



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MÉXICO

**MAESTRÍA Y DOCTORADO EN CIENCIAS AGROPECUARIAS Y
RECURSOS NATURALES**

**ESTRUCTURA Y COMPOSICIÓN FLORÍSTICA DEL SOTOBOSQUE EN
BOSQUES DENSOS DEL NEVADO DE TOLUCA**

T E S I S

**QUE PARA OBTENER EL GRADO DE MAESTRA EN CIENCIAS
AGROPECUARIAS Y RECURSOS NATURALES**

PRESENTA:

ANA MEJÍA CANALES

El Cerrillo Piedras Blancas, Toluca, Estado de México. Julio 2018



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MÉXICO

**MAESTRÍA Y DOCTORADO EN CIENCIAS AGROPECUARIAS Y
RECURSOS NATURALES**

**ESTRUCTURA Y COMPOSICIÓN FLORÍSTICA DEL SOTOBOSQUE EN
BOSQUES DENSOS DEL NEVADO DE TOLUCA**

T E S I S

**QUE PARA OBTENER EL GRADO DE MAESTRA EN CIENCIAS
AGROPECUARIAS Y RECURSOS NATURALES**

PRESENTA:

ANA MEJÍA CANALES

COMITÉ DE TUTORES

Dr. Sergio Franco Maass. Tutor académico

Dr. Angel Rolando Endara Agramont. Tutor adjunto

Dr. Víctor Daniel Ávila Akerberg. Tutor adjunto

El Cerrillo Piedras Blancas, Toluca, Estado de México. Julio 2018

A mi familia

AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por el financiamiento otorgado de agosto del 2015 a agosto del 2017.

A la Universidad Autónoma del Estado de México y al Instituto de Ciencias Agropecuarias y Rurales (ICAR) por su apoyo para realizar el posgrado.

A los miembros del comité de tutores Dr. Sergio Franco Maass, Dr. Angel Rolando Endara Agramont y al Dr. Víctor Daniel Ávila Akerberg por su disposición, por sus valiosos comentarios y aportaciones.

Al M. en C. Lucio Lozada Pérez y al Biól. Jorge Fernando Rojas Gutiérrez por la determinación taxonómica de los ejemplares de la familia Asteraceae.

Al M. en C. Ricardo Vega Muñoz por el acceso a las instalaciones del Herbario Hortorio (CHAPA) del Colegio de Postgraduados para realizar el cotejo de ejemplares.

A Raúl Rubio por la elaboración de imágenes del sotobosque de pino y oyamel.

A la M. en C. Isabel Martínez de la Cruz por su asesoría en la determinación de algunos ejemplares botánicos, por su valiosa amistad y acertadas sugerencias que enriquecieron este trabajo.

A María de Lourdes Maya por el acceso a las instalaciones del laboratorio de Microbiología del ICAR para la determinación taxonómica de los ejemplares botánicos.

A los informantes que proporcionaron los nombres comunes de las especies del sotobosque y al comisariado ejidal de Calimaya.

A Francisco García, Sandra Sanjuanero, Antonio García, Leticia Bermúdez, Cristina Monsalvo, Ednita Espinoza, Dennise Varo, Pilar Nieto y Alan Deuri Villegas (†) por su valiosa amistad y ayuda en el trabajo de campo.

RESUMEN

La mayor diversidad florística de los bosques templados se encuentra en el componente herbáceo y arbustivo del sotobosque, en estos estratos la flora adquiere una gran importancia ecológica y funcional. Procesos esenciales del ciclo de nutrientes y la trayectoria sucesional, dependen directamente de la vegetación del sotobosque. Por ello es necesario realizar la caracterización florística de estas comunidades y conocer su diversidad. En este estudio se determinó la composición y estructura de las especies herbáceas y arbustivas en bosques densos de *Pinus hartwegii*, *Abies religiosa*, *Quercus laurina* y *Alnus jorullensis* en el Nevado de Toluca y se cuantificó la densidad de regeneración arbórea en 10 cuadrantes continuos de 10 m x 10 m. En las especies menores a 50 cm se estimó la cobertura y abundancia con base en la escala Braun-Blanquet y en las especies mayores a 50 cm se obtuvo el valor relativo en cobertura, frecuencia y densidad, además del valor de importancia. De acuerdo a los resultados obtenidos la flora del sotobosque de *Quercus laurina* posee una mayor riqueza y está compuesta por 41 especies, 33 géneros y 20 familias. En el sotobosque de *Abies religiosa* la riqueza total presentó 33 especies, 25 géneros y 14 familias, seguida de *Alnus jorullensis* con 27 especies, 24 géneros y 13 familias, en estas comunidades la familia dominante por número de especies fue Asteraceae. Finalmente el sotobosque de *Pinus hartwegii* registró un total de 18 especies, 16 géneros y 10 familias, con dominancia en cobertura y abundancia de la familia Poaceae. En las comunidades de pino, oyamel y encino la regeneración arbórea es mayor en plántulas y menor en brinzales o latizales, mientras que en el sotobosque de *Alnus*, la regeneración es prácticamente nula. En los sotobosques evaluados, algunas especies son endémicas o nativas, aspectos que incrementan su valor ecológico en el área de protección.

ABSTRACT

The greatest floristic diversity of the temperate forests is found in the herbaceous and shrubby component of the undergrowth, in which the flora acquires great ecological and functional importance. Essential processes of the nutrient cycle and the successional trajectory, depend directly on the vegetation of the understory. This study determined the composition and structure of the herbaceous and shrub species in dense forests of *Pinus hartwegii*, *Abies religiosa*, *Quercus laurina* and *Alnus jorullensis* of the Nevado de Toluca and quantified the abundance of tree regeneration in 10 quadrants continuous of 10 m x 10 m. In the species smaller than 50 cm was estimated the coverage and abundance based on the Braun-Blanquet scale and, in the species greater than 50 cm, the relative value in coverage, frequency and density was obtained, besides their value of importance. According to our results, the understory of the forests of *Quercus laurina* is greater in diversity and is composed of 41 species, 33 genera and 20 families. In the understory of *Abies religiosa* the total richness presented 33 species, 25 genera and 14 families, followed by *Alnus jorullensis* with 27 species, 24 genera and 13 families, in these communities' the dominant family for number of species was Asteraceae. Finally the understory of *Pinus hartwegii* is composed by 18 species, 16 genera and 10 families, with dominance in coverage and abundance of the family Poaceae. In the communities of pine, fir and oak the forest regeneration is greater in seedlings and less in small and large saplings, while in the understory of *Alnus*, the regeneration is practically null. In the evaluated understories, some species are endemic or native, aspects that increase their ecological value in the protection area.

ÍNDICE

	Página
1. DESCRIPCIÓN Y CONTENIDO DE LA TESIS	1
2. INTRODUCCIÓN GENERAL	2
3. ANTECEDENTES	5
3.1 Bosques templados	5
3.1.1 Bosque de coníferas	7
3.1.1.1 Bosque de <i>Pinus hartwegii</i>	8
3.1.1.1.1 Sotobosque de <i>Pinus hartwegii</i>	9
3.1.1.2 Bosque de <i>Abies religiosa</i>	10
3.1.1.2.1 Sotobosque de <i>Abies religiosa</i>	11
3.1.2 Bosque latifoliado	12
3.1.2.1 Bosque de <i>Quercus laurina</i>	13
3.1.2.1.1 Sotobosque de <i>Quercus laurina</i>	14
3.1.2.2 Bosque de <i>Alnus jorullensis</i>	15
3.1.2.2.1 Sotobosque de <i>Alnus jorullensis</i>	16
3.2 Factores que determinan la estructura y composición del sotobosque	17
3.2.1 Fuego	17
3.2.2 Herbivoría	18
3.2.3 Variables biológicas	19
3.2.4 Variables climáticas, topográficas y geográficas	21
4. PROBLEMÁTICA	22
5. OBJETIVOS	23
6. ÁREA DE ESTUDIO	24
7. METODOLOGÍA	28
7.1 Diagrama metodológico	28
8. RESULTADOS	34

CAPÍTULO 1

1. CARACTERIZACIÓN DEL SOTOBOSQUE EN BOSQUES DENSOS DE PINO Y OYAMEL EN EL NEVADO DE TOLUCA.

1.1 Resumen.....	36
1.2 Introducción.....	37
1.3 Objetivo.....	39
1.4 Materiales y métodos.....	39
1.5 Resultados.....	42
1.6 Discusión.....	48
1.7 Conclusiones.....	53
1.8 Referencias.....	54

CAPÍTULO 2

1. ESTRUCTURA Y COMPOSICIÓN FLORÍSTICA DEL SOTOBOSQUE EN BOSQUES DENSOS DE AILE Y ENCINO EN EL NEVADO DE TOLUCA.

1.1 Resumen.....	64
1.2 Introducción.....	65
1.3 Materiales y métodos.....	67
1.4 Resultados.....	69
1.5 Discusión.....	76
1.6 Conclusiones.....	80
1.7 Referencias.....	81
9. CONCLUSIONES GENERALES	88
10. REFERENCIAS	93

ÍNDICE DE TABLAS

Página

METODOLOGÍA

Tabla 1 Características de los sitios de muestreo.....30

Tabla 2 Escala Braun-Blanquet para estimar cobertura-abundancia de especies.....32

CAPÍTULO 1. CARACTERIZACIÓN DEL SOTOBOSQUE EN BOSQUES DENSOS DE PINO Y OYAMEL EN EL NEVADO DE TOLUCA

Tabla 1 Flora vascular del sotobosque en el bosque denso de *Abies religiosa* del Nevado de Toluca.....42

Tabla 2 Flora vascular del sotobosque en el bosque denso de *Pinus hartwegii* del Nevado de Toluca.....44

Tabla 3 Especies dominantes del sotobosque en el bosque denso de *Abies religiosa*.....45

Tabla 4 Especies dominantes del sotobosque en el bosque denso de *Pinus hartwegii*.....47

CAPÍTULO 2. ESTRUCTURA Y COMPOSICIÓN FLORÍSTICA DEL SOTOBOSQUE EN BOSQUES DENSOS DE AILE Y ENCINO EN EL NEVADO DE TOLUCA

Tabla 1 Flora vascular del sotobosque en el bosque de *Alnus jorullensis* del Nevado de Toluca.....70

Tabla 2 Flora vascular del sotobosque en el bosque de *Quercus laurina* del Nevado de Toluca.....71

Tabla 3 Especies dominantes del sotobosque en el bosque de *Alnus jorullensis*. Se indica el valor de importancia o la estimación de cobertura y abundancia.....74

Tabla 4 Especies dominantes del sotobosque en el bosque de *Quercus laurina*. Se indica el valor de importancia o la estimación de cobertura y abundancia.....75

ÍNDICE DE FIGURAS

Página

ÁREA DE ESTUDIO

Figura 1 Localización de las áreas de muestreo.....25

CAPÍTULO 1. CARACTERIZACIÓN DEL SOTOBOSQUE EN BOSQUES DENSOS DE PINO Y OYAMEL EN EL NEVADO DE TOLUCA

Figura 1 Ubicación de los sitios de muestreo.....40

Figura 2 Curva de acumulación de especies para el sotobosque de bosques densos de pino y oyamel.....41

Figura 3 Estructura del sotobosque en el bosque de *Abies religiosa*, se presenta la altura y cobertura aproximada de las especies dominantes.....46

Figura 4 Estructura del sotobosque en el bosque denso de *Pinus hartwegii*, se presenta la altura y cobertura aproximada de las especies dominantes.....48

CAPÍTULO 2. ESTRUCTURA Y COMPOSICIÓN FLORÍSTICA DEL SOTOBOSQUE EN BOSQUES DENSOS DE AILE Y ENCINO EN EL NEVADO DE TOLUCA

Figura 1 Curva de acumulación de especies para el sotobosque de aile y encino.....68

1. DESCRIPCIÓN Y CONTENIDO DE LA TESIS

El presente trabajo de tesis titulado: "Estructura y composición del sotobosque en bosques densos del Nevado de Toluca" aborda la caracterización vegetal de las comunidades herbáceas y arbustivas del bosque de pino, oyamel, encino y aile en áreas densas, además de cuantificar la cantidad de regeneración arbórea por sitio de muestreo. Como parte de la introducción general, se indica la definición, la relevancia, las características del hábitat y la composición del sotobosque en los bosques templados.

En los antecedentes se describen las características ecológicas, geográficas, fisiográficas, estructurales, etc., de los bosques templados, en los que se incluyen los bosques de coníferas y latifoliados, además de las correspondientes comunidades de sotobosque. También se describen algunos factores que pueden determinar la estructura y composición de las comunidades vegetales. En este apartado que es la base de la investigación, se explica la problemática, los objetivos, el área de estudio y la metodología empleada.

El capítulo 1 forma parte de los resultados obtenidos en la investigación e incluye la caracterización del sotobosque realizada en los bosques densos de oyamel (*Abies religiosa*) y pino (*Pinus hartwegii*) en el Nevado de Toluca, esta información se presenta de acuerdo al artículo enviado a la revista *Madera y Bosques*.

El capítulo 2 corresponde también a los resultados obtenidos y contiene información del sotobosque de aile (*Alnus jorullensis*) y encino (*Quercus laurina*), en forma de un artículo en borrador.

Finalmente se realizan las conclusiones generales del trabajo de investigación.

2. INTRODUCCIÓN GENERAL

La vegetación que se desarrolla debajo del dosel arbóreo comúnmente llamada "sotobosque" tiene entre sus principales elementos estructurales a las briofitas, los líquenes, los helechos, las plántulas arbóreas, las herbáceas y los arbustos (Hart y Chen, 2006; Gazol e Ibáñez, 2009; Antos, 2017). Este estrato del bosque incluye especies residentes, que generalmente no crecen más de 2 m de altura y especies transeúntes, que se encuentran solo de forma temporal y pueden crecer al estrato superior del bosque (Gilliam, 2007).

En los bosques templados el sotobosque cuenta con la mayor diversidad de especies vegetales, alcanzando aproximadamente un 80% del total. En promedio, para cada especie de árbol existen alrededor de seis especies en la capa herbácea (Augusto *et al.*, 2003; Gilliam, 2007; Gracia *et al.*, 2007; Bartels y Chen, 2010; Antos, 2017). La vegetación del sotobosque es el hábitat y fuente de alimento para numerosos vertebrados e invertebrados y un indicador importante del estado de conservación en el ecosistema (Gilliam, 2007).

Aunque regularmente las especies del sotobosque contribuyen con poca biomasa y productividad al ecosistema, su importancia radica en el efecto que generan sobre procesos del ciclo de nutrientes, la trayectoria sucesional o el régimen de fuego (Augusto *et al.*, 2003; Whigham, 2004; Gilliam, 2007; Gracia *et al.*, 2007; Huo *et al.*, 2014; Simonson *et al.*, 2014). En el bosque, la regeneración es un proceso clave y su éxito puede depender de las especies del sotobosque, porque algunas provocan impactos negativos sobre la germinación, la sobrevivencia y el crecimiento de las plántulas arbóreas (Augusto *et al.*, 2003; Whigham, 2004; Gilliam 2007; Bartels y Chen, 2010; Duguid *et al.*, 2013; Simonson *et al.*, 2014; Antos, 2017). Entre las condiciones de

interferencia que producen puede mencionarse la competencia por los recursos, la alelopatía, la inhibición micorrizica y la obstrucción física (Putz y Canham, 1992; Jäderlund *et al.*, 1997; Nilsen *et al.*, 1999; Augusto *et al.*, 2003; Royo y Carson, 2006). De esta forma las especies del sotobosque actúan como un filtro ecológico que influye selectivamente sobre la regeneración (George y Bazzaz, 1999; Antos, 2017).

En el sotobosque, la composición vegetal depende de la estructura o conformación del dosel, de la disponibilidad de recursos en el ambiente y del nivel de adaptación o tolerancia de las especies al medio (Augusto *et al.*, 2003; North *et al.*, 2005; Barbier *et al.*, 2008; Mataji *et al.*, 2010; Halpern y Lutz, 2013; Fuxai *et al.*, 2014; Huo *et al.*, 2014). Algunas variables climáticas (temperatura, humedad), geológicas o topográficas como la pendiente, la orientación y la altitud también influyen en la distribución de las plantas (Gracia *et al.*, 2007; Gonzalez *et al.*, 2009; Mataji *et al.*, 2010; Huo *et al.*, 2014; Simonson *et al.*, 2014). Finalmente, la riqueza y abundancia de especies, puede modificarse en función de los cambios provocados por la perturbación, las practicas de manejo y las características del sitio (Onaindia *et al.*, 2004; North *et al.*, 2005; Candan *et al.*, 2006; Barbier *et al.*, 2008; Duguid *et al.*, 2013; Castañeda *et al.*, 2015).

El hábitat en el sotobosque es heterogéneo y dinámico, con un ambiente variable que en muchos casos resulta hostil para las plantas. En este estrato, los grupos vegetales presentan un rápido ajuste a los eventos de perturbación y tolerancia al estrés. Son especies con gran capacidad para soportar niveles bajos de luz, capas gruesas de materia orgánica y desechos del dosel (Clinton y Vose, 1996; Antos, 2017). Algunas estrategias funcionales que permiten a las especies del

sotobosque sobrevivir son el crecimiento clonal vía rizoma o raíces, los órganos de almacenamiento y el ciclo de vida largo (Antos, 2017).

La relevancia del sotobosque no solo es ecológica y funcional, sino también económica. En estos estratos, algunas especies son productos forestales no maderables (PFNM) que ofrecen bienes y servicios comestibles, medicinales o manufactureros esenciales en la vida y desarrollo de las poblaciones humanas (Kaimowitz *et al.*, 2005; López, 2008). Por ello es necesario conocer la composición y estructura vegetal del sotobosque, para promover la conservación de sus especies.

En el Nevado de Toluca existen grandes extensiones de bosque dominadas por especies nativas, que poseen una elevada riqueza genética y que se desarrollan en un área de estabilidad climática a largo plazo (Mastretta *et al.*, 2014). Estas poblaciones le confieren al ecosistema una fisonomía y estructura única, que es indispensable proteger. Los estudios vegetales en el área no solo deben centrarse en el componente arbóreo, sino también en las especies de los estratos inferiores (Gracia *et al.*, 2007; Bartels y Chen, 2010; Antos, 2017).

El presente trabajo se enfoca al estudio de la composición y estructura vegetal del sotobosque en bosques densos de pino (*Pinus hartwegii*), oyamel (*Abies religiosa*), encino (*Quercus laurina*) y aile (*Alnus jorullensis*) del Área de Protección de Flora y Fauna Nevado de Toluca (APFFNT). En los sitios de muestreo de cada bosque se evaluó la riqueza y dominancia de herbáceas y arbustos. Además se determinó y cuantificó la densidad de regeneración arbórea.

3. ANTECEDENTES

3.1 Bosques templados

Los bosques templados son uno de los biomas más importantes de la tierra y cubren alrededor de ~14% de la superficie terrestre (Thomas, 2004). Se caracterizan por presentar una marcada estacionalidad de veranos calurosos e inviernos fríos, donde la vegetación puede estar en letargo. Estos ecosistemas tienen de 4 a 6 meses (140-200 días) con crecimiento libre de heladas en temperaturas de 5°C a 20°C (Currie y Bergen, 2008; Dreiss y Volin, 2014).

En el bosque templado, la vegetación presenta cambios fisiológicos como la floración o el crecimiento de hojas y raíces que son dependientes de la estacionalidad, de tal forma que cuando el periodo de crecimiento termina se reduce el fotoperiodo y la temperatura, dando lugar a la senescencia y abscisión del follaje (con excepción de las especies perennes) (Currie y Bergen, 2008).

Los bosques templados se distribuyen en porciones de América del Norte, América del Sur, Europa, Asia, Australia y Nueva Zelanda. La mayor parte se concentra en latitudes medias y se desarrolla en temperaturas o precipitaciones intermedias (Reich y Bolstad, 2001; Currie y Bergen, 2008; Dreiss y Volin, 2014). Las principales unidades biogeográficas templadas son los bosques deciduos y perennes, que están formados por pinos (*Pinus* spp.), arces (*Acer* spp.), hayas (*Fagus* spp., *Nothofagus* spp.) y robles (*Quercus* spp.). Además de géneros como *Acacia*, *Picea*, *Pseudotsuga*, *Tilia*, *Carya*, *Populus*, *Ulnus*, *Betula*, *Fraxinus*, *Magnolia*, *Cornus*, *Robinia*, *Juglans*, *Sequoia* y *Eucalyptus* (Currie y Bergen, 2008; Dreiss y Volin, 2014).

Los rangos fisiográficos donde se desarrollan los bosques templados incluyen pendientes pronunciadas o rocosas, llanuras, terrenos inundados y sustratos bajos en nutrientes o con poca materia orgánica (Currie y Bergen, 2008). En los bosques, la estructura es compleja con diferentes capas de vegetación que incluyen musgos y líquenes sobre el suelo (o en árboles y ramas), hierbas, arbustos, un subdosel arbóreo y una capa dominante de árboles (White, 2016). La complejidad del bosque puede variar y depende de los requerimientos de luz en las especies (Dreiss y Volin, 2014).

Existe en el bosque templado una elevada diversidad de fauna; reptiles (tortugas, lagartijas), anfibios (ranas, salamandras) o pequeños mamíferos (ardillas, conejos, ratones, murciélagos) que dependen de los recursos en el ecosistema. Otros organismos como pumas, venados y distintas aves (buitres, búhos, halcones) utilizan la capa herbácea y arbustiva del bosque como hábitat y alimento (Currie y Bergen, 2008).

El desarrollo social y económico de las poblaciones humanas depende directamente de los bosques templados, factores como el clima, el suelo fértil y la productividad en la vegetación resultan favorables para su aprovechamiento (Dreiss y Volin, 2014). Entre otros servicios que proveen estos ecosistemas están; los productos maderables, la prevención de la erosión, el almacenamiento de carbono, los depósitos de agua potable, la recreación, el turismo y la estética (Dreiss y Volin, 2014).

Como consecuencia del intenso aprovechamiento, los bosques templados han sido significativamente alterados. La expansión de las poblaciones humanas, la industrialización o los cambios en las prácticas agrícolas son la principal amenaza en la estructura y función de estos bosques (Dreiss y Volin, 2014). Se estima que solo 1-2% del bosque

templado queda disperso alrededor del mundo, la vasta mayoría es bosque secundario como respuesta a la perturbación (Currie y Bergen, 2008).

3.1.1 Bosque de coníferas

Los bosques de coníferas son comunidades vegetales características de México que se distribuyen hacia las zonas templadas y frías del territorio. Se encuentran desde el nivel del mar hasta el límite de la vegetación arbórea; en regiones de clima semiárido, semihúmedo y húmedo. La mayor extensión se concentra entre los 1500 a 3000 m, donde los bosques de *Pinus* o *Pinus-Quercus* son dominantes y los bosques de *Juniperus* y *Abies* codominantes (Rzedowski, 2006; Dreiss y Volin, 2014).

Las especies de coníferas perennes a altitudes de más de 3000 m empiezan a ser dominantes, en estas zonas la temperatura oscila de -30 a 20°C anual y los suelos negros son frecuentes (Rzedowski, 2006; Dreiss y Volin, 2014). A menudo los bosques de coníferas se presentan puros, es decir dominados por una sola especie y sin otros elementos leñosos. En otras condiciones, los acompañantes más comunes de estos bosques son los géneros *Arbutus*, *Prunus*, *Alnus*, *Buddleia*, *Clethra*, *Populus*, *Cupressus* y *Crataegus* (Rzedowski, 2006).

Las adaptaciones ecológicas de las coníferas exhiben una amplia tolerancia a los suelos ácidos y a los eventos de perturbación constante. Estas comunidades resisten heladas, periodos de sequia, incendios frecuentes o pastoreo y se desarrollan sobre suelos someros, rocosos o pobres en nutrientes minerales (Rzedowski, 2006). En las coníferas las semillas se producen en estructuras compactas llamadas conos, que

protegen el material reproductivo de la depredación y de las condiciones ambientales (Leslie, 2011).

3.1.1.1 Bosque de *Pinus hartwegii*

Los bosques de *Pinus hartwegii* se distribuyen en el límite superior de la vegetación arbórea, sobre las montañas más altas del Eje Neovolcánico y entre los 3000 a 4000 m de altitud. Forman rodales monoespecíficos en hábitats serranos donde constituyen el clímax de la sucesión vegetal (Miranda y Hernández, 1963; Eguiluz, 1982; Rzedowski, 2006).

Los ecosistemas forestales de *Pinus hartwegii* abarcan parte de los estados de México, Chiapas, Distrito Federal, Guerrero, Jalisco, Michoacán, Morelos, Nayarit, Nuevo León, Oaxaca, Puebla, Tamaulipas, Veracruz y Zacatecas (Narave y Taylor, 1997). Prosperan en temperaturas de 6 a 28°C y sobre suelos podsólicos cafés o rojos, que carecen de componentes minerales y donde el promedio anual de precipitación es de 600 a 1000 mm (Rzedowski, 2006).

La composición y estructura de los bosques de *Pinus hartwegii* es variable. Los individuos en el centro del país alcanzan hasta 40 m de altura y en las partes más altas forman bosques achaparrados de 5 a 8 m. En cuanto a densidad estos bosques pueden formar cerradas y sombrías espesas, pero por lo común son moderadamente abiertos, lo que permite que los rayos solares penetren al piso del suelo (Rzedowski, 2006).

En el APFFNT los bosques densos de *Pinus hartwegii* ocupan aproximadamente 7,815 ha (Franco *et al.*, 2006a). En estos bosques la estructura y abundancia espacial cuenta con tres estratos verticales que llegan hasta los 30 m y tienen una densidad promedio de 336

individuos por hectárea (≥ 2.5 cm DAP) (Endara, 2010; Endara *et al.*, 2012). Los incendios y el pastoreo son frecuentes y aunque el fuego a menudo favorece la repoblación de la especie, su frecuencia afecta la densidad de plántulas, brinzales y latizales (Rzedowski, 2006; Castañeda *et al.*, 2015).

3.1.1.1 Sotobosque de *Pinus hartwegii*

El sotobosque de los bosques de coníferas, presenta una amplia riqueza de especies (Rzedowski, 2006; Encina-Domínguez *et al.*, 2008; Cuevas-Guzmán *et al.*, 2011; Pineda-López *et al.*, 2013). En la composición florística predominan las angiospermas, seguidas de las pteridofitas y las gimnospermas, contando con un elevado porcentaje de endemismos (Sánchez-González *et al.*, 2005; Encina-Domínguez *et al.*, 2008). Los bosques de coníferas presentan una semejanza florística en familias, géneros o especies, pero solo un número de especies define su estructura básica (Sánchez-González *et al.*, 2005).

En los pinares, el sotobosque presenta cambios fenológicos notables. Algunas especies en el año pueden desaparecer por completo en la época desfavorable o cambiar de color si persisten (Rzedowski, 2006). En la composición florística del sotobosque existe una dominancia de los elementos herbáceos sobre los leñosos. Particularmente en los bosques de *Pinus hartwegii* las gramíneas de géneros como *Festuca*, *Calamagrostis* y *Muhlenbergia* son los componentes más importantes y su abundancia está vinculada a un fenómeno natural crítico en la propagación del fuego. En el estrato es posible encontrar especies del género *Lupinus* como resultado de la ocurrencia de incendios (Rzedowski, 2006; Endara, 2010; Santillana, 2013).

Otro elemento importante del estrato herbáceo o arbustivo es la familia Asteraceae, particularmente de los géneros *Archibaccharis*, *Baccharis*, *Cirsium*, *Eupatorium*, *Senecio* y *Stevia* (Villers *et al.*, 1998; Rzedowski, 2006; Sánchez-González *et al.*, 2006; Encina-Domínguez *et al.*, 2008). En este estrato se encuentran también plantas de los géneros *Acaena*, *Achillea*, *Ceanothus*, *Cestrum*, *Desmodium*, *Eryngium*, *Fuchsia*, *Geranium*, *Helianthemum*, *Holodiscus*, *Lobelia*, *Penstemon*, *Potentilla*, *Ribes*, *Salvia*, *Satureja*, *Symphoricarpos* y *Vaccinium*, entre otros (Rzedowski, 2006; Santillana, 2013).

3.1.1.2 Bosque de *Abies religiosa*

Los bosques de *Abies religiosa* se desarrollan entre los 2400 y 3600 m de altitud sobre condiciones ecológicas particulares y en laderas o cañadas de alta montaña, la mayor densidad de individuos se concentra en el intervalo de 3200 a 3400 m (Sánchez-Velásquez *et al.*, 1991; Rzedowski, 2006; Endara, 2010). En estos bosques la extensión más larga se encuentra en el Valle de México y otras montañas del Eje Volcánico Transversal, como el Pico de Orizaba, el Cofre de Perote, el Nevado de Toluca o el Nevado de Colima, etc. (Rzedowski, 2006).

Los bosques de oyamel se distribuyen en porciones de los estados de México, Hidalgo, Jalisco, Nuevo León, Puebla, San Luis Potosí, Sinaloa y Veracruz (Narave y Taylor, 1997). Se caracterizan por tener un clima subisotérmico, con temperatura media anual de 7 a 15 (20°C) y una precipitación superior a 1000 mm. Regularmente la condición de humedad es elevada y las nevadas pueden ser moderadas, escasas o estar ausentes (Rzedowski, 2006).

Las comunidades de *Abies religiosa* ocupan suelos podsólicos profundos, de origen volcánico, con un pH ligeramente ácido (entre 5 a

7), donde la materia orgánica es abundante (Rzedowski, 2006). Son especies tolerantes a la sombra y en la estructura arbórea destacan por tener copas simétricas, piramidales o cónicas, con ramas extendidas que a menudo crecen juntas para minimizar el daño del viento (Narave y Taylor, 1997; Enright *et al.*, 1998; Lara-González *et al.*, 2009). Los bosques de oyamel además de tener una importancia ecológica, se utilizan para resina, como vigas o techos en las casas y como adorno en las fiestas de navidad (Narave y Taylor, 1997; Lara-González *et al.*, 2009; Cuevas-Guzmán *et al.*, 2011).

Los bosques densos de oyamel en el APFFNT ocupan alrededor de 13,040 ha (Franco *et al.*, 2006). En la estructura vertical presentan tres estratos con una altura máxima de 48 m y un dosel cerrado de una densidad de 637 individuos por hectárea (≥ 2.5 cm DAP) (Endara, 2010; Endara *et al.*, 2012). Los bosques están sometidos a perturbaciones por pastoreo, incendios, tala inmoderada o plagas forestales que disminuyen drásticamente su densidad (Sánchez-González *et al.*, 2005; Rzedowski, 2006).

3.1.1.2.1 Sotobosque de *Abies religiosa*

Los bosques de *Abies* en condiciones naturales suelen ser densos, con un sotobosque escaso, en donde la disponibilidad de luz es baja y la fisonomía no se modifica drásticamente (Rzedowski, 2006; Dreiss y Volin, 2014). En estos niveles, la vegetación permanece siempre o casi siempre verde, aunque las actividades de fotosíntesis, absorción y transpiración disminuyan en los periodos más frío y secos del año. Sin embargo, es común que en otras comunidades debido a los factores de perturbación o la cantidad de luz, el sotobosque presente mayor desarrollo y diversidad (Rzedowski, 2006).

Los bosques de *Abies religiosa* tienen un sotobosque regularmente húmedo, poco abundante en gramíneas, donde los elementos más conspicuos del estrato rasante son los musgos, líquenes y hongos. En la composición vegetal del estrato arbustivo y herbáceo existen numerosos representantes de la familia Asteraceae, Scrophulariaceae, Geraniaceae, Onagraceae y Poaceae (Villers *et al.*, 1998; Rzedowski, 2006; Sánchez-González *et al.*, 2006; Lara-González *et al.*, 2009; Cuevas-Guzmán *et al.*, 2011).

Los arbustos más frecuentes en el bosque de oyamel son *Symphoricarpos microphyllus*, *Acaena elongata*, *Baccharis conferta*, *Buddleia parviflora*, *Comarostaphylis discolor*, *Fuchsia microphylla*, *Fuchsia thymifolia*, *Ribes ciliatum*, *Roldana angulifolia*, *Roldana barba-johannis* y *Salvia fulgens*. En el estrato herbáceo dominan *Alchemilla procumbens*, *Didymaea alsinoides*, *Fragaria mexicana*, *Bromus carinatus*, *Ageratina calophylla*, *Pleopeltis guttata*, *Brachypodium mexicanum*, *Erigeron galeottii*, *Eupatorium pazcuarense*, *Festuca amplissima*, *Galium aschenbornii*, *Roldana platanifolia*, *Senecio callosus* y *Stevia monardifolia* (Rzedowski, 2006; Sánchez-González *et al.*, 2005; 2006; Encina-Domínguez *et al.*, 2008).

3.1.2 Bosque latifoliado

Los bosques latifoliados son comunidades vegetales que se caracterizan por tener hojas anchas y pueden componerse por especies perennes o deciduas. A menudo están mezclados con especies de coníferas y a partir del nombre de los taxones se definen las asociaciones arbóreas. La composición de los bosques depende de la latitud, el clima, la topografía o la perturbación y su distribución se encuentra comúnmente en el hemisferio norte, donde las plantas dejan

caer sus hojas en otoño, de acuerdo con la elevada variación estacional (Barbier *et al.*, 2008; Dreiss y Volin, 2014).

La diversidad florística en los bosques latifoliados es generalmente mayor que en los bosques de coníferas (Whigham, 2004; Barbier *et al.*, 2008). Estas comunidades se desarrollan sobre suelos de alto contenido mineral y abundante materia orgánica, en donde la presencia de briofitas o líquenes está restringida (Barbier *et al.*, 2008). En las especies caducifolias, particularmente existe un evento fenológico recurrente que cambia la estacionalidad del microhábitat y crea condiciones únicas en la disponibilidad de luz del sotobosque (Dreiss y Volin, 2014).

En el APFFNT, los bosques latifoliados abarcan alrededor de 2598 ha que representan alrededor de 5 % de la masa forestal y están compuestos por bosques de encino (*Quercus mexicana*, *Quercus rugosa* y *Quercus laurina*) y aile (*Alnus acuminata*, *Alnus arguta* y *Alnus jorullensis*) (Franco *et al.*, 2006a; Endara, 2010).

3.1.2.1 Bosque de *Quercus laurina*

Los bosques de *Quercus* o encinares son característicos de las regiones montañosas de México, se desarrollan en áreas de clima templado o semihúmedo y cubren aproximadamente 5.5% de la superficie total del país. Se distribuyen desde el nivel del mar hasta los 3500 m de altitud y la mayor diversidad de especies se concentra en el intervalo de 1200 a 2800 m (Zavala, 2000; Rzedowski, 2006; Arizaga *et al.*, 2009).

Los bosques de *Quercus* se distribuyen en todos los estados de la República Mexicana a excepción de Quintana Roo. Presentan una elevada diversidad florística con alrededor de 161 especies, de las que 109 aproximadamente son endémicas del país (Arizaga *et al.*, 2009). Los

encinos se desarrollan en suelos de reacción acida moderada (pH 5.5 a 6.5), con abundante hojarasca y materia orgánica. Prosperan además en condiciones secas, templadas, húmedas o frías, con precipitaciones de 350 mm a más de 2000 mm, donde la temperatura media anual oscila de 12 a 20°C (Zavala, 1990; Rzedowski, 2006).

Los bosques de encino pueden ser caducifolios o perennifolios, abiertos o cerrados en densidad y ser bajos o alcanzar los 40 m de alto. Las hojas de los encinos tienen consistencia similar al cuero (coriáceas) y producen frutos en forma de bellotas. Son especies de vida larga que presentan un acentuado polimorfismo en el tronco, las hojas, las flores o los frutos y su presencia a menudo esta favorecida por el fuego. En México la madera de encino se emplea para construcciones, muebles, postes o como combustible (Zavala, 2000; Rzedowski, 2006).

El encinar de *Quercus laurina* se extiende en altitudes de 2800 a 3100 m, formando asociaciones con especies de *Q. crassifolia*, *Q. rugosa*, *Abies*, *Arbutus*, *Juniperus* y algunas especies de *Pinus* (Rzedowski *et al.*, 2005). En el APFFNT se distribuye en fragmentos aislados de la ladera sureste y presenta una estructura vertical de dos estratos que alcanzan una altura promedio de 14 m y una altura máxima de 22 m. En esta comunidad la densidad de árboles es de 758 individuos por hectárea (≥ 2.5 cm DAP) (Endara *et al.*, 2012).

3.1.2.1.1 Sotobosque de *Quercus laurina*

En los bosques de *Quercus*, la composición florística del sotobosque está dominada regularmente por herbáceas, sin embargo en los climas húmedos o cálidos esta condición se invierte. En los encinares abiertos el estrato herbáceo tiene una diversidad elevada y en los densos una riqueza limitada. En los bosques de *Quercus* el

sotobosque puede tener uno o dos estratos arbustivos bien diferenciados (Rzedowski, 2006).

Entre las familias que dominan la estructura del sotobosque en los encinares están Asteraceae, Poaceae, Fabaceae, Labiatae, Euphorbiaceae, Rosaceae, Onagraceae, Umbelliferae, Scrophulariaceae, Commelinaceae, Rubiaceae, Pteridaceae y Cyperaceae. En estas comunidades, la abundancia de gramíneas no es tan importante como en los bosques de pino (Rzedowski, 2006; Encina-Domínguez *et al.*, 2007).

En el sotobosque los patrones de diversidad dependen de la cobertura y composición del dosel, así como del comportamiento estacional de especies o los gradientes ambientales de temperatura y precipitación (Rzedowski, 2006; Encina-Domínguez *et al.*, 2007).

3.1.2.2 Bosque de *Alnus jorullensis*

Los bosques de aille pertenecen a los elementos boreales u holárticos del continente y en México presentan una distribución restringida. Se han encontrado en estados como Chiapas, Colima, Durango, Distrito Federal, Guanajuato, Guerrero, Jalisco, Michoacán, Morelos, Nayarit, Oaxaca, Puebla, Querétaro, Sinaloa y Veracruz (Rzedowski *et al.*, 2005; Acosta-Castellanos, 2007). Son comunidades secundarias derivadas de la destrucción o la perturbación, que se localizan en laderas montañosas, entre los 2800 y 3350 m de altitud. Particularmente el bosque de *Alnus jorullensis* constituye una etapa sucesional del bosque de *Abies religiosa* que se presenta en localidades aisladas (Rzedowski *et al.*, 2005; Vázquez, 2014).

Los bosques de *Alnus jorullensis* prosperan en suelos de origen volcánico, con una elevada humedad y un pH ácido. Crecen en una

temperatura media anual de 7 a 18°C, con heladas escasas y un rango de precipitación de 1000 a 2500 mm (Nieto y Rodríguez, 2002). Se encuentran a la orilla de arroyos, en bosques de pino-encino, encino u oyamel (Carranza-González y Madrigal-Sánchez, 1995)

En la especie, el periodo de floración es prácticamente durante todo el año, aunque con más abundancia en el invierno (Carranza-González y Madrigal-Sánchez, 1995). La propagación en esta especie, puede ser por semillas o por corte del tallo. De los árboles de aile se usa la madera para leña o carbón, en la industria maderera y la construcción (Nieto y Rodríguez, 2002).

En el APFFNT los bosques de aile se distribuyen en la ladera nor-oriental del cráter, hacia el límite de altitud superior se asocian con *Pinus montezumae* o *Pinus ayacahuite* y en el inferior con especies del género *Quercus*. Estos bosques cuentan con una estructura vertical de dos estratos que alcanzan 20 m de altura y tienen una densidad de 572 individuos por hectárea (≥ 2.5 cm DAP). En los bosques existe una escasa regeneración, por la falta de plántulas y brinzales (Endara, 2010; Endara *et al.*, 2012).

3.1.2.2.1 Sotobosque de *Alnus jorullensis*

En los bosques de *Alnus*, el sotobosque está dominado frecuentemente por especies de la familia Poaceae (*Festuca* spp.) y Asteraceae (*Senecio* spp.) (Endara, 2010). Sin embargo la composición y estructura de las comunidades varía extremadamente. Los bosques de aile presentan una distribución aislada, que en muchos casos no es monoespecífica, se asocian con especies de *Abies religiosa* o *Pinus hartwegii* y dan lugar a comunidades mixtas, parámetro que dificulta la

diferenciación de la vegetación dominante en el sotobosque de rodales puros (Rzedowski *et al.*, 2005).

3.2 Factores que determinan la estructura y composición del sotobosque

3.2.1 Fuego

El fuego es un proceso clave y natural de muchos ecosistemas forestales, que se utiliza como una herramienta de manejo para controlar el desarrollo de la vegetación (SCBD, 2001; Rzedowski, 2006; Hoss y Lafon, 2008; Robles-Gutiérrez *et al.*, 2016). En los bosques, cuando el fuego es una parte natural del sistema, las especies se adaptan al régimen y pueden beneficiarse del periodo posterior al mismo (SCBD, 2001; Robles-Gutiérrez *et al.*, 2016). Sin embargo, en donde el fuego no es una perturbación natural o donde se suprime el régimen, el impacto sobre las especies puede ser negativo. Desde el punto de vista ecológico, los impactos dependen de la localización, la duración, la intensidad y la frecuencia del fuego (SCBD, 2001; Augustine *et al.*, 2010).

En muchos bosques el fuego puede generar devastación y a escala global los fuegos incontrolados pueden influir en la composición química de la atmósfera o la reflectividad terrestre. A escala regional, el fuego en el bosque cambia los depósitos de biomasa, suprime el crecimiento de plántulas y árboles, altera el ciclo hidrológico y modifica la estructura espacial. También disminuye la dominancia de especies y tiene un impacto significativo en los vertebrados e invertebrados (SCBD, 2001; Bekker y Taylor, 2010; Avila-Flores *et al.*, 2012; Castañeda *et al.*, 2015). Entre otros efectos colaterales está el estrés, la reducción de la capacidad fotosintética, la pérdida de hábitat y el desplazamiento

territorial de aves o mamíferos (Hoss y Lafon, 2008; Robles-Gutiérrez *et al.*, 2016).

A niveles moderados, el fuego induce la diversidad, la regeneración y la limpieza de escombros (Hart y Chen, 2006; Hoss y Lafon, 2008). En algunos ecosistemas, especialmente en las coníferas, el fuego suspende el estado de letargo en las semillas, abriendo los conos y liberándolas para la germinación (Givnish, 1988; Hoss y Lafon, 2008). En los bosques de *Quercus* puede favorecer el rebrote arbóreo y eliminar a las especies competitivas (Zavala, 2000). Usualmente cuando la incidencia de incendios disminuye, la densidad arbórea o herbácea aumenta y la sucesión vegetal avanza (Hoss y Lafon, 2008; Royo *et al.*, 2009). Es importante destacar que algunos factores como el cambio de uso de suelo, el manejo forestal, la tala, las plantaciones, las actividades humanas, las condiciones topográficas, climáticas o biológicas alteran la disponibilidad de recursos y en muchos casos favorecen la propagación del fuego (SCBD, 2001; Hoss y Lafon, 2008; Takafumi y Hiura, 2009; Castañeda *et al.*, 2015).

3.2.2 Herbivoría

Los procesos funcionales del bosque dependen del grado de herbivoría que los animales ejercen sobre la comunidad vegetal y sus efectos pueden ser positivos, negativos o tener una reacción directa e indirecta en las especies (Vázquez, 2002; Mysterud, 2006; Royo *et al.*, 2009). Frecuentemente la herbivoría es específica de la especie y de la planta hospedera, así como de su etapa de desarrollo y del nivel de tolerancia que presenta, está asociada también al periodo en la sucesión vegetal. Algunos herbívoros no generan un efecto negativo en la sobrevivencia o crecimiento de las plantas y en niveles moderados pueden crear condiciones favorables para aumentar la diversidad

vegetal. En ocasiones la vegetación incrementa la abundancia y la cobertura basal o total después de un periodo intenso de pastoreo (Nai-Bregaglio *et al.*, 2002; Warner y Cushman, 2002; Hart y Chen, 2006; Husheer *et al.*, 2006; Mysterud, 2006; Royo *et al.*, 2009; Milchunas y Vandever, 2013).

Sin embargo, cuando la herbivoría es excesiva, la capacidad de carga en el ecosistema se colapsa y se generan impactos negativos (Mysterud, 2006; Royo *et al.*, 2009). Los herbívoros afectan los patrones y la función de la comunidad vegetal por el pisoteo, el pastoreo, la defecación y la orina que producen (Augustine y McNaughton, 1998). En muchos casos, disminuyen la riqueza de especies, alteran la sobrevivencia, el crecimiento, la fecundidad, la abundancia y otros aspectos del rendimiento de la planta, especialmente en estados de plántulas y juveniles (Vázquez, 2002; Warner y Cushman, 2002; Mysterud, 2006; Royo *et al.*, 2009). Los herbívoros pueden promover la invasión de plantas exóticas y producir una simplificación en la estructura vertical y horizontal de la comunidad (Nai-Bregaglio *et al.*, 2002; Vázquez, 2002; Royo *et al.*, 2009).

3.2.3 Variables biológicas

En la vegetación existen especies que controlan directa o indirectamente la disponibilidad de recursos (bióticos o abióticos) en el ambiente y que generan efectos positivos o negativos en los ecosistemas (Mallik, 2003). Los impactos son específicos de cada sistema y especie, por ejemplo, algunas plantas protegen a otras de la defoliación o interfieren en su desarrollo (Tappeiner *et al.*, 1991; George y Bazzaz, 1999; Levine *et al.*, 2003; Jensen *et al.*, 2012).

En el bosque, la estructura o composición del dosel condiciona los recursos en el sotobosque, incidiendo en la disponibilidad de luz, la temperatura, la humedad, la evaporación, la transpiración, los nutrientes del suelo y el pH (Clinton y Vose, 1996; Augusto *et al.*, 2003; Candan *et al.*, 2006; Barbier *et al.*, 2008). En las especies deciduas o coníferas del dosel, existen diferencias significativas que dependen del periodo sucesional, de la morfología de las hojas o su densidad, dichos factores reflejan la cantidad de materia orgánica producida (Hart y Chen, 2006; Barbier *et al.*, 2008). Regularmente los bosques más abiertos presentan mayor diversidad de especies en el sotobosque y una dominancia de especies exóticas (Barbier *et al.*, 2008).

En el sotobosque, algunas especies herbáceas o helechos inhiben la regeneración de los árboles y alteran la sucesión forestal. Estas especies reducen el establecimiento, la sobrevivencia, la biomasa y la distribución espacial de las plántulas arbóreas. El grado de interferencia varía en cada ecosistema y puede expresarse en forma de competencia o alelopatía. Algunas ericáceas producen componentes fenólicos que inhiben la germinación, el crecimiento de plántulas y la formación de micorrizas (Clinton y Vose, 1996; Jäderlund *et al.*, 1997; George y Bazzaz, 1999; Husheer *et al.*, 2006; Royo y Carson, 2006). Aunque a veces la falta de regeneración también se debe a la deficiencia de nutrientes (Nilsen *et al.*, 1999; Mallik, 2003).

La interferencia de las especies en el sotobosque actúa sobre el área foliar, el diámetro y el potencial de conductancia de la hoja. La competencia reduce la luz, la temperatura y la concentración de nitrógeno en el suelo, afectando la tasa de mineralización, la regeneración de raíces y el consumo de agua en plántulas (Putz y

Canham, 1992; Nilsen *et al.*, 1999; Löf, 2000; Augusto *et al.*, 2003; Levine *et al.*, 2003).

3.2.4 Variables climáticas, topográficas y geográficas

La diversidad y distribución de las especies vegetales, está en función de la altitud, la latitud, la pendiente, la orientación, la precipitación y la humedad (Devlal y Sharma, 2008; Warren, 2008; Huo *et al.*, 2014; Simonson *et al.*, 2014). Dada la extensión del gradiente climático las especies pueden adaptarse a diversos valores, aunque su riqueza, abundancia y cobertura frecuentemente disminuya a mayor altitud (Gracia *et al.*, 2007; Sharma *et al.*, 2009). En los ecosistemas, es común que exista un pico de riqueza en relación a la altitud (Rahbek, 1997).

Las características geográficas, bioclimáticas y geológicas influyen en el crecimiento de las plantas (Augusto *et al.*, 2003). La composición vegetal depende de los recursos del suelo (nutrientes, fertilidad y pH), la materia orgánica, la radiación solar y el agua (George y Bazzaz, 1999; North *et al.*, 2005; Candan *et al.*, 2006; Hart y Chen, 2006; Barbier *et al.*, 2008; Bartels y Chen, 2010; Simonson *et al.*, 2014). Las plantas tienen un consumo de agua dependiente del sistema de raíces y que se relaciona con minerales específicos del suelo, como el Na, P, N, C, Ca o fósforo (Barbier *et al.*, 2008; Warren, 2008; Gonzalez *et al.*, 2009; Gazol e Ibáñez, 2009; Mataji *et al.*, 2010). Existe una gran cantidad de factores bióticos o abióticos, estrategias de dispersión y eventos estocásticos que influyen en la distribución vegetal (Huo *et al.*, 2014).

4. PROBLEMÁTICA

En el APFFNT se han realizado numerosas investigaciones vegetales, sin embargo la mayoría de ellas se enfoca en el componente arbóreo, dejando limitada la información de las especies en el sotobosque. Hasta la fecha, los listados florísticos proporcionan datos sobre la presencia o ausencia de determinado taxón, pero la información sobre su cobertura o abundancia es escasa, dichos estudios poseen censos botánicos que en su mayoría no están actualizados, lo que dificulta el conocimiento real de la biodiversidad en el área. Por esta razón es necesario valorar y poner al día la diversidad florística en el APFFNT, no solo en cuanto a los ecosistemas forestales se refiere, sino también a las comunidades herbáceas y arbustivas que en él se desarrollan.

5. OBJETIVOS

OBJETIVO GENERAL

Analizar la composición y estructura del sotobosque en bosques densos de aile (*Alnus jorullensis*), encino (*Quercus laurina*), oyamel (*Abies religiosa*) y pino (*Pinus hartwegii*) del Nevado de Toluca.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Determinar la riqueza de especies herbáceas y arbustivas, en cada comunidad (aile, encino, oyamel y pino) evaluada de sotobosque.
- Obtener el valor de importancia o el índice de cobertura y abundancia de las especies en el sotobosque.
- Determinar que especies de regeneración arbórea, se desarrollan en cada área evaluada.
- Cuantificar por clase y tamaño, la regeneración arbórea de las especies bajo estudio.
- Definir el aspecto fisonómico del sotobosque en cada comunidad vegetal.
- Averiguar el nombre común y gremio ecológico (esciófita o heliófita) de las especies encontradas.
- Ubicar a las especies asociadas a disturbio y endémicas de cada comunidad vegetal evaluada de sotobosque.

6. ÁREA DE ESTUDIO

Localización geográfica

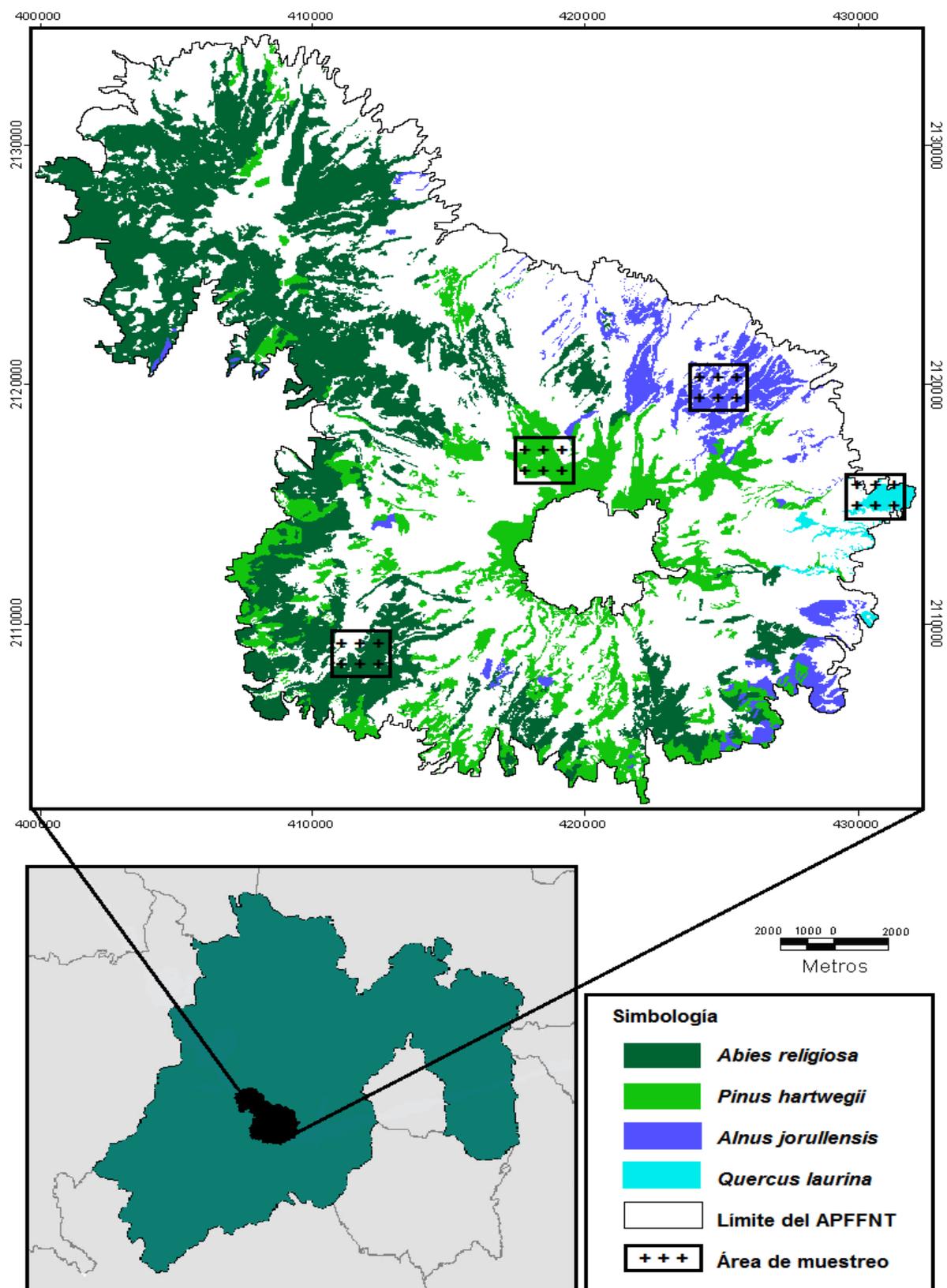
El APFFNT, se localiza en el Estado de México, hacia el suroeste del Valle de Toluca y abarca parte de los municipios de Almoloya de Juárez, Amanalco de Becerra, Calimaya, Coatepec Harinas, Temascaltepec, Tenango del Valle, Toluca, Villa Guerrero, Villa Victoria y Zinacantepec. Se ubica entre las coordenadas extremas de 18°51' a 19°19' latitud norte y 99°38' a 100°09' longitud oeste, cuenta con grandes contrastes altitudinales, que van de 2600 a más de 4600 msnm (Gonzalez-Trapaga, 1986; Sandoval-Basso, 1987; GEM, 1999) (**Figura 1**).

Fisiografía

El Nevado de Toluca es un punto de transición entre las regiones neártica y neotropical, forma parte del Sistema Volcánico Transmexicano, que corre desde el volcán de Colima hasta el Pico de Orizaba y el Cofre de Perote. La cadena montañosa atraviesa elevaciones importantes, entre las que destacan el volcán Parícutín, el Pico de Tancitaro, el Popocatepetl, el Iztaccihuatl, el Cerro Tláloc y la Malinche (Villalpando-Barriga, 1968; Gonzalez-Trapaga, 1986; Rzedowski, 2006; CONANP, 2013).

Clima

De acuerdo a la clasificación climática de Köppen modificada por García, en el Nevado de Toluca se encuentran dos tipos de clima; desde los 3700 msnm el clima frío y entre los 2800 a los 3700 m el clima semifrío. El régimen de lluvias es en verano y la temperatura media anual oscila de -2°C a 7 °C (Villalpando-Barriga, 1968; CONANP, 2013).



Fuente: modificado de Franco *et al.*, 2006b.

Figura 1. Localización de las áreas de muestreo.

Vegetación

La riqueza vegetal en el APFFNT, abarca una amplia gama de comunidades florísticas, entre las que destacan; los bosques de coníferas con especies de pino (*Pinus hartwegii*, *Pinus montezumae*, *Pinus pseudostrobus*, *Pinus ayacahuite*, etc.) y oyamel (*Abies religiosa*), además de los bosques de *Cupressus lusitanica* y en zonas aisladas *Juniperus flaccida* (Sandoval-Basso, 1987; CONANP, 2013). El área de protección y sus características geográficas hacen posible que existan bosques de *Quercus laurina* y *Alnus jorullensis*, así como zonas de pastizal, zacatonal alpino, paramo de altura y matorrales secundarios (Villalpando-Barriga, 1968; Endara, 2010; CONANP, 2013).

Edafología

En el Área de protección, la amplia variedad de suelos incluye los de tipo andosol, feozem, regosol, cambisol, litosol y fluvisol. Los más importantes son los andosoles con una superficie del 87%, que se desarrollan bajo bosques de coníferas y se derivan de cenizas volcánicas. Estos suelos poseen un pH ácido, con amplio intercambio catiónico que facilita la retención de agua o nutrientes (Vilchis, 2006).

Los suelos feozem ocupan una superficie del 6% y se caracterizan por tener un pH más ácido que los andosoles, su uso principal es agrícola. Los suelos restantes, ocupan pequeñas porciones del área de protección y presentan características particulares por ubicación. En general, la estructura de los suelos es inestable y se combina con eventos de deforestación, cambios de uso de suelo, sobre-pastoreo, pendientes elevadas y lluvias torrenciales de 24 horas que generan procesos de erosión (CONANP, 2013).

Hidrología

Los escurrimientos que nacen del APFFNT son estratégicos para el abasto de agua en Toluca y el Valle de México, de sus laderas desembocan dos cuencas hidrológicas; la del río “Lerma-Santiago” y la del “Río Balsas” (CONANP, 2013).

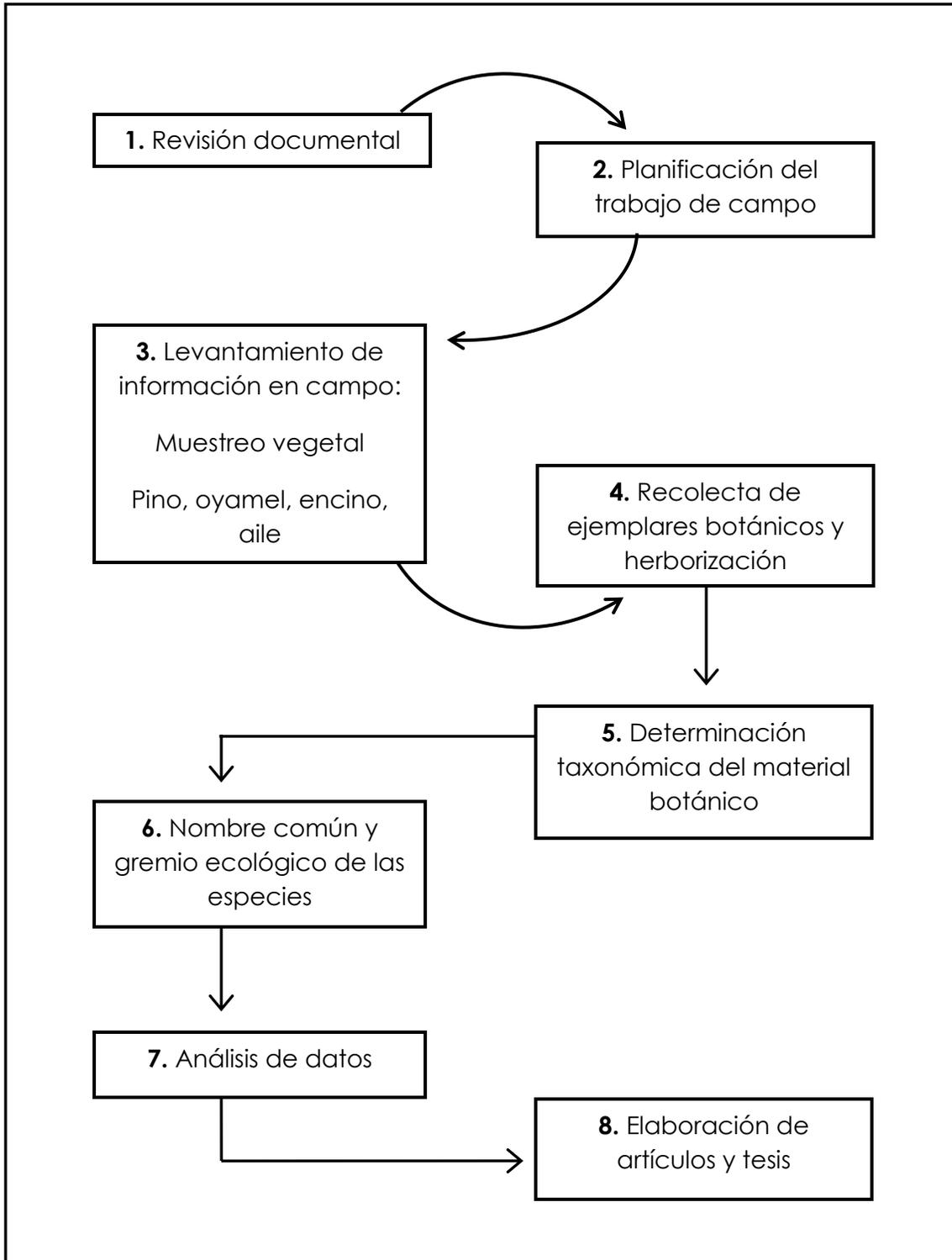
Dentro de la región hidrológica Lerma-Santiago, se encuentran las subcuencas; La Gavia, Tejalpa, Verdiguél y Almoloya-Otzolotepec, mismas que han mermado su condición ambiental. En la región hidrológica Balsas, se reconocen dos cuencas: el Cutzamala y el Río Grande de Amacuzac, que se encuentran en mejor estado de conservación, por la vegetación riparia de sus arroyos. Ambas regiones hidrológicas suministran agua a zonas como Coatepec Harinas, el Distrito Federal, Ecatepec, Ixtapan de la Sal, Tenancingo, Tenango del Valle, Toluca y Villa Guerrero (CONANP, 2013).

Uso de suelo

En el área natural protegida, el uso de suelo es principalmente forestal, con presencia de pastizales y matorrales, regiones de uso agrícola, ganadero, minero y urbano (Gonzalez-Trapaga, 1986; CONANP, 2013).

7. METODOLOGÍA

7.1 Diagrama metodológico



1. Revisión documental. La revisión documental para conocer la estructura y composición florística del sotobosque, se realizó en diversas fuentes bibliográficas, mediante la consulta de artículos, tesis (licenciatura, maestría o doctorado), libros o páginas en línea.

2. Planificación del trabajo de campo. Para el trabajo de campo, se realizó un previo reconocimiento a los sitios de muestreo, se elaboró un diseño de instrumentos (cedulas de campo) y se eligió el método más adecuado de muestreo.

3. Levantamiento de información en campo. La obtención de datos en campo, se realizó en forma consecutiva e inició en el bosque de pino, después en el bosque de oyamel, encino y aile. De los meses de Agosto a Noviembre de 2015, en zonas de bosque denso se realizó el muestreo de herbáceas, arbustos y de la regeneración arbórea. En este periodo también se llevo a cabo el levantamiento fotográfico y la recolecta de ejemplares botánicos.

Muestreo vegetal. El muestreo de la flora se realizó en zonas de bosque denso de *Pinus hartwegii*, *Abies religiosa*, *Quercus laurina* y *Alnus jorullensis*, que se diferenciaron previamente con la ayuda de imágenes satelitales multiespectrales. En el área, se considera bosque denso a aquella superficie que cubre entre 80% y 100% de cobertura de copa, sobre un cuadrante de 100 m² (Regil *et al.*, 2015). Para el análisis de la composición vegetal y el aspecto fisonómico del sotobosque, se utilizó un método en cuadrantes (Mostacedo y Fredericksen, 2000). En cada sitio de muestreo se establecieron 10 cuadrantes de 10 m x 10 m (1000 m²) en un gradiente continuo y en cada uno se registró la altitud, la pendiente, las coordenadas geográficas y las perturbaciones asociadas (**Tabla 1**).

Tabla 1. Características de los sitios de muestreo.

Bosque	Altitud (msnm)	Pendiente	Coordenadas Geográficas UTM WGS80	Localidad	Perturbaciones asociadas
<i>Pinus hartwegii</i>	3730	18-20°	417,177 2'111,108	Santa María del Monte	Reforestación Ocoteo Zanjas Pastoreo
<i>Abies religiosa</i>	3200	15-22°	412,081 2'109,409	Agua Blanca	Senderos Pastoreo Compactación humana
<i>Quercus laurina</i>	3182	26-32°	436,769 2'115,038	Calimaya	Sin registro
<i>Alnus jorullensis</i>	3132	2°-5°	424,505 2'120,832	Tlacotepec	Camino de extracción

Para la toma de datos se realizó un método discriminativo por altura, en las especies menores a 50 cm se estimó la cobertura y abundancia con base en la escala Braun-Blanquet (Braun-Blanquet, 1979). Para las especies mayores a 50 cm se midió la cobertura aérea, la frecuencia y la densidad de especies (Mostacedo y Fredericksen, 2000). En el bosque de pino, la estimación de cobertura y abundancia en gramíneas mayores de 50 cm, dada la elevada densidad de las mismas, se estandarizó al método Braun-Blanquet. Finalmente para conocer la densidad de regeneración arbórea se cuantificó el número de plántulas (< 30 cm de altura), brinzales (≥ 30 cm < 1.5 m altura) y latizales (≥ 1.5 m < 2.5 cm de DAP) por cuadrante de muestreo (Valdez, 2002).

4. Recolecta de ejemplares botánicos y herborización. La recolecta de ejemplares botánicos se realizó mediante la técnica propuesta por Lot y Chiang (1986), durante el periodo de muestreo vegetal (Agosto a Noviembre de 2015). De las plantas registradas en

cada cuadrante de muestreo se procuro recolectar tres ejemplares botánicos con estructuras fértiles (flores y frutos), para facilitar su determinación taxonómica y realizar intercambio o donación. En el laboratorio de secado del Instituto de Ciencias Agropecuarias y Rurales (ICAR-UAEM), se colocaron los ejemplares botánicos recolectados y dependiendo de su consistencia, fueron extraídos de 3 a 5 días para su posterior determinación.

5. Determinación taxonómica del material botánico. La determinación taxonómica del material botánico se realizó en el laboratorio de microbiología del ICAR con el uso de bibliografía especializada y se confirmó por cotejo en el Herbario-Hortorio (CHAPA) del Campus Montecillo del Colegio de Postgraduados. Los ejemplares de la familia Asteraceae fueron determinados por taxónomos especialistas.

El listado de especies encontradas se ordenó alfabéticamente; las familias se agruparon conforme al sistema de clasificación APG IV (2016). Para las abreviaturas de los autores se utilizó el IPNI (The International Plant Names Index) (2017).

6. Nombre común y gremio ecológico de las especies. Para obtener el nombre común de las especies, se consultó a personas de las localidades adyacentes a las áreas de muestreo y se complementó con bibliografía especializada (Sandoval-Basso, 1987; Rzedowski *et al.*, 2005; Cornejo-Tenorio e Ibarra-Manríquez, 2008). La agrupación de especies en gremios ecológicos se realizó de forma preliminar con base en las características ecológicas y foliares de la especie (Parkhurst y Loucks, 1972; Givnish y Vermeij, 1976; Givnish, 1988; Grime, 1989).

7. Análisis de datos. El análisis de la comunidad vegetal se realizó a partir del método de muestreo, dividiendo en dos categorías de altura a las comunidades herbáceas y arbustivas (especies menores a 50 cm y mayores a 50 cm).

Estrato menor a 50 cm. En el estrato menor a 50 cm, se realizó un muestreo fitosociológico (**Tabla 2**). Con el sistema Braun-Blanquet se estimó la cobertura y abundancia de herbáceas o arbustos. A partir de los datos obtenidos se realizó una tabla categórica y se ubicó a las especies más importantes e informativas.

Tabla 2. Escala Braun-Blanquet para estimar cobertura-abundancia de especies.

Escala Braun-Blanquet	Porcentaje de cobertura-abundancia
+	Pocos individuos con baja cobertura
1	Individuos abundantes con cobertura < 5%
2	5-25%
3	25-50%
4	50-75%
5	75-100%

Extraído y modificado de Matteucci y Colma, 1982

El sistema Braun-Blanquet se basa en la premisa de que la composición florística expresa las relaciones entre la vegetación y el ambiente. Las comunidades vegetales están determinadas por las especies que las componen, de tal forma que algunas son diagnósticas y otras son diferenciales o acompañantes. En las primeras se encuentran aquellas que definen las asociaciones vegetales y en las segundas

están las que aparecen en un conjunto del área total (Matteucci y Colma, 1982).

Estrato mayor a 50 cm. El análisis vegetal en el estrato mayor a 50 cm se realizó por cuantificación de la densidad, la cobertura y la frecuencia de cada especie (herbáceas y arbustos), a partir de estas variables se obtuvieron los valores relativos y el valor de importancia (Mostacedo y Fredericksen, 2000).

Densidad de regeneración arbórea. Para averiguar el porcentaje de regeneración arbórea en cada área de muestreo, se cuantificó el número de plántulas (< 30 cm de altura), brinzales (≥ 30 cm < 1.5 m altura) y latizales (≥ 1.5 m < 2.5 cm de DAP) (Valdez, 2002). A partir de la regeneración por clase y de la división de esta entre la densidad total, se obtuvo el porcentaje de rebrotes por especie.

8. Elaboración de artículos y tesis. La información obtenida a partir de la revisión documental, el muestreo vegetal, la determinación taxonómica de ejemplares botánicos, la consulta de nombres comunes o gremios ecológicos y el análisis de datos, se utilizó para elaborar los documentos que corresponden a los artículos de difusión y la tesis de grado.

CAPÍTULO 1

CARACTERIZACIÓN DEL SOTOBOSQUE EN BOSQUES DENSOS DE PINO Y OYAMEL EN EL NEVADO DE TOLUCA



Sergio Franco Maass

De: Sergio Franco Maass
Enviado el: lunes, 26 de febrero de 2018 11:32 a. m.
Para: 'Ana Mejia Canales'
Asunto: RV: [MYB] 1656 Acuse de recibo de envío

Dr. Sergio Franco Maass
Investigador del Instituto de Ciencias Agropecuarias y Rurales Universidad Autónoma del Estado de México

-----Mensaje original-----

De: Dr. Raymundo Dávalos Sotelo [mailto:raymundo.davalos@inacol.mx]
Enviado el: martes, 24 de octubre de 2017 12:06 p. m.
Para: Sergio Franco Maass <sfrancom@uaemex.mx>
Asunto: [MYB] 1656 Acuse de recibo de envío

Apreciable Dr. Sergio Franco Maass:

En nombre del Comité Editorial de la Revista Madera y Bosques acuso recibo de su manuscrito con el título "Caracterización del sotobosque en bosques densos de pino y oyamel en el Nevado de Toluca", para su revisión y posible publicación en la misma.

Con nuestro sistema de gestión de revistas en línea, podrá iniciar sesión en el sitio web de la revista y hacer un seguimiento de su progreso a través del proceso editorial:

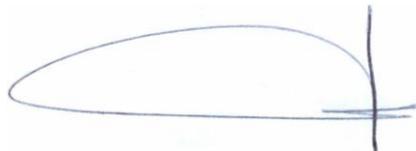
URL del manuscrito:
<http://myb.ojs.inacol.mx/index.php/myb/author/submission/1656>
Nombre de usuario/a: sfranco

En caso de dudas, no dude en contactarme. Agradecemos su interés y el de sus coautores por publicar los resultados de sus investigaciones en Madera y Bosques.

Con un atento saludo,

Dr. Raymundo Dávalos Sotelo
Madera y Bosques

<http://myb.ojs.inacol.mx/>



Caracterización del sotobosque en bosques densos de pino y oyamel en el Nevado de Toluca

Characterization of the understory in dense pine and fir forests of the Nevado de Toluca

RESUMEN

La mayor diversidad florística de los bosques templados se encuentra en el componente herbáceo y arbustivo del sotobosque, en éstos la flora adquiere gran importancia ecológica y funcional. Procesos esenciales del ciclo de nutrientes y la trayectoria sucesional, dependen directamente de la vegetación del sotobosque. Por ello es necesario realizar la caracterización florística de estas comunidades y conocer su diversidad. En este estudio se determinó la composición y estructura de las especies herbáceas y arbustivas en bosques densos de *Pinus hartwegii* (Lindl) y *Abies religiosa* (Kunth Schltdl. et Cham.) del Nevado de Toluca y se cuantificó la abundancia de regeneración arbórea en 10 cuadrantes continuos de 10 m x 10 m. En las especies menores a 50 cm se estimó la cobertura y abundancia con base en la escala Braun-Blanquet y en las especies mayores a 50 cm se obtuvo el valor relativo en cobertura, frecuencia y densidad, además del valor de importancia. De acuerdo a los resultados obtenidos la flora del sotobosque de *Abies religiosa* posee una mayor riqueza y está compuesta por 33 especies, 25 géneros y 14 familias, donde Asteraceae es la familia dominante. El sotobosque de *Pinus hartwegii* registró un total de 18 especies, 16 géneros y 10 familias, con dominancia en cobertura y abundancia de la familia Poaceae. En ambas comunidades vegetales la regeneración es mayor en plántulas y menor en brinzales y latizales.

PALABRAS CLAVE: *Abies religiosa*, composición florística, estructura del sotobosque, *Pinus hartwegii*, regeneración forestal, sotobosque.

ABSTRACT

The greatest floristic diversity of the temperate forests is found in the herbaceous and shrubby component of the undergrowth, in which the flora acquires great ecological and functional importance. Essential processes of the nutrient cycle and the successional trajectory, depend directly on the vegetation of the understory. This study determined the composition and structure of the herbaceous and shrub species in dense forests of *Pinus hartwegii* (Lindl) and *Abies religiosa* (Kunth Schldl and et Cham.) of the Nevado de Toluca and quantified the abundance of tree regeneration in 10 quadrants continuous of 10 m x 10 m. In the species smaller than 50 cm was estimated the coverage and abundance based on the Braun-Blanquet scale and, in the species greater than 50 cm, the relative value in coverage, frequency and density was obtained, besides their value of importance.

According to our results, the understory of the forests of *Abies religiosa* is greater in diversity and is composed of 33 species, 25 genera and 14 families, where Asteraceae is the dominant family. The understory of *Pinus hartwegii* is composed by 18 species, 16 genera and 10 families, with dominance in coverage and abundance of the family Poaceae. In both, plant communities' regeneration is greater in seedlings and less in small and large saplings.

KEY WORDS: *Abies religiosa*, floristic composition, forest regeneration, *Pinus hartwegii*, undergrowth structure, understory.

INTRODUCCIÓN

La vegetación que se desarrolla debajo del dosel arbóreo comúnmente llamada “sotobosque” tiene entre sus principales elementos estructurales a las briofitas, los líquenes, los helechos, las plántulas arbóreas, las herbáceas y los arbustos (Antos, 2017). En el bosque templado el sotobosque cuenta con la mayor diversidad de especies vegetales y juega un rol crítico en la función del ecosistema (Bartels y Chen, 2010).

El sotobosque es esencial para procesos del ciclo de nutrientes, la trayectoria sucesional o el régimen de fuego y es el hábitat o fuente de alimento para numerosos vertebrados e invertebrados (Gilliam, 2007), en éste algunas especies crean condiciones de interferencia en las plántulas arbóreas que varían en competencia, alelopatía, inhibición micorrícica y obstrucción física (Royo y Carson, 2006).

El hábitat en el sotobosque es heterogéneo y dinámico, con un ambiente variable que depende de las características del dosel y de los recursos en el medio (Augusto *et al.*, 2003; Hart y Chen, 2006). En los bosques de coníferas, el sotobosque presenta regularmente una elevada humedad, con poca luz, viento y escasos nutrientes en el suelo. En dichas comunidades la tolerancia hacia los suelos ácidos es amplia (Rzedowski, 2006; Candan *et al.*, 2006).

Con respecto a la composición florística, el sotobosque de las coníferas presenta una amplia riqueza de especies. En los bosques de *Pinus hartwegii*, los componentes dominantes son las gramíneas de géneros como *Festuca*, *Calamagrostis* y *Muhlenbergia*. Eventualmente se encuentran especies del género *Lupinus* como resultado de la ocurrencia de incendios (Rzedowski, 2006). En el bosque de *Abies religiosa*, por el contrario, el sotobosque es poco abundante en gramíneas. En ambos bosques, los representantes de la familia Asteraceae son numerosos (Encina-Domínguez *et al.*, 2008).

En el Área de Protección de Flora y Fauna Nevado de Toluca (APFFNT), los bosques de pino y oyamel ocupan el 66% de la superficie forestal (Endara, 2010), donde 7,815 ha son bosques densos de pino y 13,040 ha bosques densos de oyamel (Franco *et al.*, 2006). En la estructura espacial los bosques densos de *Pinus hartwegii* y *Abies religiosa* presentan tres estratos verticales que llegan a los 30 y 48 m respectivamente. La densidad promedio de

individuos en el bosque de pino es de 336/ha y de 637/ha (≥ 2.5 cm DAP) en el bosque de oyamel (Endara *et al.*, 2012).

OBJETIVO

En el Nevado de Toluca existen extensas regiones dominadas por especies nativas, que definen la fisonomía de la comunidad (Mastretta *et al.*, 2014), por ello es necesario caracterizar su composición vegetal y promover la conservación de sus especies. En el presente trabajo se planteó, como objetivo central, determinar la composición y estructura de herbáceas y arbustos en áreas de bosque denso de *Pinus hartwegii* y *Abies religiosa* del Nevado de Toluca. Adicionalmente se buscó cuantificar la densidad de la regeneración arbórea.

MATERIALES Y MÉTODOS

El APFFNT se localiza en el Estado de México, hacia el suroeste del Valle de Toluca y abarca parte de los municipios de Almoloya de Juárez, Amanalco de Becerra, Calimaya, Coatepec Harinas, Temascaltepec, Tenango del Valle, Toluca, Villa Guerrero, Villa Victoria y Zinacantepec (GEM, 1999). Forma parte del Sistema Volcánico Transmexicano y alcanza una altitud de 4660 msnm. En el área predomina el suelo Andosol y en menor proporción el Feozem, Regosol, Cambisol y Litosol. De los 3700 msnm en adelante predomina el clima frío y entre los 2800 a los 3700 msnm el clima semifrío subhúmedo con lluvias en verano. En el APFFNT la riqueza de coníferas comprende especies de pino (*Pinus hartwegii*, *P. montezumae*, *P. pseudostrobus*, entre otros), oyamel (*Abies religiosa*), *Juniperus flaccida* y *Cupressus lusitanica*. Además, se desarrollan bosques de *Quercus laurina* y *Alnus jorullensis*, así como zonas de pastizal, zacatonal alpino o páramo de altura (CONANP, 2013).

El muestreo de la vegetación se realizó en los meses de agosto a octubre de 2015, en las localidades de Agua Blanca y Santa María del Monte (Zinacantepec) (Fig. 1). Las zonas de bosque denso de *Abies religiosa* y *Pinus hartwegii* se diferenciaron previamente con la ayuda de imágenes de satélite multispectrales. En el área, se considera bosque denso a aquella superficie que cubre entre 80% y 100% de cobertura de copa, sobre un cuadrante de 100 m² (Regil *et al.*, 2015).

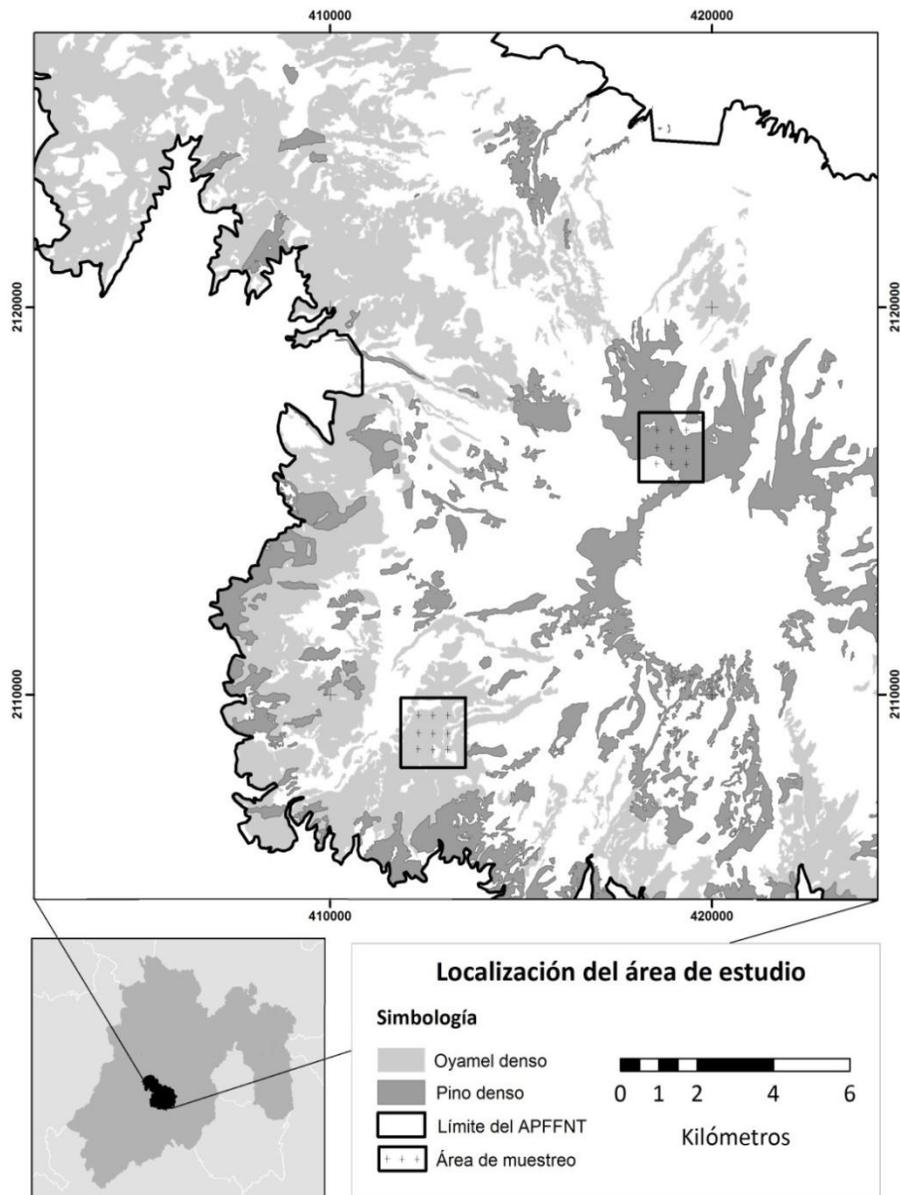


Figura 1. Ubicación de los sitios de muestreo

En cada sitio de muestreo se establecieron 10 cuadrantes de 10 x10 m (1000 m²) en un gradiente continuo y en cada uno se registró altitud, pendiente, coordenadas geográficas y tipo de perturbación asociada. Para confirmar la representatividad del muestreo se realizó una curva de acumulación de especies en cada comunidad vegetal (Fig.2) y para analizar la composición, se realizó un método discriminativo por altura; en las especies mayores a 50 cm, se obtuvieron los valores relativos en cobertura, densidad, frecuencia y valor de importancia (Mostacedo y Fredericksen, 2000). De las especies menores a 50 cm se estimó la cobertura y abundancia con base en la escala Braun-Blanquet (Braun-Blanquet, 1979).

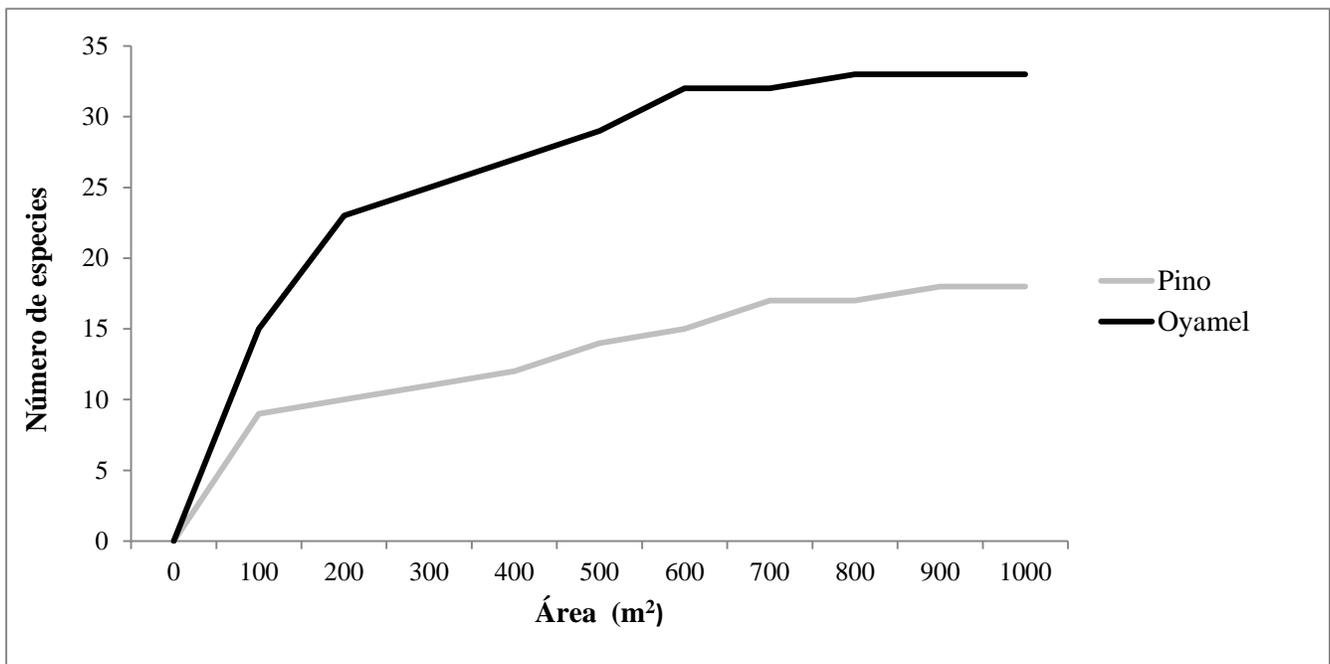


Figura 2. Curva de acumulación de especies para el sotobosque de bosques densos de pino y oyamel.

Por la elevada densidad de gramíneas (mayores a 50 cm) en el bosque de pino, el muestreo se estandarizó al método Braun-Blanquet. Finalmente, para evaluar la densidad de regeneración arbórea se cuantificó el número de plántulas (< 30 cm de altura), brinzales (\geq 30 cm < 1.5 m altura) y latizales (\geq 1.5 m < 2.5 cm de DAP) (Valdez, 2002).

De cada especie vegetal registrada, se recolectaron ejemplares por triplicado para su posterior herborización y determinación taxonómica con claves especializadas. En el Herbario-Hortorio (CHAPA) del Campus Montecillo del Colegio de Postgraduados, se depositaron duplicados de los ejemplares recolectados y se confirmó la determinación de especímenes. La agrupación de familias se realizó de acuerdo al sistema APG IV (2016) y para las abreviaturas de los autores de las especies se utilizó el IPNI (2017). El nombre común de las especies, se obtuvo por consulta a las personas de las localidades adyacentes a las zonas de muestreo y se complementó con bibliografía especializada (Rzedowski *et al.*, 2005; Cornejo-Tenorio e Ibarra-Manríquez, 2008). La agrupación de especies en gremios ecológicos se realizó de forma preliminar con base en las características ecológicas y foliares de la especie (Givnish, 1988; Grime, 1989).

RESULTADOS

Composición florística

En el bosque de *Abies religiosa* la flora del sotobosque cuenta con un total de 33 especies, 25 géneros y 14 familias agrupadas en 24 herbáceas, 8 arbustos y 1 árbol (Tabla 1).

Tabla 1. Flora Vascular del Sotobosque en el Bosque Denso de *Abies religiosa* del Nevado de Toluca.

Nombre científico	Nombre común	Forma de vida	Gremio ecológico
APIACEAE			
<i>Osmorhiza</i> aff. <i>mexicana</i> Griseb.	S/D	Herbácea	Heliófito
ASTERACEAE			
<i>Ageratina</i> aff. <i>parayana</i> ² (Espinosa) B. L. Turner	Raíz de serpiente	Herbácea	Esciófito
<i>Ageratina pazcuarensis</i> (Kunth) R. M. King & H. Rob.	Hierba del ángel	Herbácea	Esciófito
<i>Ageratina rivalis</i> (Greenm.) R. M. King & H. Rob.	S/D	Arbusto	Heliófito
<i>Bidens triplinervia</i> ¹ Kunth	Acahual cimarrón	Herbácea	Heliófito
<i>Cirsium ehrenbergii</i> ¹² Sch. Bip.	Cardo santo	Herbácea	Esciófito

<i>Piqueria pilosa</i> ² Kunth	Cardón pelón	Herbácea	Esciófita
<i>Roldana angulifolia</i> (DC.) H. Rob. & Brettell	Hoja ancha	Arbusto	Esciófita
<i>Roldana lineolata</i> ¹² (DC.) H. Rob. & Brettell	S/D	Herbácea	Esciófita
<i>Roldana platanifolia</i> ² (Benth.) H. Rob. & Brettell	Hierba del zopilote, mano de león	Herbácea	Esciófita
<i>Roldana reticulata</i> ² (DC.) H. Rob. & Brettell	S/D	Herbácea	Esciófita
<i>Senecio callosus</i> Sch. Bip.	Hoja de flecha	Herbácea	Esciófita
<i>Senecio cinerarioides</i> ¹² Kunth	Jara, Jarilla blanca	Arbusto	Heliófita
<i>Sigesbeckia jorullensis</i> ¹ Kunth	Flor de araña	Herbácea	Esciófita
<i>Stevia monardifolia</i> ² Kunth	S/D	Herbácea	Esciófita
CAPRIFOLIACEAE			
<i>Symphoricarpos microphyllus</i> Kunth	Perlilla, Perlitas, Escobilla	Arbusto	Heliófita
CARYOPHYLLACEAE			
<i>Cerastium nutans</i> Raf.	S/D	Herbácea	Esciófita
<i>Stellaria cuspidata</i> Willd.	S/D	Herbácea	Esciófita
DRYOPTERIDACEAE			
<i>Plecosorus speciosissimus</i> (A. Braun ex Kunze) T. Moore	S/D	Herbácea	Esciófita
GERANIACEAE			
<i>Geranium seemanii</i> Peyr.	Mano de león	Herbácea	Esciófita
LAMIACEAE			
<i>Salvia gracilis</i> Benth.	S/D	Herbácea	Esciófita
<i>Salvia lavanduloides</i> Kunth	Tepechia	Herbácea	Esciófita
<i>Salvia</i> aff. <i>microphylla</i> Kunth	Bandera mexicana	Arbusto	Esciófita
ONAGRACEAE			
<i>Fuchsia microphylla</i> Kunth	Aretillo	Arbusto	Esciófita
PINACEAE			
<i>Abies religiosa</i> (Kunth) Schltdl. & Cham.	Oyamel, abeto	Árbol	Esciófita
POACEAE			
<i>Deschampsia</i> sp.	S/D	Herbácea	Esciófita
<i>Trisetum irazuense</i> Hitchc.	S/D	Herbácea	Esciófita
ROSACEAE			
<i>Acaena elongata</i> ¹ L.	Pegarropa, cadillo	Arbusto	Esciófita
<i>Alchemilla procumbens</i> ¹ Rose	Chinilla, pata de león	Herbácea	Esciófita
RUBIACEAE			
<i>Didymaea alsinoides</i> (Schltdl. & Cham.) Standl.	Ocoxóchitl	Herbácea	Esciófita
<i>Galium aschenbornii</i> S. Schauer	Cuajaleche, pegarropa	Herbácea	Esciófita
SCROPHULARIACEAE			
<i>Sibthorpia repens</i> (L.) Kuntze	Pepita	Herbácea	Esciófita
SOLANACEAE			
<i>Cestrum anagyris</i> Dunal	Hierba del zopilote	Arbusto	Esciófita

“1” especies asociadas a disturbio, “2” especies endémicas del país, “S/D” sin dato.

El bosque de *Pinus hartwegii* se caracteriza por un sotobosque con 18 especies, 16 géneros y 9 familias, que se agrupan en 15 herbáceas, 2 arbustos y 1 árbol (Tabla2).

Tabla 2. Flora Vasculare del Sotobosque en el Bosque Denso de *Pinus hartwegii* del Nevado de Toluca.

Nombre científico	Nombre común	Forma de vida	Gremio ecológico
ASTERACEAE			
<i>Cirsium jorullense</i> ² Spreng.	Cardo santo	Herbácea	Esciófita
<i>Pseudognaphalium liebmannii</i> (Sch. Bip. ex Klatt)	Gordolobo, hierbabuena, altamisa	Herbácea	Esciófita
<i>Senecio cinerarioides</i> ¹² Kunth	Jara, Jarilla blanca	Arbusto	Heliófita
<i>Senecio iodanthus</i> ² Greenm.	S/D	Herbácea	Esciófita
<i>Senecio roseus</i> ² Sch. Bip.	Sierrilla	Herbácea	Esciófita
<i>Stevia incognita</i> Grashoff	Yoloquilde	Herbácea	Esciófita
CARYOPHYLLACEAE			
<i>Arenaria bryoides</i> D. F. K. Schldl.	S/D	Herbácea	Esciófita
ERICACEAE			
<i>Vaccinium caespitosum</i> Michx.	Arándanos, Borrachos	Arbusto	Esciófita
FABACEAE			
<i>Lupinus montanus</i> ¹ Kunth	Garbancillo, matapijo	Herbácea	Heliófita
OXALIDACEAE			
<i>Oxalis alpina</i> Rose	Xocoyotl	Herbácea	Esciófita
PINACEAE			
<i>Pinus hartwegii</i> Lindl.	Ocote	Árbol	Heliófita
POACEAE			
<i>Agrostis tolucensis</i> Kunth	S/D	Herbácea	Heliófita
<i>Calamagrostis tolucensis</i> (Kunth) Trin. ex Steud.	Zacatón	Herbácea	Heliófita
<i>Cinna poiformis</i> (Kunth) Scribn. & Merr.	S/D	Herbácea	Heliófita
<i>Festuca tolucensis</i> Kunth	Zacatón	Herbácea	Heliófita
<i>Trisetum spicatum</i> (L.) K. Richt.	S/D	Herbácea	Heliófita
ROSACEAE			
<i>Alchemilla procumbens</i> ¹ Rose	Chinilla, pata de león	Herbácea	Esciófita
SCROPHULARIACEAE			
<i>Penstemon gentianoides</i> Poir.	Jarritos, campanita morada	Herbácea	Esciófita

“1” especies asociadas a disturbio, “2” especies endémicas del país, “S/D” sin dato.

En cuanto a la regeneración arbórea de las áreas evaluadas se encontró que esta es exclusiva de las especies de oyamel y pino, las plántulas fueron dominantes en densidad,

con un 87.2% en *Abies* y 47% en *Pinus*, seguidas por brinzales (12.2%-*Abies* y 41.2%-*Pinus*) y latizales (0.6%-*Abies* y 11.8%-*Pinus*).

Estructura del sotobosque

En el sotobosque de *Abies religiosa*, las herbáceas: *Stevia monardifolia*, *Salvia gracilis* y *Sigesbeckia jorullensis* son dominantes en la altura mayor a 50 cm, en este nivel también predominan los arbustos *Roldana angulifolia* y *Cestrum anagyris*. En las herbáceas menores a 50 cm, *Stevia monardifolia*, *Roldana platanifolia* y *Sibthorpia repens* tienen la mayor cobertura y abundancia, mientras que los arbustos *Roldana angulifolia*, *Acaena elongata* y *Fuchsia microphylla* son dominantes (Tabla 3 y Fig. 3).

Tabla 3. Especies Dominantes del Sotobosque en el Bosque Denso de *Abies religiosa**.

Estrato \geq 50 cm											
Valor de importancia											
Herbáceas	Densidad relativa	Cobertura relativa	Frecuencia relativa	VIR							
<i>Stevia monardifolia</i>	34.4	46.6	33.3	38.1							
<i>Salvia gracilis</i>	39.1	20.9	8.3	22.8							
<i>Sigesbeckia jorullensis</i>	17.2	17.7	25	20							
Arbustos											
<i>Roldana angulifolia</i>	94.6	93.1	40	75.9							
<i>Cestrum anagyris</i>	4.6	6.3	40	17							
Estrato \leq 50 cm											
Escala Braun-Blanquet											
Herbáceas	Cuadrante	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Stevia monardifolia</i>		2	4	2	4	3	2	3	3	3	2
<i>Roldana platanifolia</i>		3	3	4	5	3	2	2	2	2	+
<i>Sibthorpia repens</i>		3	2	1	3	+	3	3	3	2	1
<i>Ageratina pazcuarensis</i>		-	+	-	3	3	2	4	3	2	3
<i>Ageratina aff. parayana</i>		+	-	-	2	+	+	3	+	4	4
<i>Sigesbeckia jorullensis</i>		+	-	-	2	+	2	+	3	2	+
<i>Trisetum irazuense</i>		+	1	+	+	+	1	+	+	+	+
<i>Piqueria pilosa</i>		+	-	-	-	2	+	2	2	1	-
Arbustos											
<i>Roldana angulifolia</i>		4	4	3	3	2	2	4	4	4	2
<i>Acaena elongata</i>		-	1	1	1	2	3	3	2	3	+
<i>Fuchsia microphylla</i>		2	2	2	3	1	1	+	1	-	+
<i>Cestrum anagyris</i>		-	2	2	+	+	2	+	2	+	2

* Se indica el valor de importancia o la estimación de cobertura y abundancia.

Escala Braun-Blanquet: cobertura de la especie; (-) ausencia, (+) pocos individuos con baja cobertura, (1) <5%, (2) 5-25%, (3) 25-50%, (4) 50-75%. Los resultados reportados en el cuadro consideran a las especies dominantes, las especies restantes se omitieron por ser poco informativas.

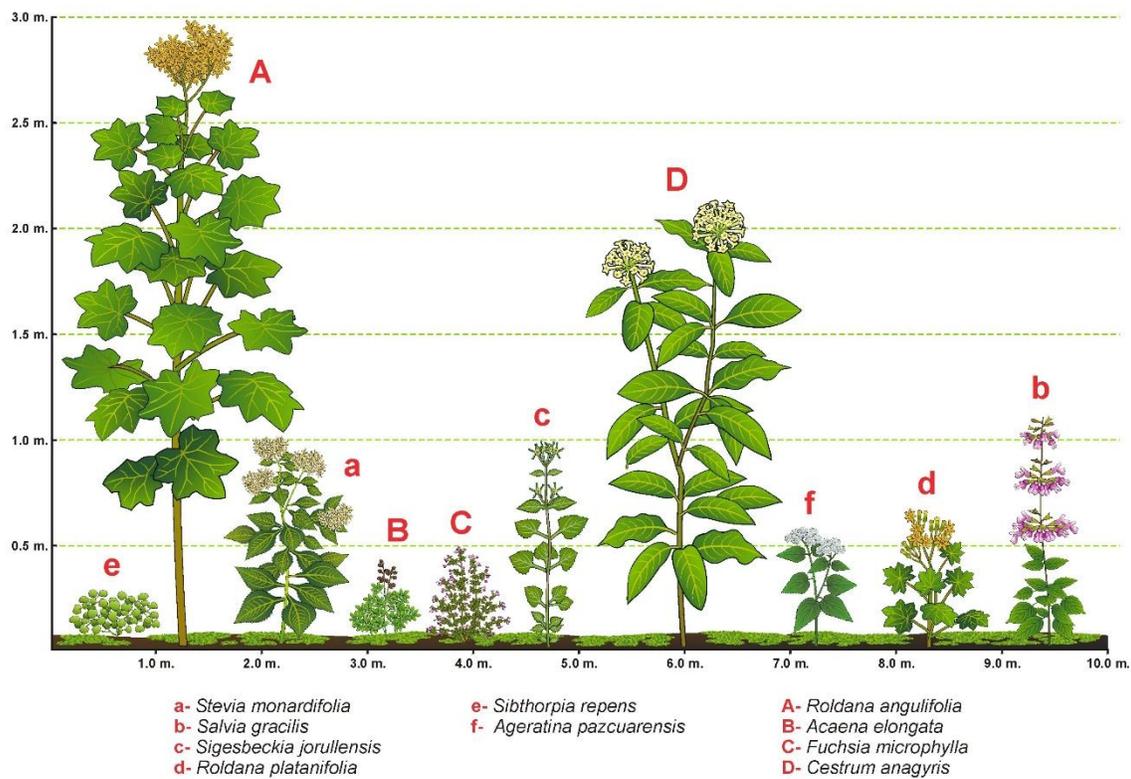


Figura 3. Estructura del sotobosque en el bosque de *Abies religiosa*, se presenta la altura y cobertura aproximada de las especies dominantes.

Con respecto al sotobosque en el bosque denso de *Pinus hartwegii* estudiado, las herbáceas dominantes en la altura mayor a 50 cm son *Calamagrostis tolucensis*, *Agrostis tolucensis*, *Penstemon gentianoides* y *Lupinus montanus*, en esta categoría, la única especie arbustiva

dominante es *Senecio cinerarioides*. En el nivel menor a 50 cm *Alchemilla procumbens* y *Penstemon gentianoides* son las herbáceas dominantes (Tabla 4 y Fig.4).

Tabla 4. Especies dominantes del sotobosque en el bosque denso de *Pinus hartwegii*.*

Estrato \geq 50 cm											
Valor de importancia											
Herbáceas	Densidad relativa	Cobertura relativa								Frecuencia relativa	VIR
<i>Penstemon gentianoides</i> ⁰	61.3	60								42.9	54.7
<i>Lupinus montanus</i> ⁰	35.2	37.7								47.6	40.2
Arbustos											
<i>Senecio cinerarioides</i> ⁰	100	100								100	100
Estrato \leq 50 cm											
Escala Braun-Blanquet											
Herbáceas	Cuadrante	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Calamagrostis toluensis</i> ⁰		4	4	3	4	5	4	5	4	5	4
<i>Alchemilla procumbens</i>		3	3	2	2	3	3	2	2	2	2
<i>Penstemon gentianoides</i>		2	3	2	2	2	2	3	2	2	2
<i>Agrostis toluensis</i> ⁰		3	1	4	3	2	2	1	2	2	+
<i>Lupinus montanus</i>		+	+	+	+	+	+	+	2	+	2
<i>Oxalis alpina</i>		-	+	+	+	+	+	+	+	+	+

* Se indica el valor de importancia o la estimación de cobertura y abundancia.

“0” especies mayores a 50 cm. Escala Braun-Blanquet: cobertura de la especie; (-) ausencia, (+) pocos individuos con baja cobertura, (1) <5%, (2) 5-25%, (3) 25-50%, (4) 50-75%, (5) 75-100%. Los resultados reportados en la tabla consideran a las especies dominantes, las especies restantes se omitieron por ser poco informativas.

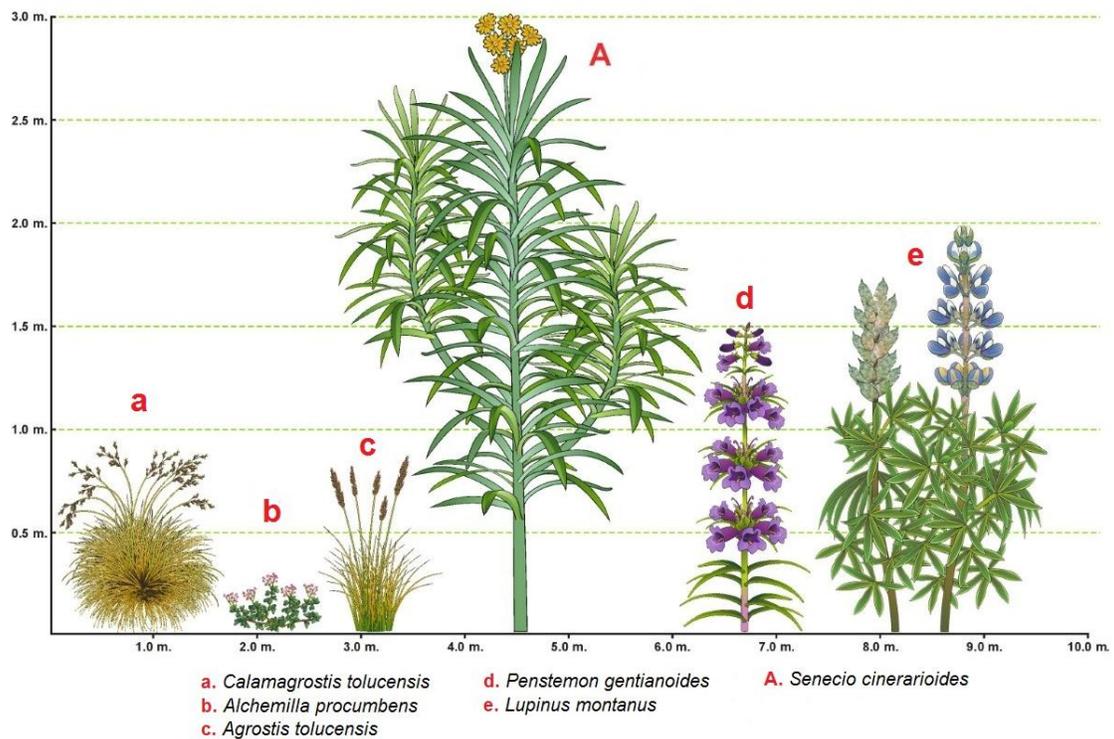


Figura 4. Estructura del sotobosque en el bosque denso de *Pinus hartwegii*, se presenta la altura y cobertura aproximada de las especies dominantes.

DISCUSIÓN

Composición florística

La vegetación del sotobosque en la comunidad de *Abies religiosa* posee una mayor riqueza de especies que la comunidad de *Pinus hartwegii*. Este dato concuerda con el registro de Villers y colaboradores (1998) en el Nevado de Toluca y con lo reportado por Vázquez (2014) en el Cofre de Perote, donde los bosques de *Abies religiosa* son más diversos y preceden en distribución altitudinal a los bosques de *Pinus hartwegii*.

La riqueza florística del bosque denso de *Abies religiosa* en el Nevado de Toluca es menor a la reportada por Ávila-Akerberg (2010) en la Cuenca del Río Magdalena (46 especies: 26 herbáceas, 15 arbustos y 5 árboles), pero mayor a la registrada por Vázquez (2014) en

Veracruz con 27 especies (18 herbáceas, 7 arbustos y 2 árboles). Es posible que la riqueza de especies en el sotobosque de la especie esté determinada por múltiples factores, entre ellos la pendiente o la orientación (Gracia *et al.*, 2007; Huo *et al.*, 2014). Se trata de comunidades que se distribuyen principalmente en barrancas, cañadas o laderas, donde la pendiente llega a superar 40% y la humedad es elevada (Sánchez-González y López-Mata, 2003).

La riqueza de especies en el bosque denso de *Pinus hartwegii* en el Nevado de Toluca es menor al registro de Ávila-Akerberg (2010) en la Cuenca del Río Magdalena (47 especies) y a lo encontrado por Vázquez (2014) en el Cofre de Perote con 21 especies. En la Cuenca del Río Magdalena la flora cuenta con 42 herbáceas, 4 arbustos y 1 árbol, mientras que en el Cofre de Perote existen 17 herbáceas, 3 arbustos y 1 árbol. En los bosques de esta especie la riqueza florística suele estar condicionada a su distribución altitudinal. Hacia el límite superior de la vegetación arbórea factores como la temperatura, la precipitación, la radiación solar y los nutrientes del suelo reducen el crecimiento de las plantas (Sharma *et al.*, 2009). Además de estos factores, otros como el nivel de adaptación o tolerancia al ambiente de las especies, el tipo o estructura del dosel en el que se desarrollan y la disponibilidad de recursos, determinan la composición y estructura del sotobosque (North *et al.*, 2005; Barbier *et al.*, 2008; Fuxai *et al.*, 2014).

En el sotobosque de ambas comunidades evaluadas la forma de vida que predomina es la herbácea, seguida de los arbustos y los árboles, resultado que avala el registro de Villaseñor y Ortiz (2014) para las plantas con flores del país. Así mismo la familia que reúne el mayor número de especies y endemismos es Asteraceae. En México dicha familia representa la mayor riqueza florística y un elevado porcentaje de endemismos (Villaseñor, 2003;

Villaseñor *et al.*, 2005). En el sotobosque de *Abies religiosa*, el género más representativo fue *Roldana* y en el sotobosque de *Pinus hartwegii* fue *Senecio*.

Además de la familia Asteraceae, en el sotobosque de *Pinus hartwegii* la familia Poaceae presenta un nivel de importancia significativo. En el ambiente la abundancia de gramíneas está asociada frecuentemente a la rápida adaptación o expansión que presentan y que les permite aprovechar los recursos del medio. Estas especies crecen en condiciones de deficiencia de drenaje, inundaciones periódicas o suelos con exceso de sales solubles, lo que las convierte en especies competidoras (Grime, 1989; Rzedowski, 2006). Es importante señalar que en ambos ecosistemas la mayor parte de las especies encontradas son de origen nativo, situación prevaleciente en gran parte del territorio nacional (Villaseñor, 2016).

Las especies tolerantes a la sombra (esciófitas) dominan la composición vegetal de ambas comunidades evaluadas, en el sotobosque de oyamel esta dominancia es justificable por la densidad de individuos que presenta el dosel (637/ha). Esta densidad es significativamente menor en el bosque de pino (336/ha) (Endara *et al.*, 2012). En el bosque de oyamel, la estructura arbórea presenta copas simétricas o piramidales que se extienden e impiden el paso de luz hacia el sotobosque (Narave y Taylor, 1997), estas características explican el ambiente de sombra y humedad que se genera y que resulta ideal para las especies tolerantes. Por el contrario, en el bosque de *Pinus hartwegii* la estructura del dosel es irregular, con ramas cortas y extendidas (Narave y Taylor, 1997) que permiten que los rayos solares lleguen al suelo (Rzedowski, 2006). Esta condición promueve la dominancia en cobertura y abundancia de las especies heliófitas, que son, en su mayoría gramíneas y que presentan una gran afinidad a los altos niveles de luz (Grime, 1989). En las plantas, el grado de tolerancia a la sombra define su relación con otros organismos y con el medio. La

sombra influye en los elementos bióticos y abióticos del bosque, determinando su estructura y diversidad (Blanco-García *et al.*, 2011; Valladares *et al.*, 2016).

En relación a la regeneración, esta presenta un patrón de crecimiento poblacional en forma de “J” invertida, donde la densidad se concentra en las clases diamétricas inferiores y disminuye paulatinamente. Esta situación ha sido reportada para otros bosques de *Pinus hartwegii* (Endara *et al.*, 2012; Murrieta-Hernández *et al.*, 2014) y *Abies religiosa* (Encina-Domínguez *et al.*, 2008; Endara *et al.*, 2012; Pineda-López *et al.*, 2013). La regeneración de una especie arbórea puede depender de múltiples factores, entre los que se encuentran el gremio ecológico (heliófila o esciófita), la tasa de crecimiento, mortalidad o depredación de las plántulas, la competencia inter e intraespecífica de los renuevos, así como variables ambientales, bióticas y antrópicas (Yamamoto, 2000; Villavicencio *et al.*, 2012). La regeneración del bosque de pino depende especialmente de la luz, al ser una especie heliófila y del fuego, porque favorece la germinación de sus semillas (Avila-Flores *et al.*, 2012; Robles-Gutiérrez *et al.*, 2016). En cambio, el oyamel puede regenerarse bajo su propio dosel o con una mayor abundancia en los claros del bosque (Lara-González *et al.*, 2009).

Estructura del sotobosque

El patrón de dominancia encontrado en el sotobosque de *Abies religiosa* es distinto al reporte de Villers y colaboradores (1998) para la condición de bosque denso en la misma área de estudio, donde *Roldana barba-johannis*, *Eupatorium mairertianum*, *Smilax* sp. y *Senecio callosus*, fueron las especies dominantes. Dicho resultado concuerda con los reportes del Sistema Volcánico Transmexicano (Sánchez-González *et al.*, 2005), la Sierra Nevada (Sánchez-González y López-Mata, 2003) y el Cofre de Perote (Vázquez, 2014), donde algunas de las especies mencionadas constituyen un elemento importante de la flora.

En el sotobosque del bosque denso de *Pinus hartwegii* estudiado la única especie arbustiva dominante es *Senecio cinerarioides*, mientras que en el estrato herbáceo predominan *Alchemilla procumbens* y *Penstemon gentianoides*. Esto concuerda con lo reportado por Villers y colaboradores (1998), en la misma área de estudio, pero difiere de los hallazgos de Sánchez-González y López-Mata (2003), Vázquez (2014) y Santillana (2013) en distintas áreas, donde algunas de las especies dominantes son *Acaena elongata*, *Baccharis conferta*, *Roldana angulifolia*, *Vaccinium geminiflorum* y *Bromus catharticus*.

Los bosques analizados comparten en el sotobosque dos especies: *Alchemilla procumbens* y *Senecio cinerarioides* que están asociadas a disturbio. Además de estas especies existen *Acaena elongata*, *Sigesbeckia jorullensis* (en el oyamel) y *Lupinus montanus* (en el pino) que alcanzan una importancia significativa. En el ambiente, la presencia de algunas especies vegetales está relacionada con los eventos de perturbación o las prácticas de manejo que modifican la composición y la riqueza de la comunidad (North *et al.*, 2005; Duguid *et al.*, 2013).

En el bosque de oyamel las perturbaciones más frecuentes son la apertura de senderos y el pastoreo. En cambio, en el bosque de pino ocurren eventos de reforestación, ocoteo, zanjas de infiltración y pastoreo. De forma general, el pastoreo, la herbivoría o el fuego alteran el establecimiento, la sobrevivencia y el rendimiento de las plantas, sus efectos pueden ser positivos, negativos o generar una reacción directa e indirecta sobre la vegetación (Warner y Cushman, 2002; Husheer *et al.*, 2006; Mysterud, 2006). Las perturbaciones influyen también en el suelo, los nutrientes y las condiciones del agua (Pokhriyal *et al.*, 2012). Una perturbación en la composición vegetal, puede aumentar la riqueza de especies o reducirla, en ocasiones un nivel moderado de disturbio, genera una elevada riqueza (Royo *et al.*, 2009). El daño de una perturbación depende de su extensión, intensidad o frecuencia

(Augustine *et al.*, 2010), por ejemplo, en algunos casos la acción de los herbívoros aumenta la densidad o cobertura en las plantas y favorece la invasión de especies exóticas (Nai-Bregaglio *et al.*, 2002; Vázquez, 2002). En el bosque, el fuego es otro factor clave que modifica los depósitos de biomasa, altera el ciclo hidrológico y transforma la vegetación (SCBD, 2001; Hoss *et al.*, 2008). Especialmente en el sotobosque evaluado de *Pinus hartwegii*, la presencia de *Lupinus montanus* indica quemas frecuentes y la abundancia de gramíneas favorece la propagación del fuego (Castañeda *et al.*, 2015).

CONCLUSIONES

La presente investigación contribuye al conocimiento de la riqueza, dominancia y estructura de especies del sotobosque, en bosques densos de *Abies religiosa* y *Pinus hartwegii* del APFFNT. En las comunidades evaluadas, el sotobosque presenta la mayor diversidad florística y alberga una gran cantidad de especies nativas que le confieren una fisonomía estructural única a cada ecosistema.

En el sotobosque de *Abies religiosa* la riqueza de especies es mayor a la del sotobosque de *Pinus hartwegii*. En esta comunidad las plantas de la familia Asteraceae (*Roldana angulifolia*, *Stevia monardifolia*, *Roldana platanifolia*) son dominantes en la composición florística y algunas como *Sigesbeckia jorullensis* están asociadas a disturbio. En el sotobosque de *Pinus hartwegii* la familia Asteraceae fue dominante por número de especies, sin embargo, en cobertura y abundancia las especies *Calamagrostis tolucensis* y *Agrostis tolucensis*, de la familia Poaceae son predominantes. En esta comunidad la especie arbustiva más importante fue *Senecio cinerarioides*. La regeneración arbórea en el sotobosque de las comunidades evaluadas es exclusiva de *Abies religiosa* y de *Pinus hartwegii*. En ambos bosques por orden de importancia en clase y tamaño se registró un mayor número de plántulas que de brinzales y latizales.

AGRADECIMIENTOS

CONFLICTO DE INTERESES

Los autores declaran no tener conflicto de intereses.

REFERENCIAS

Angiosperm Phylogeny Group (APG IV). 2016. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV.

Botanical Journal of the Linnean Society 181: 1-20.

Antos, J. A. 2017. Understory plants in temperate forests. *In*: Owens, J. N. and H. Gyde.

Forests and forest plants, pp. 1-18. Encyclopedia of life support systems (EOLSS).

<http://www.eolss.net/sample-chapters> (19 de febrero de 2017).

Augustine, D. J., J. D. Derner and D. G. Milchunas. 2010. Prescribed fire, grazing, and

herbaceous plant production in short grass steppe. *Rangeland Ecology &*

Management 63: 317-323.

Augusto, L., J. Dupouey and J. Ranger. 2003. Effects of tree species on understory

vegetation and environmental conditions in temperate forests. *Annals of Forest*

Science 60: 823-831.

Ávila-Akerberg, V. 2010. Forest quality in the southwest of Mexico City. Assessment

towards ecological restoration of ecosystem services. *Schriftenreihe des Instituts für*

Landespflege der Albert-Ludwigs-Universität Freiburg. Culterra. 139 p.

Avila-Flores, D. Y., M. A. González-Tagle, J. Jiménez-Pérez, O. A. Aguirre-Calderón, E. J.

Treviño-Garza y B. Vargas-Larreta. 2012. Estructura de rodales de *Pinus hartwegii*

afectados por incendios utilizando parámetros de vecindad en la Sierra Madre

Oriental, México. *Tropical and Subtropical Agroecosystems* 15: 377-387.

- Barbier, S., F. Gosselin and P. Balandier. 2008. Influence of tree species on understory vegetation diversity and mechanisms involved —a critical review for temperate and boreal forests. *Forest Ecology and Management* 254: 1-15.
- Bartels, S. F. and H. Y. H. Chen. 2010. Is understory plant species diversity driven by resource quantity or resource heterogeneity? *Ecology* 91(7): 1931-1938.
- Blanco-García, A., C. Sáenz-Romero, C. Martorell, P. Alvarado-Sosa and R. Lindig-Cisneros. 2011. Nurse-plant and mulching effects on three conifer species in a Mexican temperate forest. *Ecological Engineering* 37: 994-998.
- Braun-Blanquet, J. 1979. *Fitosociología. Bases para el estudio de las comunidades vegetales*. Ediciones H. Blume. Madrid, España. 820 p.
- Candan, F., P. Broquen y V. Pellegrini. 2006. Cambios en el sotobosque asociados al reemplazo de la vegetación natural por *Pinus ponderosa* Dougl. con diferentes manejos (SO de Neuquén, Argentina). *Investigación Agraria: Sistemas y Recursos Forestales* 15(1): 50-65.
- Castañeda, M. F., A. R. Endara, M. L. Villers y E. G. Nava. 2015. Evaluación forestal y de combustibles en bosques de *Pinus hartwegii* en el Estado de México según densidades de cobertura y vulnerabilidad a incendios. *Madera y Bosques* 21(2): 45-58.
- Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP). 2013. Estudio Previo Justificativo para la Modificación de la Declaratoria del Parque Nacional Nevado de Toluca, ubicada en el Estado de México, México. 123 p.
- Cornejo-Tenorio, G. e G. Ibarra-Manríquez. 2008. *Flora ilustrada de la Reserva de la Biosfera Mariposa Monarca*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D. F., México. 441 p.

- Duguid, M. C., B. R. Frey, D. S. Ellum, M. Kelty and M. S. Ashton. 2013. The influence of ground disturbance and gap position on understory plant diversity in upland forests of southern New England. *Forest Ecology and Management* 303: 148-159.
- Encina-Domínguez, J. A., F. J. Encina-Domínguez, E. Mata-Rocha y J. Valdes-Reyna. 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.
- Endara, A. R. 2010. Análisis de los procesos de recuperación en el bosque templado del Parque Nacional Nevado de Toluca. Tesis de Doctorado. Universidad Autónoma del Estado de México, Toluca, México. 100 p.
- Endara, A. R., S. Franco, G. Nava, J. I. Valdez and T. S. Fredericksen. 2012. Effect of human disturbance on the structure and regeneration of forests in the Nevado de Toluca National Park, Mexico. *Journal of Forestry Research* 23(1): 39-44.
- Franco, S., H. H. Regil, C. González y G. Nava. 2006. Cambio de uso del suelo y vegetación en el Parque Nacional Nevado de Toluca, México, en el periodo 1972-2000. *Investigaciones Geográficas (Mx)* 61: 38-57.
- Fuxai, X., F. Fousseni, P. Chungang, H. Huaijiang and Z. Xiuhai. 2014. Effect of overstory on the seasonal variability of understory herbs in primary broad-leaved Korean pine forest of Changbai Mountain. *African Journal of Biotechnology* 13 (11): 1223-1230.
- Gobierno del Estado de México (GEM). 1999. Programa de manejo del Parque Nacional Nevado de Toluca, México. 106 p.
- Gilliam, F. S. 2007. The ecological significance of the herbaceous layer in temperate forest ecosystems. *BioScience* 57 (10): 845-858.

- Givnish, T. J. 1988. Adaptation to sun and shade: a whole-plant perspective. *Australian Journal of Plant Physiology* 15: 63-92.
- Gracia, M., F. Montané, J. Piqué and J. Retana. 2007. Overstory structure and topographic gradients determining diversity and abundance of understory shrub species in temperate forests in central Pyrenees (NE Spain). *Forest Ecology and Management* 242: 391-397.
- Grime, J. P. 1989. Estrategias de adaptación de las plantas y procesos que controlan la vegetación. Ed. Limusa. México, D. F. 287 p.
- Hart, S. A. and H. Y. H. Chen. 2006. Understory vegetation dynamics of North American boreal forests. *Critical Reviews in Plant Sciences* 25: 381-397.
- Hoss, J. A., C. W. Lafon, H. D. Grissino-Mayer, S. R. Aldrich and G. G. DeWeese. 2008. Fire history of a temperate forest with an endemic fire-dependent herb. *Physical Geography* 29(5): 424-441.
- Huo, H., Q. Feng and Y. Su. 2014. The influences of canopy species and topographic variables on understory species diversity and composition in coniferous forests. *The Scientific World Journal* 2014: 1-8.
- Husheer, S. W., A. W. Robertson, D. A. Coomes and C. M. Frampton. 2006. Herbivory and plant competition reduce mountain beech seedling growth and establishment in New Zealand. *Plant Ecology* 183: 245-256.
- Lara-González, R., L. R. Sánchez-Velásquez and J. Corral-Aguirre. 2009. Regeneration of *Abies religiosa* in canopy gaps versus understory, Cofre de Perote National Park, México. *Agrociencia* 43(7): 739-747.
- Mastretta, A., R. Cao, S. N. Arzeta, P. Quadri, T. Escalante, L. Arredondo y D. Piñero. 2014. ¿Será exitosa la estrategia del cambio de categoría para mantener la

- biodiversidad del Nevado de Toluca? *In*: Eguiarte, L. E. Oikos= Reflexiones sobre la ecología y la conservación en México, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México 12: 7-17.
- Mostacedo, B. y T. S. Fredericksen. 2000. Manual de Métodos Básicos de Muestreo y Análisis en Ecología Vegetal. Proyecto de Manejo Forestal Sostenible (BOLFOR), Santa Cruz de la Sierra, Bolivia. 87 p.
- Murrieta-Hernández, D. M., M. R. Pineda-López, J. C. Noa-Carrazana, M. Mata-Rosas, R. Zulueta-Rodríguez and N. Flores-Estévez. 2014. The structure of *Pinus hartwegii* at the Cofre de Perote, Veracruz, Mexico. *Open Journal of Forestry* 4: 291-301.
- Mysterud, A. 2006. The concept of overgrazing and its role in management of large herbivores. *Wildlife Biology* 12(2): 129-141.
- Nai-Bregaglio, M., E. Pucheta y M. Cabido. 2002. El efecto del pastoreo sobre la diversidad florística y estructural en pastizales de montaña del centro de Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural* 75: 613-623.
- Narave, H. y K. Taylor. 1997. Flora de Veracruz. Instituto de Ecología A. C. Xalapa, Veracruz, México. 50 p.
- North, M., B. Oakley, R. Fiegenger, A. Gray and M. Barbour. 2005. Influence of light and soil moisture on Sierran mixed-conifer understory communities. *Plant Ecology* 177: 13-24.
- Pineda-López, M. R., R. Ortega-Solis, L. R. Sánchez-Velásquez, G. Ortiz-Ceballos y G. Vázquez-Domínguez. 2013. Estructura poblacional de *Abies religiosa* (Kunth) Schlttdl. et Cham., en el Ejido el Conejo del Parque Nacional Cofre de Perote, Veracruz, México. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*: 375- 385.

- Pokhriyal, P., D. S. Chauhan and N. P. Todaria. 2012. Effect of altitude and disturbance on structure and species diversity of forest vegetation in a watershed of central Himalaya. *Tropical Ecology* 53(3): 307-315.
- Regil, H. H., S. Franco, G. E. Nava y J. A. B. Ordóñez. 2015. Evaluación de las técnicas para el estudio del cambio de ocupación de suelo y propuesta metodológica para solventar algunas de sus inconsistencias: el Parque Nacional Nevado de Toluca, México. *Revista Internacional de Ciencia y Tecnología de la Información Geográfica* 16:61-86.
- Robles-Gutiérrez, C. A., A. Velázquez-Martínez, D. A. Rodríguez-Trejo, V. J. Reyes-Hernández y J. D. Etchevers-Barra. 2016. Probability of mortality by fire damage of young *Pinus hartwegii* Lindl. trees in the Izta-Popo National Park. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* 22(2): 165-178.
- Royo, A. A. and W. P. Carson. 2006. On the formation of dense understory layers in forests worldwide: consequences and implications for forest dynamics, biodiversity, and succession. *Canadian Journal of Forest Research* 36: 1345-1362.
- Royo, A. A., R. Collins, M. B. Adams, C. Kirschbaum and W. P. Carson. 2009. Pervasive interactions between ungulate browsers and disturbance regimes promote temperate forest herbaceous diversity. *Ecology* 00(0): 1-13.
- Rzedowski, G. C. de, J. Rzedowski y colaboradores. 2005. Flora fanerogámica del Valle de México. Segunda edición. Primera reimpresión. Instituto de Ecología, A. C. y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Pátzcuaro (Michoacán), México. 1406 p.
- Rzedowski, J. 2006. Vegetación de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México. 504 p. 1^{era}. Edición digital.

- www.biodiversidad.gob.mx/publicaciones/librosDig/pdf/VegetacionMxPort.pdf (30 de mayo de 2017).
- Sánchez-González, A. y L. López-Mata. 2003. Clasificación y ordenación de la vegetación del norte de la Sierra Nevada, a lo largo de un gradiente altitudinal. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica* 74(1): 47-71.
- Sánchez-González, A., L. López-Mata y D. Granados-Sánchez. 2005. Semejanza florística entre los bosques de *Abies religiosa* (H. B. K.) Cham. & Schltdl. de la Faja Volcánica Transmexicana. *Investigaciones Geográficas, Boletín del Instituto de Geografía, UNAM* 56: 62-76.
- Santillana, M. E. 2013. Análisis del estado de conservación del bosque de *Pinus hartwegii* en una unidad de paisaje de la Cuenca del Río Magdalena, México, D.F. Tesis de Maestría, Universidad de Alcalá, España, Alcalá de Henares, 63 p.
- Secretariat of Convention on Biological Diversity (SCBD). 2001. Impacts of human-caused fires on biodiversity and ecosystem functioning, and their causes in tropical, temperate and boreal forest biomes. Montreal, Canada. 42 p.
- Sharma, C. M., S. Suyal, S. Gairola and S. K. Ghildiyal. 2009. Species richness and diversity along an altitudinal gradient in moist temperate forest of Garhwal Himalaya. *Journal of American Science* 5(5): 119-128.
- The International Plant Names Index (IPNI). 2017. Published on the internet <http://www.ipni.org/index.html> (21 de septiembre de 2017).
- Valdez, H. J. I. 2002. Aprovechamiento forestal de manglares en el Estado de Nayarit, costa Pacífica de México. *Madera y Bosques* 1: 129-145.

- Valladares, F., L. Laanisto, Ü. Niinemets and M. A. Zavala. 2016. Shedding light on shade: ecological perspectives of understorey plant life. *Plant Ecology & Diversity* 9(3): 237-251.
- Vázquez, D. P. 2002. Multiple effects of introduced mammalian herbivores in a temperate forest. *Biological Invasions* 4: 175-191.
- Vázquez, J. 2014. Fenología reproductiva de las comunidades vegetales del Parque Nacional Cofre de Perote, Veracruz, México. Tesis de maestría, Instituto de Investigaciones Forestales, Universidad Veracruzana, Veracruz, México. 116 p.
- Villaseñor, J. L. 2003. Diversidad y distribución de las Magnoliophyta de México. *Interciencia* 28(3): 160-167.
- Villaseñor, J. L. 2016. Checklist of the native vascular plants of Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 87: 559-902.
- Villaseñor, J. L., P. Maeda, J. J. Colín y E. Ortiz. 2005. Estimación de la riqueza de especies de Asteraceae mediante extrapolación a partir de datos de presencia-ausencia. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 76: 5-18.
- Villaseñor, J. L. y E. Ortiz. 2014. Biodiversidad de las plantas con flores (División Magnoliophyta) en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85:134-142.
- Villavicencio, R., A. L. Santiago, J. J. Godínez, J. M. Chávez y S. L. Toledo. 2012. Efecto de la fragmentación sobre la regeneración natural en la Sierra de Quila, Jalisco. *Revista Mexicana Ciencias Forestales* 3(11): 9-23.
- Villers, L., L. García y J. López. 1998. Evaluación de los bosques templados en México: una aplicación en el Parque Nacional Nevado de Toluca. *Investigaciones Geográficas Boletín* 36: 7-19.

- Warner, P. J. and J. H. Cushman. 2002. Influence of herbivores on a perennial plant: variation with life history stage and herbivore species. *Oecologia* 132: 77-85.
- Yamamoto, S. 2000. Forest gap dynamics and tree regeneration. *Journal of Forest Research* 5: 223-229.

CAPÍTULO 2

ESTRUCTURA Y COMPOSICIÓN FLORÍSTICA DEL SOTOBOSQUE EN BOSQUES DENSOS DE AILE Y ENCINO EN EL NEVADO DE TOLUCA



ESTRUCTURA Y COMPOSICIÓN FLORÍSTICA DEL SOTOBOSQUE EN BOSQUES DENSOS DE AILE Y ENCINO EN EL NEVADO DE TOLUCA

Ana Mejía Canales¹, Sergio Franco Maass^{1,2}, Angel Rolando Endara
Agramont¹ y Víctor Ávila Akerberg¹

¹Instituto de Ciencias Agropecuarias y Rurales, Universidad Autónoma del
Estado de México, Toluca, México

²Autor de correspondencia: sfrancom@uaemex.mx

Resumen. En los bosques templados, el sotobosque posee la mayor diversidad florística del ecosistema y es el sitio inicial donde se establecen las interacciones competitivas entre las plantas. En este componente se realizan procesos fundamentales del ciclo de nutrientes y su importancia no solo es ecológica o funcional sino también económica, por ello es necesario conocer su diversidad y estructura a fin de procurar su conservación. En este estudio se analizó la riqueza y dominancia de especies en el sotobosque de bosques densos de *Alnus jorullensis* y *Quercus laurina* en el Nevado de Toluca y se cuantificó la densidad de la regeneración arbórea en 10 cuadrantes continuos de 10 m x 10 m. Para evaluar la vegetación por categoría de altura; en las especies menores a 50 cm se estimó la cobertura y abundancia con base en la escala Braun-Blanquet y en las plantas mayores a 50 cm se obtuvo la densidad, la cobertura, la frecuencia relativa y el valor de importancia por especie. Conforme a los resultados, la flora del sotobosque en el bosque de encino es más diversa que en el bosque de aile. En total se registraron 41 especies, 33 géneros y 20 familias en el sotobosque de *Quercus* y 27 especies, 24

géneros y 13 familias en el sotobosque de *Alnus*. En ambos bosques la familia Asteraceae es dominante por número de especies y la densidad de regeneración arbórea es escasa en *Alnus*, pero abundante en *Quercus*. En las comunidades se registraron renuevos de otras especies arbóreas, entre las que destacan *Eupatorium mairetianum* en el bosque de encino y *Prunus serotina ssp. capuli* en el bosque de aile.

Palabras clave: *Alnus jorullensis*, arbustos, herbáceas, *Quercus laurina*, regeneración arbórea.

Introducción

Los bosques latifoliados son una de las principales unidades biogeográficas templadas del mundo, que se mezclan frecuentemente con coníferas y pueden ser perennes o deciduos (Currie y Bergen, 2008; Dreiss y Volin, 2014). Estos bosques en el Área de Protección de Flora y Fauna Nevado de Toluca (APFFNT) ocupan alrededor de 2598 ha con cerca del 5% de la masa forestal y están compuestos por bosques aile (*Alnus acuminata*, *Alnus arguta*, *Alnus jorullensis*) o encino (*Quercus mexicana*, *Quercus rugosa*, *Quercus laurina*) (Franco et al., 2006; Endara, 2010).

Los bosques de *Quercus laurina* en el APFFNT, se distribuyen en fragmentos aislados de la ladera sureste y los bosques de *Alnus jorullensis* en la ladera nor-oriental del cráter. En ambos bosques, la estructura vertical presenta dos estratos con una altura máxima de 22 y 20 m respectivamente, además de una densidad de 758 y 572 individuos (≥ 2.5 cm DAP) por hectárea (Endara, 2010; Endara et al., 2012).

Aunque en el APFFNT los bosques latifoliados no dominan la masa forestal, su riqueza florística contribuye considerablemente a la diversidad total. Esta diversidad se concentra principalmente en las herbáceas y arbustos del sotobosque y está formada por especies residentes que generalmente no

crecen más de 2 m de altura y especies transeúntes, que se encuentran de forma temporal (Gilliam, 2007; Antos, 2017).

En cuanto a la composición vegetal, el sotobosque de los bosques de *Quercus* está dominado por herbáceas, aunque en los climas húmedos o cálidos esta condición se invierte. Regularmente uno o dos estratos arbustivos están bien diferenciados y la presencia de briofitas o líquenes está restringida (Rzedowski, 2006; Barbier *et al.*, 2008). En los bosques de aile, la información del sotobosque es escasa, sin embargo es común que en ambos bosques (aile o encino) las familias dominantes sean Asteraceae, Poaceae y Fabaceae (Rzedowski, 2006; Encina-Domínguez *et al.*, 2007; Endara, 2010).

En el aspecto fenológico, el sotobosque de los bosques caducifolios experimenta un evento recurrente, que cambia la estacionalidad del microhábitat y crea condiciones únicas en la disponibilidad de luz (Dreiss y Volin, 2014). En las especies, existe un rápido ajuste a los eventos de perturbación o estrés, con tolerancia a las capas gruesas de materia orgánica o desechos del dosel (Clinton y Vose, 1996; Whigham, 2004).

La importancia ecológica y funcional del sotobosque radica en el efecto que produce sobre el ciclo de nutrientes, la trayectoria sucesional o el régimen de fuego (Gilliam, 2007; Simonson *et al.*, 2014). Esta importancia, en algunos casos es económica por los bienes y servicios comestibles, medicinales o manufactureros que ofrecen las especies (Kaimowitz *et al.*, 2005; López, 2008).

En el APFFNT existen grandes extensiones de bosque con elevada riqueza genética, que se desarrollan en un sitio de estabilidad climática a largo plazo (Mastretta *et al.*, 2014). Las investigaciones relacionadas con la composición vegetal de los ecosistemas de encino y aile en el área son

escasas, por ello es necesario conocer su riqueza y determinar su dominancia. En este estudio se aborda el análisis de la estructura y composición del sotobosque en bosques densos de *Alnus jorullensis* y *Quercus laurina* del APFFNT, además se cuantifica la densidad de la regeneración arbórea.

Materiales y métodos

Área de estudio. El APFFNT ocupa una superficie de 53, 590 hectáreas en el Estado de México y abarca parte de los municipios de Almoloya de Juárez, Amanalco de Becerra, Calimaya, Coatepec Harinas, Temascaltepec, Tenango del Valle, Toluca, Villa Guerrero, Villa Victoria y Zinacantepec (CONANP, 2013). Se localiza en el Sistema Volcánico Transmexicano y en los municipios de Calimaya y Toluca (Tlacotepec) alcanza una altitud de 3, 150 y 2,840 msnm respectivamente. El clima es templado subhúmedo o semifrío subhúmedo con lluvias en verano y la temperatura media anual oscila entre 12 a 14 °C. En precipitación, el promedio anual alcanza de 750 a 1000 milímetros y los suelos dominantes son de tipo Feozem, Andosol o Regosol. En los municipios mencionados la riqueza vegetal incluye bosques de pino y oyamel principalmente, así como bosques de encino (1.23%), vegetación secundaria, pastizales, praderas de alta montaña y zonas de cultivo (GEM, 2007; PMDUT, 2013).

Muestreo y análisis vegetal. El muestreo de la vegetación se realizó en los meses de septiembre a noviembre del 2015, en zonas de bosque denso de *Alnus jorullensis* y *Quercus laurina* que se diferenciaron previamente con imágenes de satélite multiespectrales y en donde la cobertura de copa cubría entre 80 y 100% de un cuadrante de 100 m² (Regil *et al.*, 2015). En los sitios de muestreo se establecieron 10 cuadrantes de 10 m x 10 m (1000 m²) sobre un gradiente continuo y se registró la pendiente, la altitud, las coordenadas geográficas y el tipo de perturbación presente. Para verificar

la representatividad del muestreo se realizó una curva de acumulación de especies por comunidad (**Figura 1**) y para analizar la composición florística se utilizó un método de exclusión por altura; en las especies mayores a 50 cm se obtuvo la cobertura, la densidad, la frecuencia absoluta y relativa, además del valor de importancia (Mostacedo y Fredericksen, 2000). De las especies menores a 50 cm se estimó la cobertura y abundancia con base en la escala Braun-Blanquet (Braun-Blanquet, 1979). Finalmente en cada cuadrante de muestreo se cuantificó el número de plántulas (< 30 cm de altura), brinzales (≥ 30 cm < 1.5 m altura) y latizales (≥ 1.5 m < 2.5 cm de DAP) (Valdez, 2002). De cada especie vegetal registrada, se recolectaron ejemplares por triplicado para su posterior herborización y determinación taxonómica con claves especializadas. En el Herbario-Hortorio (CHAPA) del Campus Montecillo del Colegio de Postgraduados, se depositaron duplicados de las especies disponibles y se confirmó la determinación de especímenes.

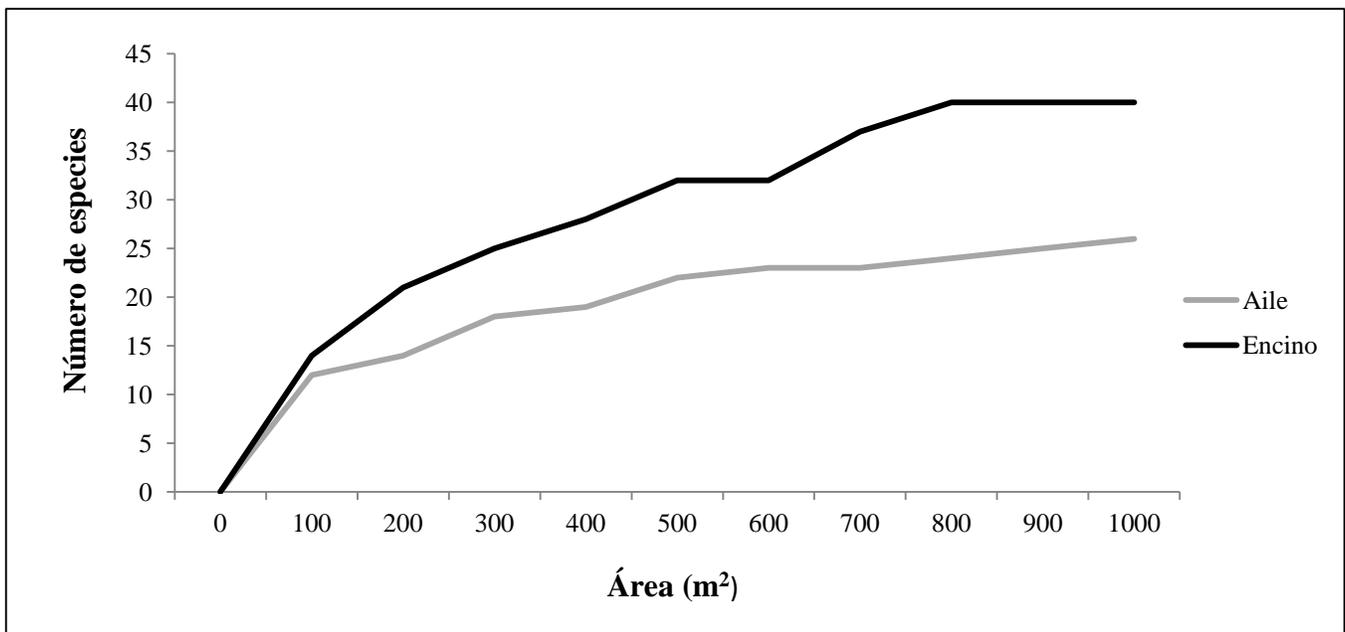


Figura 1. Curva de acumulación de especies para el sotobosque de aile y encino.

La agrupación de familias se efectuó de acuerdo al sistema APG IV (2016) y para las abreviaturas de los autores de las especies se utilizó el IPNI (2017). Finalmente para obtener el nombre común de las especies, se consultó a personas de las localidades adyacentes a las áreas de muestreo y se complementó con bibliografía especializada (Rzedowski *et al.*, 2005; Cornejo-Tenorio e Ibarra-Manríquez, 2008). De forma preliminar las especies del sotobosque se agruparon en gremios ecológicos con base en las características foliares de cada planta (Grime, 1989; Valladares *et al.*, 2016).

Resultados

Composición florística

El listado florístico en el sotobosque de *Alnus jorullensis* está compuesto por un total de 27 especies, 25 géneros y 13 familias que se distribuyen en 16 herbáceas, 7 arbustos y 4 árboles (**Tabla 1**). Asteraceae fue la familia dominante por número de especies y el género *Stevia* uno de los más representativos. En la riqueza vegetal también sobresale el género *Buddleia* de la familia Loganiaceae con dos especies. La agrupación en gremios ecológicos indica que existen 17 especies tolerantes (esciófitas) y 10 intolerantes (heliófitas) a la sombra. La regeneración arbórea en el área de muestreo se divide en especies de *Alnus jorullensis* (1.7%), *Buddleia cordata* (21.7%), *Buddleia parviflora* (36.7%) y *Prunus serotina* ssp. *capuli* (40%).

Tabla 1. Flora vascular del sotobosque en el bosque de *Alnus jorullensis* del Nevado de Toluca.

Familia/Nombre científico	Nombre común	Forma de vida	Gremio ecológico
ASTERACEAE			
<i>Ageratina pazcuarensis</i> (Kunth) R. M. King & H. Rob.	Hierba del ángel	Herbácea	Esciófita
<i>Baccharis conferta</i> Kunth	Escobilla, escoba	Arbusto	Heliófita
<i>Barkleyanthus salicifolius</i> • (Kunth) H. Rob. & Brettell	Jara verde, jara brava, jarilla	Arbusto	Heliófita
<i>Cirsium ehrenbergii</i> • ² Sch. Bip.	Cardo, cardo santo, mala mujer, cardo de montaña	Herbácea	Esciófita
<i>Conyza canadensis</i> (L.) Cronquist	S/D	Herbácea	Heliófita
<i>Flaveria</i> sp.	S/D	Herbácea	Esciófita
<i>Piqueria pilosa</i> ² Kunth	Cardón pelón	Herbácea	Esciófita
<i>Pseudognaphalium oxyphyllum</i> • (DC.) Kirp.	Gordolobo	Herbácea	Esciófita
<i>Roldana lineolata</i> • ² (DC.) H. Rob. & Brettell	Flor amarga	Herbácea	Esciófita
<i>Senecio cinerarioides</i> • ² Kunth	Jara, jarilla blanca	Arbusto	Heliófita
<i>Stevia monardifolia</i> ² Kunth	Hierba del ángel	Herbácea	Esciófita
<i>Stevia</i> sp.	S/D	Herbácea	Heliófita
<i>Tagetes foetidissima</i> • DC.	S/D	Herbácea	Heliófita
BETULACEAE			
<i>Alnus jorullensis</i> Kunth	Aile, aliso	Árbol	Heliófita
CAPRIFOLIACEAE			
<i>Symphoricarpos microphyllus</i> Kunth	Perlilla, perlitas, escobilla	Arbusto	Heliófita
GERANIACEAE			
<i>Geranium latum</i> ² Small	Tlachihuilon	Herbácea	Esciófita
GROSSULARIACEAE			
<i>Ribes ciliatum</i> Humb. & Bonpl. ex Roem. & Schult.	Capulincillo, ciruelillo, kiwi	Arbusto	Esciófita
LABIATAE			
<i>Lepechinia caulescens</i> (Ortega) Epling	Bretónica	Herbácea	Esciófita
LOGANIACEAE			
<i>Buddleia cordata</i> • Kunth	Tepozán	Árbol/Arbusto	Esciófita
<i>Buddleia parviflora</i> Kunth	Sayolisco, tepozán cimarrón	Árbol/Arbusto	Esciófita
PLANTAGINACEAE			
<i>Plantago australis</i> Lam.	Árnica	Herbácea	Esciófita

POACEAE			
<i>Stipa ichu</i> • (Ruiz & Pav.) Kunth	Zacatón	Herbácea	Heliófito
ROSACEAE			
<i>Alchemilla procumbens</i> • Rose	Chinilla, pata de león	Herbácea	Esciófito
<i>Prunus serotina</i> ssp. <i>capuli</i> (Cav.) McVaugh	Capulín	Árbol	Esciófito
SOLANACEAE			
<i>Solanum cervantesii</i> Lag.	Chichimeca, hierba del perro	Arbusto	Esciófito
TILIACEAE			
<i>Triumfetta</i> sp.	S/D	Arbusto	Esciófito
VERBENACEAE			
<i>Verbena carolina</i> • L.	S/D	Herbácea	Heliófito

“•” **Especies asociadas a disturbio**, “2” **especies endémicas del país**, “S/D” **sin dato**.

El listado florístico en el sotobosque de *Quercus laurina* está formado por un total de 41 especies, 33 géneros y 20 familias que se distribuyen en 21 herbáceas, 12 arbustos, 5 árboles y 3 helechos (**Tabla 2**). Asteraceae fue la familia dominante por número de especies y *Ageratina* el género más representativo. En la agrupación de gremios ecológicos existen 27 plantas esciófitas y 14 heliófitas. La regeneración arbórea en el área de muestreo se comparte entre especies de *Alnus jorullensis* (3.3%), *Arbutus xalapensis* (0.6%), *Ceanothus coeruleus* (2.8%), *Eupatorium mairetianum* (10.1%) y *Quercus laurina* (83.2%).

Tabla 2. Flora vascular del sotobosque en el bosque de *Quercus laurina* del Nevado de Toluca.

Familia/Nombre científico	Nombre común	Forma de vida	Gremio ecológico
APIACEAE			
<i>Eryngium alternatum</i> ² J.M. Coult. & Rose	Espina de burro, carricillo	Herbácea	Heliófito
ASPLENIACEAE			
<i>Asplenium monanthes</i> L.	Helecho de espiga	Helecho	Esciófito
ASTERACEAE			
<i>Ageratina glabrata</i> ² (Kunth) R. M. King & H. Rob.	Hierba del golpe, hilo, vara de pichón	Arbusto	Heliófito

<i>Ageratina isolepis</i> ² (B. L. Rob.) R. M. King & H. Rob.	Hierbabuena	Herbácea	Esciófita
<i>Ageratina pazcuarensis</i> (Kunth) R. M. King & H. Rob.	Hierba del ángel	Herbácea	Esciófita
<i>Ageratina ramireziorum</i> ² (J. Espinosa) B. L. Turner	Hierba del ángel	Herbácea	Esciófita
<i>Archibaccharis hirtella</i> (DC.) Heering	Leucadomia	Arbusto	Esciófita
<i>Cirsium ehrenbergii</i> ² Sch. Bip.	Cardo, cardo santo, mala mujer, cardo de montaña	Herbácea	Esciófita
<i>Eupatorium mairitianum</i> DC.	S/D	Árbol/Arbusto	Esciófita
<i>Pseudognaphalium bourgovii</i> ² (A. Gray)	Gordolobo	Herbácea	Esciófita
<i>Psacalium peltatum</i> ² (Kunth) Cass.	Pata de león	Herbácea	Esciófita
<i>Roldana angulifolia</i> (DC.) H. Rob. & Brettell	Hoja ancha	Arbusto	Esciófita
<i>Roldana barba-johannis</i> (DC.) H. Rob. & Brettell	Barba de San Juan de Dios	Arbusto	Esciófita
<i>Roldana lineolata</i> ² (DC.) H. Rob. & Brettell	Hediondilla, Flor amarga	Herbácea	Esciófita
<i>Stevia monardifolia</i> ² Kunth	Hierba del ángel	Herbácea	Esciófita
<i>Stevia nelsonii</i> ² B. L. Rob.	Hierba del zorrillo	Arbusto	Esciófita
<i>Verbesina oncophora</i> ² B. L. Rob. & Seaton	Apapatlaco, acahual	Arbusto	Heliófita
BETULACEAE			
<i>Alnus jorullensis</i> Kunth	Aile, aliso	Árbol	Heliófita
CAPRIFOLIACEAE			
<i>Symphoricarpos microphyllus</i> Kunth	Perilla, perlitas, escobilla	Arbusto	Heliófita
ERICACEAE			
<i>Arbutus xalapensis</i> Kunth	Madroño	Árbol/Arbusto	Esciófita
<i>Comarostaphylis discolor</i> (Hook.) Diggs	Madroño borracho, capulincillo, frutilla	Arbusto	Heliófita
FABACEAE			
<i>Lupinus elegans</i> Kunth	Habachuelo	Arbusto	Heliófita
FAGACEAE			
<i>Quercus laurina</i> Bonpl.	Encino, encino laurelillo	Árbol	Esciófita
LAMIACEAE			
<i>Salvia aff. tubifera</i> Cav.	S/D	Herbácea	Esciófita
<i>Salvia elegans</i> ² Vahl	Mirto	Herbácea	Esciófita
<i>Stachys coccínea</i> Ortega	Mirto, Hiedra de monte	Herbácea	Esciófita
ONAGRACEAE			
<i>Lopezia racemosa</i> Cav.	Aretillo, perilla, perita	Herbácea	Esciófita

ORCHIDACEAE			
<i>Bletia</i> aff. <i>reflexa</i> Lindl.	S/D	Herbácea	Heliófito
POACEAE			
<i>Muhlenbergia macroura</i> (Kunth) Hitchc.	Raíz de zacatón, zacatón, surumuta, zacate de escoba	Herbácea	Heliófito
POLYGALACEAE			
<i>Monnina ciliolata</i> ² DC.	Amorquelite	Arbusto	Heliófito
POLYPODIACEAE			
<i>Polypodium plebeium</i> Schltld. & Cham.	Esparrago	Helecho	Esciófito
PTERIDACEAE			
<i>Adiantum andicola</i> Liebm.	Quisquingue	Helecho	Esciófito
RHAMNACEAE			
<i>Ceanothus coeruleus</i> Lag.	Chaquira, chaquirilla, sayulisca	Árbol/Arbusto	Heliófito
RUBIACEAE			
<i>Didymaea alsinoides</i> (Schltld. & Cham.) Standl.	Ocoxóchitl, eneldo, trébol	Herbácea	Esciófito
<i>Galium aschenbornii</i> S. Schauer	Cuajaleche, pegarropa, lentejilla, mala mujer	Herbácea	Esciófito
ROSACEAE			
<i>Alchemilla procumbens</i> • Rose	Chinilla, pata de león, caledonia, trébol de guía	Herbácea	Esciófito
SCROPHULARIACEAE			
<i>Castilleja tenuiflora</i> Benth.	Cola de borrego, calzón de indio	Herbácea	Heliófito
<i>Penstemon roseus</i> • ² (Sweet) G. Don	Jarrito, jarrito de monte, papalo	Herbácea	Heliófito
SOLANACEAE			
<i>Cestrum</i> aff. <i>nitidum</i> ² M. Martens & Galeotti	Aguacatillo	Arbusto	Heliófito
<i>Cestrum thyrsoides</i> Kunth	Hierba del zopilote	Arbusto	Esciófito*
<i>Physalis</i> aff. <i>glutinosa</i> ² Schltld.	Hierba del zorro	Herbácea	Esciófito

“•” Especies asociadas a disturbio, “2” especies endémicas del país, “S/D” sin dato.

Estructura

En el sotobosque de *Alnus jorullensis*, la herbácea dominante de la altura mayor a 50 cm fue *Ageratina pazcuarensis* y el arbusto más importante fue *Symphoricarpos microphyllus*. En la altura menor a 50 cm; *Ageratina*

pazcuarensis y *Alchemilla procumbens* fueron las herbáceas más abundantes, mientras que *Symphoricarpos microphyllus* y *Solanum cervantesii* los arbustos con mayor cobertura y abundancia (**Tabla 3**).

Tabla 3. Especies dominantes del sotobosque en el bosque de *Alnus jorullensis*. Se indica el valor de importancia o la estimación de cobertura y abundancia.

Estrato ≥ 50 cm											
Valor de importancia											
Herbáceas	Densidad relativa	Cobertura relativa	Frecuencia relativa	VIR							
<i>Ageratina pazcuarensis</i>	88	89.5	45.5	74.3							
<i>Pseudognaphalium oxyphyllum</i>	2.6	2.1	13.6	6.1							
<i>Conyza canadensis</i>	2.3	2.3	9.1	4.6							
Arbustos											
<i>Symphoricarpos microphyllus</i>	63.1	54.9	14.9	44.3							
<i>Ribes ciliatum</i>	9.8	14	14.9	12.9							
<i>Buddleia parviflora</i>	8.3	17	13.4	12.9							
<i>Senecio cinerarioides</i>	6.3	4.4	11.9	7.6							
<i>Barkleyanthus salicifolius</i>	4.4	4.3	11.9	6.9							
<i>Solanum cervantesii</i>	4.3	2.3	13.4	6.7							
Estrato ≤ 50 cm											
Escala Braun-Blanquet											
Herbáceas	Cuadrante	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Ageratina pazcuarensis</i>		2	-	-	+	+	-	-	2	2	3
<i>Alchemilla procumbens</i>		+	+	2	+	-	2	-	2	-	-
Arbustos											
<i>Symphoricarpos microphyllus</i>		2	+	2	3	-	-	2	2	4	2
<i>Solanum cervantesii</i>		+	2	+	-	2	-	+	3	2	2
<i>Senecio cinerarioides</i>		2	+	+	+	-	2	+	+	2	+

Escala Braun-Blanquet: cobertura de la especie; (-) ausencia, (+) pocos individuos con baja cobertura, (1) <5%, (2) 5-25%, (3) 25-50%, (4) 50-75%, (5) 75-100%. Los resultados reportados en el cuadro consideran a las especies dominantes, las especies restantes se omitieron por ser poco informativas.

En el sotobosque de *Quercus laurina* las herbáceas dominantes de la altura mayor o menor a 50 cm fueron *Stevia monardifolia* y *Ageratina pazcuarensis*. En los arbustos, *Verbesina oncophora* es el que predomina,

además de *Eupatorium mairetianum* en la altura mayor a 50 cm y de *Comarostaphylis discolor* en la menor a 50 cm (**Tabla 4**).

Tabla 4. Especies dominantes del sotobosque en el bosque de *Quercus laurina*. Se indica el valor de importancia o la estimación de cobertura y abundancia.

Estrato ≥ 50 cm											
Valor de importancia											
Herbáceas	Densidad relativa	Cobertura relativa	Frecuencia relativa	VIR							
<i>Stevia monardifolia</i>	38.7	29.1	21.9	29.9							
<i>Ageratina pazcuarensis</i>	27.4	21.8	18.8	22.7							
<i>Salvia elegans</i>	7.3	12.1	9.4	9.6							
<i>Roldana lineolata</i>	7.3	5.8	12.5	8.5							
<i>Muhlenbergia macroura</i>	4	12.2	6.3	7.5							
Arbustos											
<i>Verbesina oncophora</i>	50.4	39.5	12.7	34.2							
<i>Eupatorium mairetianum</i>	18	29.4	12.7	20							
<i>Comarostaphylis discolor</i>	9.9	11.6	12.7	11.4							
<i>Monnina ciliolata</i>	7.2	5.2	11.4	7.9							
<i>Ceanothus coeruleus</i>	2.8	6.7	8.9	6.1							
Estrato ≤ 50 cm											
Escala Braun-Blanquet											
Herbáceas	Cuadrante	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Stevia monardifolia</i>		+	-	+	3	2	3	5	2	3	+
<i>Ageratina pazcuarensis</i>		+	-	-	2	3	2	2	+	+	2
Arbustos											
<i>Verbesina oncophora</i>		+	-	-	3	4	4	4	2	4	4
<i>Comarostaphylis discolor</i>		2	-	2	2	2	2	+	2	3	2
<i>Monnina ciliolata</i>		-	+	-	-	2	2	+	2	3	3
<i>Lupinus elegans</i>		-	-	-	-	+	+	+	+	+	2

Escala Braun-Blanquet: cobertura de la especie; (-) ausencia, (+) pocos individuos con baja cobertura, (1) <5%, (2) 5-25%, (3) 25-50%, (4) 50-75%, (5) 75-100%. Los resultados reportados en el cuadro consideran a las especies dominantes, las especies restantes se omitieron por ser poco informativas.

Discusión

Composición florística

En las comunidades de sotobosque evaluadas, el bosque de *Quercus* presenta una mayor riqueza de especies (41) y una mayor distribución altitudinal (3182 m) que el bosque de *Alnus* (3132 m y 27 especies). Aunque en algunos estudios se ha indicado que la riqueza de los estratos herbáceo y arbustivo disminuye conforme aumenta la altitud (Encina-Domínguez *et al.*, 2007; Zacarías-Eslava y Del Castillo, 2010), en las áreas de estudio esta condición no se cumple, por el número de especies que presenta el sotobosque de encino. A menudo en los bosques, la diversidad vegetal no solo depende de la altitud, sino también de otros factores como la precipitación, la temperatura, la condición fisiográfica o edáfica, la posición topográfica, la perturbación y las interacciones bióticas, entre otros (Nakashizuka, 2001; Devlal y Sharma, 2008; Gonzalez *et al.*, 2009; Duguid *et al.*, 2013).

En el sotobosque evaluado de *Alnus jorullensis* la composición florística alberga un total de 27 especies distribuidas en 24 géneros y 13 familias. Una comparación florística entre los bosques de aile en México es complicada, porque las especies del género *Alnus* están distribuidas en comunidades mixtas, que rara vez llegan a ser monoespecíficas. Entre los elementos arbóreos que forman asociaciones comunes con *Alnus jorullensis* están; *Quercus laurina*, *Cupressus lusitanica*, *Prunus serotina* spp. *capuli*, *Salix paradoxa*, *Abies religiosa*, *Pinus montezumae*, *Pinus ayacahuite* y *Pinus hartwegii* (Rzedowski *et al.*, 2005; Endara, 2010).

En el sotobosque evaluado de *Quercus laurina* la composición florística alberga un total de 41 especies distribuidas en 33 géneros y 20 familias. Este dato en riqueza equivale a los resultados de Encina-Domínguez y

colaboradores (2007) para asociaciones de encinar en la Sierra de Zapalinamé (Coahuila), donde los sitios circulares de muestreo (500 m²) alcanzaron una diversidad alfa promedio de 40 especies. En los bosques templados una conclusión general es que el aumento en el número de especies en el dosel, tiende a aumentar la diversidad del sotobosque (Gilliam, 2007).

En México la riqueza vegetal a nivel de género y especie está ampliamente representada por las familias Asteraceae, Poaceae, Orchidaceae, Fabaceae y Rubiaceae (Villaseñor, 2003; 2004). Este registro en el Estado de México lo confirman varios estudios florísticos (Torres y Tejero, 1998; Rojas-Zenteno *et al.*, 2016; López-Pérez *et al.*, 2011) y en las comunidades bajo estudio no es una excepción. Tanto en el sotobosque de *Alnus jorullensis* como en el de *Quercus laurina* la familia Asteraceae es la más importante por número de especies, además en el sotobosque de encino la riqueza de especies también se acentúa en las familias Ericaceae, Lamiaceae, Rubiaceae y Solanaceae.

De la familia Asteraceae algunos géneros como *Ageratina*, *Stevia* y *Verbesina* agrupan el mayor número de especies en el país (Villaseñor, 2004), mismos que en el sotobosque evaluado de *Quercus laurina* destacan por su riqueza y endemismo (Villaseñor, 2016). En cambio en el sotobosque de *Alnus jorullensis* solo *Stevia* asume una relevancia significativa, además del género *Buddleia* de la familia Loganiaceae.

Con respecto a la variedad de formas de vida que presentan las plantas del sotobosque en las comunidades evaluadas, las herbáceas son más abundantes, seguidas de los arbustos y los árboles. Mismo patrón de crecimiento que se ha descrito en los bosques de *Quercus* (Encina-Domínguez *et al.*, 2007), el bosque mesófilo de montaña (Cornejo-Tenorio *et al.*, 2003) y los bosques de pino-encino (Amezcuca *et al.*, 2010).

En el sotobosque de los bosques deciduos, un evento fenológico que cambia el microhábitat y la disposición de luz, es la abscisión foliar arbórea (Barbier *et al.*, 2008; Dreiss y Volin, 2014). Este proceso en el bosque de *Alnus jorullensis* dura un breve periodo y en el bosque de *Quercus laurina* es tardío (Soto, 1982; Rzedowski, 2006). Si el dosel arbóreo evita el paso de luz al suelo del bosque la mayor parte del tiempo estacional, las especies esciófitas tienden a ser más abundantes, explicando su dominancia en las áreas de muestreo. Aunque este cambio en el dosel es drástico, a menudo favorece la riqueza o la cobertura de especies en el sotobosque (Gracia *et al.*, 2007).

La regeneración arbórea en el sotobosque evaluado de *Alnus jorullensis* se divide en renuevos de la misma especie (1.7%), además de *Buddleia cordata* (21.7%), *Buddleia parviflora* (36.7%) y *Prunus serotina ssp. capuli* (40%), en donde la última es la más abundante. Aunque la densidad en el dosel arbóreo alcanza 572 individuos por hectárea (Endara *et al.*, 2012), los renuevos de aile son prácticamente nulos, sin embargo, en esta especie el rebrote no solo puede ser por semilla sino también por corte del tallo, lo que permite que su propagación sea más exitosa (Nieto y Rodríguez, 2002). En el sotobosque de *Quercus laurina* la regeneración arbórea es dominante de la especie (83.2%) y presenta un mayor número de plántulas (94.2%) que de brinzales (4.9%) y latizales (0.9%). En la comunidad también se encontraron renuevos de *Alnus jorullensis* (3.3%), *Arbutus xalapensis* (0.6%), *Ceanothus coeruleus* (2.8%) y *Eupatorium mairetianum* (10.1%), que conviven frecuentemente con la especie, además de otros árboles como *Quercus crassifolia*, *Quercus rugosa*, *Abies*, *Juniperus* y *Pinus* (Rzedowski, 2006).

Estructura

Las herbáceas *Ageratina pazcuarensis* y *Alchemilla procumbens*, con los arbustos *Symphoricarpos microphyllus* y *Solanum cervantesii* fueron las especies más importantes del sotobosque en *Alnus jorullensis*. Particularmente la vara de perilla (*Symphoricarpos microphyllus*) es dominante (44.3 VIR), además de económicamente importante para algunas comunidades del APFFNT (Anastacio-Martínez *et al.*, 2016). En los sitios de muestreo la dominancia de especies no fue semejante a los resultados de Villers y colaboradores (1998) para bosques mixtos (*Abies religiosa*, *Alnus jorullensis*, *Pinus pseudostrobus* y *Pinus hartwegii*) de la misma área, donde *Baccharis conferta*, *Penstemon gentianoides*, *Salix* sp. y *Eupatorium glabratum* fueron las especies más importantes. En otro estudio donde *Alnus jorullensis* fue dominante Luna-Vega y Alcántara-Ayala (2004), encontraron que los géneros *Rubus*, *Ceanothus*, *Eupatorium* y *Philadelphus* representan a los arbustos más importantes.

En el sotobosque de *Quercus laurina*, las herbáceas dominantes fueron *Stevia monardifolia* y *Ageratina pazcuarensis*, entre los arbustos destacaron *Verbesina oncophora* y *Eupatorium mairetianum*. Es común que entre las asociaciones de encinares, dominen en el sotobosque especies de la familia Asteraceae, como en el registro realizado por Encina y colaboradores (2007), donde los arbustos *Ageratina saltillensis* y *A. ligustrina* fueron los más abundantes y entre las herbáceas destacaron *Artemisia ludoviciana*, *Pleopeltis guttata* y *Cheilanthes tomentosa*.

La flora de los bosques evaluados comparte cinco especies en el sotobosque, de las que *Alchemilla procumbens*, *Cirsium ehrenbergii* y *Roldana lineolata* están asociadas a disturbio. Aunque no se registró un tipo de perturbación aparente, en el bosque de aile las especies asociadas a disturbio son más abundantes. De acuerdo a Rzedowski y

colaboradores (2005) en el Valle de México, los bosques de *Alnus jorullensis* ocupan localidades aisladas que representan una etapa sucesional del bosque de *Abies religiosa*. Son comunidades secundarias derivadas de la destrucción de la vegetación o la perturbación continua y en la mayoría de los casos su composición florística no está definida. En el sotobosque de aile esta información se confirma por la presencia de *Baccharis conferta* indicadora de deforestación y por *Solanum cervantesii* que se relaciona con la vegetación secundaria.

Conclusiones

En la flora del sotobosque evaluado de *Alnus jorullensis* y *Quercus laurina*, la familia Asteraceae es la más importante por el número de especies y endemismos que presenta.

La riqueza de especies y la distribución altitudinal del sotobosque de *Quercus laurina* es mayor que la del sotobosque de aile, este resultado no concuerda con los reportes donde la riqueza de especies es menor a mayor altitud. En esta comunidad las herbáceas dominantes fueron *Stevia monardifolia* y *Ageratina pazcuarensis*. Entre los arbustos destacaron *Verbesina oncophora* y *Eupatorium mairetianum*.

En el sotobosque evaluado de *Alnus jorullensis* existe un mayor número de especies asociadas a disturbio, en esta comunidad la presencia de *Baccharis conferta* y *Solanum cervantesii* indican que pertenece a la vegetación secundaria, que probablemente surgió a partir de una perturbación. En el sotobosque, las herbáceas *Ageratina pazcuarensis* y *Alchemilla procumbens*, con los arbustos *Symphoricarpos microphyllus* y *Solanum cervantesii* fueron las especies más importantes.

La regeneración arbórea en las comunidades evaluadas se divide entre diferentes especies, sin embargo, en el sotobosque de *Quercus* la

abundancia es mayor y se acentúa en las plántulas, mientras que en el sotobosque de *Alnus* es casi inexistente.

Referencias

Amezcuca, T., L. Sanginés y F. Pérez-Gil. 2010. Especies vegetales potencialmente consumidas por herbívoros en un bosque de pino y encino en México. *Avances en Investigación Agropecuaria* 14(2): 85-97.

Angiosperm Phylogeny Group (APG IV). 2016. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society* 181: 1-20.

Antos, J. A. 2017. Understory plants in temperate forests. *In*: Owens, J. N. and H. Gyde. *Forests and forest plants*, pp. 1-18. *Encyclopedia of life support systems (EOLSS)*. <http://www.eolss.net/sample-chapters> (19 de febrero de 2017).

Anastacio-Martínez, N. D., S. Franco-Maass, E. Valtierra-Pacheco y G. Nava-Bernal. 2016. Aprovechamiento de productos forestales no maderables en los bosques de montaña alta, centro de México. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales* 7(37): 21-38.

Barbier, S., F. Gosselin and P. Balandier. 2008. Influence of tree species on understory vegetation diversity and mechanisms involved—a critical review for temperate and boreal forests. *Forest Ecology and Management* 254: 1-15.

Braun-Blanquet, J. 1979. *Fitosociología. Bases para el estudio de las comunidades vegetales*. Ediciones H. Blume. Madrid, España. 820 p.

Clinton, B. D. and J. M. Vose. 1996. Effects of *Rhododendron maximum* L. on *Acer rubrum* L. Seedling Establishment. *Castanea* 61: 38-45.

Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP). 2013. Estudio Previo Justificativo para la Modificación de la Declaratoria del Parque Nacional Nevado de Toluca, ubicada en el Estado de México, México. 123 p.

Cornejo-Tenorio, G., A. Casas, B. Farfán, J. L. Villaseñor y G. Ibarra-Manríquez. 2003. Flora y vegetación de las zonas núcleo de la Reserva de la Biosfera Mariposa Monarca, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 73: 43-62.

Cornejo-Tenorio, G. e G. Ibarra-Manríquez. 2008. Flora ilustrada de la Reserva de la Biosfera Mariposa Monarca. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D. F., México. 441 p.

Currie, W. S. and K. M. Bergen. 2008. Temperate Forest. In: Jorgensen, S. E. and B. D. Fath (Editor-in-Chief), *Ecosystems*. Vol. (5) of *Encyclopedia of Ecology*, 5 vols. pp. 3494-3503 Oxford: Elsevier.

Devlal R. and N. Sharma. 2008. Altitudinal changes in dominance-diversity and species richness of tree species in a temperate forest of Garhwal Himalaya. *Life Science Journal* 5: 53-57.

Dreiss, L. M. and J. C. Volin. 2014. Forests: Temperate Evergreen and Deciduous. *Ecotone Fragmentation*. *Encyclopedia of Natural Resources*. Taylor & Francis, pp. 214-223.

Duguid M. C., B. R. Frey, D. S. Ellum, M. Kelty and M. S. Ashton. 2013. The influence of ground disturbance and gap position on understory plant diversity in upland forests of southern New England. *Forest Ecology and Management* 303: 148-159.

Encina-Domínguez, J. A., A. Zárate-Lupercio, J. Valdés-Reyna y J. A. Villarreal-Quintanilla. 2007. Caracterización ecológica y diversidad de los bosques de encino de la Sierra de Zapalinamé, Coahuila, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 81: 51-63.

Endara, A. R. 2010. Análisis de los procesos de recuperación en el bosque templado del Parque Nacional Nevado de Toluca. Tesis de Doctorado. Universidad Autónoma del Estado de México, Toluca, México. 100 p.

Endara, A. R., S. Franco, G. Nava, J. I. Valdez and T. S. Fredericksen. 2012. Effect of human disturbance on the structure and regeneration of forests in the Nevado de Toluca National Park, Mexico. *Journal of Forestry Research* 23(1): 39-44.

Franco, S., H. H. Regil, C. González y G. Nava. 2006. Cambio de uso del suelo y vegetación en el Parque Nacional Nevado de Toluca, México, en el periodo 1972-2000. *Investigaciones Geográficas (Mx)* 61: 38-57.

Gobierno del Estado de México (GEM). 2007. Modificación del plan municipal de desarrollo urbano de Calimaya, Estado de México. Secretaría de Desarrollo Urbano, H. Ayuntamiento de Calimaya. 240 p.

Gonzalez M., M. Deconchat and G. Balent. 2009. Woody plant composition of forest layers: the importance of environmental conditions and spatial configuration. *Plant Ecology* 201: 305-318.

Gracia, M., F. Montané, J. Piqué and J. Retana. 2007. Overstory structure and topographic gradients determining diversity and abundance of understory shrub species in temperate forests in central Pyrenees (NE Spain). *Forest Ecology and Management* 242: 391-397.

Grime, J. P. 1989. Estrategias de adaptación de las plantas y procesos que controlan la vegetación. Ed. Limusa. México, D. F. 287 p.

Gilliam, F. S. 2007. The ecological significance of the herbaceous layer in temperate forest ecosystems. *BioScience* 57(10): 845-858.

Kaimowitz, D., T. Ruge y G. Segura. Introducción. 2005. En: López, C., S. Chanfón y G. Segura (Eds). La riqueza de los bosques mexicanos: más allá de la madera. Experiencias de comunidades rurales. Secretaria de Medio Ambiente y Recursos Naturales (Semarnat). México, D. F. 200 p.

López-Pérez, Y., J. D. Tejero-Díez, A. N. Torres-Díaz e I. Luna-Vega. 2011. Flora del bosque mesófilo de montaña y vegetación adyacente en Avándaro, Valle de Bravo, Estado de México, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 88: 35-53.

López, R. 2008. Productos forestales no maderables: importancia e impacto de su aprovechamiento. *Revista Colombia Forestal* 11: 215-231.

Luna-Vega, I. y O. Alcantara-Ayala. 2004. Florística del bosque mesófilo de montaña de Hidalgo. En: Biodiversidad de la Sierra Madre Oriental. Luna-Vega, J. Morrone, J., y D. Espinosa (eds.) Conabio-UNAM, México, D. F. pp. 169-192.

Mastretta, A., R. Cao, S. N. Arzeta, P. Quadri, T. Escalante, L. Arredondo y D. Piñero. 2014. ¿Será exitosa la estrategia del cambio de categoría para mantener la biodiversidad del Nevado de Toluca? En: Eguiarte, L. E. *Oikos= Reflexiones sobre la ecología y la conservación en México*, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México 12: 7-17.

Mostacedo, B. y T. S. Fredericksen. 2000. Manual de Métodos Básicos de Muestreo y Análisis en Ecología Vegetal. Proyecto de Manejo Forestal Sostenible (BOLFOR), Santa Cruz de la Sierra, Bolivia. 87 p.

Nakashizuka, T. 2001. Species coexistence in temperate, mixed deciduous forests. *Trends in Ecology & Evolution* 16(4): 205-210.

Nieto, V. M. and J. Rodriguez. 2002. *Alnus jorullensis* Kunth in H. B. K. In: Vozzo, J. A. (Editor). Tropical tree seed manual. USDA. Forest Service Publication, s. l., United States. pp. 292-293. [Internet] Acceso Julio 2015.

Plan Municipal de Desarrollo Urbano de Toluca (PMDUT). 2013. H. Ayuntamiento de Toluca 2013-2015. 550 p.

Regil, H. H., S. Franco, G. E. Nava y J. A. B. Ordóñez. 2015. Evaluación de las técnicas para el estudio del cambio de ocupación de suelo y propuesta metodológica para solventar algunas de sus inconsistencias: el Parque Nacional Nevado de Toluca, México. *Revista Internacional de Ciencia y Tecnología de la Información Geográfica* 16: 61-86.

Rojas-Zenteno, E. C., M. Orozco-Villa, S. Romero-Rangel y R. Montoya-Ayala. 2016. Vegetación y flora del municipio de Temascaltepec, Estado de México, México. *Polibotánica* 42: 1-33.

Rzedowski, G. C. de, J. Rzedowski y colaboradores. 2005. Flora fanerogámica del Valle de México. Segunda edición. Primera reimpresión. Instituto de Ecología, A. C. y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Pátzcuaro (Michoacán), México. 1406 p.

Rzedowski, J. 2006. Vegetación de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México. 504 p. 1^{era}. Edición digital.

www.biodiversidad.gob.mx/publicaciones/librosDig/pdf/VegetacionMxPort.pdf (30 de mayo de 2017).

Simonson, W. D., H. D. Allen and D. A. Coomes. 2014. Overstorey and topographic effects on understories: evidence for linkage from cork oak (*Quercus suber*) forests in southern Spain. *Forest Ecology and Management* 328: 35-44.

Soto, M. 1982. Estudio taxonómico del género *Quercus* (Fagaceae) de la Cuenca del Río Zopilote, Guerrero. Tesis profesional (Biología) Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F.

The International Plant Names Index (IPNI). 2017. Published on the internet <http://www.ipni.org/index.html> (21 de septiembre de 2017).

Torres, M. M. y J. D. Tejero. 1998. Flora y vegetación de la sierra de Sultepec, Estado de México. *Anales del Instituto de Biología. Serie Botánica* 69(2): 135-174.

Valdez, H. J. I. 2002. Aprovechamiento forestal de manglares en el Estado de Nayarit, costa Pacífica de México. *Madera y Bosques* 1: 129-145.

Valladares, F., L. Laanisto, Ü. Niinemets and M. A. Zavala. 2016. Shedding light on shade: ecological perspectives of understory plant life. *Plant Ecology & Diversity* 9(3): 237-251.

Villaseñor, J. L. 2003. Diversidad y distribución de las Magnoliophyta de México. *Interciencia* 28(3): 160-167.

Villaseñor, J. L. 2004. Los géneros de plantas vasculares de la flora de México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 75: 105-135.

Villaseñor, J. L. 2016. Checklist of the native vascular plants of Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 87: 559-902.

Villers, L., L. García y J. López. 1998. Evaluación de los bosques templados en México: una aplicación en el Parque Nacional Nevado de Toluca. *Investigaciones Geográficas Boletín* 36: 7-19.

Whigham, D. F. 2004. Ecology of Woodland herbs in temperate deciduous forests. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 35: 563-621.

Zacarías-Eslava, Y. y R. F. Del Castillo. 2010. Comunidades vegetales templadas de la Sierra Juárez, Oaxaca: pisos altitudinales y sus posibles implicaciones ante el cambio climático. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 87: 13-28.

9. CONCLUSIONES GENERALES

La elevada riqueza de especies (41) y endemismos (16) registrados en el sotobosque de *Quercus laurina*, posiblemente está vinculada a la escasa presencia de disturbios por fuego, herbívoros o de origen antrópico encontrados en el área. Aunque en el sitio *Alchemilla procumbens*, *Cirsium ehrenbergii*, *Penstemon roseus* y *Roldana lineolata* son especies relacionadas a la perturbación, su abundancia no es considerable y representan un 9.8% de la riqueza total.

El sotobosque de *Quercus laurina* se desarrolla a una altitud de 3182 msnm y cuenta con una mayor riqueza de especies (41) que el sotobosque de *Alnus jorullensis* (27) a una altura de 3132 m. Si bien, los resultados en este estudio no coinciden con los registros que indican que la riqueza disminuye conforme aumenta la altitud, es importante notar que la diferencia en metros de distribución no es tan significativa y que la riqueza de especies depende de diversas variables, entre las que se encuentran la estructura y conformación del bosque, las características de reproducción en las especies, la cantidad de materia orgánica producida y el nivel de descomposición en la misma, etc.

Las 27 especies registradas en el sotobosque de *Alnus jorullensis* incluyen 6 especies endémicas y 10 asociadas a disturbio, de las que en cobertura y abundancia sobresalen *Alchemilla procumbens* y *Senecio cinerarioides*. En la comunidad, se registraron perturbaciones por caminos de extracción, además la presencia de *Baccharis conferta* y *Solanum cervantesii* indican que pertenece a la vegetación secundaria, que surgió probablemente a partir de una perturbación.

La familia más importante por número de especies y endemismos en el sotobosque de *Quercus laurina* y *Alnus jorullensis* fue Asteraceae. Tanto *Stevia monardifolia*, *Ageratina pazcuarensis* y *Verbesina oncophora* asumen una importancia significativa en los estratos herbáceo y arbustivo del sotobosque de encino, como *Ageratina pazcuarensis* en las herbáceas del sotobosque de aile, en este último el arbusto dominante es *Symphoricarpos microphyllus* de la familia Caprifoliaceae.

Entre el sotobosque de los bosques de aile y encino predominan las especies esciófitas, dicha incidencia puede estar relacionada al evento de abscisión foliar que ocurre en los árboles y que dura un breve periodo en el bosque de *Alnus* o que es tardío en el bosque de *Quercus*. De esta forma la mayor parte del tiempo estacional, el paso de luz está limitado a los estratos herbáceo o arbustivo del sotobosque, promoviendo la abundancia de especies tolerantes. La variable de dominancia esciófita, también puede vincularse a las características diferenciales en cobertura de las especies o a las estrategias de competencia que presentan.

La regeneración arbórea en el sotobosque evaluado de *Alnus jorullensis*, se divide en renuevos de la misma especie, que son prácticamente nulos, además de *Buddleia cordata*, *Buddleia parviflora* y *Prunus serotina* spp. *capuli*, en donde la última es la más importante. En el sotobosque de *Quercus laurina* la regeneración arbórea es dominante de la especie y presenta un mayor número de plántulas que de brinzales y latizales, en la comunidad también se encontraron renuevos de *Alnus jorullensis*, *Arbutus xalapensis*, *Ceanothus coeruleus* y *Eupatorium mairetianum*.

La escasa regeneración de *Alnus jorullensis* registrada en el área de estudio, quizá no compromete su sobrevivencia en el ambiente, debido a que la estrategia de propagación en la especie puede ser por semilla o por corte del tallo, otorgándole una ventaja competitiva. Aunque en el sotobosque de *Quercus laurina*, la regeneración se concentra en las plántulas, la cantidad de brinzales y latizales refleja que menos del 1% de los renuevos llega a la madurez.

En el sotobosque de *Abies religiosa* la riqueza vegetal registrada fue de 33 especies, de las que alrededor de 18 son de origen nativo, 8 son endémicas del país y 7 están asociadas a disturbio. En la comunidad existen perturbaciones provocadas por la apertura de senderos, el pastoreo y la compactación humana, sin embargo, las especies nativas prevalecen en la composición vegetal, sugiriendo que la presión de estos disturbios no es intensa o que probablemente se encuentra focalizada en ciertas especies. La abundancia de especies puede depender también de su nivel de adaptación o del gremio ecológico al que pertenecen.

La flora del sotobosque en el bosque de *Pinus hartwegii*, incluye un total de 18 plantas, con 4 especies endémicas y 3 asociadas a disturbio, que presentan una importancia significativa. En la comunidad vegetal la dominancia de una especie como *Lupinus montanus*, puede estar favorecida por la presencia del fuego y la prevalencia de *Senecio cinerarioides* o *Alchemilla procumbens*, quizás es el resultado de los efectos directos o indirectos que ejercen las perturbaciones por reforestación, ocoteo, zanjas de infiltración y pastoreo en el área. Sin embargo, es necesario realizar estudios enfocados en explicar el porqué de su dominancia.

La riqueza limitada de especies en el sotobosque de *Pinus hartwegii*, está condicionada posiblemente por factores como la altitud sobre la cual se desarrolla la comunidad vegetal (3730 msnm). Hacia el límite superior de la vegetación arbórea, variables como la temperatura, la precipitación, la radiación solar o los nutrientes del suelo, repercuten en la sobrevivencia y el crecimiento de las plantas.

La composición florística del sotobosque en el bosque de *Abies religiosa* y *Pinus hartwegii* está dominada en número de especies por la familia Asteraceae y por plantas esciófitas, sin embargo, en cobertura y abundancia gramíneas como *Calamagrostis tolucensis* predominan en el sotobosque de *Pinus hartwegii*, esta abundancia de gramíneas se asocia a la afinidad que tienen para sobrevivir en ambientes con altos niveles de luz y a la rápida expansión o adaptación que presentan. En consecuencia, las especies heliófitas prosperan en el sotobosque de *Pinus hartwegii* y las especies esciófitas en el sotobosque de *Abies religiosa*, otorgándole una fisonomía estructural única a cada comunidad, que depende entre otros factores, de la densidad del dosel.

La regeneración arbórea en el sotobosque de *Abies religiosa* y *Pinus hartwegii* es exclusiva de las especies del dosel y se concentra en las clases diamétricas inferiores, exhibiendo un crecimiento poblacional en forma de "J" invertida. Por orden de importancia en clase y tamaño se registró un mayor número de plántulas que de brinzales y latizales.

Si bien el porcentaje de plántulas en el sotobosque de *Abies religiosa* es considerablemente mayor al que presenta el sotobosque de *Pinus hartwegii*, con respecto al número de latizales sucede lo contrario, evidenciando que resulta más difícil alcanzar esta clase en el sotobosque de *Abies* que en el de *Pinus*. Es posible que la disminución en la

sobrevivencia de brinzales y latizales de *Abies* esté relacionada con el grado de competencia intraespecífica que ejercen los individuos en la comunidad, al tratarse de un bosque denso, sin embargo, los factores que condicionan su desarrollo son múltiples.

En general, la mayor parte de especies registradas en los sotobosques evaluados son de origen nativo y alrededor del 28% son endémicas del país. Algunas como *Comarostaphylis discolor* están sujetas a protección especial o tienen una importancia económica como *Symphoricarpos microphyllus*.

El presente estudio revela que no es una generalidad que los bosques latifoliados presenten una mayor riqueza vegetal que los bosques de coníferas, pues el sotobosque de *Abies religiosa* ocupó el segundo lugar de importancia en riqueza de especies del área, seguido del sotobosque de *Alnus jorullensis* y el de *Pinus hartwegii*. No obstante, en cada comunidad vegetal intervienen factores climáticos, geográficos, biológicos o antrópicos que determinan la riqueza florística.

Los resultados obtenidos en la estructura y composición de los sotobosques evaluados, pone en evidencia la riqueza florística que albergan las comunidades del APFFNT. Las herbáceas y arbustos que se desarrollan bajo el dosel arbóreo, representan más del 90% en la riqueza vegetal de los bosques de *Abies* o *Pinus* y aproximadamente el 85% de la riqueza en los de *Alnus* y *Quercus*. Por ello es indispensable promover programas de conservación y manejo sustentable que incluyan no solo a las especies del sotobosque, sino también a la variedad de formas de vida vegetal en el área. Las comunidades de *Quercus laurina* en este aspecto adquieren una especial importancia por su elevada riqueza y su distribución limitada.

10. REFERENCIAS

- Acosta-Castellanos, S. 2007. Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Fascículo 54. Betulaceae Gray. En: Medina-Lemos, R. (Editor). Departamento de Botánica, Instituto de Biología, UNAM, México, D. F. pp. 1-7.
- Arizaga, S., J. Martínez-Cruz, M. Salcedo-Cabrales y M. A. Bello-González. 2009. Manual de la biodiversidad de encinos michoacanos. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT). Instituto Nacional de Ecología (INE-SEMARNAT). 147 p.
- Augustine, D. J. and S. J. McNaughton. 1998. Ungulate effects on the functional species composition of plant communities: herbivore selectivity and plant tolerance. *Journal of Wildlife Management* 62(4): 1165-1183.
- Bekker, M. F. and A. H. Taylor. 2010. Fire disturbance, forest structure, and stand dynamics in montane forests of the southern Cascades, Thousand Lakes Wilderness, California, USA. *Écoscience* 17(1): 59-72.
- Carranza-González, E. y X. Madrigal-Sánchez. 1995. Flora del Bajío y de regiones adyacentes. Fascículo 39. Betulaceae. pp. 1-22.
- Cuevas-Guzmán, R., E. A. Cisneros-Lepe, E. J. Jardel-Peláez, E. V. Sánchez-Rodríguez, L. Guzmán-Hernández, N. M. Núñez-López y C. Rodríguez-Guerrero. 2011. Análisis estructural y de diversidad en los bosques de *Abies* de Jalisco, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 82: 1219-1233.
- Eguiluz, T. 1982. Clima y distribución del género *Pinus* en México. *Revista Ciencia Forestal* 38(7): 30-44.

- Enright, N. J., R. Marsula, B. B. Lamont and C. Wissel. 1998. The ecological significance of canopy seed storage in fire-prone environments: a model for non-sprouting shrubs. *Journal of Ecology* 86: 946-959.
- Franco, S., H. H. Regil y J. A. B. Ordóñez. 2006b. Dinámica de perturbación-recuperación de las zonas forestales en el Parque Nacional Nevado de Toluca. *Madera y Bosques* 12(1): 17-28.
- Gazol, A. and R. Ibáñez. 2009. Different response to environmental factors and spatial variables of two attributes (cover and diversity) of the understorey layers. *Forest Ecology and Management* 258: 1267-1274.
- George, L. O. and F. A. Bazzaz. 1999. The fern understory as an ecological filter: growth and survival of canopy-tree seedlings. *Ecology* 80: 846-856.
- Givnish T. J. and G. J. Vermeij. 1976. Sizes and shapes of lianes leaves. *American Naturalist* 100: 743-778.
- Gonzalez-Trapaga, M. A. 1986. Descripción y aspectos fitogeográficos de la vegetación alpina del Nevado de Toluca, Estado de México. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México. D. F. 63 p.
- Halpern, C. B. and J. A. Lutz. 2013. Canopy closure exerts weak controls on understory dynamics: a 30-year study of overstory-understory interactions. *Ecological Monographs* 83 (2): 221-237.
- Jäderlund, A., O. Zackrisson, A. Dahlberg and M. Nilsson. 1997. Interference of *Vaccinium myrtillus* on establishment, growth and nutrition of *Picea abies* seedlings in a northern boreal site. *Canadian Journal of Forest Research* 27: 2017-2025.

- Jensen, A. M., F. Götmark and L. Magnus. 2012. Shrubs protect oak seedlings against ungulate browsing in temperate broadleaved forests of conservation interest: A field experiment. *Forest Ecology and Management* 266: 187-193.
- Leslie, A. B. 2011. Predation and protection in the macroevolutionary history of conifer cones. *Proceedings of the Royal Society B*: 278: 3003-3008.
- Levine, J. M., M. Vila, C. M. D'Antonio, J. S. Dukes, K. Grigulis and S. Lavorel. 2003. Mechanisms underlying the impacts of exotic plant invasions. *Proceedings of the Royal Society of London* 270: 775-781.
- Löf, M. 2000. Establishment and growth in seedlings of *Fagus sylvatica* and *Quercus robur*: influence of interference from herbaceous vegetation. *Canadian Journal of Forest Research* 30: 855-864.
- Lot, A. y F. Chiang. 1986. Manual de Herbario. Administración y manejo de colecciones, técnicas de recolección y preparación de ejemplares botánicos. Consejo Nacional de la Flora de México. México, D. F. 142 p.
- Mallik, A. U. 2003. Conifer regeneration problems in boreal and temperate forests with ericaceous understory: role of disturbance, seedbed limitation, and keystone species change. *Critical Reviews in Plant Sciences* 22 (3&4): 341-366.
- Mataji, A., P. Moarefvand, S. Babaie Kafaki and M. Madanipour Kermanshahi. 2010. Understory vegetation as environmental factors indicator in forest ecosystems. *International Journal of Environmental Science and Technology* 7: 629-638.

- Matteucci, S. D. y A. Colma. 1982. Metodología para el estudio de la vegetación. Serie de Biología, monografía no. 22. Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos. Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico. 159 p.
- Milchunas, D. G. and M. W. Vandever. 2013. Grazing effects on plant community succession of early-and mid-seral seeded grassland compared to shortgrass steppe. *Journal of Vegetation Science*: 1-14.
- Miranda, F. y E. Hernández-Xolocotzi. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 29: 29-179.
- Nilsen, E. T., J. F. Walker, O. K. Miller, S. W. Semones, T. T. Lei and B. D. Clinton. 1999. Inhibition of seedling survival under *Rhododendron maximum* (Ericaceae): could allelopathy be a cause? *American Journal of Botany* 86: 1597-1605.
- Onaindia, M., I. Dominguez, I. Albizu, C. Garbisu and I. Amezaga. 2004. Vegetation diversity and vertical structure as indicators of forest disturbance. *Forest Ecology and Management* 195: 341-354.
- Parkhurst, D. F. and O. L. Loucks. 1972. Optimal leaf size in relation to environment. *Journal of Ecology* 60: 505-537.
- Putz, F. E. and C. D. Canham. 1992. Mechanisms of arrested succession in shrublands: root and shoot competition between shrubs and tree seedlings. *Forest Ecology and Management* 49: 267-275.
- Rahbek, C. 1997. The relationship among area, elevation and regional species richness in Neotropical birds. *American Naturalist* 149: 875-902.

- Reich, P. B. and P. Bolstad. 2001. Temperate Forests: Evergreen and Deciduous. In: Terrestrial Global Productivity; Mooney, H., J. Roy and B. Saugier. Eds. Academic Press: San Diego, CA.
- Sánchez-González, A., L. López-Mata y H. Vibrans. 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.
- Sánchez-Velásquez, L. R., M. R. Pineda-López y A. Hernández-Martínez. 1991. Distribución y estructura de la población de *Abies religiosa* (H. B. K.) Schl. et Cham., en el Cofre de Perote, Estado de Veracruz, México. Acta Botánica Mexicana 16: 45-55.
- Sandoval-Basso, A. J. 1987. Actualización y análisis cartográfico sobre usos del suelo y vegetación del Parque Nacional Nevado de Toluca, Estado de México. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 107 p.
- Takafumi, H. and T. Hiura. 2009. Effects of disturbance history and environmental factors on the diversity and productivity of understory vegetation in a cool-temperate forest in Japan. Forest Ecology and Management 257: 843-857.
- Tappeiner, J., J. Zasada, P. Ryan and M. Newton. 1991. Salmonberry clonal and population structure: the basis for a persistent cover. Ecology 72(2): 609-618.
- Thomas, S. C. and J. MacLellan. 2004. Boreal and temperate forests. In: Forests and Forest Plants. Encyclopedia of Life Support Systems (EOLSS); UNESCO, Eolss Publishers: Oxford, UK.

- Vilchis, M. I. 2006. Cartografía morfoedáfica Escala 1:20, 000; 7 estudios de caso en el volcán Nevado de Toluca, México. Tesis de licenciatura. Facultad de Geografía. Universidad Autónoma del Estado de México. México.
- Villalpando-Barriga, O. K. 1968. Algunos aspectos ecológicos del Volcán Nevado de Toluca. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 167 p.
- Warren, R. J. 2008. Mechanisms driving understory evergreen herb distributions across slope aspects: as derived from landscape position. *Plant Ecology* 1-12.
- White, M. A. Deciduous Forests. Encyclopedia. com 2001. www.encyclopedia.com/plants-and-animals/botany/botany-general/deciduous-forests (acceso Marzo 2016).
- Zavala, F. 1990. "Los encinos mexicanos: un recurso desaprovechado". *Ciencia y Desarrollo* XVI (95): 43-51.
- Zavala, F. 2000. El fuego y la presencia de encinos. *Ciencia Ergo Sum* 7 (3): 269- 276.