candela m<sup>2</sup> y son una medida de la intensidad de la luz incidente o iluminancia, este tipo de mediciones no se recomiendan mucho para ser utilizadas en el entendimiento de la ecología de las plantas ya que únicamente consideran la luz que percibe el ojo humano y no la luz que está relacionada directamente con algunos procesos que llevan a cabo las plantas tales como la fotosíntesis (Jennings *et al.*, 1999) sin embargo, este tipo de mediciones pueden ser utilizadas para caracterizar el

ambiente lumínico bajo el dosel de los árboles y para explicar algunos patrones de distribución de las plantas (Duchoslav, 2009). La medición radiométrica (expresadas en unidades de joule o watt) considera la radiación solar de onda corta que alcanza a la superficie terrestre, la cual puede ser separada en componentes directos y componentes difusos que en conjunto pueden dar origen a la radiación solar global (Klassen y Bugbee, 2005). Por su parte la medición quantum es una medida de la radiación solar fotosintéticamente activa dentro de un rango de longitud de onda que va de los 400 a 700 nm dentro de la composición espectral de la luz. Para su medición generalmente se utilizan los sensores quantum los cuales cuantifican la radiación en  $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  una medida de la densidad de flujo de fotones fotosintéticos por unidad de superficie y tiempo (Jennings *et al.*, 1999; Newton, 2007). Para llevar a cabo los tres tipos de mediciones mencionados, existen diferentes equipos e instrumentos que se instalan bajo el dosel de forma permanente o temporal para medir directamente la radiación solar (Comeau, 2000). En el caso de los aparatos instalados permanentemente, estos permiten realizar un registro continuo de la radiación solar y radiación fotostáticamente activa, y generalmente se emplean piranómetros y sensores quantum conectados a un aparato que colecta y almacena los datos registrados de manera continua (Comeau, 2000; Newton, 2007), el número de aparatos que se instalan depende del tipo de mediciones que se quiera realizar, la precisión de las mismas y la disponibilidad de recursos económicos para realizar la investigación (Jennings *et al.*, 1999; Balandier *et al.*, 2006). En el caso de los aparatos de uso manual o temporal, se incluyen los que contienen diferentes tipos de sensores para detectar la luz, y que dan lecturas de manera directa que deben ser registradas manualmente al momento de realizar la medición. Dentro de estos aparatos se encuentran los luxómetros (para realizar mediciones fotométricas), o los instrumentos que contienen un sensor como el LI-COR modelo LAI-2000 o sensores lineares múltiples, los cuales sirven para realizar mediciones radiométricas y quantum (Jennings *et al.*, 1999; Strachan *et al.*, 2005).

Las mediciones indirectas de la luz por lo general emplean técnicas y métodos donde se emplea la estimación de la cobertura y cierre del dosel, dentro de estos, los medios mayormente empleados son la fotografía hemisférica (empleando el lente ojo de pez), los densitómetros esféricos, las mallas de puntos, las mediciones del rodal y el empleo de modelos computacionales (Jennings *et al.*, 1999; Comeau, 2000; Newton, 2007). En el caso de las fotografías hemisféricas, estas se toman empleando una cámara digital que trae montado un lente ojo de pez, el cual es enfocando hacia el dosel de los árboles. Las fotografías tomadas deben ser analizadas mediante programas de cómputo que permitan realizar las estimaciones de radiación (Roxburgh y Kelly, 1995; Promis *et al.*, 2011). Los densitómetros esféricos son utilizados generalmente para estimar el cierre de las copas de los árboles, estos instrumentos consisten en un espejo hemisférico que puede ser convexo o cóncavo y que presenta una malla compuesta de 24 cuadros pequeños, para realizar las lecturas correspondientes, se deben distribuir homogéneamente cuatro puntos en el interior de cada uno de los cuadros pequeños (Jennings *et al.*, 1999; Newton, 2007). La malla de puntos es un instrumento que consiste en una lámina de plástico transparente marcada con una cuadrícula de 5 x 5 puntos, distanciados a intervalos de 3 cm, dicho instrumento se debe colocar a 20 cm del ojo y debe ser apuntado al claro del dosel más grande situado sobre el sitio que se quiere medir, en dicha posición se deben contar todos los puntos que quedan dentro del claro observado (Hale y Brown, 2005). En el caso de las mediciones de rodal, existen estudios donde se demuestra que algunas mediciones como el área basal, densidad y altura de los árboles, dimensiones de las copas e índices de área foliar presentan una buena correlación con la radiación solar bajo el dosel, sin embargo, la aplicación de estas metodologías presentan la limitante de que solo se pueden utilizar dentro del rango de condiciones del rodal que son tomadas en cuenta en el muestreo (Comeau y Heineman, 2003; Promis *et al.*, 2009).

*Dinámica espacial del regenerado y arbolado adulto.* El comportamiento de los individuos que forman parte del regenerado depende de los patrones de disponibilidad de recursos, los cuales varían espacial y temporalmente, donde las especies presentan diferentes capacidades para tolerar la escasez de dichos recursos. Además, puede suceder que más de un recurso sea limitante simultáneamente, o en diferentes tiempos en un mismo sitio, o para diferentes especies que se desarrollan de manera conjunta (Latham, 1992). En una masa forestal mixta, los diferentes comportamientos que presentan cada una de las especies respecto a la disponibilidad de recursos determinarán los patrones de abundancia del regenerado de cada una de ellas. En este sentido, el empleo de técnicas que consideren la dinámica espacial de los renuevos o arbolado adulto es fundamental para comprender los procesos implicados en la dinámica de la regeneración (Camarero *et al.*, 2000; Grassi *et al.*, 2004). En primera instancia, para conocer los procesos detrás de la regeneración se deben identificar los patrones espaciales del arbolado adulto y del regenerado, lo cual va más enfocado al estudio de la estructura en el bosque. Para ello existen varios índices entre ellos se encuentran aquellos que incluyen patrones de distribución espacial y que están basados en relaciones de vecindad (Aguirre, 2002). Dentro de estos índices podemos encontrar el de agregación de Clark y Evans ( $R$ ), el cual es un índice que requiere de un conjunto de datos con posiciones del arbolado conocidas y únicamente describen su distribución sin considerar las diferencias entre especies o tamaño. Permite establecer la manera y el grado en que la distribución de individuos presentes en una población se aparta de la de una distribución aleatoria, es decir, muestra el grado aleatoriedad, agregación o uniformidad en que se encuentran los individuos. El valor de este índice se obtiene considerando la distancia promedio del vecino más cercano de un conjunto de observaciones en la muestra de una población determinada y la distancia promedio al vecino más cercano que se esperaría si los individuos de dicha población se distribuyen aleatoriamente (Clark y Evans, 1954). Existen otros índices que también se basan en relaciones de vecindad y que si consideran las diferencias entre especies y su tamaño, por lo que pueden ofrecer

información más detallada sobre el comportamiento estructural de los individuos arbóreos y su relación con la regeneración natural, dentro de estos podemos encontrar el índice de mezcla de especies ( $M_i$ ) el cual fue desarrollado por Földner (1995a) y mide la segregación espacial de los individuos de diferentes especies, cuyo valor se define como la proporción de vecinos que pertenecen a especies diferentes respecto a un árbol de referencia  $i$ . También podemos encontrar los índices basados en la diferenciación de dimensiones, los cuales presentan una medida de la proximidad espacial que existe entre los arboles de diferentes dimensiones dentro de una masa forestal, dentro de estos están el índice de grado de diferenciación ( $T_i$ ) desarrollado por Földner (1995b) y el de dominancia por dimensiones ( $U_i$ ) desarrollado por Albert (1999). Para la implementación de estos índices se puede utilizar cualquier variable que represente el tamaño de un árbol como puede ser el diámetro del tronco o su altura.

*Influencia de la diversidad del micrositio.* Las condiciones del micrositio pueden ser de gran importancia para el establecimiento del regenerado, jugando un papel fundamental para determinar el éxito de la regeneración. Dentro de las condiciones del micrositio uno de los factores más importantes es el suelo, debido a que sus propiedades fisicoquímicas presentan una estrecha relación con la regeneración sobre todo en las etapas de germinación y establecimiento (Minore y Laacke, 1992).

Una de las propiedades físicas del suelo que mayor impacto tiene en el establecimiento de los individuos regenerados es la textura. La textura está determinada por las fracciones granulométricas denominadas arenas, limos y arcillas. Estas partículas constituyen la fracción más fina del suelo cuyo diámetro es  $\leq 2$  mm. Este componente es muy importante ya que influye en la estructura y aireación del suelo, retención de agua y drenaje, capacidad del suelo para el suministro de nutrientes, e incluso tiene una gran influencia en la penetración de las raíces lo cual a su vez influye en la dinámica de las especies vegetales que

se regeneran naturalmente. La textura puede ser estimada de forma cualitativa mediante pruebas al tacto o bien puede determinarse empleando métodos analíticos en el laboratorio (Thiers *et al.*, 2014; Schlatter *et al.* 2003). El suelo puede ser dividido en diferentes clases texturales las cuales obedecen a una combinación cuantitativa de las distintas fracciones de arena, limo y arcilla, estas divisiones o clasificaciones generalmente se representan esquemáticamente en el triángulo de texturas (SSDS, 1993).

Dentro de las propiedades químicas del suelo, un factor determinante es el potencial de hidrogeno (pH). La acidez y la alcalinidad son una de las cualidades más importantes del suelo, debido a que influyen en una serie de procesos químicos y biológicos, algunos de los cuales dependen totalmente de un rango específico. La capacidad de intercambio catiónico, la disolución química, meteorización química del suelo y la disponibilidad de nutrientes están influenciadas por el pH del suelo (O'Neill *et al.*, 2005). El pH puede tomar valores entre 0 y 14. El agua pura presenta una concentración de iones hidrogeno ( $H^+$ ) de  $10^{-7}$  mol  $L^{-1}$  y por eso su pH toma el valor de 7. Este es el pH neutro, ya que la concentración de  $OH^-$  también es de  $10^{-7}$  mol  $L^{-1}$ . Cualquier  $pH < 7$  significa mayor concentración de  $H^+$ , generando con ello condiciones ácidas. A la inversa,  $pH > 7$  significa menor concentración de  $H^+$  y, por lo tanto, las condiciones presentes son alcalinas o básicas. Debido a que el pH se define como una función logarítmica, una unidad de cambio de pH, por ejemplo, de pH 4 a pH 3, resultará en un cambio de diez veces en la concentración de  $H^+$  (de  $10^{-4}$  a  $10^{-3}$  mol  $L^{-1}$ ) (Thiers *et al.*, 2014).

Después del pH, los elementos químicos esenciales para la nutrición vegetal y que se encuentran en el suelo son un factor muy determinante en las últimas etapas de la regeneración natural, ya que estos garantizan la nutrición de los renuevos lo que permite que se lleve a cabo un buen establecimiento y crecimiento de los mismos. Algunos autores mencionan que además del carbono, hidrogeno y oxígeno (CHO), los cuales constituyen gran parte de la materia orgánica vegetal, existen trece elementos químicos que se consideran



esenciales, los cuales, de acuerdo a sus cantidades de absorción por las plantas se clasifican en dos grupos; macro y microelementos. El primer grupo está constituido por los elementos químicos nitrógeno (N), fósforo (P), potasio (K), calcio (Ca), Magnesio (Mg) y azufre (S), los cuales se considera que son absorbidos por las plantas en cantidades relativamente grandes. El segundo grupo lo integran los elementos químicos hierro (Fe), manganeso (Mn), boro (B), cobre (Cu), molibdeno (Mo), zinc (Zn) y cloro (Cl), los cuales son llamados oligoelementos o microelementos, ya que son absorbidos en cantidades relativamente pequeñas, pero vitales para las plantas (Donoso, 1992; Schroeder, 1992). La toma de muestras y las metodologías empleadas para analizar las propiedades fisicoquímicas del suelo, deben estar bien sustentadas y respaldadas para garantizar que los resultados obtenidos son representativos y confiables, Para esto existen metodologías ya establecidas y que pueden ser empleadas para garantizar la calidad de los resultados, para el caso de México, se encuentra la Norma Oficial Mexicana NOM-021-SEMARNAT-2000, la cual establece las especificaciones de fertilidad, salinidad y clasificación de suelos, incluyendo su estudio, muestreo y análisis (SEMARNAT, 2002).

Considerando el estudio del suelo y su relación con la regeneración natural también se puede analizar el banco de semillas presentes en el mismo, el cual se considera un componente importante en la dinámica vegetal y una estrategia de sobrevivencia de las especies vegetales a lo largo del tiempo (De Souza *et al.*, 2006). Para el estudio del banco de semillas del suelo generalmente se considera su densidad y viabilidad. Piudo y Caveró (2005) hacen mención de tres grandes metodologías para su análisis; métodos de separación, métodos de germinación y métodos de enterramiento. Los métodos de separación se dividen a su vez en métodos de flotación y métodos de extracción tras lavado y tamizado. Los métodos de germinación se basan en la emergencia de plántulas bajo condiciones controladas (por ejemplo en invernadero) o realizadas en el campo. Mientras que los métodos de enterramiento consisten en enterrar en campo las muestras de suelo a una profundidad conocida a la espera de la germinación de las semillas.

# CAPÍTULO I. DENSIDAD DE RENUEVOS E INDIVIDUOS ARBÓREOS DE *Picea martinezii* EN CUATRO COMUNIDADES FORESTALES DEL NORESTE DE MÉXICO



*Regeneración natural e individuos arbóreos de Picea martinezii presentes en las cuatro comunidades.*

## 1.1. Resumen

La regeneración natural permite la continuidad espacial y temporal de una masa forestal, su estudio es muy importante en los ecosistemas forestales, sobre todo en aquellos que presentan especies en peligro de extinción. El objetivo fue evaluar la regeneración natural de *Picea martinezii* comparando sus densidades de renuevo y arbolado adulto en comunidades forestales con esta especie en el noreste de México. En cada comunidad se estableció un sitio representativo de 2 500 m<sup>2</sup> (50 X 50 m) donde se muestrearon los individuos arbóreos (dap > 7.5 cm), además, se establecieron 6 sitios dirigidos de 25 m<sup>2</sup> (5 X 5 m) donde se muestrearon los renuevos (dap < 7.5 cm). Las densidades de renuevos oscilaron entre 300 y 400 individuos ha<sup>-1</sup> sin presentar diferencias estadísticas entre poblaciones ( $p > 0.05$ ). Mientras que las densidades de individuos arbóreos oscilaron entre 100 y 336 individuos ha<sup>-1</sup> y tampoco presentaron diferencias ( $p > 0.05$ ). Se concluye que la regeneración natural en las cuatro poblaciones es igual, debido a que no se presentaron diferencias en densidad de renuevos e individuos arbóreos.

**Palabras clave:** Peligro de extinción, conífera, regeneración natural.

## 1.2. Abstract

Natural regeneration allows the spatial and temporal continuity of a forest mass, its study is very important in forest ecosystems, especially in those that present endangered species. The objective was to evaluate the natural regeneration of *Picea martinezii* by comparing its seedling and adult tree densities in forest communities with this species in northeastern Mexico. In each community, a representative plot of 2 500 m<sup>2</sup> (50 X 50 m) was established where arboreal individuals (dap > 7.5 cm) were sampled, in addition, 6 directed plots of 25 m<sup>2</sup> (5 X 5 m) were established where seedlings (dap <7.5 cm) were sampled. The densities of seedlings varied between 300 and 400 individuals ha<sup>-1</sup> without presenting statistical differences between communities ( $p > 0.05$ ). While the densities of arboreal individuals oscillated between 100 and 336 individuals ha<sup>-1</sup> and did not present differences ( $p > 0.05$ ). It is concluded that the natural regeneration in the four communities is the same, because there were no differences in seedling and adult tree densities.

**Keywords:** Endangered, conifer, natural regeneration.

## 1.3. Introducción

La regeneración natural es el proceso mediante el cual se lleva a cabo la renovación de los individuos arbóreos ya sea mediante semillas propias o medios vegetativos, de tal manera que esta permite la continuidad espacial y temporal de una masa forestal (Ford-Robertson, 1971; Pardos *et al.*, 2012). Si la regeneración es mediante semillas, dicho proceso inicia con el suministro de las mismas y concluye con el establecimiento de los nuevos individuos (Minore y Laacke, 1992). El estudio de la regeneración ha sido abordado desde dos enfoques diferentes; el primero se relaciona con el estudio individualizado de cada una de las fases que comprende el proceso (por ejemplo, la fructificación, dispersión y germinación). El segundo se basa en el estudio integral del proceso

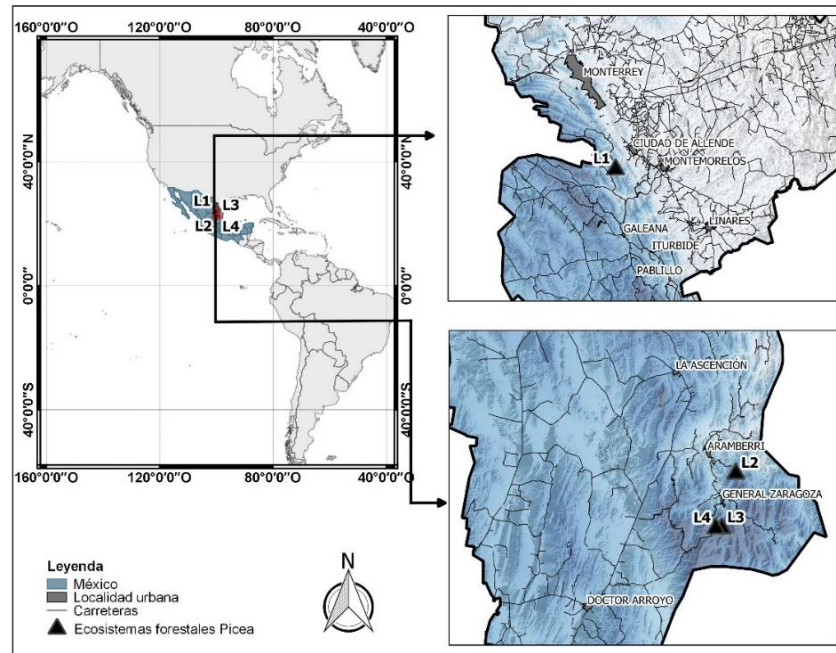
en su conjunto, estudiando el regenerado establecido e identificando los factores que favorecen o limitan su establecimiento (Pardos *et al.*, 2012). En el caso de los estudios que consideran el regenerado ya establecido, uno de los primeros aspectos considerados es la densidad de renuevos (regenerado establecido) y la densidad de individuos arbóreos (Myers *et al.*, 2000; Torres, 2003; Szydlarski y Modrzyński, 2015; Bílek *et al.*, 2018). Por lo general el estudio de la regeneración se realiza con fines de aprovechamiento (Kuehne y Puettmann, 2008; Madsen y Hahn, 2008; Iijima y Shibuya, 2010; Martin-DeMoor *et al.*, 2010), sin embargo también se puede estudiar con fines de conservación y restauración (Martínez-Saánchez *et al.*, 1999; Juntunen y Neuvonen, 2006; Bače *et al.*, 2012; Yang *et al.*, 2014). El estudio de la regeneración natural con fines de conservación y restauración es muy importante sobre todo para aquellos ecosistemas forestales que presentan especies vegetales en peligro de extinción (Krishna *et al.*, 2009). En esta situación se encuentran las comunidades forestales con *Picea martinezii*, la cual es una especie arbórea del grupo de las coníferas que se distribuye en el noreste de México, y que actualmente se encuentra catalogada a nivel nacional e internacional como una especie en peligro de extinción (SEMARNAT, 2010; Thomas y Farjon, 2013a). Para esta especie, los estudios de su regeneración natural se han enfocado principalmente en las primeras fases del proceso, (Flores-López *et al.*, 2012; Ledig *et al.*, 2000), sin embargo, resulta necesario estudiar la regeneración natural de esta especie, considerando el estudio de los renuevos ya establecidos.

En este sentido, el objetivo para este capítulo, fue evaluar en primera instancia el comportamiento de la regeneración natural comparando las densidades de renuevo y arbolado adulto de *Picea martinezii* en cuatro comunidades forestales situadas en el noreste de México.

#### **1.4. Materiales y métodos**

El área de estudio se localiza en el noreste de México, en el estado de Nuevo León, en las localidades denominadas: El Butano (Ejido La Trinidad, municipio

de Montemorelos), Agua de Alardín (Propiedad privada municipio de Aramberri), La Tinaja y El Bosque (en el Ejido la Encantada, municipio de Zaragoza) (Figura 1).



**Figura 1.** Ubicación de las cuatro comunidades forestales con *Picea martinezii* distribuidas en el noreste de México, en el estado de Nuevo León (Elaboración propia empleando datos vectoriales y ráster proporcionados por el INEGI). L1: El Butano, L2: Agua de Alardín, L3: El Bosque, L4: La Tinaja.

Las cuatro comunidades presentan condiciones físico-ambientales similares, se emplazan sobre cañadas de la Sierra Madre Oriental (SMO) en un gradiente altitudinal que va de 2 180 a 2 600 msnm (registrado en los sitios establecidos para este estudio) con exposición norte, donde predomina un clima de tipo C (w) que corresponde a templado subhúmedo (INEGI, 2008), con una precipitación media anual que va de 700 a 800 mm (INEGI, 2006) y una temperatura media anual que oscila entre 12 y 16 °C (INEGI, 2007). En cuanto a la clasificación del suelo predomina el de tipo leptosol (INEGI, 2013). Dichas condiciones favorecen el establecimiento de diferentes especies arbóreas que forman parte del bosque

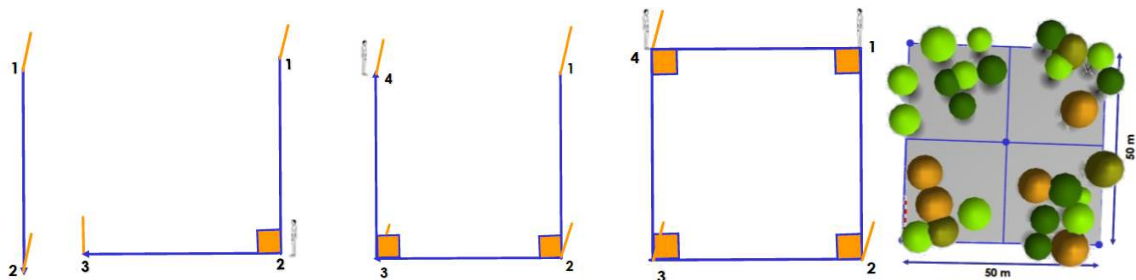
mesófilo de montaña, donde se pueden encontrar asociaciones de los géneros *Picea*, *Abies*, *Quercus*, *Taxus*, *Pinus*, *Cornus*, *Ilex*, *Carya*, entre otras (CONABIO-CONANP, 2009), dentro de estos géneros se encuentran las especies *Abies vejarii*, *Taxus globosa* y *Picea martinezii*. De las comunidades estudiadas solo El Butano se encuentra en un área natural protegida, en el resto se excluyen únicamente las actividades de aprovechamiento forestal.

La selección de las áreas de estudio se realizó considerando la ubicación de las poblaciones de *Picea martinezii* reportadas en investigaciones recientes (Ledig *et al.*, 2010; Flores-López *et al.*, 2014).

Para la toma de datos, en cada comunidad se estableció un sitio cuadrangular de 2 500 m<sup>2</sup> (50 x 50 m), siguiendo la metodología propuesta por Corral *et al.* (2009). El establecimiento del sitio consistió en ubicar primeramente un punto de origen (esquina norte del sitio), a partir de este punto se trazó una línea con rumbo Sur, después otra hacia el Oeste, en seguida otra con rumbo Norte y cerrando el cuadrado con una cuarta línea hacia el este en el punto de origen (Figura 2), los rumbos se trazaron con el apoyo de una brújula tipo Brunton. El sitio de 2 500 m<sup>2</sup> se dividió en cuatro subsitios de 625 m<sup>2</sup> (25 x 25 m) (Figura 2), donde se registraron los individuos arbóreos con un diámetro a la altura de pecho (DAP) > 7.5 cm, midiendo para cada individuo su DAP, altura total, su distancia y azimut respecto al punto central de la parcela, iniciando en el norte (o azimut cero) y continuando en el sentido de las manecillas del reloj. Además, se establecieron 6 subsitios dirigidos de 25 m<sup>2</sup> (5 x 5 m) en los cuales se registraron los individuos de *Picea martinezii* con un DAP < 7.5 cm considerados como renuevos, midiendo para cada uno su diámetro en la base y altura total.

Los datos arbóreos y de regeneración fueron capturados en una libro de Microsoft Excel ® para después ser procesados. Primeramente se determinó la densidad de individuos arbóreos y de regeneración natural para cada una de las cuatro comunidades, los datos obtenidos fueron sometidos a pruebas preliminares de normalidad y homocedasticidad para posteriormente realizar las pruebas estadísticas correspondientes. En el caso de los datos de densidad para la

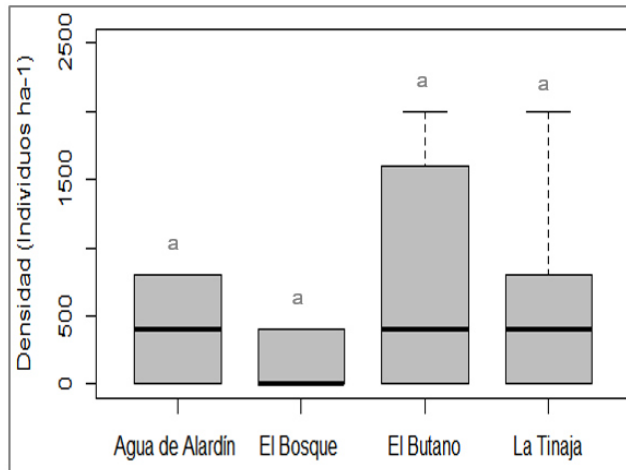
regeneración natural, debido a que estos no presentaron una distribución normal fueron sometidos a una prueba no paramétrica de comparación de medianas empleando la prueba de Kruskal-Wallis (Wackerly *et al.*, 2008), mientras que la densidad de los individuos arbóreos se analizó estadísticamente mediante una comparación de medias empleando un ANOVA (Dytham, 2011). Para el caso de estas dos variables analizadas, debido a que ninguna presentó diferencias estadísticas no se realizaron pruebas *post hoc* para identificar diferencias entre grupos. Para realizar los análisis estadísticos se utilizó el software libre R v3.3.3 (R Core Team, 2017).



**Figura 2.** Esquema del establecimiento de los sitios de muestreo en cada una de las cuatro comunidades forestales (Corral *et al.*, 2009).

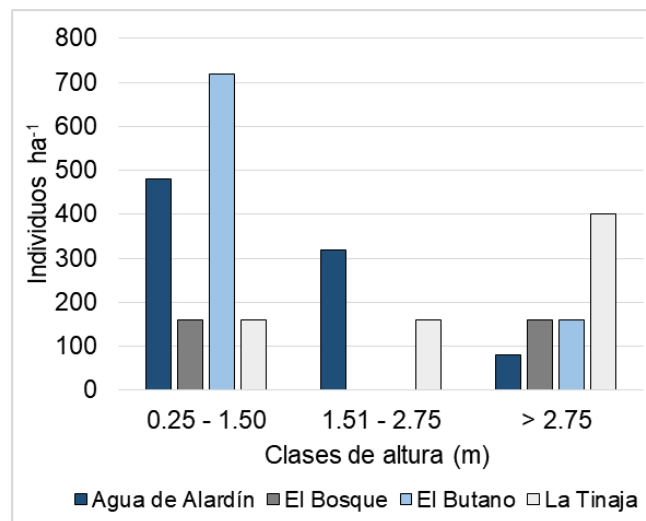
### 1.5. Resultados

La regeneración natural de *Picea martinezii* indicó un valor mediano de 400 individuos  $\text{ha}^{-1}$  para las comunidades Agua de Alardín, El Butano y La Tinaja, mientras que para El Bosque la mayoría de sus valores se distribuyeron dentro de un rango que va de 0 a 300 individuos  $\text{ha}^{-1}$  y no presentaron diferencias estadísticas ( $p > 0.05$ ) tal como se muestra en la Figura 3. Esto significa que las densidades de regeneración natural de *Picea martinezii* son iguales en las cuatro comunidades forestales estudiadas.



**Figura 3.** Comparación de la densidad de regeneración natural de *Picea martinezii* entre las cuatro comunidades forestales estudiadas.

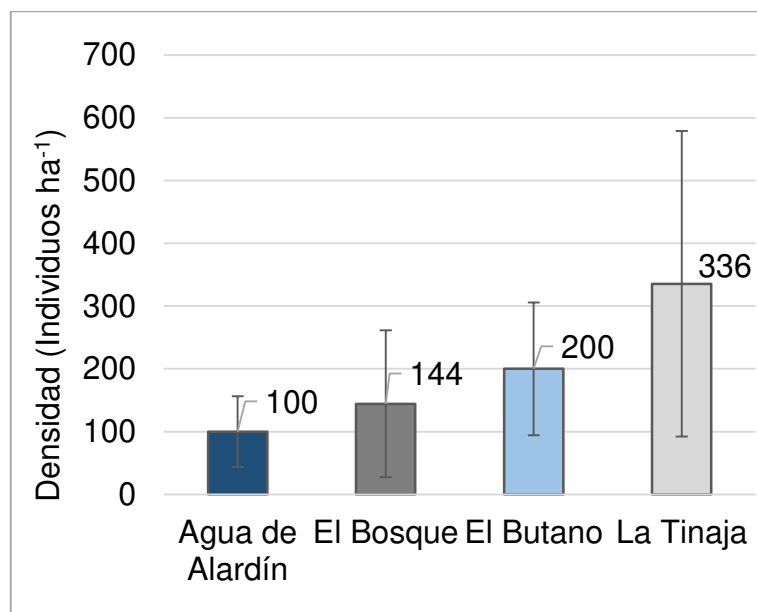
Las comunidades Agua de Alardín y el Butano son las que presentan la mayor cantidad de individuos jóvenes, esto se asume debido a que las mayores densidades se encuentran representadas mayormente en las clases de altura que van de los 0.25 a 1.50 m, mientras que la Tinaja es la que presenta las mayores densidades en las clases de altura que sobrepasan los 2.75 m (Figura 4).



**Figura 4.** Densidades de regeneración de *Picea martinezii* por clases de altura presentes en las cuatro comunidades forestales estudiadas.

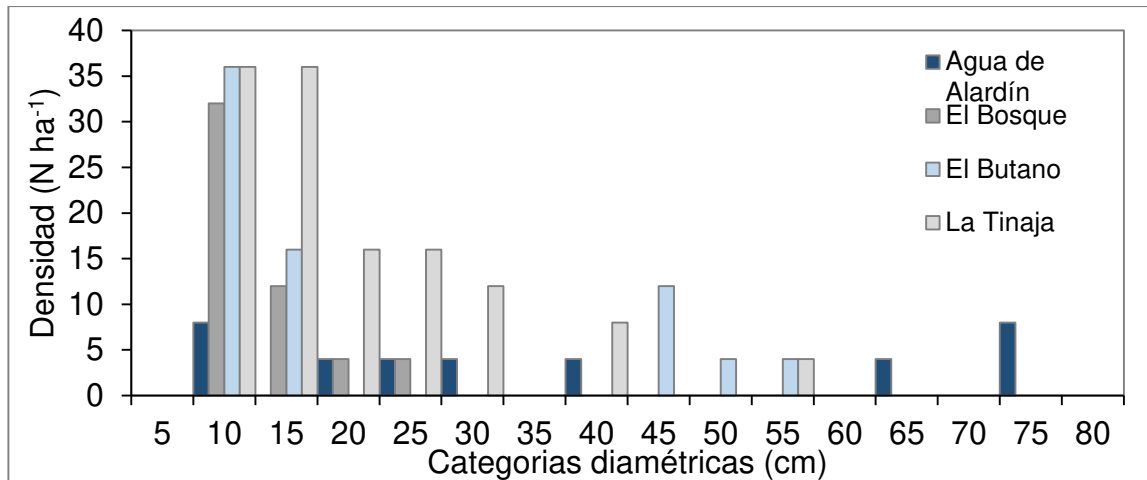


Por su parte la densidad de individuos arbóreos de *Picea martinezii*, esta indicó que el valor promedio más bajo se presenta en la comunidad Agua de Alardín (100 Individuos ha<sup>-1</sup>) y el más alto en la comunidad La Tinaja (336 Individuos ha<sup>-1</sup>), sin embargo, la prueba estadística no mostró diferencias ( $p > 0.05$ ) tal como se aprecia en la Figura 5. Esto indica que dentro de los 300 a 400 individuos ha<sup>-1</sup> de regeneración, alrededor de 100 y 336 individuos ha<sup>-1</sup> llegan a formar parte del estrato arbóreo.



**Figura 5.** Comparación de la densidad de individuos arbóreos de *Picea martinezii* entre las cuatro comunidades forestales estudiadas.

En la mayoría de las comunidades los individuos arbóreos son relativamente jóvenes, esto se asume debido a que una gran densidad de individuos se encuentra representada en categorías que van de 10 a 15 cm (Figura 6).



**Figura 6.** Categorización diamétrica de los individuos arbóreos de *Picea martinezii* presentes en las cuatro comunidades forestales estudiadas.

## 1.6. Discusión

Los valores de densidad de regeneración e individuos arbóreos adultos son menores respecto a los valores reportados para otras especies del género *Picea*. Ambroży *et al.* (2017), reportan valores  $> 2,700$  individuos  $ha^{-1}$  en regeneración y  $> 2,000$  individuos  $ha^{-1}$  en arboles adultos de *Picea abies*, por su parte Prévost y Dumais (2018) obtuvieron valores de entre 2,000 y 3,000 individuos  $ha^{-1}$  en regeneración de *Picea mariana*, para ambos casos las especies presentan una preocupación menor en cuanto a peligro de extinción debido a que sus poblaciones son amplias y abundantes (Farjon, 2013, 2017), y por consiguiente no presentan problemas de reproducción. En contraste los bajos valores de densidad de regeneración e individuos arbóreos son similares a los reportados para otras especies de *Picea* en México, por ejemplo los reportados por Mendoza *et al.* (2015) para *Picea mexicana* (regeneración de entre 100 y 728 individuos  $ha^{-1}$  y arbóreos de entre 83 y 143 individuos  $ha^{-1}$ ) y *Picea chihuahuana* (regeneración de entre 20 y 60 individuos  $ha^{-1}$  y arbóreos de entre 11 y 118 individuos  $ha^{-1}$ ) en cuyo caso, al igual que *Picea martinezii* estas especies se encuentran en peligro de extinción debido al tamaño reducido de sus poblaciones (Thomas y Farjon,

2013b, 2013c), lo cual deriva en problemas de reproducción debido a los altos grados de endogamia (Ledig *et al.*, 2000).

### **1.7. Conclusiones**

Se concluye que la regeneración natural en las cuatro comunidades es igual, debido a que no se presentaron diferencias en densidad de renuevos e individuos arbóreos. Dicha regeneración se considera que es muy baja a la que presentan otras especies de *Picea* a nivel internacional y que no se encuentran en peligro de extinción, sin embargo, esta es similar a la que presentan otras especies de *Picea* en peligro de extinción distribuidas en México, lo cual recalca los problemas genéticos que actualmente enfrentan las poblaciones de *Picea* en el país.

## CAPÍTULO II. CARACTERIZACIÓN ESTRUCTURAL ARBÓREA EN CUATRO COMUNIDADES FORESTALES CON *Picea martinezii*



Representación del comportamiento de los patrones de agregación espacial de las especies arbóreas presentes en las cuatro poblaciones de estudio.

### 2.1. Resumen

La estructura arbórea de los ecosistemas forestales tiene una gran relación con los procesos que ocurren en ellos, tales como la regeneración natural. Este estudio caracteriza y compara la estructura arbórea a nivel horizontal, florístico y dimensional en cuatro comunidades forestales con *Picea martinezii*, utilizando índices espaciales, donde se incluyen el de distribución de Clark y Evans ( $R$ ), mezcla de especies ( $Mi$ ) y los de diferenciación ( $Ti$ ) y dominancia ( $Ui$ ) dimensional. En cada comunidad se estableció un sitio representativo de 2 500 m<sup>2</sup> (50 x 50 m). Los datos se analizaron de forma general considerando todas las especies arbóreas observadas en cada sitio y por grupos correspondientes a los géneros más representativos (*Picea*, *Quercus*, *Abies* y *Taxus*). En las cuatro comunidades, la estructura horizontal indicó una distribución espacial aleatoria (valores de  $R$  cercanos a 1). En la estructura florística, el grado de mezcla se clasificó entre medio y alto (valores de  $Mi$  entre 0.50 y 0.75). La estructura dimensional mostró que los grados de diferenciación y dominancia tienden a ser medios (valores de  $Ti$  entre 0,30 y 0,50 y  $Ui = 0,50$  respectivamente). Estos resultados fueron similares en ambos enfoques de análisis. Se concluye que la estructura arbórea es similar en las cuatro comunidades, cuyo comportamiento tiende a ser heterogéneo.

**Palabras clave:** Distribución aleatoria, dominancia y diferenciación dimensional, mezcla de especies, patrones de agregación, vecino más cercano.

## 2.2. Abstract

The tree structure of forest ecosystems has a great relationship with the processes that occur in them, such as natural regeneration. This study characterizes and compares tree structure at a horizontal, floristic, and dimensional levels in four communities with *Picea martinezii*, using spatial indices, including the Clark and Evans distribution ( $R$ ), mixture of species ( $Mi$ ), and those of dimensional differentiation ( $Ti$ ) and dimensional dominance ( $Ui$ ). In each community a representative plot of 2 500 m<sup>2</sup> (50 x 50 m) was established. The data were analyzed in a general way considering all the tree species observed in each plot and by groups corresponding to the most representative genera (*Picea*, *Quercus*, *Abies* and *Taxus*). In the four communities the horizontal structure indicated a random spatial distribution (values of  $R$  close to 1). In the floristic structure the degree of mixing was classified between medium and high ( $Mi$  values between 0.50 and 0.75). The dimensional structure showed that the degrees of differentiation and dominance tend to be medium ( $Ti$  values between 0.30 and 0.50 and  $Ui = 0.50$  respectively). These results were similar in both approaches to analysis. It is concluded that the arboreal structure is similar in the four populations, whose behavior tends to be heterogeneous.

**Keywords:** random distribution, dominance and dimensional differentiation, mix of species, aggregation patterns, nearest neighbor.

### **2.3. Introducción**

La estructura del bosque refiere a la forma en la que los árboles se distribuyen dentro de un ecosistema forestal en respuesta a los diferentes procesos que ahí ocurren, y esta suele caracterizarse a diferentes niveles como la estructura florística, la estructura horizontal y vertical del ecosistema y la estructura dimensional del arbolado donde es común el empleo de diversos índices, por ejemplo los que incluyen los patrones de la distribución espacial del arbolado y que están basados en relaciones de vecindad (Aguirre, 2002). Dentro de estos índices se encuentran la función K de Ripley y el índice de agregación espacial R de Clark y Evans (Vandekerkhove *et al.*, 2018), estos requieren de un conjunto de datos con posiciones del arbolado conocidas y únicamente describen su distribución sin considerar las diferencias en especies o tamaño, para complementar estos últimos aspectos, existen otros índices que han sido empleados para estudiar la estructura del bosque, dentro de los que se encuentran los índices de uniformidad de ángulos, mezcla, diferenciación y dominancia dimensional (Ghalandarayeshi *et al.*, 2017; Gadow *et al.*, 2007).

En este estudio se determinó la estructural arbórea considerando tres niveles (horizontal, florístico y dimensional) en cuatro comunidades forestales con *Picea martinezii* en el noreste de México. Teniendo como premisa la semejanza en condiciones físico-ambientales que presentan las cuatro comunidades estudiadas, se considera que el comportamiento estructural arbóreo sea heterogéneo y similar entre ellas.

### **2.4. Materiales y métodos**

Este estudio se realizó en las cuatro comunidades forestales con *Picea martinezii* ya mencionadas en el capítulo I de este trabajo de investigación, y que se denominan: El Butano, Agua de Alardín, El Bosque y La Tinaja. Para lo cual se utilizaron los datos obtenidos para los individuos arbóreos situados en los cuatro subsitios de 625 m<sup>2</sup> en los cuales fue dividido el sitio de 2 500 m<sup>2</sup> y que se

estableció en cada una de las cuatro comunidades, según la metodología propuesta por Corral *et al.* (2009).

Para determinar la estructural arbórea horizontal, florística y dimensional se consideraron el índice de Clark y Evans, el índice de mezcla de especies y los índices de diferenciación y dominancia dimensional. Con excepción del índice de Clark y Evans, los índices empleados están basados en el método de los cinco árboles, que consideran un árbol de referencia y sus cuatro vecinos más cercanos (Gadow *et al.*, 2012). Los índices se obtuvieron y compararon considerando todos los géneros arbóreos registrados y de forma particular para aquellos de mayor representatividad en densidad, dimensiones y que se encuentran presentes en las cuatro comunidades.

El índice de Clark y Evans ( $R$ ) permite conocer la manera y el grado de distribución espacial de los individuos de cada especie (cada género en este caso) presentes en un ecosistema, la cual puede ser de tres tipos; aleatoria, agregada o uniforme. El valor de este índice se obtiene considerando la distancia promedio del vecino más cercano de un conjunto de observaciones en la muestra de una población determinada y la distancia promedio al vecino más cercano que se esperaría si los individuos de dicha población se distribuyen aleatoriamente, y se determina mediante (Clark y Evans, 1954):

$$R = \frac{\bar{r}_A}{\bar{r}_E}$$

Donde  $\bar{r}_A$  es la distancia media observada, y  $\bar{r}_E$  la distancia media esperada.  $\bar{r}_A$  se calcula a partir de:

$$\bar{r}_A = \frac{\sum r}{N}$$

Donde  $\sum r$  es la suma de las medidas de distancia al vecino más cercano, y  $N$  es el número de medidas de distancia tomadas en la población o muestra observada. Mientras que  $\bar{r}_E$  se determina con la expresión:

$$\bar{r}_E = \frac{1}{2\sqrt{\rho}}$$

Donde  $\rho$  corresponde a la densidad de la distribución observada, expresada como el número de individuos por unidad de superficie. En distribuciones de tipo agregada o aleatoria  $R$  toma valores de 0 o 1 respectivamente, mientras que en condiciones de espaciamiento máximo,  $R$  indicará un valor de 2.1491 en cuyo caso se asume que los individuos se distribuyen bajo un patrón uniforme. Un valor  $R = 0.50$  indicaría que los vecinos más cercanos están en promedio la mitad de distancia que se esperaba en condiciones de aleatoriedad (Clark y Evans, 1954). De esta manera se entiende que valores de 0 a 0.49 indican agregación, de 0.50 a 1.49 aleatoriedad y de 1.50 a 2.1491 uniformidad.

Para medir el grado de mezcla de especies ( $M_i$ ) se empleó el índice desarrollado por Fuldner (1995a), cuyo valor se define como la proporción de vecinos que pertenecen a especies diferentes respecto a un árbol de referencia  $i$ . Para este caso se consideran los cuatro vecinos más cercanos y se empleó la expresión:

$$M_i = \frac{1}{n} \sum_{j=1}^n v_j$$

Donde  $n$  corresponde al número de árboles vecinos considerados (4 en este caso),  $j$  es cada árbol vecino, mientras que  $v_j$  podrá tomar uno de dos posibles valores, en caso de que la especie  $j$  sea diferente a la especie de referencia  $i$  el valor asignado será de 1 y tomara un valor de 0 en caso contrario (Gadow *et al.*, 2007). Puesto que  $v_j$  es una variable discreta dual  $M_i$  pueden tomar valores de 0.00 si todos los individuos del grupo (cinco) pertenecen a la misma especie (mezcla nula), 0.25 si uno de los vecinos del árbol de referencia pertenece a otra especie (mezcla baja), 0.50 si dos de los cuatro vecinos pertenecen a especies diferentes (mezcla media), 0.75 si tres de los cuatro vecino pertenecen a especies diferentes (mezcla alta) y 1 si los cuatro vecinos pertenecen a especies diferentes (mezcla muy alta).



La diferenciación dimensional se define como una medida de la proximidad espacial existente entre árboles de diferentes dimensiones dentro de un rodal. Existen varias formas para describir la diferenciación espacial por dimensiones, entre ellas se encuentran los índices de grado de diferenciación ( $T_i$ ) descrito por Földner (1995b) y el de dominancia por dimensiones ( $U_i$ ) descrito por Albert (1999), en ambos casos se puede considerar cualquier variable que represente el tamaño de un árbol, como pueden ser el diámetro normal, la altura o cualquier otra variable, para efectos de esta investigación se empleó el diámetro normal. El índice  $T_i$  se determinó empleando la siguiente ecuación:

$$T_i = 1 - \frac{1}{n} \sum_{j=1}^n \frac{\min(d_i, d_j)}{\max(d_i, d_j)}$$

Donde  $n$  corresponde a los vecinos más cercanos (4 en este caso) al árbol de referencia  $i$ , la expresión  $\min(d_i, d_j)$  se refiere al diámetro menor ya sea el del árbol de referencia  $i$  o el del árbol vecino  $j$ , mientras que  $\max(d_i, d_j)$  estará dado por el diámetro máximo ya sea el del árbol de referencia  $i$  o el del árbol vecino  $j$ . El valor de este índice se ve incrementado al aumentar la diferenciación media de los tamaños de los arboles vecinos. Se considera que un valor de 0 corresponde a una situación en donde todos los arboles tienen el mismo tamaño, mientras que un valor de 1 corresponde al caso contrario (Gadow *et al.*, 2007). De esta manera, para este índice se estableció una clasificación de cuatro categorías: 0 - 0.3 baja; 0.3 - 0.5 media; 0.5 - 0.7 alta; 0.7 - 1 muy alta.

Por su parte el índice de dominancia por dimensiones ( $U_i$ ) describe la dominancia relativa de una especie en su entorno y se define como la proporción de los  $n$  vecinos más cercanos al árbol de referencia que son de menor tamaño que él. Este índice se determinó mediante la expresión:

$$U_i = \frac{1}{n} \sum_{j=1}^n v_j$$

Donde de igual manera  $n$  corresponde a los vecinos más cercanos (4 en este caso) al árbol de referencia  $i$ ,  $j$  es cada árbol vecino, mientras que  $v_j$  podrá tomar uno de dos posibles valores, en caso de que la especie  $j$  sea de menor diámetro a la especie de referencia  $i$  el valor asignado será de 1 y tomara un valor de 0 en caso contrario. Considerando cuatro vecinos  $U_i$  puede tomar cinco valores (Gadow et al., 2007). En este estudio los valores de dominancia se clasificaron en nula ( $U_i = 0$ ), baja ( $U_i = 0.25$ ), media ( $U_i = 0.5$ ), alta ( $U_i = 0.75$ ) y muy alta ( $U_i = 1$ ).

Para calcular los índices empleados y realizar los análisis estadísticos correspondientes se utilizó el software libre R v3.3.3 (R Core Team, 2017), utilizando el script TreeDiversityIndices.R (Pommerening, 2017) y la caja de herramientas integral de código abierto para analizar patrones de puntos espaciales denominada SPATSTAT v1.54-0 (Baddeley et al., 2017). Los análisis estadísticos se realizaron según lo establecido por Dytham (2011) y Wackerly et al. (2008), primero se efectuaron pruebas para verificar si los datos obtenidos a partir de los índices cumplían con los supuestos de normalidad y homocedasticidad, solo los índices de Clark y Evans ( $R$ ) y de diferenciación dimensional ( $Ti$ ) cumplieron con estos supuestos, por lo que en ambos casos se empleó un prueba paramétrica de comparación de medias mediante un Análisis de Varianza (ANOVA), el resto de los índices se sometieron a una prueba no paramétrica de comparación de medianas mediante la prueba de Kruskal–Wallis y finalmente se realizaron pruebas *post hoc* de comparación múltiple Bonferroni para identificar diferencias estadísticas entre grupos.

## **2.5. Resultados**

En las cuatro comunidades se registraron un total de 19 especies arbóreas representadas por 12 géneros, donde los pertenecientes a las coníferas fueron los que constituyeron más del 50% de la densidad por unidad de superficie y el resto correspondieron a latifoliadas. De las coníferas los géneros que tuvieron

una mayor densidad y dimensiones en diámetro y altura fueron *Picea*, *Abies* y *Taxus*, y en las latifoliadas fueron *Quercus* y *Carpinus*, de estos, solo los cuatro primeros se encuentran presentes en todas las comunidades (Tabla 1), por lo que únicamente estos fueron incluidos en la comparación por grupos para comprender su comportamiento estructural particular.

**Tabla 1.** Características dasométricas de los individuos arbóreos registrados en las cuatro comunidades forestales con *Picea martinezii*.

Especie	Densidad promedio (N ha <sup>-1</sup> )				DAP promedio (cm)				Altura promedio (m)			
	But	Alar	Bos	Tin	But	Alar	Bos	Tin	But	Alar	Bos	Tin
<i>Picea martinezii</i>	72	36	52	128	21.5	38.8	13.5	19.9	14.7	19.8	11.7	16.0
<i>Abies vejarii</i>	-	84	224	64	-	22.2	22.3	25.7	-	12.3	16.9	23.3
<i>Abies durangensis</i> <i>var. coahuilensis</i>	216	-	-	-	20.6	-	-	-	16.2	-	-	-
<i>Quercus affinis</i>	-	36	124	-	-	34.6	20.8	-	-	16.2	13.0	-
<i>Quercus glaucoides</i>	16	-	-	-	12.1	-	-	-	11.8	-	-	-
<i>Quercus greggii</i>	8	-	-	-	10.7	-	-	-	6.7	-	-	-
<i>Quercus mexicana</i>	-	4	-	-	-	13.3	-	-	-	8.5	-	-
<i>Quercus sartorii</i>	64	40	-	-	22.2	34.2	-	-	13.0	13.7	-	-
<i>Quercus laurina</i>	-	-	100	68	-	-	23.2	37.6	-	-	13.0	17.5
<i>Quercus sideroxyla</i>	-	-	36	-	-	-	38.6	-	-	-	13.6	-
<i>Taxus globosa</i>	124	92	56	48	19.2	16.1	14.4	19.0	6.7	7.1	6.2	11.6
<i>Ilex rubra</i>	128	-	-	-	23.2	-	-	-	14.6	-	-	-
<i>Carpinus caroliniana</i>	44	12	8	-	14.1	22.2	20.1	-	9.0	14.0	12.9	-
<i>Sambucus nigra</i>	4	-	-	-	17.1	-	-	-	8.4	-	-	-
<i>Cornus florida</i>	-	76	-	-	-	22.6	-	-	-	13.1	-	-
<i>Tilia americana</i>	-	44	-	-	-	17.5	-	-	-	5.2	-	-
<i>Arbutus xalapensis</i>	-	-	4	-	-	-	13.0	-	-	-	10.1	-
<i>Pinus ayacahuite</i>	-	-	4	44	-	-	17.6	28.6	-	-	14.5	21.0
<i>Pseudotsuga menziesii</i>	-	-	8	36	-	-	18.3	17.9	-	-	16.7	17.8

But: El Butano, Alar: Agua de Alardín, Bos: El Bosque, Tin: La Tinaja. DAP: Diámetro del tronco a la altura de 1.3 m.

De manera general, considerando todos los géneros presentes en las cuatro comunidades, el comportamiento estructural horizontal, florístico y dimensional resultó ser muy heterogéneo.

En el caso de la estructura horizontal los valores del índice  $R$  de Clark y Evans indicaron una distribución de tipo aleatoria en las cuatro comunidades, es decir, que los individuos de cada género no están agrupados ni presentan un arreglo uniforme, tal como se muestra en la figura 7 y se sustenta estadísticamente en la tabla 2, donde los valores promedio fueron muy cercanos a 1 y no presentaron diferencias estadísticas entre comunidades.

**Tabla 2.** Resultados generales de los índice de Clark y Evans ( $R$ ), mezcla de especies ( $Mi$ ), diferenciación ( $Ti$ ) y dominancia ( $Ui$ ) dimensional en las cuatro comunidades considerando todos los géneros arbóreos registrados.

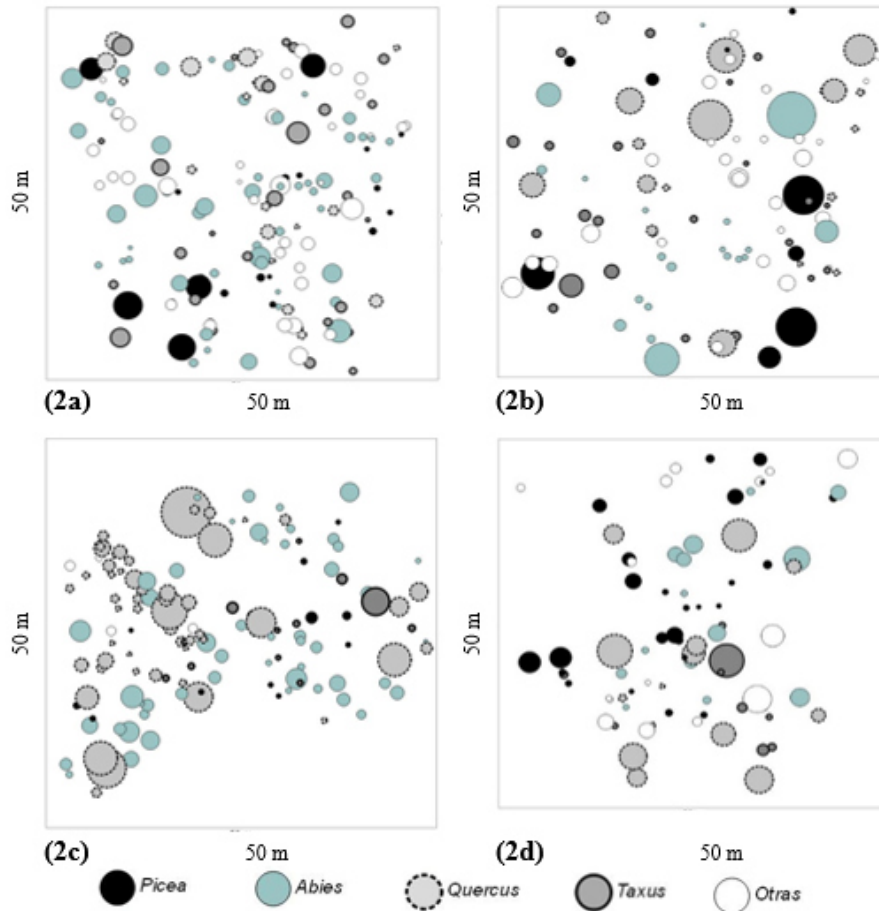
Índice	But	Alar	Bos	Tin	p-valor
$R$ (M)	1.05 a	0.88 a	0.87 a	0.81 a	0.318
$Mi$ (Mdn)	0.75 a	0.75 a	0.50 b	0.75 a	0.000
$Ti$ (M)	0.37 a	0.42 a	0.41 a	0.36 a	0.169
$Ui$ (Mdn)	0.50 a	0.50 a	0.50 a	0.50 a	0.862

But = El Butano, Alar = Agua de Alardín, Bos = El Bosque, Tin = La Tinaja. M = valores expresados en promedio y comparados mediante ANOVA, Mdn = valores expresados en medianas y comparados mediante Kruskal–Wallis. Valores en fila con diferente literal indican diferencias estadísticas según la prueba *post hoc* Bonferroni ( $p < 0.05$ ).

En la estructura florística, el índice de mezcla de especies  $Mi$  mostró un grado entre medio y alto debido a que solamente la comunidad de El Bosque presentó valores menores a 0.75 con diferencias estadísticas (Tabla 2). Esto significa que en la mayoría de las comunidades los individuos que representan a cada género tienden a estar rodeados por tres árboles de género diferente (Figura 7).

Para la estructura dimensional, los índices de diferenciación  $Ti$  y dominancia  $Ui$ , en las cuatro comunidades indicaron valores que corresponden a un grado medio, sin presentar diferencias estadísticas (Tabla 2). Esto quiere decir que los

individuos que representan a cada género tienden a estar rodeados por dos árboles de diámetro menor y dos de diámetro mayor (Figura 7).



**Figura 7.** Distribución espacial y dimensional de todos los géneros arbóreos registrados en las cuatro comunidades estudiadas. (7a) El Butano, (7b) Agua de Alardín, (7c) El Bosque, (7d) La Tinaja. Los círculos representan los árboles de acuerdo con su respectivo diámetro normal.

De manera particular, considerando los cuatro géneros de mayor representatividad y que se registraron en las cuatro comunidades, se encontró que estos presentan una gran similitud con el comportamiento estructural horizontal, florístico y dimensional encontrado de manera general. Para el caso

de *Picea* su distribución espacial al igual que *Abies*, *Taxus* y *Quercus* presentaron una distribución de tipo aleatoria, esto se asume debido a que los valores promedio del índice *R* en todos los casos oscilaron entre 0.85 y 1.61 sin presentar diferencias estadísticas (Tabla 3).

**Tabla 3.** Resultados particulares de los índice de Clark y Evans (*R*), mezcla de especies (*Mi*), diferenciación (*Ti*) y dominancia (*Ui*) dimensional para los géneros arbóreos representativos registrados en las cuatro comunidades con *Picea martinezii*.

Índice	Género	But	Alar	Bos	Tin	p-valor
<i>R</i> (M)	<i>Picea</i>	1.18 a	0.85 a	1.33 a	1.06 a	0.686
	<i>Abies</i>	1.24 a	0.89 a	0.90 a	1.31 a	0.604
	<i>Taxus</i>	1.35 a	1.24 a	1.17 a	1.61 a	0.752
	<i>Quercus</i>	1.08 a	0.98 a	0.94 a	1.20 a	0.806
<i>Mi</i> (Mdn)	<i>Picea</i>	1.00 a	1.00 a	0.87 a	0.50 b	0.000
	<i>Abies</i>	0.75 ab	0.37 a	0.50 a	1.00 b	0.000
	<i>Taxus</i>	0.75 a	0.75 a	1.00 a	0.62 a	0.119
	<i>Quercus</i>	0.75 a	0.75 a	0.25 b	1.00 a	0.000
<i>Ti</i> (M)	<i>Picea</i>	0.44 ab	0.52 a	0.45 ab	0.31 b	0.030
	<i>Abies</i>	0.33 a	0.34 a	0.40 a	0.31 a	0.138
	<i>Taxus</i>	0.38 a	0.35 a	0.37 a	0.50 a	0.323
	<i>Quercus</i>	0.43 a	0.49 a	0.30 a	0.40 a	0.485
<i>Ui</i> (Mdn)	<i>Picea</i>	0.37 a	0.75 a	0.25 a	0.25 a	0.145
	<i>Abies</i>	0.75 a	0.50 a	0.50 a	0.62 a	0.701
	<i>Taxus</i>	0.50 a	0.25 a	0.25 a	0.50 a	0.219
	<i>Quercus</i>	0.50 a	0.75 a	0.50 a	1.00 a	0.069

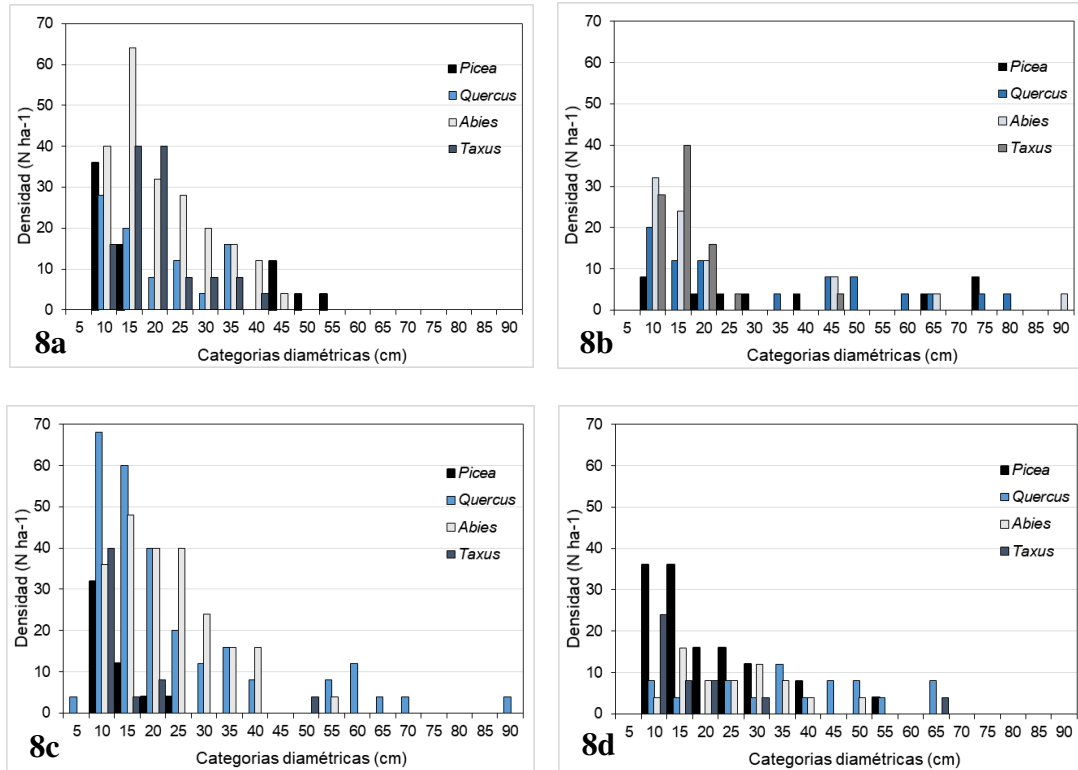
But = El Butano, Alar = Agua de Alardín, Bos = El Bosque, Tin = La Tinaja. M = valores expresados en promedio y comparados mediante ANOVA, Mdn = valores expresados en medianas y comparados mediante Kruskal–Wallis. Valores en fila con diferente literal indican diferencias estadísticas según la prueba *post hoc* Bonferroni ( $p < 0.05$ ) ( $p < 0.05$ ).

Para el índice de mezcla, el género *Picea* presentó una tendencia a un grado muy alto, mientras que el resto de los géneros representativos (*Abies*, *Taxus* y *Quercus*) indicaron un comportamiento entre medio y alto, lo que quiere decir que los individuos de *Picea* tienden a estar rodeados en una muy alta proporción de individuos (hasta 4 árboles) de género diferente, mientras que en el resto de los géneros la proporción de árboles diferentes oscila entre 2 y 3. Esto se deduce a partir de los valores de  $Mi$  obtenidos para cada género y comparados entre comunidades, con valores que oscilaron entre 0.25 y 1.00 presentando diferencias estadísticas en tres de los géneros, sin embargo, en la mayoría de los casos dichas diferencias solo se presentaron en una comunidad (Tabla 3).

El índice de diferenciación dimensional ( $Ti$ ) indicó un grado clasificado como medio para el género *Picea* y de igual manera para los otros géneros representativos (*Abies*, *Taxus* y *Quercus*), lo que significa que la mitad de los árboles que los rodean (dos individuos) por lo general son de diferente tamaño, esto se asume debido a que los valores promedio de  $Ti$  se mantuvieron en la categoría 0.30 - 0.50 y únicamente se presentaron diferencias estadísticas para *Picea* entre las comunidades Agua de Alardín y La Tinaja sin embargo, sus valores siguieron permaneciendo dentro del mismo grado de diferenciación (Tabla 3).

Mientras que el índice de dominancia dimensional ( $Ui$ ) mostró que de los cuatro géneros representativos, *Picea* y *Taxus* son los menos dominantes debido a que sus valores de  $Ui$  se clasificaron entre bajos, medios y altos, en tanto que *Quercus* y *Abies* resultaron ser los más dominantes debido a que sus valores de  $Ui$  se clasificaron entre medios, altos y muy altos, sin presentar diferencias estadísticas entre comunidades (Tabla 3). Este comportamiento se puede apreciar mejor mediante la categorización diamétrica que se muestra en la figura 8, donde se observa que generalmente *Quercus* y *Abies* se encuentran bien representados en categorías de tamaño considerable (de 25 a 40 cm) lo que los convierte en los más dominantes, mientras que *Picea* y *Taxus* se representan

principalmente en las primeras categorías (5 a 20 cm) lo que los convierte en los géneros representativos menos dominantes en dimensiones.



**Figura 8.** Categorización diamétrica de los cuatro géneros representativos registrados en la cuatro comunidades. (8a) El Butano, (8b) Agua de Alardín, (8c) El Bosque, (8d) La Tinaja.

## 2.6. Discusión

En los ecosistemas forestales los árboles están organizados espacialmente debido a las condiciones bióticas y abióticas presentes en ellos, lo que da origen a entornos estructurales específicos asociados a un cierto grado de heterogeneidad que será mayor a medida que se incrementen sus grados de mezcla, distribución y dimensiones (Zhang *et al.*, 2017), considerando esto y partiendo del comportamiento estructural obtenido en las comunidades con *Picea*



*martinezii*, se establece que dichas comunidades presentan un alto grado de heterogeneidad. Refiriéndose a la estructura horizontal, la distribución espacial en forma aleatoria es característica de este tipo de ecosistemas y coincide con los patrones heterogéneos de distribución espacial aleatoria reportados para bosques de clima templado con otras especies de *Picea* en México, por ejemplo Wehenkel *et al.* (2015) reportan valores de  $R$  entre 0.46 y 1.15 para comunidades de *Picea chihuahuana*, este comportamiento también se ha registrado en otros estudios en comunidades mixtas de coníferas y en los que además se demuestra que los individuos arbóreos pueden transformar sus patrones de distribución en las diferentes etapas seriales de sucesión y etapas de crecimiento (Qindi *et al.*, 2012). Estos patrones tiende a ser agrupados cuando los individuos son jóvenes (plántulas o regeneración) y se transforman en aleatorios cuando pasan a edades medias y adultas, ya que en estas etapas por lo general se desarrollan bajo claros formados aleatoriamente en el dosel (Omelko *et al.*, 2018), esto es congruente con el comportamiento registrado en las cuatro comunidades donde se asume que los individuos se encuentran en edades medias y adultas ya que no se registraron individuos  $< 7.5$  cm de diámetro considerados regeneración. Además del comportamiento aleatorio generado por los huecos del dosel, los patrones de dispersión de semillas también suelen tener una asociación con la distribución aleatoria (Yan *et al.*, 2018; Götzenberger *et al.*, 2012), en las cuatro comunidades estudiadas los patrones de dispersión están definidos principalmente por los géneros *Abies* y *Picea* debido a los rasgos que poseen sus semillas, ya que estas se caracterizan por ser de tipo aladas y pueden ser distribuidas de manera aleatoria por la acción del viento (Leslie *et al.*, 2017).

El comportamiento heterogéneo de la estructura florística derivado de los medios y altos grados de mezcla encontrados en las comunidades estudiadas resultó ser más heterogéneo al que presentan otros tipos de ecosistemas forestales similares en México donde tienden a ser mayormente medios, por ejemplo, Rubio *et al.* (2017) reportan valores de  $Mi$  que oscilan entre 0.57 y 0.58 de manera general y entre 0.45 y 0.69 en el análisis por géneros en un bosque de pino-encino, mientras que Juárez *et al.* (2014) mencionan valores de  $Mi$  que van de

0.28 a 0.79 en el análisis por géneros, quienes además mencionan que existe una relación entre la densidad de individuos de cada grupo y la mezcla de especies, ya que a medida que disminuye la densidad aumenta el grado de mezcla, este último punto es congruente con el comportamiento de los géneros *Picea* y *Taxus* debido a que estos presentaron los valores más bajos de densidad y por consiguiente los de mayor grado de mezcla, esto también sugiere que gran parte de los géneros principalmente *Picea* y *Taxus* están sometidos a un tipo de competencia entre ellos lo cual es algo positivo ya que se ha demostrado que la competencia entre individuos de otros géneros y especies es menos fuerte (Cavard *et al.*, 2011; Torimaru *et al.*, 2013).

En el comportamiento de la estructura dimensional, el grado medio de diferenciación se atribuye al tamaño equilibrado en diámetros que presentan los individuos de los géneros presentes. Ghalandarayeshi *et al.* (2017) encontraron que el bajo grado de diferenciación de los árboles en bosques naturales se presenta principalmente en individuos pequeños establecidos en los huecos del dosel durante el proceso de regeneración, mientras que dicha diferenciación tiende a aumentar a medida que aumenta su tamaño como resultado de su relación de competencia, las condiciones del micrositio y la composición genética, creando condiciones estructurales heterogéneas, determinadas por las especies arbóreas más representativas en cada comunidad. Aunado a esto, se considera que el grado de dominancia medio obtenido para las comunidades considerando todos los géneros es congruente con el grado de diferenciación también medio que estas presentan ya que la dominancia diamétrica se define a partir de la diferenciación dimensional de los mismos árboles, y es reflejada en la estructura de los ecosistemas o comunidades a través del comportamiento dimensional particular de los géneros representativos (Lutz *et al.*, 2012), que para este caso estuvieron definidos por *Abies*, *Quercus* (géneros más dominantes), *Taxus* y *Picea* (géneros menos dominantes) donde para *Abies* y *Quercus* existen estudios en el sur del estado de Nuevo León, México que indican que estos géneros cuando se encuentran asociados tienden a ser dominantes y se distinguen por tener dimensiones que superan a los demás (González *et al.*,

2018). Para los individuos del género *Taxus* específicamente *Taxus globosa* su menor dominancia también se considera característica de este tipo de comunidades debido a que estos suelen presentar dimensiones de menor tamaño y casi siempre se encuentran en los estratos bajos y medios de los bosques montanos (Thomas, 2013). Sin embargo, lo que no se considera frecuente es que los individuos del género *Picea* principalmente *P. martinezii* se encuentren dominados considerando las dimensiones que estos individuos pueden llegar a alcanzar (CONABIO-CONANP, 2009) y que se manifiestan en las comunidades estudiadas, este comportamiento se debe a dos aspectos principales, el primero es que los individuos de este género presentes actualmente en las comunidades se encuentran mayormente representados en categorías diamétricas de menor tamaño (5 a 20 cm) tal como se pudo observar en la figura 8, y el segundo se debe a que los valores de densidad para este género son menores que los demás, esto se atribuye a la gran pérdida de semillas por óvulos abortados, óvulos rudimentarios y semillas vanas asociados a los efectos de la consanguinidad de la especie que impactan directamente sobre su regeneración natural y que deriva en valores bajos de densidad (Flores *et al.*, 2012).

## **2.7. Conclusiones**

En las comunidades forestales con *Picea martinezii* distribuidas en el noreste de México la estructural arbórea es muy heterogénea y similar entre ellas, lo cual se sustenta a partir de los comportamientos estructurales encontrados en los tres niveles de estudio (horizontal, florístico y dimensional) considerando los índices correspondientes, cuyos valores no presentaron grandes diferencias estadísticas.

## CAPÍTULO III. AMBIENTE LUMÍNICO EN CUATRO COMUNIDADES FORESTALES CON *Picea martinezii*



*Ilustración del ambiente lumínico presente en las cuatro comunidades de estudio, así como las dos formas empleadas para su medición (Densiómetro y Luxómetro).*

### 3.1. Resumen

El ambiente lumínico en los bosques deriva de la radiación solar, su cantidad y calidad influye en algunos aspectos de la regeneración natural de las plantas, por lo que su estudio es muy importante para entender mejor este proceso. El objetivo de este trabajo fue evaluar el ambiente lumínico del sotobosque en cuatro comunidades forestales con *Picea martinezii* considerando la cobertura del dosel y la iluminancia. Los datos se colectaron en parcelas de 25 m<sup>2</sup> donde se realizaron mediciones de cobertura del dosel e iluminancia, en los cuatro puntos cardinales de cada parcela a 1.3 m de altura sobre el suelo, las cuales se realizaron en las cuatro estaciones del año. La cobertura del dosel indicó valores de entre 79.2 y 85.44 % sin presentar diferencias estadísticas ( $p > 0.05$ ) entre comunidades. Mientras que la iluminancia indicó valores de entre 345 y 901 Lux, presentándose mayores diferencias ( $p < 0.05$ ) solo en una de las comunidades. Se concluye que el ambiente lumínico presente en las cuatro comunidades es similar.

**Palabras clave:** Conífera, sotobosque, cobertura del dosel, iluminancia, Lux.

### **3.2. Abstract**

The light environment in forests derives from solar radiation, its quantity and quality influences some aspects of the natural regeneration of plants, so its study is very important to better understand this process. The objective of this work was to evaluate the luminous environment of the understory in four forest communities with *Picea martinezii* considering canopy cover and illuminance. The data were collected in plots of 25 m<sup>2</sup> where measurements of canopy cover and illuminance were made, in the four cardinal points of each plot at 1.3 m above the ground, which were carried out in the four seasons of the year. The coverage of the canopy indicated values between 79.2 and 85.44 % without presenting statistical differences ( $p > 0.05$ ) between communities. While illuminance indicated values of between 345 and 901 Lux, presenting greater differences ( $p < 0.05$ ) only in one of the communities. It is concluded that the light environment present in the four communities is similar.

**Keywords:** Conifer, understory, canopy cover, illuminance, Lux.

### **3.3. Introducción**

La radiación solar es la energía electromagnética que proviene del sol y es una fuente esencial de energía que impulsa el clima y los procesos de la tierra. En los bosques, la radiación solar es importante para que se puedan llevar a cabo diversos procesos físicos y biológicos tales como la fotosíntesis, el crecimiento de las plantas, ciclo del carbono, evapotranspiración y regímenes de temperatura (Schleppi y Paquette, 2017). La cantidad de radiación solar que llega al dosel de los árboles es afectada por varios factores tales como la latitud, hora del día, condiciones de claridad en la atmósfera y la altitud (Kimmins, 1987). Para entender mejor la dinámica de los bosques es fundamental conocer el comportamiento de la radiación solar en el interior de los mismos, esto debido a que la cantidad y calidad de dicha radiación influye en algunos aspectos de la

regeneración de las plantas, tales como la germinación, el establecimiento, el crecimiento y la supervivencia (Grant, 1997; Macedo *et al.*, 2018).

De acuerdo con Comeau (2000), existen varios métodos directos e indirectos disponibles para medir la luz en el sotobosque, donde los métodos directos incluyen: sensores de luz fijos, sensores de luz de mano, analizadores del dosel de platos y fotografías hemisféricas tomadas con lente de ojo de pez. Las técnicas indirectas incluyen el uso de correlaciones entre la transmitancia y la cubierta del dosel, el área basal, la fracción de huecos del dosel u otros parámetros del rodal.

El estudio de la luz que llega al sotobosque, sus características y consecuencias, pueden utilizarse en la gestión de los ecosistemas forestales, ya sea para conservar su biodiversidad, para favorecer su regeneración natural o para realizar un aprovechamiento sostenible de los mismos (Zavala *et al.*, 2008). En el caso de los ecosistemas forestales donde se presentan especies arbóreas en peligro de extinción aún es más importante el estudio del ambiente lumínico y su relación con la regeneración natural, ya que la información obtenida puede ser empleada para realizar una gestión más adecuada de los mismos implementando acciones que ayuden en su conservación y restauración.

Para *Picea martinezii*, una conífera en peligro de extinción que se distribuye en la Sierra Madre Oriental, en el Noreste de México (SEMARNAT, 2010; Thomas y Farjon, 2013a; CONABIO-CONANP, 2009), se han realizado algunas investigaciones donde se incluyen algunos aspectos relacionados con la regeneración natural (Flores-López *et al.*, 2012; Ledig *et al.*, 2000), sin embargo, falta estudiar el ambiente lumínico bajo el cual se desarrollan los renuevos ya establecidos.

En este sentido, el objetivo planteado para este capítulo fue analizar el ambiente lumínico en cuatro comunidades forestales donde habita *Picea martinezii* distribuidas en el noreste de México.

### **3.4. Materiales y métodos**

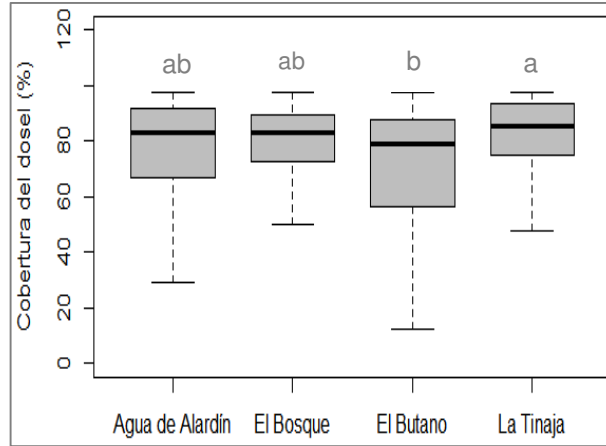
El ambiente lumínico se estudió en las cuatro comunidades forestales con *Picea martinezii*, para lo cual en cada uno de los 6 subsitios de 25 m<sup>2</sup> (5 x 5 m) donde se muestreó el renuevo ya establecido (Capítulo I) también se midió el ambiente lumínico considerando la iluminancia y la cobertura del dosel. La iluminancia se midió empleando un luxómetro EXTECH 401025 y la cobertura del dosel mediante un densiómetro modelo A, la toma de datos para ambas mediciones se efectuó tomando cuatro lecturas a una altura de 1.3 m en los cuatro puntos cardinales de cada subsitio, ambas mediciones se efectuaron en las cuatro estaciones del año (primavera, verano, otoño e invierno), para el caso de la iluminancia se realizaron lecturas por la mañana, medio día y tarde (Promis, 2013).

Los datos recabados en campo fueron capturados y ordenados en un libro de Microsoft Excel® para posteriormente realizar los análisis estadísticos correspondientes. Previo a los análisis estadísticos se realizaron pruebas de normalidad y homocedasticidad para los datos de ambas variables. Debido a que en ambos casos los datos no cumplieron con dichos supuestos, las comparaciones estadísticas se efectuaron mediante una prueba no paramétrica de comparación de medianas empleando la prueba de Kruskal-Wallis, además, en caso de que se presentaran diferencias estadísticas se empleó la prueba *post hoc* de Bonferroni para identificar en cuales de las cuatro comunidades se presentaba dichas diferencias (Wackerly *et al.*, 2008).

### **3.5. Resultados**

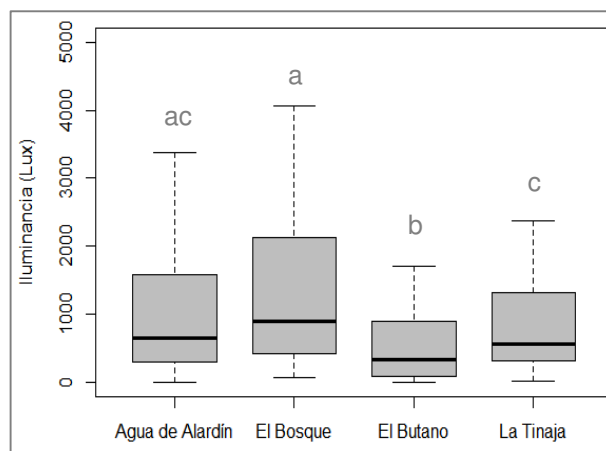
El ambiente lumínico indicó condiciones similares en la mayoría de las comunidades estudiadas. En el caso de la cobertura del dosel los valores medianos en todos los casos fueron superiores al 70% pero menores al 90%. Los valores de cobertura fueron de 83.36% para las comunidades Agua de Alardín y El Bosque, de 79.2% para El Butano y de 85.44% para La Tinaja, presentándose

diferencias estadísticas ( $p < 0.05$ ) únicamente entre estas dos últimas comunidades (Figura 9).



**Figura 9.** Coberturas de dosel en las cuatro comunidades con *Picea martinezii*.

Por su parte la iluminancia indicó valores medianos de 901, 658, 561 y 345 Lux para las comunidades el Bosque, Agua de Alardín, la Tinaja y el Butano respectivamente. Presentándose diferencias estadísticas ( $p < 0.05$ ) únicamente en la comunidad de El Butano respecto a las demás comunidades (Figura 10).



**Figura 10.** Iluminancia en cuatro comunidades con *Picea martinezii*.



### 3.6. Discusión

De acuerdo con los resultados obtenidos, la cobertura del dosel parece estar relacionada con los valores de iluminancia obtenidos con el luxómetro. Esto se asume debido a que los valores de iluminancia no presentaron grandes variaciones entre comunidades a excepción de la comunidad El Butano donde los valores de iluminancia fueron diferentes a los demás. Estos comportamientos tan similares de iluminancia derivan de las condiciones tan similares en cobertura del dosel que se presentan las cuatro comunidades. Esto es congruente con otros estudios realizados en ecosistemas forestales de clima templado, donde se ha encontrado una relación entre el comportamiento de la luz en el sotobosque con los huecos generados en el dosel (Canham *et al.*, 1990; Küppers *et al.*, 1996; Messier *et al.*, 1998; Smith *et al.*, 2016; Čater y Diaci, 2017).

En el caso de México no existen muchos estudios en los que se analice el ambiente lumínico en ecosistemas forestales, y mucho menos en ecosistemas forestales donde habitan especies del género *Picea* (Meija-Dominguez, 2007; Castillo-Argüero *et al.*, 2014; Dechnik-Vázquez *et al.*, 2016), sin embargo, en ecosistemas forestales internacionales donde habitan otras especies del género *Picea* las condiciones lumínicas en el sotobosque parecen presentar cierta coincidencia con las condiciones lumínicas encontradas en esta investigación, las cuales se determinaron a partir de la cobertura del dosel y la iluminancia, por ejemplo, Dyderski *et al.* (2018), encontraron que en ecosistemas forestales donde habita *Picea abies* las condiciones lumínicas presentan una moderada disponibilidad de luz, es decir, que presentan una alta cobertura del dosel. Además, estos mismos autores indican que bajo este tipo de condiciones lumínicas la regeneración natural de *Picea abies* puede alcanzar altas densidades. También Battles y Fahey (2000) han encontrado una tendencia muy similar a condiciones lumínicas moderadas en bosques de *Picea* roja (*Picea Rubens*), donde además mencionan que las condiciones moderadas de luz están determinadas por los huecos generados en el dosel y que estas condiciones

favorecen también el crecimiento en altura de los brotes y plántulas establecidos bajo el dosel.

Refiriéndose a la cobertura del dosel y la influencia que esta guarda con la regeneración natural considerando los renuevos ya establecidos. Algunos estudios realizados en bosques de clima templado donde los niveles de luz bajo el dosel representan aproximadamente el 1% de la radiación solar, se ha demostrado que los huecos generados en el dosel producen niveles de luz localmente elevados, y tales aumentos parecen ser necesarios para que casi los renuevos de todas las especies de árboles se logren establecer e incluso puedan alcanzar un estado de cobertura del dosel (Poulson y Platt, 1989; Rentch *et al.*, 2016). También se ha encontrado que la gran mayoría de especies pertenecientes al género *Picea* que se establecen naturalmente en los bosques de América del Norte son tolerantes a la sombra, debido a que estas presentan ciertas características que les permiten desarrollarse bajo condiciones lumínicas moderadas (Messier *et al.*, 1999).

De acuerdo con el comportamiento lumínico encontrado en esta investigación y considerando el comportamiento del ambiente lumínico en otros ecosistemas donde se presentan otras especies del género *Picea*, y considerando las relaciones que este tipo de ambiente lumínico guarda con la regeneración natural de las especies de este género, se esperaría que la regeneración natural de *Picea martinezii* considerando los renuevos ya establecidos se pueda llevar a cabo de forma exitosa.

### **3.7. Conclusiones**

Se concluye que el ambiente lumínico que presentan las cuatro comunidades forestales donde habita *Picea martinezii* es similar, ya que no se encontraron grandes variaciones en valores de iluminancia entre comunidades, a excepción de la comunidad El Butano donde los valores fueron menores a los demás.

Los valores similares de iluminancia se atribuyen a las condiciones de cobertura del dosel, las cuales también resultaron ser similares entre las cuatro comunidades estudiadas.

Debido a que las condiciones lumínicas coinciden con las que se presentan en otros ecosistemas forestales donde habita diferentes especies del género *Picea* y considerando que estas condiciones favorecen el establecimiento de su regeneración natural, se puede esperar que en los que habita *Picea martinezii* estas condiciones lumínicas no representen una limitante para su regeneración natural.

## CAPÍTULO IV. PROPIEDADES FÍSICOQUÍMICAS DEL SUELO EN CUATRO COMUNIDADES FORESTALES CON *Picea martinezii*



*Extracción y preparación de muestras de suelo para determinar algunas de sus propiedades fisicoquímicas.*

### 4.1. Resumen

El objetivo de este trabajo fue analizar y comparar algunas propiedades fisicoquímicas del suelo en cuatro comunidades forestales con *Picea martinezii* distribuidas en el noreste de México. En cada comunidad se colectaron cuatro muestras de suelo de 1 000 g en las que se analizó su textura, contenido de materia orgánica (MO), potencial de hidrogeno (pH), conductividad eléctrica (CE) y algunos macro y micronutrientes. En la mayoría de los casos la textura se clasificó como franca, el pH como moderadamente ácido, la CE indicó efectos despreciables de salinidad y el contenido de MO se clasificó como muy alto. En los macronutrientes solo los contenidos de nitrógeno (N) se clasificaron como muy bajos. Los contenidos de micronutrientes se clasificaron como adecuados. En la mayoría de las propiedades fisicoquímicas analizadas no se presentaron diferencias estadísticas ( $p > 0.05$ ). Se concluye que los suelos de las cuatro comunidades estudiadas presentan propiedades fisicoquímicas similares.

**Palabras clave:** Suelos forestales, textura, potencial de hidrogeno, conductividad eléctrica, macro y micronutrientes.

## 4.2. Abstract

The objective of this work was to analyze and compare some physicochemical properties of the soil in four forest communities with *Picea martinezii* distributed in northeastern Mexico. In each community four soil samples of 1 000 g were collected in which their texture, organic matter content (OM), potential of hydrogen (pH), electrical conductivity (EC) and some macro and micronutrients were analyzed. In most cases the texture was classified as frank, the pH as moderately acidic, the EC indicated negligible salinity effects and the OM content was classified as very high. In the macronutrients only nitrogen (N) contents were classified as very low. The micronutrient contents were classified as adequate. In the majority of the physicochemical properties analyzed there were no statistical differences ( $p > 0.05$ ). It is concluded that the soils of the four communities studied have similar physicochemical properties.

**Key words:** Forest soils, texture, hydrogen potential, electrical conductivity, macro and micronutrients.

## 4.3. Introducción

En los ecosistemas forestales el suelo proporciona el medio físico para que se lleve a cabo el anclaje radicular de las plantas, además de que este provee agua y nutrientes para su establecimiento y crecimiento (Thiers *et al.*, 2014). El suelo está constituido principalmente por sus propiedades físicas y químicas. En las físicas la textura (proporción de partículas de arena, limo y arcilla) es una de las más importantes, ya que influye en la estructura y aireación del suelo, retención de agua y drenaje, capacidad del suelo para el suministro de nutrientes, e incluso tiene una gran influencia en la penetración de las raíces (Thiers *et al.*, 2014; Schlatter *et al.* 2003). En las químicas, el potencial de hidrogeno (pH) y los elementos químicos son fundamentales en la nutrición de las plantas, por lo que

se consideran dentro de las de mayor relevancia (Schroeder, 1992; Donoso, 1992).

El estudio del suelo se ha relacionado principalmente con fines de conocer su productividad y los cambios que esta puede presentar cuando se realizan actividades de aprovechamiento forestal (Hope, 2007), sin embargo, también se puede emplear para caracterizar los suelos y su relación con el crecimiento de algunas especies forestales (Wang y Klinka, 1997). Además, el estudio del suelo también ha sido empleado para identificar problemas de establecimiento en los renuevos derivados de la regeneración natural (Foil y Ralston, 1967; Stuver *et al.*, 2016). En este último caso, los estudios del suelo que se relacionan con fines de determinar el establecimiento de las plantas se consideran de vital importancia, ya que de esto depende que se pueda llevar a cabo el establecimiento de las masas forestales futuras (Minore y Laacke, 1992), lo cual a su vez permite la sustentabilidad de los ecosistemas forestales, principalmente para aquellos que han presentado alteraciones o que están susceptibles a desaparecer. Dentro de estos tipos de ecosistemas podemos encontrar a los que presentan poblaciones arbóreas en peligro de extinción, tales como las poblaciones de *Picea martinezii*, las cuales son endémicas del noreste de México (SEMARNAT, 2010; Thomas y Farjon, 2013a). En este tipo de ecosistemas el estudio de las propiedades del suelo es crucial para identificar si las propiedades fisicoquímicas del suelo constituyen un factor limitante en el establecimiento de la regeneración de *Picea martinezii* y de no ser así, también pueden permitir una caracterización de dichas propiedades, la cual puede ser empleada para identificar suelos con condiciones similares, donde las plantas de esta especie pueden ser establecidas.

El presente trabajo de investigación se realizó con la finalidad de determinar y comparar algunas propiedades fisicoquímicas del suelo en cuatro comunidades forestales con *Picea martinezii*, las cuales se encuentran establecidas en el estado de Nuevo León, en el noreste de México.

#### **4.4. Materiales y métodos**

Para el análisis de las propiedades fisicoquímicas del suelo, el muestreo se realizó sobre las parcelas de 2 500 m<sup>2</sup> que se mencionan en el Capítulo I para muestrear la vegetación arbórea, para lo cual, en el centro de cada uno de los cuatro cuadrantes de 625 m<sup>2</sup> (25 x 25 m) que conforma a dicha parcela, se colectó una muestra de suelo de 1 000 g de los primeros 30 cm de profundidad. Las muestras fueron preparadas para ser analizadas bajo las metodologías establecidas en la Norma Oficial Mexicana NOM-021-SEMARNAT-2000 (SEMARNAT, 2002). Los análisis efectuados fueron los siguientes: Textura, materia orgánica (MO), potencial de hidrogeno (pH), conductividad eléctrica (CE), nitrógeno (N), fósforo (P), potasio (K), calcio (Ca), magnesio (Mg), cobre (Cu), manganeso (Mn), Zinc (Zn) y hierro (Fe).

Los datos de las propiedades fisicoquímicas fueron sometidos a pruebas preliminares de normalidad e igualdad de varianzas, debido a que los datos de cada una de las variables cumplieron con dichos supuestos estos fueron analizados mediante una prueba paramétrica de comparación de medias empleando un ANOVA, además se empleó la prueba *post hoc* de comparación múltiple Bonferroni para aquellas variables que presentaron diferencias estadísticas (Dytham, 2011).

#### **4.5. Resultados**

Las propiedades fisicoquímicas del suelo indicaron condiciones muy similares en las cuatro comunidades estudiadas y solo presentaron ligeras variaciones (Tabla 4), los valores de cada una de las propiedades analizadas se clasificaron según lo establecido en la Norma Oficial Mexicana NOM-021-SEMARNAT-2000 (SEMARNAT, 2002). En las cuatro comunidades a excepción de La Tinaja los valores de arena, limo y arcilla no presentaron diferencias estadísticas ( $p > 0.05$ ), en el caso de La Tinaja el contenido de arcillas fue menor que en Agua de Alardín mostrando diferencias estadísticas ( $p < 0.05$ ). De acuerdo con el diagrama

textural del Departamento de Agricultura de los Estados Unidos (USDA por sus siglas en inglés) la textura del suelo de La Tinaja es de tipo franco limosa y en el resto de las poblaciones es franca (SSDS, 1993).

**Tabla 4.** Propiedades fisicoquímicas del suelo en cuatro comunidades forestales con *Picea martinezii*.

Variable	Población				P - valor
	Agua de Alardín	El Bosque	El Butano	La Tinaja	
Arena (%)	35.84 ± 5.53 a	42.21 ± 7.17 a	41.48 ± 5.33 a	36.75 ± 8.22 a	0.870
Limo (%)	41.2 ± 3.98 a	47.13 ± 8.86 a	45.4 ± 4.93 a	53.95 ± 8.01 a	0.617
Arcilla (%)	22.96 ± 4.51 a	10.66 ± 2.28 ab	13.12 ± 2.07 ab	9.30 ± 1.80 b	<b>0.023</b>
pH	5.60 ± 0.20 a	5.28 ± 0.63 a	5.00 ± 0.15 a	5.87 ± 0.33 a	0.419
CE (dS m <sup>-1</sup> )	0.08 ± 0.01 a	0.14 ± 0.05 a	0.05 ± 0.01 a	0.14 ± 0.01 a	0.076
MO (%)	6.68 ± 0.88 a	13.19 ± 3.47 a	8.97 ± 1.55 a	12.44 ± 1.86 a	0.171
N (ppm)	4.06 ± 0.37 a	8.53 ± 2.69 a	5.74 ± 1.03 a	6.51 ± 1.22 a	0.297
P (ppm)	0.68 ± 0.68 a	2.79 ± 1.86 ab	0.00 ± 0.00 a	18.05 ± 7.20 b	<b>0.037</b>
K (ppm)	215.30 ± 22.33 a	236.85 ± 53.13 a	183.52 ± 17.44 a	363.57 ± 94.52 a	0.17
Ca (ppm)	3937.90 ± 833.09 a	15136.00 ± 8180.73 a	3999.80 ± 1610.01 a	8382.00 ± 375.46 a	0.245
Mg (ppm)	169.02 ± 14.84 a	277.40 ± 82.31 a	407.20 ± 93.44 a	282.12 ± 49.02 a	0.155
Cu (ppm)	1.03 ± 0.43 a	1.09 ± 0.17 a	0.40 ± 0.10 a	1.23 ± 0.48 a	0.354
Mn (ppm)	82.94 ± 15.75 a	46.08 ± 7.96 a	228.88 ± 39.09 b	87.10 ± 22.34 a	<b>0.001</b>
Zn (ppm)	0.89 ± 0.34 a	5.87 ± 1.81 a	5.32 ± 1.43 a	3.14 ± 0.71 a	0.051
Fe (ppm)	59.95 ± 9.39 a	255.85 ± 73.36 b	23.72 ± 1.89 a	120.48 ± 31.77 ab	<b>0.008</b>

Cifras seguidas con diferente literal en cada fila, son estadísticamente diferentes de acuerdo con la prueba de comparación múltiple de Bonferroni ( $p < 0.05$ ).

El pH se clasificó como fuertemente ácido para la comunidad El Butano y moderadamente ácido para el resto, la conductividad eléctrica (CE) indicó efectos despreciables de salinidad en las cuatro comunidades y el contenido de materia orgánica (MO) se clasificó como muy alto. Estas variables no presentaron diferencias estadísticas ( $p > 0.05$ ).

En los macronutrientes del suelo, los valores de nitrógeno (N) se clasificaron como muy bajos, los de potasio (K) como medios para las comunidades El Butano y Agua de Alardín y altos para El Bosque y La Tinaja, los de calcio (Ca) se



clasificaron como altos para las cuatro poblaciones y los de magnesio (Mg) se clasificaron como altos para la comunidad El Butano y medios para el resto de las comunidades, sin embargo, se determinó que estadísticamente no presentan diferencias ( $p > 0.05$ ). Los valores de fósforo (P) se clasificaron como medios para La Tinaja y bajos para el resto de las comunidades y si presentaron diferencias estadísticas ( $p < 0.05$ ).

Dentro de los micronutrientes, los contenidos de cobre (Cu), manganeso (Mn), zinc (Zn) y hierro (Fe) se clasificaron como adecuados en las cuatro comunidades, sin embargo, estadísticamente el Mn y el Fe si mostraron diferencias estadísticas ( $p < 0.05$ ).

#### **4.6. Discusión**

Las variaciones mínimas obtenidas en las propiedades fisicoquímicas analizadas se atribuyen en primer lugar al tipo de suelo característico de las cuatro comunidades forestales (suelo leptosol), el cual se caracteriza por ser de poca profundidad (25 cm) y cuyo límite es un estrato rocoso (INEGI, 2013), además de que en los bosques de coníferas principalmente donde habitan especies de *Picea* los suelos se destacan por presentar altos contenidos de materia orgánica que favorecen la presencia de un pH ácido (Augusto *et al.*, 2002), que en el caso de este estudio fue moderadamente ácido en la mayoría de los caso, debido a que también se presentan altas concentraciones de calcio. Estas condiciones favorecen la disponibilidad de algunos elementos como son Cu, Mn, Zn y Fe y perjudican a otros tales como el Mg y P al formarse compuestos insolubles y al N al generarse condiciones desfavorables para los microorganismos encargados de descomponer la materia orgánica lo que repercute en la liberación de nitratos (Vesterdal y Raulund, 1998).

En el caso de los elementos químicos del suelo, estos resultaron ser similares a los que se presentan en otros ecosistemas forestales de América del Norte donde habita *Picea glauca*, donde además se encontró una relación positiva entre el

contenido de elementos químicos en el suelo y la mayoría de nutrientes presentes en la planta, lo cual indica que los elementos presentes en el suelo son adecuados para el crecimiento de esta especie (Wang y Klinka, 1997).

#### **4.7. Conclusiones**

Se concluye que los suelos presentes en las cuatro comunidades forestales con *Picea martinezii* presentan propiedades fisicoquímicas similares, esto se asume debido a que en la mayoría de los casos no se presentaron diferencias estadísticas, y en las propiedades en las que se presentaron estas fueron solo entre una comunidad.

Tomando en cuenta las clasificaciones establecidas para cada una de las propiedades fisicoquímicas analizadas, se considera que estas son adecuadas para que se pueda llevar a cabo el establecimiento y crecimiento de las especies vegetales que habitan en esos tipos de suelo, principalmente los individuos de *Picea martinezii*, por lo que además se espera que dicho establecimiento y crecimiento se lleve a cabo de manera similar.

## CAPÍTULO V. DENSIDAD Y VIABILIDAD DE SEMILLAS PRESENTES EN EL SUELO DE CUATRO COMUNIDADES FORESTALES CON *Picea martinezii*



*Extracción y pruebas de viabilidad de semillas de Picea martinezii presentes en el suelo de las comunidades forestales bajo estudio.*

### 5.1. Resumen

El objetivo de este trabajo de investigación fue determinar y comparar la densidad y viabilidad de las semillas de *Picea martinezii* presentes en el suelo de cuatro comunidades forestales con esta especie distribuidas en el noreste de México. En cada comunidad se colectaron nueve muestras aleatorias de suelo, tomadas de pequeñas parcelas de 40 X 40 cm a una profundidad de 3 cm. Para cada muestra se determinó la densidad de semillas de *Picea martinezii* y se realizaron pruebas de viabilidad de las mismas. Los resultados indicaron valores de densidad que van de  $37 \pm 23$  a  $91 \pm 22$  semillas / m<sup>2</sup>, presentándose diferencias estadísticas solamente entre dos de las comunidades. En las pruebas de viabilidad solo una de las comunidades presentó un 16 % de viabilidad considerando la densidad de semillas puras (28 semillas / m<sup>2</sup> para esa comunidad), mientras que en el resto de las comunidades el porcentaje de viabilidad fue nulo. Se concluye que la densidad de semillas de *Picea martinezii* en las cuatro comunidades es similar, sin embargo en la mayoría de los casos presentan una viabilidad nula.

**Palabras clave:** Muestras de suelo, banco de semillas, germinación de semillas.

## 5.2. Abstract

The objective of this research work was to determine and compare the density and viability of *Picea martinezii* seeds present in the soil of four forest communities with this species distributed in northeastern Mexico. In each community, nine random samples of soil were collected, taken from small plots of 40 X 40 cm at a depth of 3 cm. For each sample, the density of *Picea martinezii* seeds was determined and their viability tests were carried out. The results indicated density values ranging from  $37 \pm 23$  to  $91 \pm 22$  seeds / m<sup>2</sup>, with statistical differences only between two of the communities. In the viability tests, only one of the communities presented a 16% viability considering the density of pure seeds (28 seeds / m<sup>2</sup> for that community), while in the rest of the communities the viability percentage was zero. It is concluded that the density of seeds of *Picea martinezii* in the four communities is similar, but in most cases they present a null viability.

**Key words:** Soil samples, seed bank, seed germination.

## 5.3. Introducción

En las comunidades forestales, el banco de semillas presentes en el suelo (BSS) representa el potencial regenerativo de las especies vegetales que en ellas habitan y además es un componente importante de la dinámica vegetal y una estrategia de sobrevivencia de las especies a lo largo del tiempo (De Souza *et al.* 2006). Desde años atrás el estudio del BSS se ha considerado en muchas áreas de la ecología vegetal debido a su vinculación directa de la recuperación de especies y comunidades (Bakker *et al.*, 1996), por ello su estudio resulta ser fundamental en aquellos ecosistemas forestales que son de gran importancia ecológica y aún más en los que presentan poblaciones vegetales en peligro de extinción, tales como aquellos donde habita *Picea martinezii* una conífera endémica del estado de Nuevo León en el noreste de México, la cual está

catalogada a nivel nacional e internacional como especie en peligro de extinción (SEMARNAT, 2010; Thomas y Farjon, 2013a), donde los estudios del BSS son requeridos para comprender el proceso de regeneración de esta especie en sus fases intermedias correspondientes a la germinación de las semillas (Abellanas, 2014). Para *Picea martinezii* se han estudiado algunas características que están relacionadas con las primeras fases de la regeneración (fecundidad del arbolado adulto), dentro de las que se encuentran las efectuadas por Flores-López *et al.* (2012), quienes estudiaron la producción de semillas e indicadores reproductivos de la especie, así como el trabajo de investigación realizado por Ledig *et al.*, (2000) quienes estudiaron los aspectos relacionados con la diversidad genética de la especie. Sin embargo aún no existen trabajos de investigación para esta especie donde se considere el estudio del BSS mediante el análisis de la viabilidad de las semillas para comprender de una mejor manera su proceso de regeneración. Al respecto, para el estudio del banco de semillas del suelo existen tres grandes metodologías para su análisis; en el primer caso se encuentran los métodos de separación, en el segundo los de germinación y en el tercero los de enterramiento (Thompson *et al.*, 1997), siendo los dos primeros los de mayor uso que el tercero. Este último consiste en enterrar las muestras de suelo en campo a una profundidad conocida esperando la regeneración de las semillas, mientras que en el caso de los métodos de separación estos se dividen en otros dos grupos (de flotación y de extracción tras lavado y tamizado). El de germinación se basa en la emergencia de plántulas y generalmente se realiza bajo condiciones controladas como pueden ser en invernaderos o cámaras de crecimiento (Piudo y Caveró, 2005), en el caso de emplear métodos por separación, adicionalmente se deben emplear otras metodologías para determinar la densidad y viabilidad de las semillas extraídas, dentro de estas se encuentran las establecidas en la “Guía para la manipulación de semillas forestales” emitida por la FAO (1991). Para el caso particular de este estudio, con el fin de entender más a profundidad el proceso de regeneración de *Picea martinezii* se establece como objetivo el determinar y comparar la densidad y

viabilidad de las semillas de esta especie presentes en el suelo de cuatro de las comunidades forestales donde habita.

#### 5.4. Materiales y métodos

El estudio de la densidad y viabilidad del banco de semillas del suelo se llevó a cabo en cuatro comunidades forestales con *Picea martinezii* distribuidas en el noreste de México, y que para este trabajo de investigación se han denominado, El Butano, Agua de Alardín, El Bosque y La Tinaja.

Para el levantamiento de las muestras en campo, en los sitios de 2 500 m<sup>2</sup> (50 x 50) establecidos en cada una de las cuatro comunidades (Capítulo I) se colectaron nueve muestras aleatorias del banco de semillas de *Picea martinezii* presentes en el suelo, esto se realizó en pequeños cuadrantes de 0.40 x 0.40 m a los cuales fueron delimitados y marcados con estacas, a estos cuadrantes primeramente se les retiró el material orgánico de mayores dimensiones (hojas y ramas), posteriormente en cada uno se retiró el suelo a una profundidad de 3 cm (profundidad en la que se encuentran las semillas viables) (Barbour y Lange, 1966), las muestras fueron depositadas en bolsas de plástico y finalmente fueron etiquetadas para trasladarlas al laboratorio (Figura 11). La recolección de las muestras se realizó en los meses de Septiembre de 2016, y Febrero y Junio de 2017.



**Figura 11.** Colecta en campo de las muestras del banco de semillas del suelo.

En laboratorio las muestras fueron secadas al aire libre y se pasaron a bolsas de papel para su almacenamiento. Posteriormente, la separación de las semillas del suelo se llevó a cabo mediante la metodología propuesta por Thompson *et al.* (1997) y que fue comparada por Piudo y Caveró (2005), para lo cual, las muestras fueron sometidas a un proceso de lavado y tamizado empleando los tamices de 3 y 6 mm (Figura 12).



**Figura 12.** Ilustración del proceso de la preparación de muestras y separación de semillas del suelo.

Posteriormente con el empleo de una lupa y teniendo como base muestras de semillas de *Picea martinezii* previamente identificadas se realizó la extracción de las semillas presentes en las muestras de suelo tamizadas (Figura 12).

Después de que las semillas fueron extraídas estas fueron manejadas según lo establecido por la FAO (1991) en la “Guía para la manipulación de semillas forestales” para determinar su densidad y viabilidad, las cuales primeramente fueron cuantificadas para determinar su densidad, posteriormente estas fueron separadas en dos grupos; las que presentaban algún daño aparente y las que no, esto con la finalidad de determinar su porcentaje de pureza, en seguida, del grupo de semillas que no presentaron algún daño aparente se realizó la selección de semillas que serían sometidas a pruebas de germinación, en este caso, para cada una de las cuatro comunidades estudiadas se consideraron cinco repeticiones de cinco semillas (25 semillas por comunidad) este número se

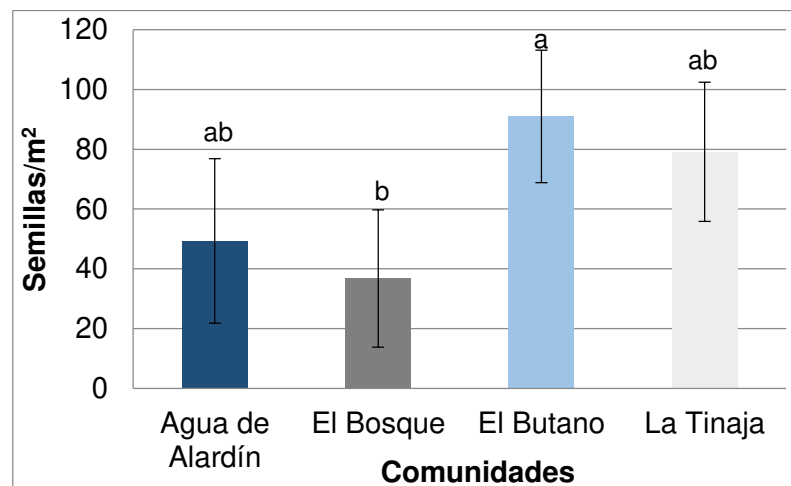
consideró según la densidad promedio de semillas sin daño aparente encontradas en cada una de las comunidades. Posteriormente, las semillas fueron sometidas a un proceso de estratificación para promover su germinación, este proceso consistió en mantener las semillas en refrigeración a una temperatura de entre 3 y 5 °C almacenadas en cajas Petri envueltas en papel celofán durante un periodo de 25 días. Concluido el proceso de estratificación las semillas fueron sumergidas en agua oxigenada mezclada con agua destilada a una concentración del 3% durante 25 minutos, posteriormente estas fueron colocadas en hojas de papel secante, después se fumigaron con un fungicida llamado Derosal® cuyo ingrediente activo es Carbendazim esto con la finalidad de evitar daños a las semillas por hongos. Ya que las semillas fueron fumigadas, estas se colocaron en cajas Petri con papel filtro en el fondo y fueron humectadas con agua destilada para posteriormente ser introducidas en la cámara de germinación donde se mantuvieron por 28 días, realizando revisiones diarias y aplicando riegos periódicos con agua destilada cada dos días. Una vez que concluyó el tiempo de germinación, las semillas que no germinaron fueron sometidas a ensayos de corte para determinar directamente su viabilidad.

Los datos obtenidos para la densidad y viabilidad de las semillas fueron capturados y ordenados en un libro de Microsoft Excel® para posteriormente realizar los análisis estadísticos correspondientes. Previo a realizar los análisis estadísticos se realizaron pruebas preliminares de normalidad e igualdad de varianzas de los datos, posteriormente los datos de cada comunidad fueron comparado estadísticamente empleando un Análisis de Varianza (ANOVA) y una prueba de comparación múltiple Bonferroni para determinar entre que comunidades había diferencias en caso de que estas se presentaran. Las pruebas preliminares y análisis estadísticos se realizaron según lo establecido por Dytham (2011) y se empleó el software libre de análisis estadístico denominado R versión 3.2.1. (R Core Team, 2017).



## 5.5. Resultados

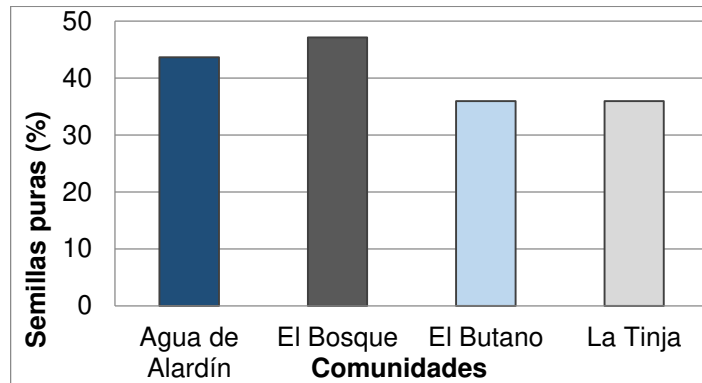
El comportamiento de la densidad de semillas del suelo indicó que esta es ligeramente variada en las cuatro comunidades estudiadas. Considerando todas las semillas (con daño aparente y sin daño) las comunidades que presentaron los mayores valores promedio en densidad fueron el Butano ( $91 \pm 22$  semillas/m<sup>2</sup>) y la Tinaja ( $79 \pm 23$  semillas/m<sup>2</sup>), mientras que las que presentaron los menores valores fueron Agua de Alardín ( $49 \pm 28$  semillas/m<sup>2</sup>) y el Bosque ( $37 \pm 23$  semillas/m<sup>2</sup>), presentándose diferencias estadísticas ( $p < 0.05$ ) únicamente entre las comunidades del Butano y el Bosque (Figura 13). Esto quiere decir que en la mayoría de los suelos de las comunidades estudiadas, la densidad de semillas de *Picea martinezii* es igual.



**Figura 13.** Comparación de la densidad de semillas en las cuatro comunidades forestales con *Picea martinezii*. Gráficos con diferente literal indican diferencias estadísticas según la prueba *post hoc* Bonferroni ( $p < 0.05$ ).

Del total de semillas de *Picea martinezii* que se encontraron en el suelo de cada una de las cuatro comunidades, en todos los casos los porcentajes de pureza fueron menores al 50%. En el caso de las comunidades que presentaron los porcentajes más altos en pureza de semillas fueron El Bosque (47%) y Agua de

Alardín 44%, y las que presentaron los porcentajes más bajos fueron El Butano y La Tinaja (36 % para cada una) (Figura 14), esto significa que dentro de las 37 a 91 semillas/m<sup>2</sup> que se encuentran en cada comunidad, entre un 36 y 47 % de estas semillas son puras, es decir que no presentan algún daño aparente y que podrían tener posibilidad de germinar.



**Figura 14.** Porcentajes de pureza de semillas en cada una de las cuatro comunidades forestales con *Picea martinezii*.

Referente a la germinación, de los porcentajes de semillas puras y que fueron sometidas a pruebas de germinación estas presentaron un nulo porcentaje (0%) en todas las comunidades estudiadas (Figura 15).



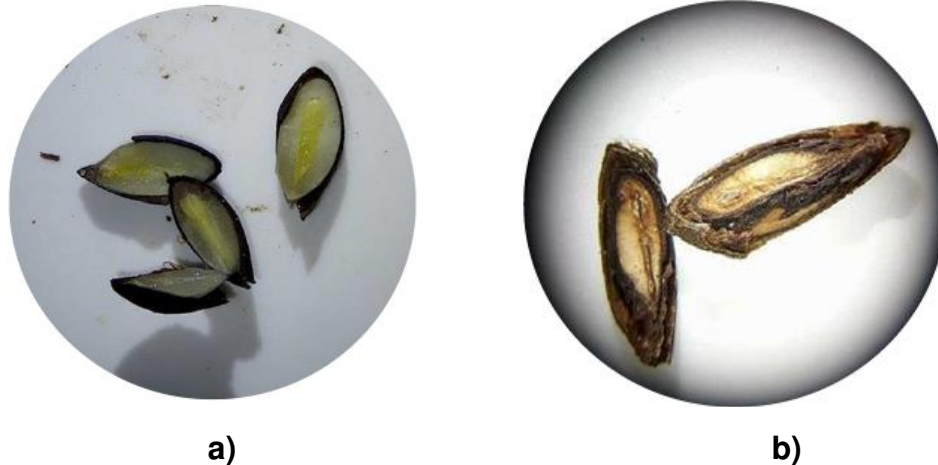
**Figura 15.** Semillas de *Picea martinezii* con nulo porcentaje de germinación en las cuatro comunidades forestales estudiadas.

Derivado del nulo porcentaje de germinación que presentaron las semillas puras de *Picea martinezii* estas fueron sometidas a pruebas de viabilidad mediante ensayos de corte, los cuales indicaron que de las cuatro comunidades, la única que presentó semillas posiblemente viables fue La Tinaja, sin embargo el porcentaje de viabilidad resulto ser muy bajo. De las cinco repeticiones (5 semillas por repetición) solo la primera (40%) y las dos últimas (20 % para cada una) mostraron semillas viables en el ensayo de corte, las cuales en promedio indicaron un 16% de viabilidad (Tabla 5). Esto quiere decir que de las 28 semillas/m<sup>2</sup> que corresponden a semillas puras para la comunidad de la Tinaja solo 4 semillas/m<sup>2</sup> son viables.

**Tabla 5.** Viabilidad de semillas de *Picea martinezii* en las cuatro comunidades forestales obtenida mediante los ensayos de corte.

Repetición	% de ensayos de corte			
	El Butano	Agua de Alardín	La Tinaja	El Bosque
1 (5 semillas)	0	0	40	0
2 (5 semillas)	0	0	0	0
3 (5 semillas)	0	0	0	0
4 (5 semillas)	0	0	20	0
5 (5 semillas)	0	0	20	0
Promedio	0	0	<b>16</b>	0

Las características de semillas viables y no viables se presentan en la figura 16, donde se puede apreciar que en el primer caso (Figura 16 a) el endospermo y embrión tiene una buena coloración característicos de este tipo de semillas, además de que el embrión se encuentra bien desarrollado, caso contrario en las semillas no viables (Figura 16 b) donde claramente se puede apreciar que tanto el endospermo como el embrión se encuentran en estado de pudrición.



**Figura 16.** Características de las semillas sometidas a ensayos de corte. a) semillas viables, b) semillas no viables.

## 5.6. Discusión

Aunque no se han reportado estudios donde se evalué de manera específica el banco de semillas del suelo en las comunidades forestales con *Picea martinezii* si se han realizado estudios para otras especies del género *Picea* a nivel internacional, por ejemplo Yin y Liu (2005) estudiaron la lluvia de semillas, la dinámica del banco de semillas del suelo y la supervivencia de las plántulas en plantaciones y poblaciones naturales de *Picea asperata* con edades de 30 y 60 años (para plantaciones) y de 150 años (para poblaciones naturales), quienes encontraron que en el caso del banco de semillas del suelo en las poblaciones naturales de 150 años, estas presentaron densidades de entre 185 y 473 semillas/m<sup>2</sup> y con densidades de 11 plántulas/m<sup>2</sup> cuyos valores están por encima de las densidades de semillas y viabilidad que se encontraron en esta investigación para *Picea martinezii*. Estos mismos autores mencionan que las semillas de esta especie pierden su viabilidad muy rápido en el suelo, lo cual está influenciado mayormente por el ataque de patógenos del suelo y la depredación por parte de animales, esto pudo ser el caso para esta investigación donde se encontró una baja viabilidad en las semillas de *Picea martinezii*. Esto mismo es congruente con lo que argumentan De Souza *et al.* (2006) quienes mencionan

que las bajas densidades y viabilidad de las semillas pueden estar indicando un agotamiento del banco de semillas del suelo atribuido a la muerte natural de las mismas, ataque por patógenos del suelo o su germinación e incorporación de renuevos como parte de la regeneración natural.

Dentro de otros factores que también se considera que pudieron haber influenciado en la baja densidad y viabilidad de las semillas de *Picea martinezii* presentes en el suelo, son los problemas de endogamia que se reportan para esta especie. Ledig *et al.* (2000) realizaron un estudio sobre el sistema reproductivo y la diversidad genética de *Picea martinezii* en dos comunidades, donde encontraron tasas de cruzamiento bajas comparadas con las que normalmente presentan las coníferas, lo cual se encuentra también asociado a una baja diversidad genética. Esto a su vez es congruente con lo que reportan Flores-López *et al.* (2012), quienes evaluaron la producción de semillas e indicadores reproductivos en comunidades con *Picea martinezii*, donde encontraron que la producción de semillas si bien es alta (266 semillas por cono) estas presentan una baja eficiencia (7%), además mencionan que los indicadores reproductivos de conos y semillas presentan una gran pérdida de semillas por óvulos abortados, óvulos rudimentario y semillas vanas, lo cual está asociado a los efectos de consanguineidad encontrados (0.75) resultado de la reducción en el tamaño poblacional.

## **5.7. Conclusiones**

Derivado de los resultados obtenidos se puede concluir que la densidad de semillas de *Picea martinezii* presentes en el suelo de las cuatro comunidades forestales estudiadas es similar, sin embargo en la mayoría de los casos presentan una viabilidad nula.

Además se considera que las densidades y viabilidad de semillas de *Picea martinezii* presentes en el suelo son bajas en comparación a las densidades que presentan otras especies de *Picea* a nivel internacional.

## CONCLUSIONES GENERALES

El estado de la regeneración natural presente en las cuatro comunidades forestales es estadísticamente igual, rechazando la hipótesis planteada para esta investigación.

El estado de la regeneración es congruente con los resultados obtenidos para los demás factores relacionados con su establecimiento (ambiente lumínico, estructura arbórea, propiedades fisicoquímicas y banco de semillas del suelo), los cuales en la mayoría de los casos no se presentaron grandes diferencias estadísticas ( $p > 0.05$ ), lo que indican condiciones muy similares para que la regeneración se desarrolle de igual manera en las cuatro comunidades.

Se considera que la regeneración es baja en las cuatro comunidades considerando las densidades de regeneración reportadas para otras especies de *Picea*, sin embargo dicha regeneración es similar a la que presentan otras especies de *Picea* en México, lo cual se atribuye a los problemas de endogamia que se reportan para estas especies debido al tamaño reducido de sus poblaciones.

## BIBLIOGRAFÍA

- Aarssen, L. W. (2015). Body size and fitness in plants: Revisiting the selection consequences of competition. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 17, 236–242.
- Abellanas, B. (2014). Bases ecológicas de la regeneración natural. *Cuadernos de la Sociedad Española de Ciencias Forestales*, 40 (2014), 1-18.
- Aguirre, C. O. A. (2002). Índices para la caracterización de la estructura del estrato arbóreo de ecosistemas forestales. *Revista Ciencia Forestal en México*, 27(92), 5-27.
- Alanís, G. J., Velazco, C. G., Foroughbakhch, R., Valdez, V., y Alvarado, M. A. (2004). Diversidad florística de Nuevo León: especies en categoría de riesgo, *Ciencia UANL*, 7(2), 209-218.
- Albert, M. (1999). Analyse der eingriffsbedingten Strukturveränderung und Durchforstungsmodellierung in Mischbeständen. Ph.D. Dissertation, Faculty of Forestry and Forest Ecology, University of Göttingen. Hainholz Verlag Göttingen, 195 pp.
- Allsopp, N., and Stock, W. D. (1995). Relationships between seed reserves, seedling growth and mycorrhizal responses in 14 related shrubs (Rosidae) from a low-nutrient environment. *Functional Ecology*, 248-54.
- Ambroży, S., Zachara, T., Kapsa<sup>1</sup>, M., Chomicz, Z. E., and Vytseha, R. (2017). Ways to use silver birch *Betula pendula* Roth regeneration in sites considered for stand conversion due to decline of Norway spruce *Picea abies* (L.) H. Karst. in the Silesian Beskid Mountains. *Forest Research Papers*, 78 (3): 226–237.
- Augusto, L., Ranger, J., Binkley, D., and Rothe, A. (2002). Impact of several common tree species of European temperate forests on soil fertility. *Ann. For. Sci.*, 59 (3) 233–253.

- Bače, R., Svoboda, M., Pouska, V., Janda, P., and Červenka, J. (2012). Natural regeneration in Central-European subalpine spruce forests: Which logs are suitable for seedling recruitment?. *Forest Ecology and Management*, 266, 254-262.
- Baddeley, A., Turner, R., and Rubak, E. (2017). *Spatial Point Pattern Analysis, Model-Fitting, Simulation, Tests*. Recuperado el 15 de diciembre de 2017 en: <http://www.spatstat.org>.
- Bakker, J. P., Poschlod, P., Strykstra, R. J., Bekker, R. M., and Thompson, K. (1996). Seed banks and seed dispersal: important topics in restoration ecology. *Acta botanica neerlandica*, 45(4), 461-490.
- Balandier, P., Sonohat, G., Sinoquet, H., Verlet-Grancher, C., and Dumas, Y. (2006). Characterisation, prediction and relationships between different wavebands of solar radiation transmitted in the understorey of even-aged oak (*Quercus petraea*, *Q. robur*) stands. *Trees*, 20, 363–370.
- Barbour, M. G. and Lange, R. T. (1966). Seed population on seed germination in some species of *Eucalyptus*. *Australian Forestry*. 3:20-23.
- Battles, J. J., and Fahey, T. J. (2000). Gap dynamics following forest decline: a case study of red spruce forests. *Ecological Applications*, 10(3), 760-774.
- Bedoya-Patiño, J. G., Estevez-Varon J. V., y Castaño-Villa G. J. (2010). Banco de semillas del suelo y su papel en la recuperación de los bosques tropicales. *Bol. Cient. Mus. Hist. Nat. Univ. Caldas* 14 (2): 77-91.
- Bílek, L., Vacek, Z., Vacek, S., Bulušek, D., Linda, R., and Král, J. (2018). Are clearcut borders an effective tool for Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) natural regeneration?. *Forest Systems*, 27(2), 010.
- Brookes, P. C., Wigston, D. L., and Bourne, W. F. (1980). The dependence of *Quercus robur* and *Q. petraea* seeding on cotyledon potassium, magnesium, calcium and phosphorus during the first year of growth. *Forestry: An International Journal of Forest Research*, 53(2), 167-177.



- Camarero, J. J., Gutiérrez, E., and Fortin, M. J. (2000). Spatial pattern of subalpine forest-alpine grassland ecotones in the Spanish Central Pyrenees. *For. Ecol. Managem.* 134: 1-16.
- Canham, C. D., Denslow, J. S., Platt, W. J., Runkle, J. R., Spies, T. A., and White, P. S. (1990). Light regimes beneath closed canopies and tree-fall gaps in temperate and tropical forests. *Canadian journal of forest research*, 20(5), 620-631.
- Cardinale, B. J., Duffy, J. E., Gonzalez, A., Hooper, D. U., Perrings, C., Venail, P., Narwani, A., Mace, G. M., Tilman, D., Wardle, D. A., Kinzig, A. P., Daily, G. C., Loreau, M., Grace, J. B., Larigauderie, A., Srivastava, D. S., and Naeem, S. (2012). Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, 486(7401), 59-67.
- Castillo-Argüero, S., Martínez-Orea, Y., y Barajas-Guzmán, G. (2014). Establecimiento de tres especies arbóreas en la cuenca del río Magdalena, México. *Botanical Sciences*, 92(2), 309-317.
- Čater, M., and Diaci, J. (2017). Divergent response of European beech, silver fir and Norway spruce advance regeneration to increased light levels following natural disturbance. *Forest Ecology and Management*, 399, 206-212.
- Cavard, X., Bergeron, Y., Chen, H. Y. H., Paré, D., Laganière, J., and Brassard, B. (2011). Competition and facilitation between tree species change with stand development. *Oikos*, 120(11), 1683-1695.
- Clark, P. J., and Evans, F.C. (1954). Distance to nearest neighbor as a measure of spatial relationships in populations. *Ecology*. 35: 445-453.
- Coates, K. D., and Burton, P. J. (1997). A gap-based approach for development and silvicultural systems to address ecosystems management objectives. *For. Ecol. Managem.* 99: 337-354.

- Comeau, P. (2000). Measuring light in the forest, extension note 42, Ministry of Forests Research Program, British Columbia, (42) 7p.
- Comeau, P. G., and Heineman, J. L. (2003). Predicting understory light microclimate from stand parameters in young paper birch (*Betula papyrifera* Marsh.) stands. *Forest Ecology and Management*, 180, 303–315.
- CONABIO-CONANP, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad-Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. (2009). Pinabete de Nuevo León (*Picea martinezii*). Fichas de especies mexicanas. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad y Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas, México, D.F.
- Corral, R. J. J., Vargas, L. B., Wehenkel, C., y Aguirre, C. O. A. (2009). Guía para el establecimiento de sitios de investigación forestal y de suelos en bosques del estado de Durango (No. F/634.9072 G8).
- Curtis, J. D., and Foiles, M. W. (1961). Ponderosa pine seed dissemination into group clearcuttings. *Journal of Forestry* 59(10):766-767.
- Dechnik-Vázquez, Y. A., Meave, J. A., Pérez-García, E. A., Gallardo-Cruz, J. A., and Romero-Romero, M. A. (2016). The effect of treefall gaps on the understory structure and composition of the tropical dry forest of Nizanda, Oaxaca, Mexico: implications for forest regeneration. *Journal of Tropical Ecology*, 32(2), 89-106.
- Densmore, R. V. (1997). Effect of day length on germination of seeds collected in Alaska. *American Journal of Botany*, 84, 274--8.
- De Souza Maia, M., Maia, F. C., y Pérez, M. A. (2006). Bancos de semillas en el suelo. *Agriscientia*, 23(1), 33-44.

- Dirzo, R. and Harper, J. L. (1980). Experimental studies on plant-slug interactions II. The effect of grazing by slugs on high density monocultures of *Capsella bursa-pastoris* and *Poa annua*. *Journal of Ecology* 68, 999-1011.
- Donoso, C. (1992). *Ecología forestal. El bosque y su medio ambiente*. 3ª edición. Ed. Universitaria, Santiago, Chile. 369 p.
- Douma, J. C., de Haan, M. W. A., Aerts, R., Witte, J. P. M. and van Bodegom, P. M. (2012). Succession-induced trait shifts across a wide range of NW European ecosystems are driven by light and modulated by initial abiotic conditions. *Journal of Ecology*, 100, 366–380.
- Duchoslav, M. (2009). Effects of contrasting habitats on the phenology, seasonal growth, and dry-mass allocation pattern of two bulbous geophytes (Alliaceae) with partly different geographic ranges. *Polish Journal of Ecology*, 57, 15–32."
- Dyderski, M. K., Gazda, A., Hachułka, M., Horodecki, P., Kałużka, I. L., Kamczyc, J., Malicki, M., Pielech, R., Smoczyk, M., Skorupski, M., Wierzcholska, S., and Jagodziński, A. M. (2018). Impacts of soil conditions and light availability on natural regeneration of Norway spruce *Picea abies* (L.) H. Karst. in low-elevation mountain forests. *Annals of Forest Science*, 75(4), 91.
- Dytham, C. (2011). *Choosing and using statistics: a biologist's guide*. John Wiley & Sons.
- FAO, Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación (1991). *Guía para la manipulación de semillas forestales*. Roma, Italia.
- Farjon, A. (2013). *Picea mariana*. The IUCN Red List of Threatened Species 2013: e.T42328A2972877. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2013-1.RLTS.T42328A2972877.en>. Downloaded on 06 April 2018.

- Farjon, A. (2017). *Picea abies*. The IUCN Red List of Threatened Species 2017: e.T42318A71233492. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2017-2.RLTS.T42318A71233492.en>. Downloaded on 06 April 2018.
- Fenner, M. (1983). Relationships between seed weight, ash content and seedling growth in twenty-four species of Compositae. *New Phytologist*, 95(4), 697-706.
- Fenner, M., and Thompson, K., (2005). *The Ecology of Seeds* Cambridge University Press, Cambridge
- Flores-López, C., Geada, L. G., López, U. C. J., y López, R. E. (2012). Producción de semillas e indicadores reproductivos en poblaciones naturales de *Picea martinezii* T. F. Patterson. *Revista Forestal Baracoa*, 31(2), 49-58.
- Flores-López, C., Geada-López, G., y Villalba-Lugo, R. E. (2014). Diversidad de especies leñosas en poblaciones de *Picea martinezii* T.F. Patterson en México. *Revista Forestal Baracoa*, 33(1).
- Foil, R. R., and Ralston, C. W. (1967). The Establishment and Growth of Loblolly Pine Seedlings on Compacted Soils 1. *Soil Science Society of America Journal*, 31(4), 565-568.
- Ford-Robertson, F. C. (1971). *Terminology of Forest Science, Technology, Practice and Products*. English language version. The Multilingual Forestry Terminology Series No. 1. Society of American Foresters, Washington, D.C. 349p.
- Franklin, J. F., and Krueger, K. W. (1968). Germination of true fir and mountain hemlock seed on snow. *Journal of Forestry* 66(5):416-417.
- Füldner, K. (1995a). Zur Strukturbeschreibung in Mischbeständen. *Forstarchiv*, 66, 149–161.
- Füldner, K. (1995b). Strukturbeschreibung von Buchen-Edellaubholz-Mischwäldern. Diss., Fak. f. Forstw. u. Waldökologie, Universität Göttingen. Cuvillier Verlag, Göttingen.

- Gadow, K. V., Sánchez, O. S., y Álvarez, J. G. (2007). Estructura y crecimiento del bosque. Universidad de Göttingen, Alemania. 280 pp.
- Gadow, K. V., Zhang, C. Y., Wehenkel, C., Pommerening, A., Corral-Rivas, J., Korol, M., Myklush, S., Hui, G. Y., Kiviste, A., and Zhao, X. H. (2012). Forest structure and diversity. In: Pukkala, T. and Gadow, K. (eds.), Continuous cover forestry. Springer Netherlands. pp. 29-83.
- Gashwiler, J. S. (1970). Further study of conifer seed survival in a western Oregon clear-cut. *Ecology* 51(5):849-854.
- Geiger, R., Aron, R. H., and Todhunter, P. (2003). The climate near the ground (6a ed.). Maryland, USA: Rowman y Littlefield Publishers, Inc.
- Ghalandarayeshi, S., Nord, L. T., Johannsen, V. K., and Larsen, J. B. (2017). Spatial patterns of tree species in Suserup Skov—a semi-natural forest in Denmark. *Forest Ecology and Management*, 406, 391-401.
- González, C. R., Treviño, G. E. J., González, T. M. A., Duque, M. Á., Gómez, C. M., y Bautista, C. A. (2018). Diversidad y estructura arbórea en un bosque de *Abies vejarii* Martínez en el sur del estado de Nuevo León. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales*, 9(45).
- Gordon, D. R., and Rice, K. J. (1993). Competitive effects of grassland annuals on soil water and blue oak (*Quercus douglasii*) seedlings. *Ecology* 74, 68-82.
- Gordon, D. T. (1970). Natural regeneration of white and red fir..influence of several factors. USDA Forest Service, Pacific Southwest Forest and Range Experiment Station, Berkeley, California. Research Paper PSW-58. 32p.
- Götzenberger, L., de Bello, F., Bråthen, K. A., Davison, J., Dubuis, A., Guisan, A., Lepš, J., Lindborg, R., Moora, M., Pärtel, M., Pellissier, L., Pottier, J., Vittoz, P., Zobel, K., and Zobel, M. (2012). Ecological assembly rules in plant

- communities approaches, patterns and prospects. *Biological Reviews*, 87:111–127.
- Grant, R. H. (1997). Partitioning of biologically active radiation in plant canopies. *International Journal of Biometeorology*, 40, 26–40.
- Grassi, G., Minotta, G., Tonon, G., and Bagnaresi, U. (2004). Dynamics of Norway spruce and silver fir natural regeneration in a mixed stand under uneven-aged management. *Can. J. For. Res.* 34: 141-149.
- Grubb, P. J., Lee, W. G., Kollmann, J., and Wilson, J. B. (1996). Interaction of irradiance and soil nutrient supply on growth of seedlings of ten European tall-shrub species and *Fagus sylvatica*. *Journal of Ecology*, 827-840.
- Hale, S. E., and Brown, N. (2005). Use of the canopy-scope for assessing canopy openness in plantation forests. *Forestry*, 78, 365–371.
- Hanley, M. E. (1998). Seedling herbivory, community composition and plant life history traits. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 1, 191--205.
- Hanley, M. E., Fenner, M., Whibley, H., and Darvill, B. (2004). Early plant growth: identifying the end point of the seedling phase. *New Phytologist*, 163(1), 61-66.
- Hanley, M. E., and Lamont, B. B. (2002). Relationships between physical and chemical attributes of congeneric seedlings: how important is seedling defence? *Functional Ecology*, 216-22.
- Henery, M. L., and Westoby, M. (2001) Seed mass and seed nutrient content as predictors of seed output variation between species. *Oikos*, 92, 479–490.
- Hilhorst, H. W. M., and Karssen, C. M. (2000). Effect of chemical environment on seed germination. In *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*, Fenner, M. (ed.), Wallingford, UK: CABI Publishing, pp. 293-309.

- Hope, G. D. (2007). Changes in soil properties, tree growth, and nutrition over a period of 10 years after stump removal and scarification on moderately coarse soils in interior British Columbia. *Forest Ecology and Management*, 242(2-3), 625-635.
- Howe, H. F., and Richter, W. (1982). Effects of seed size on seedling size in *Virola surinamensis*: a within and between tree analysis. *Oecologia* 53, 347-51.
- Howe, H. F., and Smallwood, J. (1982). Ecology of seed dispersal. *Annual review of ecology and systematics*, 13(1), 201-228.
- Hunt, R., Neal, A. M., Laffarga, J., et al. (1993). Mean relative growth rate. In *Methods in Comparative Plant Ecology: A Laboratory Manual*, G. A. F. Hendry, G. A. F. and Grime, J. P. (ed.), London: Chapman & Hall, pp. 98-102.
- Iijima, H., and Shibuya, M. (2010). Evaluation of suitable conditions for natural regeneration of *Picea jezoensis* on fallen logs. *Journal of forest research*, 15(1), 46-54.
- INEGI, Instituto Nacional de Estadística y Geografía. (2006). Conjunto de datos vectoriales. Escala 1: 1 000 000. Precipitación media anual. Recuperado de <http://www3.inegi.org.mx/sistemas/biblioteca/ficha.aspx?upc=702825267544>.
- INEGI, Instituto Nacional de Estadística y Geografía. (2007). Conjunto de datos vectoriales. Escala 1: 1 000 000. Temperatura media anual. Recuperado de <http://www3.inegi.org.mx/sistemas/biblioteca/ficha.aspx?upc=702825267551>.
- INEGI, Instituto Nacional de Estadística y Geografía. (2008). Conjunto de datos vectoriales. Escala 1: 1 000 000. Unidades climaticas. Recuperado de <http://www3.inegi.org.mx/sistemas/biblioteca/ficha.aspx?upc=702825267568>.

- INEGI, Instituto Nacional de Estadística y Geografía. (2013). Conjunto de datos vectorial edafológico escala 1: 250 000, serie II (continuo nacional). Recuperado de [http://www.inegi.org.mx/geo/contenidos/reccnat/edafologia/vectorial\\_serieii.aspx](http://www.inegi.org.mx/geo/contenidos/reccnat/edafologia/vectorial_serieii.aspx).
- Jennings, S. B., Brown, N. D., and Sheil, D. (1999). Assessing forest canopies and understorey illumination: Canopy closure, canopy cover and other measures. *Forestry*, 72, 59–73.
- Juárez, S. M., Domínguez, C. P. A., y Návar, C. J. (2014). Análisis de la estructura silvícola en bosques de la Sierra de San Carlos, Tamaulipas, Mexico. *Foresta Veracruzana*, 16(1): 24-34.
- Juntunen, V., and Neuvonen, S. (2006). Natural regeneration of Scots pine and Norway spruce close to the timberline in northern Finland. *Silva Fennica* 40(3): 443–458.
- Kimmins, J. P. (1987). *Forest ecology. A foundation for sustainable management* (2a ed.). New Jersey, USA.
- Klassen, S., and Bugbee, B. (2005). Shortwave radiation. In J. L. Hatfield, & J. M. Baker (Eds.), *Micrometeorology in agricultural systems* (pp. 43–57). Madison, USA: American Society of Agronomy, Inc.
- Krishna, U., Kanta, B. S., Dibyendu, A., Ratul, B., and John, L. N. (2009). Regeneration ecology and population status of a critically endangered and endemic tree species (*Ilex khasiana* Purk.) in north-eastern India. *Journal of Forestry Research*, 20(3), 223-228.
- Kuehne, C., and Puettmann, K. J. (2008). Natural regeneration in thinned Douglas-fir stands in western Oregon. *Journal of Sustainable Forestry*, 27(3), 246-274.
- Küppers, M., Timm, H., Orth, F., Stegemann, J., Stöber, R., Schneider, H., Schneider, H., Paliwal, K., Karunaichamy, K. S. T. K., and Ortiz, R. (1996).



- Effects of light environment and successional status on lightfleck use by understory trees of temperate and tropical forests. *Tree Physiology*, 16(1-2), 69-80.
- Laliberté, E., Cogliastro, A., and Bouchard, A. (2008). Spatiotemporal patterns in seedling emergence and early growth of two oak species direct-seeded on abandoned pastureland. *Ann. For. Sci.* 65: 407.
- Lamont, B. B., and Groom, P. K. (2002). Green cotyledons of two *Hakea* species control seedling mass and morphology by supplying mineral nutrients rather than organic compounds. *New Phytologist*, 153(1), 101-110.
- Latham, R. E. (1992). Co-occurring tree species change rank in seedling performance with resources varied experimentally. *Ecology* 73(6): 2129-2144.
- Ledig, F. T., Bermejo-Velázquez, B., Hodgskiss, P. D., Johnson, D. R., Flores-López, C., and Jacob-Cervantes, V. (2000). The mating system and genic diversity in Martinez spruce, an extremely rare endemic of Mexico's Sierra Madre Oriental: an example of facultative selfing and survival in interglacial refugia. *Canadian Journal of Forest Research*, 30(7), 1156-1164.
- Ledig, F. T., Rehfeldt, G. E., Sáenz-Romero, C., and Flores-López, C. (2010). Projections of suitable habitat for rare species under global warming scenarios. *American journal of botany*, 97(6), 970-987.
- Leishman, M. R., Sanbrooke, K. J., and Woodfin, R. M. (1999) The effects of elevated CO<sub>2</sub> and light environment on growth and reproductive performance of four annual species. *New Phytologist*, 144, 455–462.
- Leslie, A. B., Beaulieu, J. M., and Mathews, S. (2017). Variation in seed size is structured by dispersal syndrome and cone morphology in conifers and other nonflowering seed plants. *New Phytologist*, 216(2), 429-437.

- Lutz, J. A., Larson, A. J., Swanson, M. E., and Freund, J. A. (2012). Ecological importance of large-diameter trees in a temperate mixed-conifer forest. *PloS One*, 7(5): e36131.
- Macedo, P. J. E., Fernandes, D, G., Alvarez, S. E., Herrera, M. M. A. and Teixeira, X. T. M. (2018). Environmental conditions of the interior of the tropical forest and regeneration of tree species. *African Journal of Agricultural Research*, 13(14), 718-725.
- Madsen, P., and Hahn, K. (2008). Natural regeneration in a beech-dominated forest managed by close-to-nature principles—a gap cutting based experiment. *Canadian Journal of Forest Research*, 38(7), 1716-1729.
- Marañón, T., and Grubb, P. J. (1993). Physiological basis and ecological significance of the seed size and relative growth rate relationship in Mediterranean annuals. *Functional Ecology*, 591-599.
- Martínez-Sánchez, J. J., Ferrandis, P., de las Heras, J., and Herranz, J. M. (1999). Effect of burnt wood removal on the natural regeneration of *Pinus halepensis* after fire in a pine forest in Tus valley (SE Spain). *Forest ecology and management*, 123(1), 1-10.
- Martin-DeMoor, J., Lieffers, V. J., and Macdonald, S. E. (2010). Natural regeneration of white spruce in aspen-dominated boreal mixedwoods following harvesting. *Canadian journal of forest research*, 40(3), 585-594.
- Meija-Dominguez, N. R. (2007). Dinámica de la comunidad de árboles de un bosque mesófilo de montaña en la Sierra Madre del Sur (Oaxaca), México. *Revista de Biología Neotropical*, 3(2), 177.
- Mendoza, M. E., Espino, E. J., Quiñones, P. C. Z., Flores, L. C., Wehenke, C., Vargas, H. J. J., y Saenz, R. C., (2015). Propuesta de conservación de tres especies mexicanas de *Picea* en peligro de extinción. *Revista Fitotecnia Mexicana*, 38 (3), 235-247.

- Messier, C., Doucet, R., Ruel, J. C., Claveau, Y., Kelly, C., and Lechowicz, M. J. (1999). Functional ecology of advance regeneration in relation to light in boreal forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 29(6), 812-823.
- Messier, C., Parent, S., and Bergeron, Y. (1998). Effects of overstory and understory vegetation on the understory light environment in mixed boreal forests. *Journal of Vegetation Science*, 9(4), 511-520.
- Minore, D., and Laacke, R. J. (1992). Natural regeneration. p. 258 –283 in *Reforestation practices in southwestern Oregon and northern California*, Hobbs, S. D., Tesch, S. D., Owston, P. W., Stewart, R. E., Tappeiner, J. C., and Wells, G. E. (eds.). Oregon State University Press, Corvallis, OR.
- Mishra, A. K., Behera, S. K., Singh, K., Mishra, R. M., Chaudhary, L. B., and Singh, B. (2013). Effect of abiotic factors on understory community structures in moist deciduous forests of northern India. *Forest Science and Practice*, 15(4), 261-273.
- Mostacedo, B., y Fredericksen, T. S. (2000). *Manual de Métodos Básicos de Muestreo y Análisis en Ecología Vegetal. Proyecto de Manejo Forestal Sostenible (BOLFOR)*. Santa Cruz, Bolivia. 87 p.
- Murdoch, A. J., and Ellis, R. H. (2000). Dormancy, viability and longevity. In *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*, Fenner, M. (ed.): CABI Publishing, pp. 183-214.
- Myers, G. P., Newton, A. C., and Melgarejo, O. (2000). The influence of canopy gap size on natural regeneration of Brazil nut (*Bertholletia excelsa*) in Bolivia. *Forest Ecology and Management*, 127(1-3), 119-128.
- Newton, A. C. (2007). *Forest ecology and conservation. A handbook of techniques*. Oxford, UK: University Press.
- Omelko, A., Ukhvatkina, O., Zhmerenetsky, A., Sibirina, L., Petrenko, T., and Bobrovsky, M. (2018). From young to adult trees: How spatial patterns of plants with different life strategies change during age development in an

- old-growth Korean pine-broadleaved forest. *Forest Ecology and Management*, 411, 46-66.
- O'Neill, K. P., M. C. Amacher, and Perry, C. H. (2005). Soils as an indicator of forest health: A guide to the collection, analysis, and interpretation of soil indicator data in the Forest Inventory and Analysis Program. US For. Serv. Gen. Tech. Rep. NC-258. St. Paul, MN. 54 p.
- Ozanne, P. G., and Asher, C. J. (1965). The effect of seed potassium on emergence and root development of seedlings in potassium-deficient sand. *Australian Journal of Agricultural Research*, 16(5), 773-784.
- Pardos, M., Bravo, F., Gordo, J., Montero, G., y Calama, R. (2012). La investigación en regeneración natural de las masas forestales. pp. 17-36. In: Gordo J., Calama, R., Pardos, M., Bravo, F. & Montero, G. (Eds). *La regeneración natural de los pinares en los arenales de la Meseta Castellana*. Instituto Universitario de Investigación en Gestión Forestal Sostenible (Universidad de Valladolid-INIA). Valladolid, España.
- Pate, J. S., Rasins, E., Rullo, J., and Kuo, J. (1986). Seed nutrient reserves of Proteaceae with special reference to protein bodies and their inclusions. *Annals of Botany*, 57(6), 747-770.
- Peters, D.C., Yao, J., Browning, D., and Rango, A. (2014) Mechanisms of grass response in grasslands and shrublands during dry or wet periods. *Oecologia*, 174, 1323–1334.
- Piudo, M., y Caverro, R. (2005). Banco de semillas: Comparación de Metodologías de Extracción, de Densidad y de Profundidad de Muestreo. *Publ. Biol. Univ. de Navarra., Ser. Bot.*, 16: 71-85.
- Pommerening, A. (2017). Arne Pommerening's Forest Biometrics Lab. Recuperado el 15 de diciembre de 2017 en: [http://www.pommerening.org/wiki/index.php?title=Arne\\_Pommerening%27s\\_Forest\\_Biometrics\\_Lab](http://www.pommerening.org/wiki/index.php?title=Arne_Pommerening%27s_Forest_Biometrics_Lab).

- Poulson, T. L., and Platt, W. J. (1989). Gap light regimes influence canopy tree diversity. *Ecology*, 70(3), 553-555.
- Prévost, M., and Dumais, D. (2018). Long-term growth response of black spruce advance regeneration (layers), natural seedlings and planted seedlings to scarification: 25th year update. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 1-36.
- Promis, A. (2013). Medición y estimación del ambiente lumínico en el interior del bosque: Una revisión. *Revista Chapingo. Serie ciencias forestales y del ambiente*, 19(1), 139-146.
- Promis, A., Gärtner, S., Butler-Manning, D., Durán-Rengel, C., Reif, A., Cruz, G., and Hernández, L. (2011). Comparison of four different programs for the analysis of hemispherical photographs using parameters of canopy structure and solar radiation transmittance. *Waldökologie, Landschaftsforschung und Naturschutz*, 11, 19–33.
- Promis, A., Schindler, D., Reif, A., and Cruz, G. (2009). Solar radiation transmission in and around canopy gaps in an unevenaged *Nothofagus betuloides* forest. *International Journal of Biometeorology*, 53, 355–367.
- Qindi, Z., Runcheng, B., Jintun, Z., Nyobe, L., Yanming, M., and Xiaoning, L. (2012). Dynamic analysis on spatial pattern of dominant tree species of cold-temperate coniferous forest in the succession process in the Pangquangou Nature Reserve. *Acta Ecol Sin.*, 32(18): 5713–5720.
- R Core Team (2017). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: <https://www.R-project.org/>.
- Reich, P. B., Tjoelker, M. G., Walters, M. B., Vanderklein, D. W., and Buschena, C. (1998). Close association of RGR, leaf and root morphology, seed mass and shade tolerance in seedlings of nine boreal tree species grown in high and low light. *Functional Ecology*, 12(3), 327-338.

- Rentch, J. S., Ford, W. M., Schuler, T. S., Palmer, J., and Diggins, C. A. (2016). Release of suppressed red spruce using canopy gap creation—Ecological restoration in the central Appalachians. *Natural Areas Journal*, 36(1), 29-37.
- Roxburgh, J. R., & Kelly, D. (1995). Uses and limitations of hemispherical photography for estimating forest light environments. *New Zealand Journal of Ecology*, 19, 213–217.
- Rubio, C. E. A., González, T. M. A., Himmelsbach, W., Ávila, F. D. Y., Alanís, R. E., y Jiménez, P. J. (2017). Patrones de distribución espacial del arbolado en un bosque mixto de pino-encino del noreste de México. *Revista mexicana de biodiversidad*, 88(1), 113-121.
- Schlatter, J., Grez, R., y Gerding, V. (2003). Manual para el reconocimiento de suelos. Universidad Austral de Chile, Valdivia, Chile, 114 p.
- Schleppi, P., and Paquette, A. (2017). Solar radiation in forests: theory for hemispherical photography. In *Hemispherical Photography in Forest Science: Theory, Methods, Applications* (pp. 15-52).
- Schroeder D. (1992). *Bodenkunde in Stichworten* Ferdinand Hirt, Bern. 160 p.
- SEMARNAT, Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (2002). Norma Oficial Mexicana. NOM–021–SEMARNAT–2000. Que establece las especificaciones de fertilidad, salinidad y clasificación de suelos. Estudios, muestreos y análisis. Diario Oficial de la Federación. 31 de diciembre 2002. 85 p.
- SEMARNAT, Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (2010). Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010. Diario Oficial de la Federación (DOF).
- Sène, M., Doré, T., and Pellissier, F. (2000). Effect of phenolic acids in soil under and between rows of a prior sorghum (*Sorghum bicolor*) crop on

- germination, emergence, and seedling growth of peanut (*Arachis hypogea*). *Journal of chemical ecology*, 26(3), 625-637.
- Serrada, H. R. (2003). Regeneración natural: situaciones, concepto, factores y evaluación. *Cuadernos de la Sociedad Española de Ciencias Forestales*, (15), 11-16.
- Silva Matos, D. M., and Watkinson, A. R. (1998). The fecundity, seed, and seedling ecology of the edible palm *Euterpe edulis* in southeastern Brazil. *Biotropica*30, 595--603.
- Singh, S., Malik, Z. A., and Sharma, C. M. (2016). Tree species richness, diversity, and regeneration status in different oak (*Quercus* spp.) dominated forests of Garhwal Himalaya, India. *Journal of Asia-Pacific Biodiversity*, 9(3), 293-300.
- Smith, J., Harvey, B. D., Koubaa, A., Brais, S., and Mazerolle, M. J. (2016). Sprucing up the mixedwoods: growth response of white spruce (*Picea glauca*) to partial cutting in the eastern Canadian boreal forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 46(10), 1205-1215.
- Soil Survey Division Staff (SSDS). (1993). Soil survey manual. Handbook No. 18. United States Department of Agriculture (USDA). Washington D. C. 437 p.
- Steinbauer, G. P., and Grigsby, B. (1957). Interaction of temperature, light, and moistening agent in the germination of weed seeds. *Weeds*, 5(3), 175-182.
- Stock, W. D., Pate, J. S., and Delfs, J. (1990). Influence of seed size and quality on seedling development under low nutrient conditions in five Australian and South African members of the Proteaceae. *The Journal of Ecology*, 1005-1020.
- Strachan, I. B., Stewart, D. W., and Pattey, E. (2005). Determination of leaf area index in agricultural systems. In J. L. Hatfield, and J. M. Baker (Eds.), *Micrometeorology in agricultural systems* (pp. 179–198). Madison, USA: American Society of Agronomy, Inc.

- Stuiver, B. M., Wardle, D. A., Gundale, M. J., and Nilsson, M. C. (2016). Seedling responses to changes in canopy and soil properties during stand development following clear-cutting. *Forest Ecology and Management*, 378, 31-43.
- Szydlarski, M., and Modrzyński, J. (2015). Increase of natural regeneration area of Norway spruce (*Picea abies* L. Karst.) in the Kaszuby Lake District during the decade 2002–2012. *Forest Research Papers*, 76(1), 66-72.
- Thiers, O., Reyes J., Gerding V., y Schlatter J. E. (2014). Suelos en ecosistemas forestales. In Donoso, C., González M. E., y Lara A. eds. *Ecología forestal. Bases para el manejo sustentable y conservación de los bosques nativos de Chile*. Valdivia, Chile. Ediciones UACH. p. 133-178.
- Thomas, P. (2013). *Taxus globosa*. The IUCN Red List of Threatened Species 2013: e.T30724A2795235. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2013-1.RLTS.T30724A2795235.en>. Downloaded on 23 March 2018.
- Thomas, P., and Farjon, A. (2013a). *Picea martinezii*. The IUCN Red List of Threatened Species 2013: e.T32996A2829306. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2013-1.RLTS.T32996A2829306.en>. Downloaded on 04 December 2017.
- Thomas, P. and Farjon, A. (2013b). *Picea chihuahuana*. The IUCN Red List of Threatened Species 2013: e.T32479A2820455. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2013-1.RLTS.T32479A2820455.en>. Downloaded on 06 April 2018.
- Thomas, P. and Farjon, A. (2013c). *Picea engelmannii* ssp. *mexicana*. The IUCN Red List of Threatened Species 2013: e.T33922A2839137. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2013-1.RLTS.T33922A2839137.en>. Downloaded on 06 April 2018.
- Thompson, K., Bakker, J., and Bekker, R. (1997). *The soil seed Banks of North West Europe: methodology, density and longevity*. Cambridge University Press. United Kingdom. 276 p.p.



- Torimaru, T., Akada, S., Ishida, K., Matsuda, S., and Narita, M. (2013). Spatial associations among major tree species in a cool-temperate forest community under heterogeneous topography and canopy conditions. *Population Ecology*, 55(2), 261-275.
- Torres, A. E. (2003). Experiencias sobre regeneración natural de alcornoque (*Quercus suber* L.). *Cuadernos de la Sociedad Española de Ciencias Forestales*, (15), 37-48.
- Traveset, A., Heleno, R., and Nogales, M. (2014). The ecology of seed dispersal. *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*, 3, 62-93.
- Urbieto, I. R., Pérez-Ramos, I. M., Zavala, M. A., Marañón, T., and Kobe, R. K. (2008). Soil water content and emergence time control seedling establishment in three co-occurring Mediterranean oak species. *Can. J. For. Res.* 38: 2382-2393.
- Vaartaja, O. (1950). On factors influencing the initial development of pine. *Oikos* 2(i):89-108.
- Vandekerkhove, K., Vanhellefont, M., Vrška, T., Meyer, P., Tabaku, V., Thomaes, A., Leyman, A., De Keersmaeker, L., and Verheyen, K. (2018). Very large trees in a lowland old-growth beech (*Fagus sylvatica* L.) forest: Density, size, growth and spatial patterns in comparison to reference sites in Europe. *Forest Ecology and Management*, 417, 1-17.
- Verdú, M., and Traveset, A. (2005). Early emergence enhances plant fitness: A phylogenetically controlled meta-analysis. *Ecology*, 86, 1385–1394.
- Vesterdal, L., and Raulund, R. K. (1998). Forest floor chemistry under seven tree species along a soil fertility gradient. *Can. J. For. Res.*, 28: 1636–1647.
- Wackerly, D. D., Mendenhall, W., and Scheaffer, R. L. (2008). *Mathematical Statistics with Applications* (7th ed.). Cengage Learning.

- Wagner, J., and Mitterhofer, E. (1998). Phenology, seed development, and reproductive success of an alpine population of *Gentianella germanica* in climatically varying years. *Botanica Acta* 111, 159--66.
- Wang, G. G., and Klinka, K. (1997). White spruce foliar nutrient concentrations in relation to tree growth and soil nutrient amounts. *Forest Ecology and Management*, 98(1), 89-99.
- Wehenkel, C., Brazão, P. J. M., Carrillo, P. A., Martínez, G. J. H., and Crecente, C. F. (2015). Spatial distribution patterns in the very rare and species-rich *Picea chihuahuana* tree community (Mexico). *PLoS ONE*, 10(10): e0140442.
- West, M. M., Ockenden, I., and Lott, J. N. (1994). Leakage of phosphorus and phytic acid from imbibing seeds and grains. *Seed Science Research*, 4(2), 97-102.
- Yan, E. R., Zhou, L. L., Chen, H. Y. H., Wang, X. H., and Liu, X. Y. (2018). Linking intraspecific trait variability and spatial patterns of subtropical trees. *Oecologia*, 186:793-803.
- Yang, X., Yan, D., and Liu, C. (2014). Natural Regeneration of Trees in Three Types of Afforested Stands in the Taihang Mountains, China. *PLoS ONE* 9(9): e108744.
- Yin, H., and Liu, Q. (2005). Seed rain and soil seed banks of *Picea asperata* in subalpine spruce forests, Western Sichuan, China. *Acta Phytocological Sinica*, 29(1), 108-115.
- Zavala, M. A., Zamora, R., Pulido, F., Blanco, J. A., Imbert, B., Marañón, T., Castillo, F., y Valladares, F. (2008). Nuevas perspectivas en la conservación, restauración y gestión sostenible del bosque mediterráneo. *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. F. Valladares (eds.), pp. 509-530. Organismo Autónomo de Parques Nacionales. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.

Zhang, S., Huang, Y., and Zang, R. (2017). The assembly and interactions of tree species in tropical forests based on spatial analysis. *Ecosphere*, 8(7).