*Revista Mexicana de Agroecosistemas* ISSN: 2007-9559 vol. 10(2): 90 – 105, 2023
*DOI: https://doi.org/10.60158/rma.v10i2.367*



# DIVERSIDAD VEGETAL DEL SOTOBOSQUE EN RODALES DE OYAMEL EN AQUIXTLA, PUEBLA, MÉXICO

# UNDERSTORY VEGETATION DIVERSITY IN SACRED-FIR STANDS IN AQUIXTLA, PUEBLA, MÉXICO

[1]Pedro A. Plateros-Gastélum, [2]Valentín J. Reyes-Hernández, [3]Gisela V. Campos-Ángeles, [2]Patricia Hernández-de la Rosa, [2]Alejandro Velázquez-Martínez, [2]Daisy Barrera-Ortega

*[1, 2] Estudiante, investigador; Colegio de Postgraduados. Postgrado en Ciencias Forestales. Km. 36.5 Carr. Mex-Tex, Montecillo, Estado de México CP 56264. [3] Tecnológico Nacional de México, Campus Valle de Oaxaca (ITVO). Ex hacienda de Nazareno, Xoxocotlán, Oaxaca, México. C.P. 71233. [§]Autor de correspondencia: (vreyes@colpos.mx)*

## RESUMEN

La vegetación del sotobosque representa el mayor componente de biodiversidad en la mayoría de los ecosistemas forestales, y tiene un papel clave en su funcionamiento. El objetivo fue evaluar cómo la estructura del dosel y la disponibilidad de luz, influyen en la diversidad del sotobosque en rodales puros de *Abies religiosa* (oyamel) en Aquixtla, Puebla. Se establecieron 16 unidades de muestreo en masas puras de oyamel, ubicando cinco cuadrantes de 1 $m^2$ en cada unidad, en los que se colectaron, registraron, y determinaron las plantas presentes; se estimaron la riqueza de especies, y los índices de diversidad de Shannon y Simpson. Se evaluaron también el ambiente lumínico y la estructura del dosel con fotografías hemisféricas. La relación entre las variables de estudio se determinó con el coeficiente de correlación de Pearson y con regresión lineal simple. El índice de diversidad de Shannon-Wiener presentó valores de entre 0.98 y 2.52, mientras que el índice de Simpson de 0.48 a 0.89. La riqueza de especies tuvo una relación lineal positiva con la fracción de apertura del dosel ($R^2 = 0.68$; $p < 0.001$), con el índice de diversidad de Shannon-Wiener ($R^2 = 0.51$; $p < 0.01$) y con el índice de Simpson ($R^2 = 0.34$; $p < 0.05$). Se concluye que la estructura del dosel influye en la diversidad del sotobosque de diversas maneras. Un aumento en la apertura tendrá un efecto positivo al incrementarse la heterogeneidad y disponibilidad de la luz, promoviendo la presencia de especies con diferentes necesidades de luz.

**Palabras clave:** *Abies religiosa*, apertura del dosel, fotografías hemisféricas, índices de diversidad.

## ABSTRACT

Understory vegetation represents the greatest biodiversity component in most forest ecosystems, with a key role in their functioning. The objective was to assess how the canopy structure and light availability influence understory vegetation diversity in pure *Abies religiosa* stands (oyamel), in Aquixtla, Puebla. Sixteen sampling units were set up in pure stands of oyamel, locating five quadrats 1 $m^2$ in size within each sampling unit, where all vegetation was collected and registered. We estimated species richness, as well as Shannon-Weiner and Simpson diversity indices. Canopy structure and light environment were also evaluated with hemispherical photography. Analysis included the use of Pearson correlation coefficient and linear regression. Shannon-Weiner diversity index ranged from 0.98 to 2.52, whereas Simpson index fluctuated from 0.48 to 0.89. Species richness showed a significant relationship with gap fraction ($R^2 = 0.68$, $p < 0.001$), with Shannon-Weiner index ($R^2 = 0.51$; $p < 0.01$), and with Simpson index ($R^2 = 0.34$; $p < 0.05$). We conclude that canopy structure has a significant positive effect on understory diversity, since it

Recibido: 11/09/2023
Aceptado: 21/11/2023

increases light availability and heterogeneity, which would promote the presence of species with different light requirements.

**Index words:** *Abies religiosa*, canopy openness, hemispherical photography, diversity indices.

## INTRODUCCIÓN

El sotobosque contiene la mayor proporción de diversidad biológica existente en bosques templados y boreales, además de ser hábitat de diversas especies de insectos y mamíferos y dar origen a diversos productos forestales no maderables (Ampoorter et al., 2014). Es determinante también en la composición y estructura de ecosistemas forestales (Hansen et al., 1991), ya que interviene en el flujo de energía, dinámica del carbono y ciclo de nutrientes (Kimmins, 2004), así como en la composición y estructura del dosel, a pesar de su relativa baja contribución a la biomasa forestal total (McIntosh, Macdonald & Quideau., 2016).

La diversidad vegetal del sotobosque se relaciona con la heterogeneidad ambiental, estructural y biológica del dosel, y con características del suelo (Chávez & Macdonald, 2010), lo que establece complejas relaciones entre los componentes del ecosistema (Kern et al., 2013) que mantienen su funcionalidad y contribuyen a su estabilidad y productividad (Gustafsson et al., 2012; Lefcheck et al., 2015). Así, la diversidad del sotobosque se explica a partir del incremento en la heterogeneidad del microambiente como de la vegetación (Reich et al., 2012).

En particular, la radiación solar es uno de los principales recursos limitantes para el establecimiento de especies vegetales bajo el dosel, por lo que incrementos en la disponibilidad de luz influyen en la abundancia de las especies vegetales, sobre todo por efecto de la competencia, lo que afecta la riqueza de especies (Tinya & Ódor, 2016). La radiación solar, directa y difusa, que incide en un sitio influye los procesos fisiológicos, morfológicos y reproductivos de los organismos, y los procesos químicos y físicos del ecosistema (Promis et al., 2009). El balance entre la radiación solar incidente en el dosel y el sotobosque, y su distribución espacial y temporal, dependerán de la transmisión e intercepción de la radiación por y a través de la cubierta vegetal (Webster et al., 2016), lo que está determinado por la densidad, tamaño y distribución de las copas de los árboles (i.e. su estructura) (Saavedra-Romero et al., 2016).

En este estudio, se evaluó la estructura del dosel con fotografías hemisféricas (FH), para estimar regímenes de iluminación (Seidel et al., 2011) por medio de índices de transmisión de radiación, frecuencia y duración de haces de luz, y proporción de luz directa y difusa (Frazer, 1999). Además, se analizó la riqueza de especies y diversidad alfa del sotobosque como respuesta a la heterogeneidad lumínica (Gilliam, 2014). El objetivo principal fue evaluar cómo la estructura del dosel y la disponibilidad de luz, influyen en la diversidad del sotobosque en rodales puros de *Abies religiosa* (Kunth) Schltdl. et Cham. en el municipio de Aquixtla, Puebla.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Sitio de estudio y muestreo

El estudio se realizó en La Reserva Forestal Multifuncional "El Manantial" S. C. (PRF "El Manantial") ubicada en la "Sierra Norte" de Puebla (Fig. 1), con una superficie total de 266.8 ha, entre los 19° 42' 27.4" y 19° 44' 37.6" norte y los 98° 00' 43.9" y 97° 58' 56.5" oeste, en los municipios de Aquixtla e Ixtacamaxtitlán. La reserva se encuentra dentro de la Región Hidrológica No. 27 Tuxpan-Nautla, tiene topografía accidentada con pendientes de 20 a 60 %, y con 2650 a 3178 m de altitud (Castaños-Martínez & Castro-Zavala, 2014).

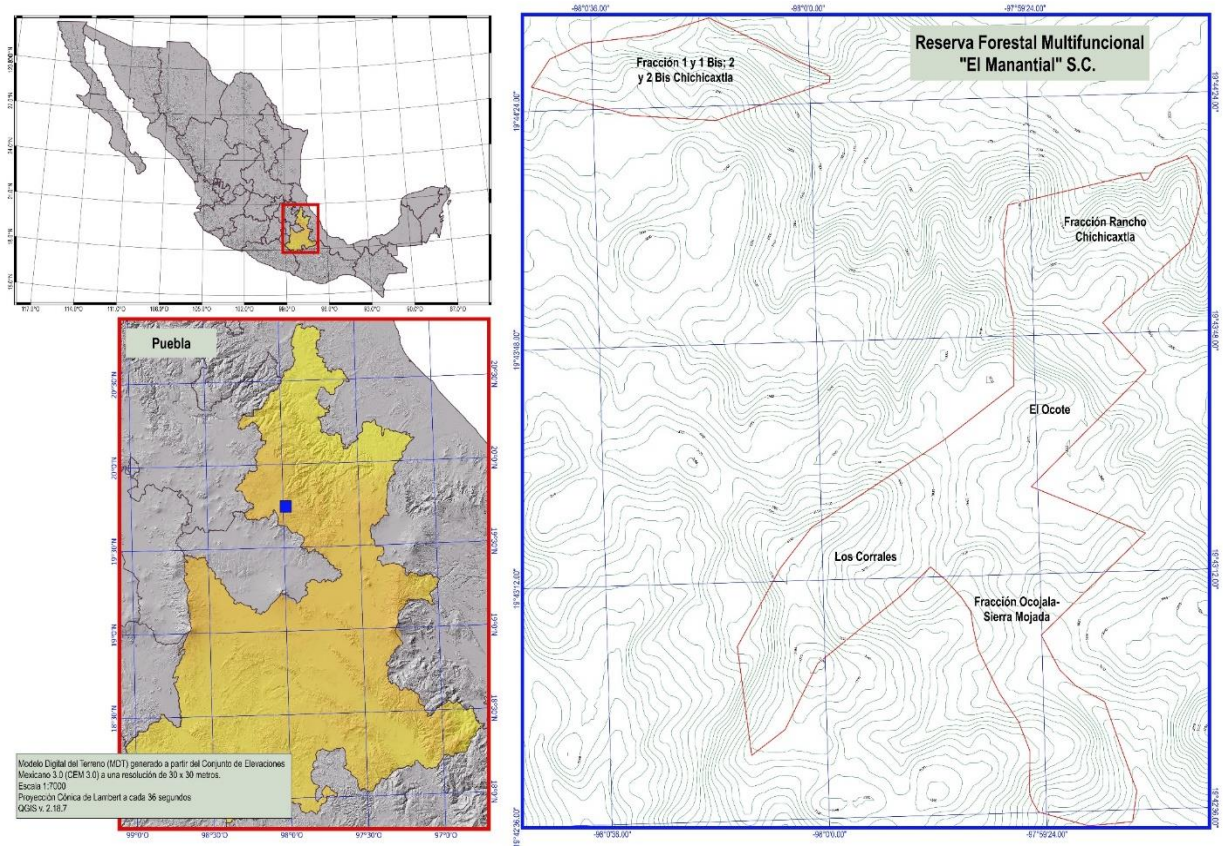


**Figura 1**. Ubicación del Conjunto Predial Reserva Forestal "El Manantial", Aquixtla, Puebla.

Se identifican dos tipos de climas: 1) templado subhúmedo con lluvias en verano C($w_1$) por debajo de la cota de los 3000 m, con temperatura media anual de 12 ° a 18 °C, y precipitación total de 600 a 1000 mm anuales; 2) templado subhúmedo de mayor humedad C($w_2$) por arriba de 3000 msnm, y precipitación total de 700 a 1500 mm anuales. La vegetación dominante son bosques mezclados de pino (*Pinus patula, P. pseudostrobus, P. ayacahuite* var. *veitchii, P. rudis* y *P. teocote*) y oyamel en diferentes proporciones, y masas puras de pino (*P. patula*) y de oyamel. En el estrato arbustivo dominan *Arbutus xalapensis* y *Baccharis conferta* (Castaños-Martínez & Castro-Zavala, 2014).

Se establecieron 16 parcelas de 500 m² (UM) (2.3 % de intensidad de muestreo) del área que ocupa el bosque de oyamel en el predio, en las cuales se registró a los árboles con diámetro normal (1.3 m) igual o mayor a 0.05 m, se les estimó su altura (m, *H*) y se midió su diámetro normal (cm, $d_n$). Se delimitaron cinco sub-unidades de 1 m² (n = 80), a 10 m de distancia partir del centro de cada UM (Goslee, 2006) hacia los cuatro puntos cardinales con una sub-unidad en el centro de la UM. En cada sub-unidad se identificaron y cuantificaron las especies vasculares del sotobosque, de las no vasculares (*e.g.* briofitas) solo se registró su presencia. Se colectaron muestras de los individuos que no fue posible determinar taxonómicamente, para después identificarles y depositarles en el Herbario de la División de Ciencias Forestales de la Universidad Autónoma Chapingo. Las actividades de campo se realizaron en agosto y septiembre de 2017.

**Tabla I.** Variables suministradas para análisis de fotografías hemisféricas con el software GLA©.

| Variable | Valor |
|---|---|
| Índice de nubosidad | 0.50 |
| Fracción del espectro electromagnético | 0.45 |
| Fracción de la radiación directa incidente | 0.50 |
| Coeficiente de transmisión bajo cielo claro ($\mu m$) | 0.65 |
| Valor de la constante solar ($W.m^2$) | 1367 |
| Intensidad del sol en condiciones de cielo nublado | UOC |

UOC = Universal Overcast Sky, que considera que en condiciones de cielo nublado uniforme la radiación incidente es isotrópica (Schleppi & Paquette, 2017).

## Estimación de estructura del dosel y régimen de luz

En cada UM se ubicaron cinco puntos para tomar fotografías hemisféricas (FH), estimar radiación solar y fracción de cielo visible, y establecer su relación con índices de diversidad (Tinya & Ódor, 2016). Se capturaron 80 fotografías con una cámara digital Canon® EOS SLI APS-C sensor CMOS de 18 megapíxeles, provista de una lente hemisférica "ojo de pescado" Rokinon® 8 mm F3.5 HD, y nivel de burbuja Polaroid® de doble eje. El equipo se montó en un trípode a 1.30 m sobre el nivel del suelo, para facilitar su nivelación horizontal y orientación hacia el norte.

Se usaron protocolos estándar (Zhang Chen, & Miller., 2005) para lo cual se controla la apertura del lente y la velocidad de obturación (Leblanc & Fournier, 2014). La apertura del lente fue de f5.6 con velocidad de obturación de 1/125 segundos, y sensibilidad ISO 400 (1/4 de segundo). La calidad de las imágenes fue de 5184 x 3456 píxeles con resolución vertical y horizontal de 350 ppp (puntos por pulgada) en formato JPEG a color y RAW.

El procesamiento y análisis de las FH se realizó con el software Gap Light Analyzer© (GLA) v.2.0 conforme al procedimiento descrito en el manual del usuario (Nobis & Hunziker, 2005). Para analizar cada fotografía se suministró información del sitio de captura (i.e. latitud, longitud, altitud, exposición y pendiente), además del período de análisis (365 días). En la configuración previa se proporcionaron parámetros de ajuste (Tabla 1) (Schleppi & Paquette, 2017).

Con GLA© se estimaron la fracción de apertura del dosel (FAD) e índice de área foliar (IAF) como indicadores de estructura (Plateros-Gastélum *et* al., 2018). Se calcularon también luz directa (TransDir) y luz difusa (TransDif) transmitidas a través del dosel como estimadores de luminosidad en función de la radiación incidente por encima del dosel (Seidel, Fleck, & Leuschner., 2012), duración promedio acumulada de haces de luz (DAS), duración media de un haz de luz (DPS) y frecuencia relativa de haces de luz (FRH) para describir la duración en minutos de la radiación solar susceptible de alcanzar un punto en el sotobosque (Hu et al., 2010).

La distribución de frecuencia relativa de haces de luz se realizó utilizando la clasificación propuesta por (Smith & Berry, 2013), que divide a los episodios de radiación solar de la siguiente forma: haz de luz (sunflecks), intensidad menor al 100 % y duración menor a 8 minutos (SF), parche o mancha de luz (sunpatch), episodios con intensidades del 100 % y mayores a 8 minutos (SP), claro de luz (sungap) episodios mayores a 60 minutos (SG), y claros (clearing) episodios mayores a 120 minutos (CL).

También, con GLA© se estimaron porcentajes de radiación incidente directa, difusa y total transmitida a través de claros, y porcentaje de radiación transmitida a través de claros, lo que en conjunto se denomina índice de transmisión de luz (GLI).

El GLI es similar al índice de luz en claros (Gap Light Index - GLI) (Canham, 1988), que especifica el porcentaje de Radiación Fotosintéticamente Activa (RFA) incidente, transmitida a través de un claro hacia cualquier punto sobre el sotobosque durante un período de tiempo, y permite relacionar el tamaño y la forma de un claro con la transmisión de RFA tanto directa como difusa a cualquier punto dentro o fuera del claro.

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

Donde, $P_{difusa}$ y $P_{directa}$ son las proporciones de RFA incidente en la parte superior del dosel como radiación difusa y radiación directa, respectivamente ($P_{difusa} = 1 - P_{directa}$); y $T_{difusa}$ y $T_{directa}$ son las proporciones de radiación difusa y directa transmitidas a través de un claro. GLI toma valores de cero cuando no está definido un claro visible en el dosel y un máximo de 100 que corresponde a un sitio con ausencia de dosel o a cielo abierto (Bartemucci, Messier & Canham., 2006).

## Estimación de la biodiversidad del sotobosque

Se utilizó el conteo directo del número de especies en muestras de igual tamaño (5.0 m² por UM) como alternativa al uso de índices de riqueza (S), sin considerar la proporción y distribución de cada especie. La riqueza de especies no muestra cómo se encuentra distribuida u organizada la diversidad dentro de la comunidad, pero es un parámetro útil para comparar localidades diferentes (Roswell, Dushoff & Winfree., 2021).

Se estimaron también los índices de Shannon-Wiener (H´) y el de dominancia de Simpson ($D_{SI}$), ya que éstos permiten incorporar la riqueza y densidad de especies. El primero combina información de riqueza y la equidad (Magurran, 2004), y el segundo se considera un buen estimador de la diversidad en muestras pequeñas, además de capturar la varianza de las abundancias de las especies. Cada índice de diversidad se calculó por UM, con el paquete R© a través de Vegan 2.4-5 desarrollado para cálculos de diversidad biológica (Oksanen, 2013).

## Análisis estadístico

Éste se realizó con R© (R Core Team, 2000) (Venables & Smith, 2017). Para cada variable de estructura del rodal, del dosel, y de la duración y distribución de la radiación solar, se calcularon valores promedio, desviación estándar y coeficiente de variación por UM. Se realizó un análisis de correlación de Pearson entre variables estructurales y las de disponibilidad de luz, para ajustar modelos de asociación entre ellas con regresión lineal simple. Los modelos de regresión que se presentan, corresponden a las relaciones que fueron significativas ($p < 0.01$).

# RESULTADOS Y DISCUSIÓN

## Riqueza y diversidad del sotobosque

Se colectó un total de 44 especies de plantas en el sotobosque analizado (Tabla 2). Del total no se pudo identificar a siete ejemplares, ya que se encontraban en etapa juvenil durante la colecta y carecían de diferenciación morfológica clara para su identificación.

La riqueza entre unidades de muestreo tuvo una variación de entre 6 y 19 especies vasculares y de briofitas. La riqueza total de especies en el bosque estudiado ($S = 44$), fue mayor a la reportada por Castro-Luna (2013) ($S = 39$) para bosques de oyamel en el Estado de México, pero menor a la obtenida por Sánchez González et al. (2006) para transectos altitudinales de 3000 a 3500 m en el

Tabla 2. Taxones registrados e identificados en las sub-unidades de muestreo.

| División | Clase | Familia | Especie |
|---|---|---|---|
| POLYPODIOPHYTA | | | |
| | POLYPODIOPSIDA | | |
| | | Polypodiaceae | |
| | | | *Polypodium polypodioide*s (L.) Watt |
| | | Aspleniaceae | |
| | | | *Asplenium monanthes* L. |
| PINOPHYTA | | | |
| | PINOPSIDA | | |
| | | Pinaceae | |
| | | | *Abies religiosa* (Kunth) Schltdl. *et* Cham. |
| MAGNOLIOPHYTA | | | |
| | LILIOPSIDA | | |
| | | Poaceae | |
| | | | *Brachypodium mexicanum* (Roem. *et* Schult.) Link |
| | | | *Piptochaetium fimbriatum* (Kunth) Hitchc |
| | | Orchidaceae | |
| | | | *Deiregyne eriophora* (B.L. Rob. y Greenm.) Garay |
| | MAGNOLIOPSIDA | | |
| | | Asteraceae | |
| | | | *Baccharis conferta* Kunth |
| | | | *Archibaccharis serratifolia* (Kunth) S.F. Blake |
| | | | *Erigeron galeottii* (A.Gray) Greene |
| | | | *Senecio callosus* Sch.Bip. |
| | | | *Stevia monardifolia* Kunth |
| | | | *Bidens odorata* Cav. |
| | | | *Bidens pilosa* L. |
| | | | *Ageratina glabrata* (Kunth) R.M. King y H. Rob. |
| | | | *Gnaphalium viscosum* Kunth |
| | | | *Roldana platanifolia* (Benth.) H. Rob. y Brettell |
| | | Rosaceae | |
| | | | *Alchemilla procumbens* Rose |
| | | | *Acaena elongata* L. |
| | | | *Rubus pringlei* Rydb. |
| | | Solanaceae | |
| | | | *Cestrum elegan*s (Brongn.) Schltdl. |
| | | | *Solanum nigrescens* M. Martens y Galeotti |
| | | Fagaceae | |
| | | | *Quercus sp.* |

| | |
|---|---|
| Caryophyllaceae | |
| | *Arenaria lanuginosa* (Michx.) Rohrb |
| Ericaceae | |
| | *Arbutus xalapensis* Kunth |
| | *Pernettya ciliata* (Schltdl. ety Cham.) Small |
| Grossulariaceae | |
| | *Ribes ciliatum* Humb. et Bonpl. ex Roem. et Schult. |
| Lamiaceae | |
| | *Salvia elegans* Vahl. |
| | *Lepechinia caulescens* (Ortega) Epling |
| Oxalidaceae | |
| | *Oxalis alpina (Rose*) R.Knuth |
| Rubiaceae | |
| | *Didymaea alsinoides* (Cham. et Schltdl.) Standl. |
| | *Galium hypocarpium* (L.) Endl. ex Griseb. |
| | *Hamelia patens* Jacq. |
| Plantaginaceae | |
| | *Plantago australis* Lam. |
| Pyrolaceae | |
| | *Monotropa uniflora* L. |
| Caprifoliaceae | |
| | *Lonicera mexicana* (Kunth) Rehder. |
| Geraniaceae | |
| | *Geranium seemannii* Peyr. |
| | *Geranium lilacinum* R. Knuth |

oriente del Estado de México (*S = 137*); en este trabajo, las UM se distribuyeron en un intervalo altitudinal menor (2860 a 3157 m).

La riqueza obtenida fue también menor a la reportada en otros trabajos en Jalisco (*S = 64*) (Cuevas-Guzmán et al., 2011), Veracruz (S = 122) (Narave, 1985) y Coahuila (S = 73) (Encina-Domínguez et al., 2008). Sin embargo, es pertinente señalar que dichos trabajos se realizaron en bosques mezclados de oyamel con elementos de bosque mesófilo en Jalisco, o de pino, encino y *Pseudotsuga* sp. en el resto de las localidades, lo cual pudo ser factor para obtener mayor riqueza en comparación con el presente estudio, además de variaciones en la superficie de muestreo.

Las especies colectadas pertenecen a 19 familias (Fig. 2), siendo la más numerosa Asteraceae con nueve géneros (*Ageratina*, *Stevia*, *Bidens*, *Baccharis*, *Roldana*, *Erigeron*, *Senecio*, *Archibaccharis* y *Gnaphalium*), seguida de Ericaceae y Rosacea con tres géneros cada una. Las familias Rubiaceae, Poaceae, Solanaceae, y Lamiaceae presentaron dos géneros cada una, mientras que el resto solo uno, que es el caso de Aspleniaceae, Orchidaceae, Apiaceae, Grossulariaceae, Plantaginaceae, Polypodiacea, Oxalidaceae, Pinaceae, Fagaceae, Caryophyllacea, Caprifoliaceae y Geraniaceae (ésta última con dos especies). Los géneros y especies registrados en este estudio son frecuentes en bosques de oyamel de otras áreas de México, y coincide la familia Asteraceae como la más numerosa en cuanto a

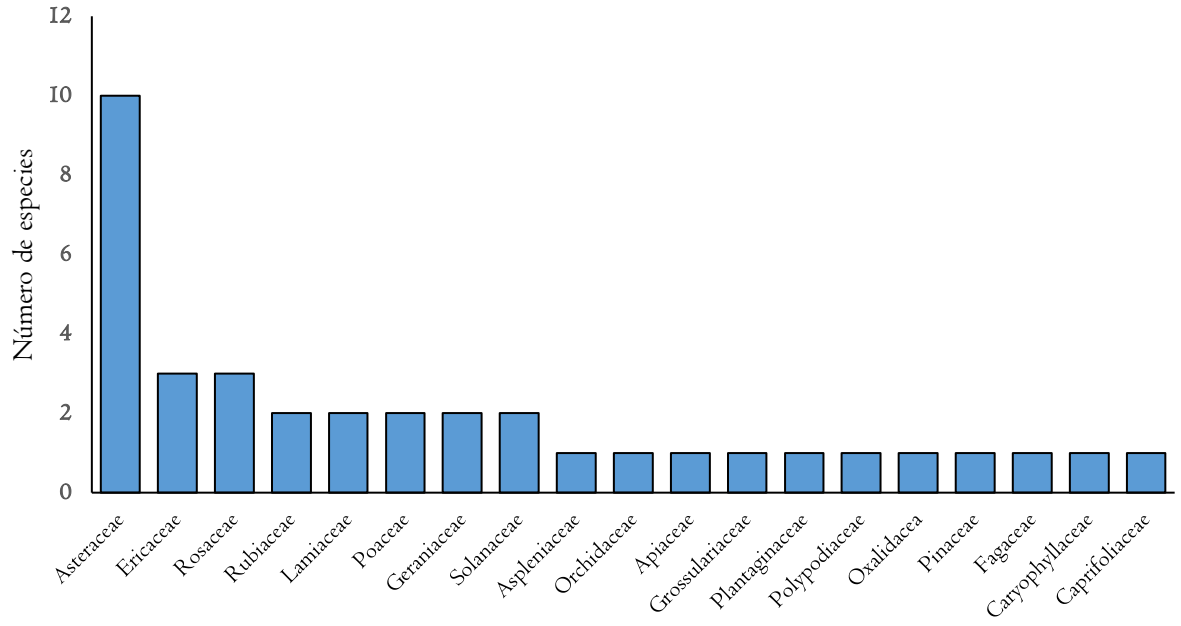


**Figura 2.** Distribución de especies por familia taxonómica bajo el dosel de bosques de oyamel en Aquixtla, Puebla.

géneros (Cuevas-Guzmán et al., 2011; Sánchez-González, López-Mata & Granados-Sánchez., 2005; Sánchez, López & Vibrans., 2006). Esto se relaciona con la amplia presencia y diversidad de esta familia en México, ya que cuenta con 3,113 especies de las cuales 3,050 son nativas y 1,988 (63.9 %) endémicas, y cabe resaltar que los géneros *Ageratina* y *Stevia* reportados en este estudio, destacan por su componente endémico de especies (Villaseñor, 2018).

La composición florística de bosques de oyamel de la franja Volcánica Transversal de México, se caracteriza porque una proporción pequeña de familias agrupa a la mayoría de géneros y especies presentes (Sánchez-González et al., 2005). Los resultados de este estudio coinciden con esta aseveración, ya que el 59 % de las especies se concentró en ocho familias, que concuerdan con las reportadas para otros bosques de oyamel en la faja volcánica transmexicana (Sánchez et al., 2006). Asimismo, el 29.6 % de las especies identificadas, a saber, *Abies religiosa*, *Baccharis conferta*, *Geranium seemannii*, *Arbutus xalapensis*, *Ribes ciliatum*, *Monotropa uniflora*, *Brachypodium mexicanum*, *Rubus pringle Rydb*, *Didymaea alsinoides*, *Arenaria lanuginosa*, *Senecio callosus*, *Alchemilla procumbens* y *Acaena elongata*, coinciden con las especies reportadas como las más frecuentes en bosques de oyamel de esta región florística (Sánchez-González et al., 2005).

El índice de Shannon-Wiener ($H'$) presentó valores de 0.98 a 2.52, de un valor de máxima diversidad esperada $H'_{máx.} = 3.78$ para S = 44; mientras que el índice de Simpson ($D_{SI}$) tuvo valores en un intervalo de 0.48 a 0.89. Para bosques de oyamel de los Parques Nacionales Zoquiapan e Iztacihuatl-Popocatepetl, se reportan valores entre 0.62 y 2.59 para el índice de Shannon-Wiener (Castro-Luna, 2013), que están dentro del intervalo obtenido en este estudio aun cuando la intensidad de muestreo fue menor. El índice de Simpson tuvo valores más altos a los reportados en bosques mezclados de pino, con intervalos de 0.09 a 0.32, pero semejantes a los encontrados en bosques de oyamel en el PN Zoquiapan e Iztacihuatl-Popocatepetl con $D_{SI}$ de 0.08 y 0.71 (Castro-Luna, 2013).

## Relación entre diversidad y estructura del dosel

Alrededor del 70 % de la riqueza de especies (S) se explica por la apertura del dosel (FAD) ($R^2 = 0.68$; $p < 0.001$), o por el área foliar del rodal (IAF) ($R^2 = 0.69$; $p < 0.001$). El índice de Shannon-Wiener (H´) tuvo una relación lineal positiva con FAD ($R^2 = 0.51$; $p < 0.01$) y negativa con el IAF ($R^2 = 0.55$; $p < 0.001$); de igual forma, el índice de Simpson ($D_{SI}$) presentó relación lineal positiva con FAD ($R^2 = 0.34$; $p < 0.05$) y negativa con el IAF ($R^2 = 0.39$; $p < 0.01$).

La relación entre el índice de Shannon-Wiener con FAD se describe con el modelo lineal H´=3.6285*FAD+0.9814 ($R^2 = 0.51$, $p < 0.01$) (Fig. 3a), mientras que su relación con el IAF se describe con H´=-0.937*IAF+3.3821 ($R^2 = 0.55$, $p < 0.001$) (Fig. 3b). La relación entre la diversidad y la cobertura se ha descrito también para bosques caducifolios de Norteamérica con coberturas < 50 % y valores de H´ = 2.5 (McEwan & Muller, 2011).

Los resultados coinciden con el supuesto de que la composición y estructura de los rodales es determinante para las comunidades vegetales del sotobosque (Fahey & Puettmann, 2007). Dada la influencia del dosel en la riqueza y diversidad, variaciones en la densidad arbórea expresada por la apertura o el índice de área foliar, afectarán de manera determinante a las comunidades vegetales que integran al sotobosque (Macdonald & Fenniak, 2007). Un incremento en la apertura del dosel de estos bosques tendría efectos positivos sobre la riqueza y la diversidad del sotobosque, al incrementar la heterogeneidad y disponibilidad de luz promoviendo diferencias en la distribución espacial local de especies (Kern et al., 2013).

Esto tiene implicaciones al reducir la cobertura arbórea con prácticas silvícolas, lo que podría incrementar o disminuir la heterogeneidad horizontal y vertical del ambiente lumínico del sotobosque en función de la intensidad de corta (Comeau, 2002). Podría promoverse el establecimiento de especies tolerantes o intolerantes, tanto arbóreas como herbáceas, para orientar el desarrollo futuro del rodal a partir de la tasa de reclutamiento de especies ya presentes o de otras. Por otro lado, incrementos en el índice de área foliar implicarían modificaciones del ambiente lumínico al disminuir la capacidad de transmisión de radiación, lo que afectaría a la composición vegetal del sotobosque.

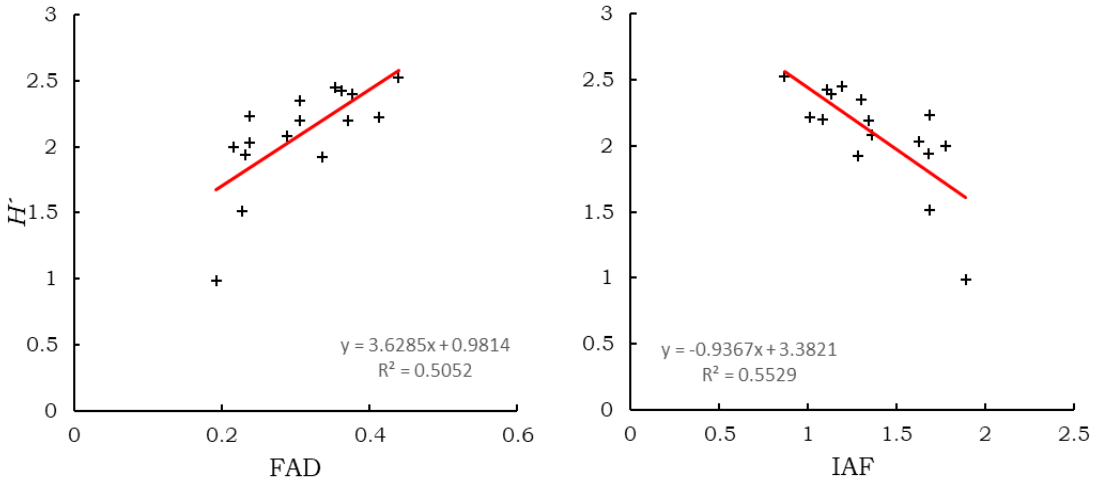


**Figura 3.** Relación entre el índice de diversidad de Shannon-Wiener (H´´), a) con la fracción de apertura del dosel (FAD) y b) con el índice de área foliar (IAF).

## Relación entre diversidad y transmisión de radiación solar

Los parámetros de transmisión de luz explican entre 70 y 76 % de la riqueza de especies: radiación directa transmitida (TransDir) ($R^2$ = 0.76; $p < 0.001$) (Fig. 4a), radiación difusa transmitida (TransDif) ($R^2$ = 0.69; $p < 0.001$) (Fig. 4b) e índice de transmisión de luz (GLI) ($R^2$ = 0.74; $p < 0.001$) (Fig. 4c). La relación del índice de Shannon-Wiener (H′) con la radiación directa transmitida (TransDir) es positiva ($R^2$ = 0.65; $p < 0.001$) (Fig. 4d), con la luz difusa transmitida (TransDif) ($R^2$ = 0.52; $p < 0.001$) (Fig. 4e) y con el índice de transmisión de luz (GLI) ($R^2$ = 0.60; $p < 0.001$) (Fig. 4f).

El índice de Simpson ($D_{SI}$) fue el que presentó las correlaciones más bajas, aunque significativas, con parámetros de transmisión de luz, y menos de la mitad de la variación en $D_{SI}$ se explica por cambios en algunos de estos parámetros: TransDir ($R^2$ = 0.47; $p < 0.001$) (Fig. 4g), TransDif ($R^2$ = 0.37; $p < 0.05$) (Fig. 4h) y GLI ($R^2$ = 0.43, $p < 0.01$) (Fig. 4i).

## Relaciones entre diversidad y régimen de luz

Entre el 37 % y el 77 % de la variación en índices de diversidad y riqueza se explica con parámetros que moldean el régimen de luz bajo el dosel. La duración acumulada media de haces de luz (DAS) explica el 77 % de la riqueza ($p < 0.001$), (Fig. 5a), la duración media de un haz de luz (DPS-no presentada) el 41 % ($p < 0.01$), y la incidencia de haces o destellos de luz (SF-no presentada) el 37 % ($p < 0.05$).

Con el resto de parámetros, la riqueza tuvo una relación baja, aunque significativa, a saber, con parches o machas de luz (SP-no presentada) ($R^2$ = 0.33; $p < 0.05$); claros de luz (SG-no mostrada) ($R^2$ = 0.30; $p < 0.05$) y claros (CL- no presentada) ($R^2$ = 0.30; $p < 0.05$).

El análisis de regresión entre el índice de Shannon-Wiener ($H'$) estableció la existencia de una relación significativa ($p < 0.001$) con la duración acumulada media de haces de luz (DAS) ($R^2$ = 0.67) (Fig. 5b); mientras que con la duración media de un haz de luz (DPS-no mostrada) ($R^2$ = 0.27) y parches o manchas de luz (SP- no mostrada) ($R^2$ = 0.27), ambas significativas ($p < 0.05$); y negativa para la incidencia de haces o destellos de luz (SF- no mostrada) ($R^2$ = 0.28).

No se encontraron relaciones significativas ($p > 0.05$) con ningún índice de diversidad o riqueza con CG (eventos lumínicos entre 60 y menos de 120 min) y CL (eventos lumínicos mayores o iguales a 120 min). Finalmente, el índice de Simpson ($D_{SI}$) solo se relacionó de manera significativa y positiva con la duración acumulada media de haces de luz (DAS) ($R^2$ = 0.49; $p < 0.01$) (Fig. 5c). Con el resto de parámetros del régimen y distribución de luz (e.g. *DPS, SF, SP, SG* y *CL*) no hubo relaciones significativas.

Así, el índice de Shannon-Wiener ($H'$) y la riqueza ($S$) fueron más sensibles a las variaciones en el régimen de luz bajo dosel que el índice de Simpson. En particular, $S$ mostró relación con variaciones en el régimen de radiación, debido a que incrementos en la distribución de eventos lumínicos con diversos periodos de duración da como resultado ambientes lumínicos heterogéneos, que crean diferentes nichos susceptibles de ser ocupados por especies con requerimientos específicos, incrementando la riqueza del sotobosque (Scanga, 2014).

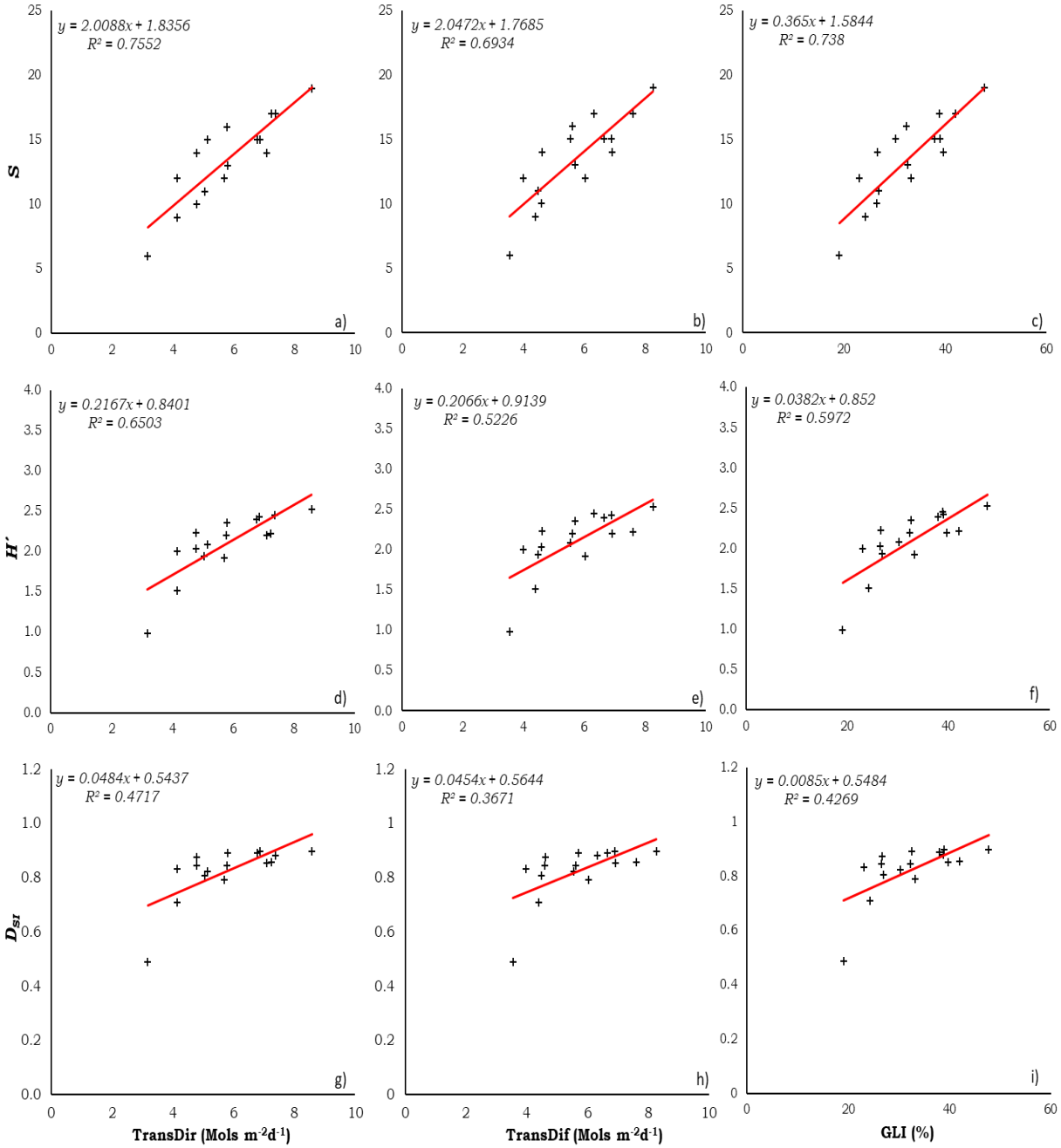


**Figura 4.** Relación entre riqueza de especies (*S*)gráficas a, b, c, índice de diversidad de Shannon-Wiener (*H'*), gráficas d, e, f; e índice de Simpson (*Dsi*, gráficas g, h, i, con los parámetros de transmisión de luz: radiación directa transmitida a través del dosel (TransDir), radiación difusa transmitida (TransDif) e índice de transmisión de luz (GLI).

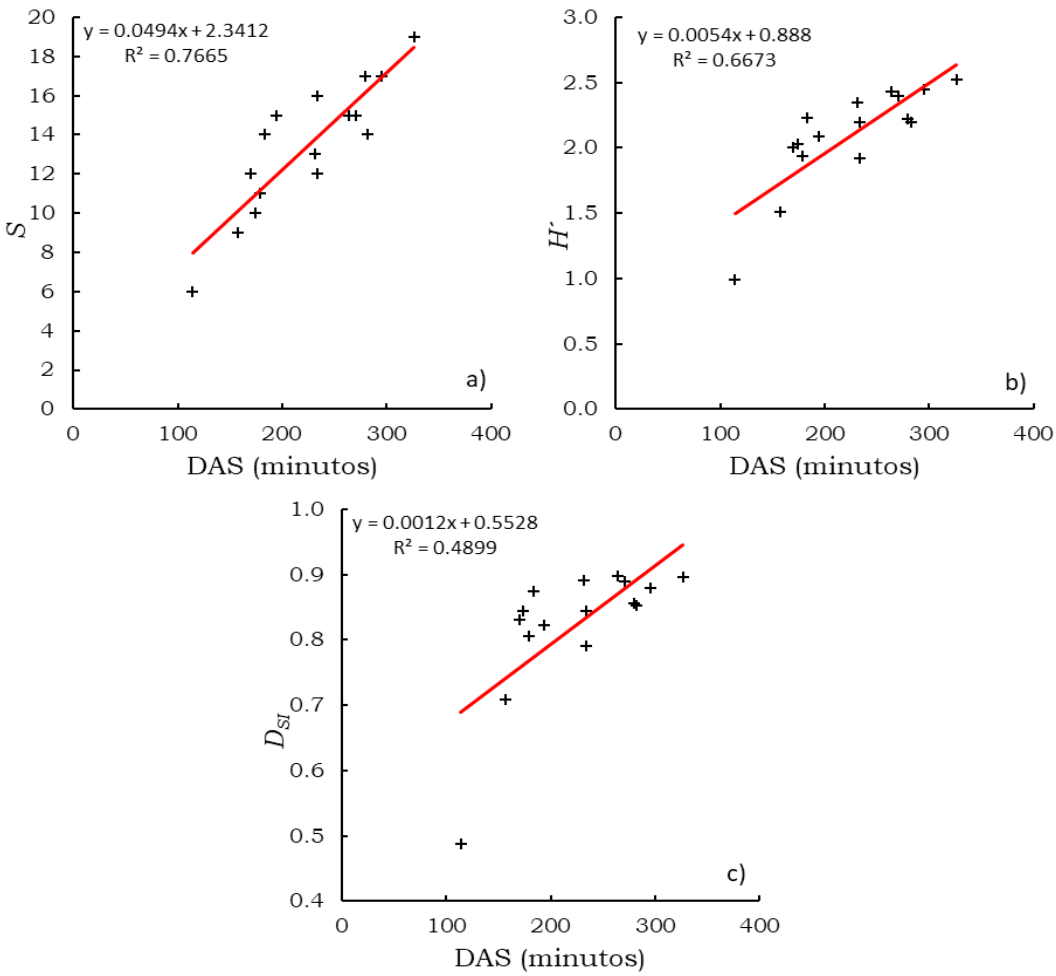


**Figura 5**. Relación entre la riqueza de especies (S), a) índice de diversidad de Shannon-Wiener (H´), b), y Simpson ($D_{SI}$), c) con el parámetro de duración acumulada de luz (DAS), bajo el dosel de *Abies religiosa*.

La variación en la riqueza de especies se explica por condiciones abióticas, biomasa, disturbio y radiación solar (Grace & Pugesek, 1997), por lo que es posible sustentar que la luz no es el único factor determinante en la diversidad vegetal bajo el dosel forestal; esto se observa en parte en los valores de correlación entre medidas de diversidad con parámetros de frecuencia y distribución de radiación solar en este estudio. Es decir, valores bajos pueden anticiparse dada la influencia de múltiples factores micro-ambientales y de otra índole sobre la biodiversidad del sotobosque.

Sin embargo, es pertinente resaltar también que, al menos el 30 % de la variación total en la diversidad vegetal encontrada en los rodales analizados se explica por variaciones en regímenes lumínicos en el sotobosque. Los resultados obtenidos muestran que la duración acumulada media de haces de luz por día (*i.e.* de radiación directa) contribuye de manera significativa a incrementar tanto la riqueza como la diversidad bajo el dosel, debido en parte a que la radiación solar es uno de los principales factores limitantes para la vegetación forestal y la riqueza de especies.

Lo anterior se explica en parte porque incrementos en la disponibilidad de luz diaria, es decir, en la densidad del flujo de fotones (PFD) (μmol $m^{-2}$/día), se relacionan con la tasa de fotosíntesis diaria (μmol $m^{-2}$/día), que a su vez, se refleja en la tasa de crecimiento relativo (g $g^{-1}$/año). Así, la DAS tiene una influencia significativa en los procesos de crecimiento, sobrevivencia y reproducción de las comunidades vegetales permitiendo la coexistencia de diversas especies (Chen, 2003). Es posible entonces aceptar una relación entre riqueza y diversidad del sotobosque con la duración acumulada media de haces de luz por día (*i.e.* acumulación de eventos lumínicos), lo que representa mayor disponibilidad de luz bajo el dosel.

## CONCLUSIONES

Los modelos de regresión lineal simple, ajustados para explicar y estimar de manera sencilla la riqueza de especies y la diversidad a partir de parámetros de estructura del dosel y del régimen de luz, explican la variación en riqueza y en menor grado la diversidad, particularmente para el índice de Shannon-Weiner. La apertura del dosel, índice de área foliar y duración media acumulada de luz pueden utilizarse para explicar parte de la variación en riqueza de especies, lo que sugiere la factibilidad de que parámetros de estructura del dosel y régimen de luz, obtenidos mediante fotografías hemisféricas, sean usados para proveer estimaciones de riqueza y diversidad bajo el dosel de oyamel.

## AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Humanidades, Ciencias y Tecnologías (CONAHCYT), por la beca otorgada al primer autor para sus estudios de Postgrado; a los Ing. León Jorge Castaños Martínez y Salvador Castro Zavala por el apoyo recibido para realizar esta investigación en la RMF El Manantial, S.C.

## REFERENCIAS

Ampoorter, E., Baeten, L., Koricheva, J., Vanhellemont, M., & Verheyen, K. (2014). Do diverse overstoreys induce diverse understoreys? Lessons learnt from an experimental–observational platform in Finland. *Forest Ecology and Management*, *318*, 206-215. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.01.030

Bartemucci, P., Messier, C., & Canham, C.D. (2006). Overstory influences on light attenuation patterns and understory plant community diversity and composition in southern boreal forests of Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*, *36*(9), 2065-2079. https://doi.org/10.1139/X06-088

Canham, C. D. (1988). An index for understory light levels in and around canopy gaps. *Ecology*, *69*(5), 1634-1638. https://doi.org/10.2307/1941664

Castaños-Martínez, L., & Castro-Zavala, S. (2014). Manejo forestal: Reserva Forestal Multifuncional "El Manantial" SC Conceptos, Conductas y Acciones. *Zapopan, México: Comisión Nacional Forestal*. https://doi.org/10.1017/CBO9781107415324.004

Castro-Luna, M. (2013). *Registro de la riqueza herbácea y arbustiva en el bosque de Abies religiosa de la zona de amortiguamiento del Parque Nacional Izta-Popo y el Parque Nacional Zoquiapan* Tesis de Licenciatura. Facultad de Estudios Superiores "Zaragoza", UNAM 179 p].

Chávez, V., & Macdonald, S. (2010). The influence of canopy patch mosaics on understory plant community composition in boreal mixedwood forest. *Forest ecology and management*, *259*(6), 1067-1075. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.12.013

Chen, H. Y. (2003). Characteristics of Light Availability under Forest Canopies and its Influences on Photosynthesis of Understory Plants. *Forest Ecosystems*, *5*(3), 54-62.

Comeau, P.G. (2002). Relationships between stand parameters and understorey light in boreal aspen stands. *Journal of Ecosystems and Management*, *1*(2), 8. https://doi.org/10.22230/jem.2002v1n2a240

Cuevas-Guzmán, R., Cisneros-Lepe, E.A., Jardel-Peláez, E.J., Sánchez-Rodríguez, E.V., Guzmán-Hernández, L., Núñez-López, N.M., & Rodríguez-Guerrero, C. (2011). Análisis estructural y de diversidad en los bosques de Abies de Jalisco, México. *Revista mexicana de biodiversidad*, *82*(4), 1219-1233.

Encina-Domínguez, J.A., Encina-Domínguez, F.J., Mata-Rocha, E., & Valdes-Reyna, J. (2008). Aspectos estructurales, composición florística y caracterización ecológica del bosque de oyamel de la Sierra de Zapalinamé, Coahuila, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*(83), 13-24.

Fahey, R.T., & Puettmann, K.J. (2007). Ground-layer disturbance and initial conditions influence gap partitioning of understorey vegetation. *Journal of Ecology*, 1098-1109. https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2007.01283.x

Frazer, G. (1999). Gap light analyzer (GLA). *Users Manual and program Documentation, Version 2.0, 36*.

Gilliam, F. (2014). *The herbaceous layer in forests of eastern North America*. Oxford University Press. https://doi.org/10.1093/acprof:osobl/9780199837656.001.0001

Goslee, S.C. (2006). Behavior of vegetation sampling methods in the presence of spatial autocorrelation. *Plant Ecology*, *187*(2), 203-212. https://doi.org/10.1007/s11258-005-3495-x

Grace, J.B., & Pugesek, B.H. (1997). A structural equation model of plant species richness and its application to a coastal wetland. *The American Naturalist*, *149*(3), 436-460. https://doi.org/10.1086/285999

Gustafsson, L., Baker, S.C., Bauhus, J., Beese, W.J., Brodie, A., Kouki, J., . . . Messier, C. (2012). Retention forestry to maintain multifunctional forests: a world perspective. *BioScience*, *62*(7), 633-645. https://doi.org/10.1525/bio.2012.62.7.6

Hansen, A.J., Spies, T.A., Swanson, F.J., & Ohmann, J.L. (1991). Conserving biodiversity in managed forests. *BioScience*, *41*(6), 382-392. https://doi.org/10.2307/1311745

Hu, L., Yan, B., Wu, X., & Li, J. (2010). Calculation method for sunshine duration in canopy gaps and its application in analyzing gap light regimes. *Forest ecology and management*, *259*(3), 350-359. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.10.029

Kern, C.C., Montgomery, R.A., Reich, P.B., & Strong, T.F. (2013). Canopy gap size influences niche partitioning of the ground-layer plant community in a northern temperate forest. *Journal of Plant Ecology*, *6*(1), 101-112. https://doi.org/10.1093/jpe/rts016

Kimmins, J.P. (2004). Forest ecology. In T.G. Northcoke & G.F. Hartman (Eds.), *Fishes and forestry: Worldwide watershed interactions and management* (pp. 17-43). Blackwell, Oxford, United Kingdom.

Leblanc, S., & Fournier, R. (2014). Hemispherical photography simulations with an architectural model to assess retrieval of leaf area index. *Agricultural and Forest Meteorology*, *194*, 64-76. https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2014.03.016

Lefcheck, J.S., Byrnes, J.E., Isbell, F., Gamfeldt, L., Griffin, J.N., Eisenhauer, N., . . . Duffy, J.E. (2015). Biodiversity enhances ecosystem multifunctionality across trophic levels and habitats. *Nature communications*, *6*(1), 1-7. https://doi.org/10.1038/ncomms7936

Macdonald, S.E., & Fenniak, T.E. (2007). Understory plant communities of boreal mixedwood forests in western Canada: natural patterns and response to variable-retention harvesting. *Forest Ecology and Management*, *242*(1), 34-48. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.01.029

Magurran, A.E. (2004). Measuring biological diversity. *African journal of aquatic science*, *29*(2), 285-286. https://doi.org/10.2989/16085910409503825

McEwan, R.W., & Muller, R.N. (2011). Dynamics, diversity, and resource gradient relationships in the herbaceous layer of an old-growth Appalachian forest. *Plant Ecology*, *212*, 1179-1191. https://doi.org/10.1007/s11258-011-9896-0

McIntosh, A.C., Macdonald, S.E., & Quideau, S.A. (2016). Understory plant community composition is associated with fine-scale above-and below-ground resource heterogeneity in mature lodgepole pine (Pinus contorta) forests. *PloS one*, *11*(3), e0151436. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0151436

Narave, H. (1985). La vegetación del cofre de Perote, Veracruz, Mexico. *Biótica*, *10*(1), 35-64.

Nobis, M., & Hunziker, U. (2005). Automatic thresholding for hemispherical canopy-photographs based on edge detection. *Agricultural and forest meteorology*, *128*(3-4), 243-250. https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2004.10.002

Oksanen, J. (2013). Vegan: ecological diversity. *R project*, *368*, 1-11.

Plateros-Gastélum, P.A., Reyes-Hernández, V.J., Velázquez-Martínez, A., Hernández-de la Rosa, P., & Campos-Ángeles, G.V. (2018). Disponibilidad de luz bajo dosel en rodales de Abies religiosa. *Madera y bosques*, *24*(3). https://doi.org/https://doi.org/10.21829/myb.2018.2431711

Promis, A., Schindler, D., Reif, A., & Cruz, G. (2009). Solar radiation transmission in and around canopy gaps in an uneven-aged Nothofagus betuloides forest. *International Journal of Biometeorology*, *53*, 355-367. https://doi.org/10.1007/s00484-009-0222-7

Reich, P.B., Frelich, L.E., Voldseth, R.A., Bakken, P., & Adair, E.C. (2012). Understorey diversity in southern boreal forests is regulated by productivity and its indirect impacts on resource availability and heterogeneity. *Journal of Ecology*, *100*(2), 539-545. https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01922.x

Roswell, M., Dushoff, J., & Winfree, R. (2021). A conceptual guide to measuring species diversity. *Oikos*, *130*(3), 321-338. https://doi.org/https://doi.org/10.1111/oik.07202

Saavedra-Romero, L.D.L., Alvarado-Rosales, D., Patricia, H.R., Martínez-Trinidad, T., Mora-Aguilera, G., & Villa-Castillo, J. (2016). Condición de copa, indicador de salud en árboles urbanos del Bosque San Juan de Aragón, Ciudad de México. *Madera y bosques*, *22*(2), 15-27. https://doi.org/https://doi.org/10.21829/myb.2016.2221321

Sánchez-González, A., López-Mata, L., & Granados-Sánchez, D. (2005). Semejanza florística entre los bosques de Abies religiosa (HBK) Cham. & Schltdl. de la Faja Volcánica Transmexicana. *Investigaciones geográficas*(56), 62-76.

Sánchez G.A., López M.L., & Vibrans, H. (2006). Composición y patrones de distribución geográfica de la flora del bosque de oyamel del Cerro Tláloc, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*(79), 67-78.

Scanga, S.E. (2014). Population dynamics in canopy gaps: nonlinear response to variable light regimes by an understory plant. *Plant Ecology*, *215*(8), 927-935. https://doi.org/10.1007/s11258-014-0344-9

Schleppi, P., & Paquette, A. (2017). Solar radiation in forests: theory for hemispherical photography. *Hemispherical photography in forest science: theory, methods, applications*, 15-52.

Seidel, D., Fleck, S., & Leuschner, C. (2012). Analyzing forest canopies with ground-based laser scanning: A comparison with

hemispherical photography. *Agricultural and Forest Meteorology*, *154-155*, 1-8. https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2011.10.006

Seidel, D., Fleck, S., Leuschner, C., & Hammett, T. (2011). Review of ground-based methods to measure the distribution of biomass in forest canopies. *Annals of Forest Science*, *68*(2), 225-244. https://doi.org/10.1007/s13595-011-0040-z

Smith, W.K., & Berry, Z.C. (2013). Sunflecks? *Tree physiology*, *33*(3), 233-237. https://doi.org/10.1093/treephys/tpt005

Tinya, F., & Ódor, P. (2016). Congruence of the spatial pattern of light and understory vegetation in an old-growth, temperate mixed forest. *Forest Ecology and Management*, *381*, 84-92. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.09.027

Venables, W., & Smith, D. (2017). *An Introduction to R. doi: 10.1016*.

Villaseñor, J.L. (2018). Diversidad y distribución de la familia Asteraceae en México. *Botanical Sciences*, *96*(2), 332-358.

Webster, C., Rutter, N., Zahner, F., & Jonas, T. (2016). Measurement of incoming radiation below forest canopies: A comparison of different radiometer configurations. *Journal of Hydrometeorology*, *17*(3), 853-864. https://doi.org/10.1175/JHM-D-15-0125.1

Zhang, Y., Chen, J. M., & Miller, J. R. (2005). Determining digital hemispherical photograph exposure for leaf area index estimation. *Agricultural and Forest Meteorology*, *133*(1-4), 166-181. https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2005.09.009