



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE CIENCIAS

**FISIOLOGÍA ECOLÓGICA DE LA GERMINACIÓN DE ESPECIES COMUNES DE LA
VEGETACIÓN SECUNDARIA EN BOSQUES TEMPLADOS DE LA CUENCA DE MÉXICO**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

DOCTORA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

M. en C. YURIANA MARTÍNEZ OREA

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: Dra. Silvia Castillo-Argüero

Facultad de Ciencias, UNAM

COMITÉ TUTOR: Dra. Alma D. Orozco-Segovia

Instituto de Ecología, UNAM

Dr. J. Alejandro Zavala-Hurtado

UAM, Iztapalapa

Ciudad de México 2020

Octubre



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE CIENCIAS

**FISIOLOGÍA ECOLÓGICA DE LA GERMINACIÓN DE ESPECIES COMUNES DE LA
VEGETACIÓN SECUNDARIA EN BOSQUES TEMPLADOS DE LA CUENCA DE MÉXICO**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

DOCTORA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

M. en C. YURIANA MARTÍNEZ OREA

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: Dra. Silvia Castillo-Argüero

Facultad de Ciencias, UNAM

COMITÉ TUTOR: Dra. Alma D. Orozco-Segovia

Instituto de Ecología, UNAM

Dr. J. Alejandro Zavala-Hurtado

UAM, Iztapalapa

Ciudad de México 2020

COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISIÓN ACADÉMICA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO
OFICIO FCIE/DAIP/390/2020
ASUNTO: Oficio de Jurado

M. en C. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Subcomité de Ecología y Manejo Integral de Ecosistemas y Biología Evolutiva y Sistemática del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **04 de noviembre de 2019** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **DOCTORA EN CIENCIAS** de la estudiante **MARTÍNEZ OREA YURIANA** con número de cuenta **93636067** con la tesis titulada: **“FISIOLOGÍA ECOLÓGICA DE LA GERMINACIÓN DE ESPECIES COMÚNES DE LA VEGETACIÓN SECUNDARIA EN BOSQUES TEMPLADOS DE LA CUENCA DE MÉXICO”**, realizada bajo la dirección de la **DRA. SILVIA CASTILLO ARGÜERO**:

Presidente:	DR. ROBERTO ANTONIO LINDIG CISNEROS
Vocal:	DR. CÉSAR MATEO FLORES ORTÍZ
Secretario:	DRA. ALMA DELFINA LUCÍA OROZCO SEGOVIA
Suplente:	DRA. MARGARITA COLLAZO ORTEGA
Suplente:	DR. ARCADIO MONROY ATA

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE
“POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU”
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a 22 de septiembre de 2020

COORDINADOR DEL PROGRAMA



DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA



AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES

Agradezco al Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM.

A los proyectos PE201817, PAPIIT IN 21118, IN205715 y SEP-CONACYT 221015.

A mi tutora la Dra. Silvia Castillo-Argüero. A los miembros de mi comité tutor la Dra. Alma D. Orozco Segovia y al Dr. J. Alejandro Zavala-Hurtado.

A la Universidad Nacional Autónoma de México UNAM, nuestra máxima casa de estudios por permitirme estudiar y trabajar. A la Facultad de Ciencias por permitirme realizar este estudio.

A los sinodales que leyeron este trabajo y lo enriquecieron con sus conocimientos: Dra. Alma Delfina Lucia Orozco Segovia, Dr. Roberto Antonio Lindig Cisneros, Dr. César Mateo Flores Ortiz, Dra. Margarita Collazo Ortega y Dr. Arcadio Monroy Ata.

Agradecimientos a título personal

A la M. en C. Maria Esther Sánchez-Coronado, por el apoyo técnico de diversas índoles: para el uso de las cámaras de germinación, su orientación para el cálculo de lag time y tasa de germinación, su amable disponibilidad para resolver mis dudas siempre.

A la M. en C. Beatriz Zúñiga por el apoyo técnico para el uso de las cámaras de germinación de la Facultad de Ciencias y su orientación para preparar medio de cultivo.

A la Dra. Irene Sánchez-Gallén por el apoyo técnico en la explicación de conceptos de ecología y por su apoyo en la revisión de este trabajo.

Al M. en C. Manuel Hernández por el apoyo técnico para el uso de las cámaras de germinación de la Facultad de Ciencias.

Al Biól. Marco A. Romero-Romero por el apoyo técnico en la edición y en la elaboración de figuras de este trabajo.

A los profesores que revisaron las actividades complementarias de ese trabajo: Dr. César Flores, Dra. Ana Mendoza, Dr. Lauro López-Mata, Dr. Ernesto Vega y Dr. Roberto Linding.

Al equipo de trabajo del laboratorio Dinámica de Comunidades: Dra. Silvia Castillo-Argüero, Biól. Daniel Aldana-Barríos, Biól. Daniel Hernández, M. en C. Yasmin Vázquez, Biól. Carmina Silva Taylor, M. en C. Yeimi Danae Martínez-Camacho, Biól. Gustavo Tovar-Bustamante. A todos los alumnos de este laboratorio quienes compartieron tiempo y experiencias conmigo, su amistad y compañía son muy valiosas para mí: Samuel, Tania, Laura, Brenda, Ariadna, Alejandra, Mariel, Nadia, Verónica. Un agradecimiento grande y especial para la M. en C. Leticia Bonilla-Valencia y al Dr. Edgar Liceaga quienes me apoyaron con los análisis estadísticos de este trabajo.

A la M. en C. Laura Márquez, P. de Fís. Sofia Ixchel Michaelian Martínez, Ing. Román Tejada-Malpica por su apoyo en campo y laboratorio

A las personas que siempre **me apoyaron incondicionalmente, con mucho amor y que son muy valiosas en mi vida:** a mi increíblemente bella por fuera y por dentro hija Sofia I. Michaelian Martínez, a mi mamá Constanza Orea, a Federico y Genny Mooser.

A mi tutora, amiga, compañera, maestra Silvia Castillo-Argüero (¡gracias por todo!), a mi sinodal, amiga, guía, Alma Orozco-Segovia. A mis amig@s de siempre, Patricia Rivera, Rafael Serrano Velázquez, Leobardo Rosas, Laura Márquez, Yeimi Danae Martínez-Camacho, Alejandro Zavala, Javier Platas, Aldi de Oryazabal, Lety Bonilla, Ma. Esther Sánchez Coronado, Irene Sánchez-Gallén, y Patricia Guadarrama. Sin su apoyo y amistad no hubiera podido concluir mis estudios.

Gracias a la vida, a la naturaleza.

ÍNDICE

Resumen.....	1
Abstract.....	3
Presentación.....	5
Introducción general.....	7
Capítulo I	
Introducción.....	15
Objetivos.....	19
Hipótesis y predicciones.....	20
Métodos.....	20
Resultados.....	25
Discusión.....	41
Conclusiones.....	46
Capítulo II	
Introducción.....	47
Objetivos.....	61
Hipótesis y predicciones.....	61
Métodos.....	62
Resultados.....	74
Discusión.....	95
Conclusiones.....	117
Referencias.....	118
Artículos.....	119

RESUMEN

Los bosques templados de nuestro país son ecosistemas con una larga historia de transformación provocada por actividades antropogénicas, especialmente los establecidos en el centro de México, donde además se practica el chaponeo o deshierbe (considerado disturbio en este trabajo), que consiste en eliminar la vegetación secundaria para disminuir la interferencia de ésta con el renuevo de especies forestales de interés comercial. Es importante conocer los micrositios seguros para la germinación de las especies secundarias porque estas conforman el potencial de regeneración natural. Este estudio abordó el proceso ecofisiológico de la germinación de semillas de las especies secundarias: *Ageratina glabrata*, *Cestrum thyrsoides*, *Ribes ciliatum*, *Senecio angulifolius*, *S. barba-johannis*, *Solanum cervantesii* y *Symphoricarpos microphyllus*. Para el experimento en campo se caracterizaron 24 micrositios: seis micrositios chaponeados orientados al sur (ChS), seis no chaponeados al sur (NoChS), seis chaponeados orientados al norte (ChN), seis no chaponeados al norte (NoChN). Los micrositios se caracterizaron en sus variables de luz, temperatura, humedad, nitrógeno y pH del suelo. En cada micrositio se sembraron semillas de cada especie. La luz mostró mayores valores en los micrositios NoChS porque las laderas orientadas al sur reciben mayor radiación solar en el hemisferio norte. Los micrositios NoCh recibieron más luz porque los claros del dosel fueron mayores en ellos. La tasa de luz rojo/rojo lejano mostró que los micrositios ChS recibieron más luz roja que luz rojo lejano durante la mayor parte del día, probablemente porque carecieron de vegetación secundaria, la cual filtra la luz. El chaponeo y la orientación de la ladera tuvieron un efecto significativo sobre la luz. Los micrositios NoChN presentaron los mayores valores promedio de humedad y menores de temperatura. Los menores valores de pH del suelo se registraron en los micrositios ChN, probablemente por la deposición súbita de material vegetal combinada con bajas temperaturas, los micrositios ChS mostraron los mayores valores de nitrógeno. *C. thyrsoides* mostró el mayor porcentaje de germinación en el campo, mientras que *S. angulifolius* fue la que germinó en menor porcentaje. *C.*

thyrsoides, *S. microphyllus*, *A. glabrata* y *S. angulifolius* mostraron los mayores porcentajes de germinación en los micrositios NoChS, mientras que *S. nigrescens* mostró la mayor germinación en los micrositios NoChN. La germinación de *S. angulifolius*, *A. glabrata* y *C. thyrsoides* mostró diferencias significativas por la orientación de la ladera, mientras que el disturbio tuvo un efecto significativo sobre la germinación de *S. microphyllus*, *S. angulifolius* y *A. glabrata*. Sugerimos que el chaponeo causa una pérdida significativa de la humedad del suelo, y un incremento en su temperatura, es por esto que no lo recomendamos sin que se diseñen planes de reforestación/restauración que consideren la orientación de la ladera, la apertura del dosel y las especies de vegetación secundaria presentes en un sitio. Para la fase de germinación en cámaras se sembraron semillas de las especies secundarias estudiadas en cajas Petri, y fueron colocadas en luz blanca, oscuridad, luz roja y luz rojo lejano. En luz roja *S. cervantesii* y *C. thyrsoides* mostraron los mayores porcentajes de germinación. En luz rojo lejano *S. angulifolius*, *A. glabrata* y *S. microphyllus* mostraron los mayores valores. En oscuridad *S. cervantesii* germinó en el mayor porcentaje. Se observaron diferencias significativas para todas las especies en sus porcentajes de germinación entre todas las calidades de luz, excepto para *Senecio barba-johannis*. Esto muestra que las especies presentaron diferentes proporciones de semillas que respondieron a las diferentes calidades de luz. Los micrositios seguros para la germinación de especies secundarias del bosque están moldeados por la luz, la temperatura, humedad, pH y contenido de nitrógeno del suelo. Estas variables son afectadas por factores como la orientación de la ladera y los claros del dosel. Los micrositios en laderas orientadas al sur y bajo claros grandes del dosel mostraron mayores valores de luz (sobre todo luz roja), mayores valores de temperatura y menores valores de humedad del suelo que aquellos en laderas orientadas al norte. El chaponeo o deshierbe puede afectar negativamente algunas variables de los micrositios para la germinación de especies secundarias, principalmente reduciendo la humedad del suelo y probablemente también generando condiciones de luz diferentes a las que predominan cuando la vegetación secundaria está presente.

ABSTRACT

Temperate forests in our country are ecosystems that have been under a long history of transformation due to anthropogenic activities, especially those established in the center of Mexico, where also the silvicultural activity of weeding (considered as a disturbance in this work) has been practiced, this practice consists in eliminating secondary vegetation to decrease its interference with the seedlings of forest species of commercial interest. It is important to know the safe microsites for germination of secondary species because they conform the natural regeneration potential. This study studied the ecophysiological process of the germination of the secondary species: *Ageratina glabrata*, *Cestrum thyrsoides*, *Ribes ciliatum*, *Senecio angulifolius*, *S. barba-johannis*, *Solanum cervantesii* and *Symphoricarpos microphyllus*. For the field experiment we characterized 24 microsites: six weeded and south oriented (ChS), six not weeded south oriented (NoChS), six weeded north oriented (ChN), six not weeded north oriented (NoChN). Microsites were characterized in their variables of light, soil temperature, moisture and pH. In each microsite seeds of each species were sown. Light showed the highest values in NoChS microsites because south oriented slopes receive higher solar radiation in the northern hemisphere. NoCh microsites received more light because canopy gaps were bigger above them. Red/far red light ratio showed that ChS microsites received more red light than far red light during most of the day, probably because they lacked of secondary vegetation, which filtrates light. Weeding and slope orientation had a significant effect on light. NoChN microsites showed the highest mean values of soil moisture and the lowest of soil temperature. The lowest soil pH values were registered in ChN microsites, probably because of the sudden deposition of plant material and the lower temperatures in them, ChS microsites showed the highest values of soil nitrogen. *C. thyrsoides* showed the highest germination percentage in the field, while *S. angulifolius* showed the lowest percentages. *C. thyrsoides*, *S. microphyllus*, *A. glabrata* and *S. angulifolius* showed the highest germination percentages in NoChS, while *S. nigrescens* showed the highest germination in NoChN

microsites. Germination of *S. angulifolius*, *A. glabrata* and *C. thyrsoides* showed significant differences due to the slope orientation, while disturbance had a significant effect on the germination of *S. microphyllus*, *S. angulifolius* and *A. glabrata*. We suggest that weeding causes a significant loss of soil moisture, as well as an increase in its temperature, this is why we do not recommend to apply it without the previous design of reforestation/restoration plans that consider slope orientation, canopy gaps and the secondary species in a site. For the germination phase in germination cameras we sown the seeds of secondary species in Petri dishes, these were placed under White light, darkness, red light and far red light. In red light *S. cervantesii* and *C. thyrsoides* showed the highest germination percentages. In far red light *S. angulifolius*, *A. glabrata* and *S. microphyllus* showed the highest values. In darkness *S. cervantesii* germinated in the highest percentage. Significant differences were observed for all species in their germination percentages between light qualities except for *Senecio barbajohannis*. This shows that the species showed different proportions of seeds that responded to different light qualities. Safe microsites for germination of secondary species in the forest are shaped by light, soil temperature, moisture, pH and nitrogen content. These variables are affected by factors such as slope orientation and canopy gaps. In this study microsites in south oriented slopes and under big canopy gaps showed higher light values (mostly red light), higher temperature and lower moisture values than those in north oriented slopes. This, together with weeding can negatively affect some microsite variables for the germination of secondary species, mainly reducing soil moisture and probably generating light conditions different to those that predominate when understory vegetation is present without weeding.

PRESENTACIÓN

Este trabajo aborda la problemática de una actividad de manejo forestal o práctica silvícola del “chaponeo” (cortar la vegetación del sotobosque), como parte de los disturbios antropogénicos que enfrenta el bosque de *Abies religiosa* de la cuenca del río Magdalena (CRM), un bosque inmerso en la Ciudad de México. Se describe la germinación en 24 micrositios del bosque de siete especies arbustivas (*Ageratina glabrata*, *Senecio angulifolius*, *Senecio barba-johannis*, *Symphoricarpos microphyllus*, *Ribes ciliatum*, *Cestrum thyrsoideum* y *Solanum cervantesii*), abundantes e importantes para la regeneración del bosque en su proceso sucesional. Los micrositios difieren en su ubicación en cuanto a la orientación de la ladera, ya sea al norte o al sur, y en cuanto a su manejo forestal local (chaponeado y no chaponeado). Por chaponeo se entiende la actividad de deshierbe que elimina especies herbáceas o arbustivas para disminuir la competencia entre individuos de estos estratos con los individuos de coníferas (plántulas o brinzales) que se han sembrado a través de reforestaciones o que son procedentes de la regeneración natural. Dicho manejo es llevado a cabo por los comuneros o dueños del bosque.

Asimismo, se revisan algunas características de los bosques de *A. religiosa* del centro de México y de su vegetación secundaria arbustiva, así como algunos temas relativos a la germinación como respuesta funcional de las especies a variables ambientales como la luz, la humedad, la temperatura, a algunos factores del suelo como el pH y el nitrógeno y la variación de estas variables entre los micrositios.

Dado que en la respuesta germinativa de las semillas las variables luz y temperatura son determinantes, se revisa además su respuesta a distintas calidades de luz: luz blanca, luz roja, luz rojo lejano y oscuridad en experimentos en condiciones controladas de cámaras de germinación. También se analizan los atributos biológicos de las semillas como su contenido de humedad, tasa de germinación, lag time y porcentajes de viabilidad en uno y dos años posteriores a su recolecta.

En este trabajo se pretende responder la pregunta de cuáles son los requerimientos germinativos de algunas especies arbustivas comunes del bosque de *Abies religiosa* en la cuenca del río Magdalena. En la introducción de este trabajo se plantea la importancia de los bosques templados de *Abies religiosa* en México y de la vegetación secundaria, con base en lo que se desarrollan los siguientes capítulos:

El primer capítulo titulado “Variables ambientales en los bosques a escala de micrositios, el efecto de la orientación de la ladera y del manejo forestal (chaponeo)” tiene el objetivo de caracterizar micrositios del bosque de *Abies religiosa* a partir de sus condiciones de luz, humedad y temperatura, nitrógeno y pH del suelo, ubicados en laderas orientadas al norte o al sur, ya sea con vegetación secundaria arbustiva y herbácea (no chaponeado) o sin dicha vegetación (chaponeado).

El segundo capítulo se titula “Respuesta germinativa de las especies arbustivas a diferentes calidades de luz en condiciones de cámaras de germinación y micrositios seguros para la germinación de especies arbustivas” y sus objetivos son describir la respuesta germinativa de siete especies arbustivas a diferentes calidades de luz, así como conocer sus tasas o velocidades de germinación en condiciones controladas de cámaras de germinación, sus porcentajes de viabilidad y sus contenidos de humedad. Por otro lado, relacionamos las características de los micrositios con la germinación de las especies arbustivas en el campo, y comparamos la germinación de las especies dichos micrositios. Este capítulo incluye un análisis del efecto de las variables ambientales sobre la germinación de las especies arbustivas bajo estudio.

La discusión se presenta por capítulo.

Al final de la tesis se incluyen los artículos titulados “Safe sites for *Symphoricarpos microphyllus* germination, a shrub species with seed dormancy” y “Germination response of two shrub species under controlled conditions and to secondary vegetation removal (weeding) in the Magdalena river basin, Mexico” (publicados). El primero está constituido por el análisis de los micrositios seguros para

la germinación de *Symphoricarpos microphyllus*, analiza su germinación considerando la latencia que presentan sus semillas y también se hace énfasis en que se trata de una especie cuyas poblaciones se están reduciendo por el deterioro de los bosques templados y por la sobre recolecta, se analizan las respuestas de esta especie a las diferentes calidades de luz en ambientes controlados y otras características biológicas de sus semillas como la viabilidad. El segundo analiza el efecto de las variables ambientales de los micrositios de estudio para la germinación de *Ageratina glabrata* y *Senecio angulifolius*, que son dos especies comunes de arbustos en estos bosques y que germinan en bajos porcentajes cuando sus semillas son sembradas después de su recolecta por la probable presencia de una latencia primaria (*sensu* Baskin y Baskin, 2004), sin embargo, son especies que mantienen altos porcentajes de viabilidad en sus semillas y como especies secundarias responden con altos porcentajes de germinación a sitios iluminados.

INTRODUCCIÓN GENERAL

Los bosques templados de México se encuentran en las zonas montañosas a lo largo de la Sierra Madre Occidental, Oriental, del Sur y del Sur de Chiapas, en la Sierra Norte de Oaxaca y los Altos de Chiapas, así como en distintas serranías y montañas aisladas en el Altiplano y también en el Eje Neovolcánico (Sánchez-González *et al.*, 2005). Estos bosques se clasifican en: bosques de coníferas (pino -*Pinus* spp.-, oyamel -*Abies religiosa*-, y cedro -*Cupressus* spp.-), de clima templado subhúmedo y predominantes en extensión. En los bosques de latifoliadas (encino - *Quercus* spp.-), y bosques mesófilos de montaña, que abarcan a los de clima templado húmedo. En conjunto, estos bosques ocupaban 43.96 millones de hectáreas en los inicios de los años 2000. López-Hernández *et al.* (2017) mencionan una cifra de 33.69 millones de hectáreas existentes de bosque templado, aunque en esta cifra no se habla de la proporción de bosque conservado ni en condiciones secundarias. Los bosques templados ocupan actualmente el 16% del territorio mexicano (323,300 km²) (CONABIO, 2019). De este porcentaje, los bosques de oyamel del país en estado primario ocupaban una superficie de 0.1254

cientos de miles de hectáreas (0.0638 % del país), mientras que un 0.00859% de la vegetación del país correspondía a bosques de oyamel en estado secundario según reportes hasta 2008 (Challenger y Soberón, 2008). Dada la continua transformación y degradación de los sistemas naturales en nuestro país, se reconoce que todos poseen una proporción importante de vegetación secundaria, como lo podemos observar en la figura 1.

Los géneros de las especies arbóreas de los bosques de coníferas son de afinidad boreal, pero en los sotobosques hay en proporciones similares, especies tanto de afinidad neártica como de afinidad neotropical, aunado al importante componente endémico (27% de los géneros) (Rzedowski, 1998). Los bosques templados contribuyen con unas 7,000 especies al total de la flora fanerogámica de México, lo que equivale casi a la cuarta parte de la flora nacional (Rzedowski, 1998). Los bosques templados ocupan actualmente el 16% del territorio mexicano (323,300 km²) (CONABIO, 2019). De este porcentaje, los bosques de oyamel del país en estado primario ocupan una superficie de 0.1254 cientos de miles de hectáreas que corresponden al 0.0638 % (Challenger y Soberón, 2008), mientras que un 0.00859% de la vegetación del país corresponde a bosques de oyamel en estado secundario. Dada la transformación y degradación de los sistemas naturales en nuestro país, es fácil reconocer que todos poseen una proporción importante de vegetación secundaria, como lo podemos observar en la figura 1.

La distribución de los bosques de oyamel en México es muy dispersa y localizada; a menudo se presentan en forma de manchones aislados en los cerros, en laderas y cañadas húmedas, lo que también los hace únicos y se consideran relictos. Las áreas continuas de mayor extensión de este tipo de bosque son las montañas que circundan la cuenca de México, particularmente al poniente de la Ciudad de México. Presentan casi siempre un solo estrato arbóreo con *A. religiosa* como elemento dominante, pero también presentan un estrato arbustivo escaso, así como un estrato herbáceo (Rzedowski, 1998).

La cuenca del río Magdalena (CRM) es una zona boscosa importante para la Ciudad de México, destaca como una de sus principales áreas de recarga de acuíferos, que además purifica el aire

(Ávila-Akerberg, 2002). Al estar aledaña a la ciudad, está sujeta a un complejo deterioro resultado de actividades humanas, tales como la agricultura, el pastoreo extensivo, la urbanización y el turismo (Ávila-Akerberg, 2004), lo que está influenciado por los factores económicos, sociales y culturales de la zona y de nuestro país en general (Challenger y Soberón, 2008; Barton-Bray y Merino-Pérez, 2004). En esta zona (CRM) la comunidad vegetal de mayor extensión es el bosque de oyamel, pues abarca el 40% de su superficie (Galeana, 2008). Su riqueza florística se ha calculado en unas 235 especies de plantas vasculares (Ávila-Akerberg, 2002; 2004). De acuerdo con Smith *et al.* (1997) y con Chokkalingam y de Jong (2001), la destrucción de los bosques primarios ha traído consigo la expansión de los bosques secundarios y estos pueden proveer algunos de los servicios ecosistémicos y beneficios económicos que los bosques primarios brindan (producción de oxígeno, evitar la erosión hasta cierto grado, constituir alimento para polinizadores y dispersores y producir leña, por mencionar algunos). Esto conlleva a la necesidad de planear estrategias para conocer las características de los bosques secundarios, de caracterizar a través de estudios ecológicos de distinto tipo la funcionalidad de las especies secundarias y divulgar este conocimiento para que las personas de las comunidades y dueñas de los recursos aprecien su potencial y conserven los bosques incluyendo sus estados secundarios o que al menos retrasen su conversión a otros usos que llevarían a los bosques secundarios remanentes hacia el deterioro total o a su pérdida.

El bosque de *Abies religiosa* en la CRM se caracteriza por presentar una dinámica de claros como resultado de la deforestación (Martínez-Camacho, 2015). A pesar de los continuos disturbios antropogénicos en estos bosques, la vegetación remanente y la resiliencia del sistema permiten que sigan ocurriendo funciones y procesos ecológicos que son indispensables para la conservación de la biodiversidad y el mantenimiento de una calidad del aire de la ciudad de México que podría ser mucho peor sin los ecosistemas naturales que la rodean. Por esto es de gran importancia estudiar el papel de las especies de vegetación secundaria, generar el conocimiento que nos permita entender bajo qué

condiciones ocurre su germinación para su posible propagación en sitios deteriorados de bosque, pero que, aún puedan mantener esta vegetación, pues regenerar un bosque con especies primarias es menos probable, en una primera etapa de restauración o incluso reforestación. Probablemente el incluir especies secundarias en un programa de reforestación, en conjunto con la práctica de técnicas que conduzcan a mejorar la calidad del suelo, permitan asegurar la existencia del bosque.

La descripción de la vegetación secundaria de un ecosistema puede resultar compleja porque no presenta una composición florística definida, ya que tiene una distribución variable, además de que en la mayoría de los casos se le considera resultado de la destrucción de la vegetación original y de disturbios antropogénicos recurrentes (Calderón y Rzedowski, 2005). Para México y sus tipos de vegetación principales, se tiene una clasificación de cada uno de ellos en condición primaria y en condición secundaria, en la cual figuran desde luego los bosques templados de coníferas (figura 1) que ocupan el presente estudio y su extensión en condición secundaria.

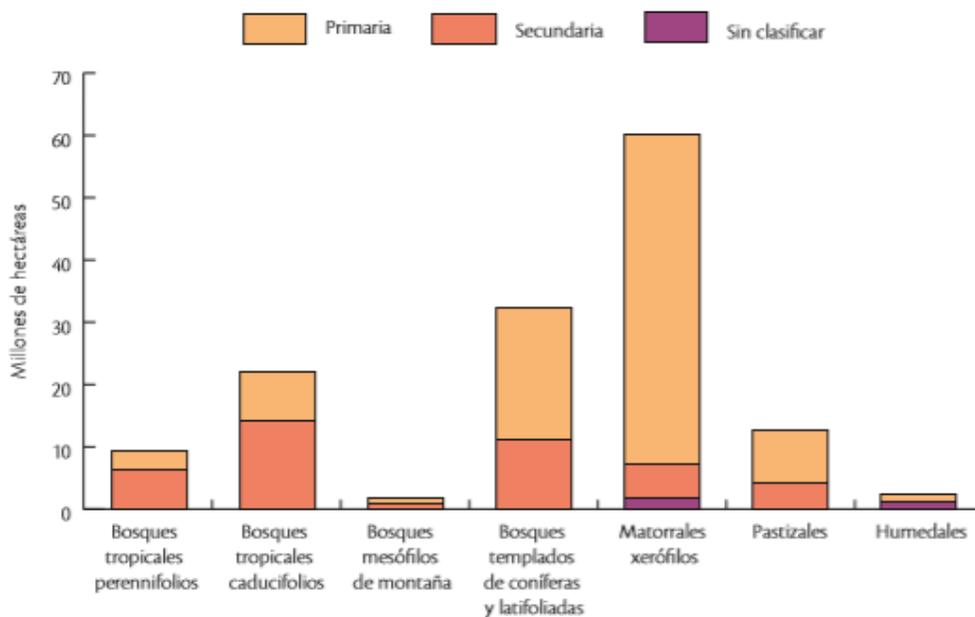


Figura 1. Proporción de los tipos de vegetación agrupados en su condición primaria, secundaria y sin clasificar. Tomado de Challenger y Soberón (2008).

Existen otros términos que hacen referencia a bosques perturbados con vegetación secundaria, por ejemplo, el de “bosque antrópico”, y pueden incluir bosques primarios que han sido aprovechados para extraer madera (que también reciben el nombre de bosques residuales), bosques de segundo crecimiento o bosques sucesionales. Incluso existen bosques que son denominados “barbechos forestales” que son los que se reconstruyen después de su conversión total a sistemas de otro tipo como agrícolas-ganaderos (Smith *et al.*, 1997).

La vegetación secundaria se establece en un sitio dependiendo de varios factores como el tiempo transcurrido desde un disturbio, el tipo, frecuencia e intensidad del mismo y también dependiendo de la cercanía de fuentes de propágulos o de su presencia en otras fuentes de regeneración como los bancos de semillas. Hasta época reciente se consideraba como vegetación secundaria sólo aquella que se establece después de disturbios antropogénicos, pero ahora se considera que es producto de disturbios tanto de origen natural y como antropogénicos, aunque en sistemas perturbados por disturbios antropogénicos es común que la frecuencia de estos sea mayor (Chokkalingam y de Jong, 2001). En los bosques de *A. religiosa*, la vegetación secundaria se define como aquella que se deriva de la remoción de los individuos de *A. religiosa* e incluye especies herbáceas y arbustivas (Calderón y Rzedowski, 2005). Otras definiciones utilizadas para hablar de la vegetación secundaria son la de bosque secundario o sucesional que incluye a la vegetación leñosa y sucesional que se desarrolla donde la vegetación original fue destruida por actividades antropogénicas. La eliminación de los bosques primarios ha traído consigo la expansión de la vegetación secundaria, la cual brinda algunos beneficios tanto ecosistémicos como económicos. Conocerlos puede contribuir a frenar un mayor deterioro de los bosques aledaños a la ciudad de México o a que continúe hasta que desaparezcan, pues son las perturbaciones antropogénicas las que tienen efectos más profundos y negativos que los naturales sobre la vegetación y la conservación de los bosques. Algunos de los beneficios ecológicos que la vegetación secundaria ofrece es que al crecer acumulan biomasa rápidamente (durante los

primeros 20 a 30 años de su establecimiento), por lo que contribuyen al almacén de carbono atmosférico, al ciclo hidrológico y al mantenimiento de la biodiversidad.

Algunas especies de la vegetación secundaria, como hierbas de carácter malezoide, pueden también caracterizarse por habitar sitios perturbados por actividades agrícolas, de pastoreo o urbanización, y por ello pueden recibir el nombre de flora sinantrópica, que es el conjunto de malezas (arvenses y/o ruderales) y de plantas silvestres que prosperan en ambientes antropogénicos (Villaseñor y Espinosa, 1998). Otra categoría similar es la conformada por especies denominadas “indicadoras de disturbio” mismas que incrementan sus poblaciones en claros y bordes de bosques provocados por desmonte y deforestación (Calderón y Rzedowski, 2005), pero no hay que olvidar que estos términos están sujetos a discusión, sobre todo cuando se desconoce la dinámica de interacciones entre las especies con su entorno.

Las especies arbustivas de la vegetación secundaria conforman la sucesión a través de distintos procesos y tiempo ecológicos, y son parte de la composición de la comunidad en distintas etapas serales que pueden o no estar relacionadas con los cambios en la vegetación hacia un estado “maduro”, y varios autores conciben a algunas especies arbustivas como indicadoras de perturbación antropogénica (García-Romero, 2002; Martínez-Camacho *et al.*, 2018). Sin embargo, numerosos estudios han mostrado que los arbustos cumplen funciones importantes dentro de los ecosistemas como son frenar la erosión, contribuir con su hojarasca a la materia orgánica del suelo; además, numerosas especies de arbustos como aquellas del género *Baccharis* funcionan como nodrizas en el establecimiento de especies arbóreas (Rivas-Rivas *et al.*, 2017; Bautista-Bello *et al.*, 2019). Otras especies arbustivas como *Symphoricarpos microphyllus* son apreciadas por su importancia económica, porque son fuente de alimento para mamíferos como venados (Mendoza-Bautista *et al.*, 2011) y porque pueden contribuir a evitar la pérdida de humedad del suelo (Martínez-Orea *et al.*, 2019a y b). Numerosas especies arbustivas son utilizadas para la recolección de leña para uso doméstico de

numerosas comunidades rurales en México. Reforestar con especies diferentes en sus formas de crecimiento es buena opción cuando las condiciones del sitio no permiten que los individuos arbóreos se puedan establecer naturalmente, pues es un proceso que permite reconstruir la estructura de la flora leñosa (Silva-Aparicio *et al.*, 2018). Algunos estudios han mostrado que tanto la germinación como el establecimiento de numerosas especies están influenciados por las condiciones microclimáticas (de temperatura y humedad) creadas por las especies arbustivas y nativas que pertenecen a la sucesión temprana (Ramírez-Contreras y Rodríguez-Trejo, 2009; Rivas-Rivas *et al.*, 2017).

Más que colocar a las especies en una categoría o definición que pueda resultar ambigua, existe una necesidad de conocer el tipo, intensidad y frecuencia de los disturbios antropogénicos relacionados con una determinada composición y estructura de la vegetación, de acuerdo con su funcionalidad y la del bosque en diferentes escalas y procesos. Esto debe considerar que la definición de un estado conservado de un ecosistema es complicada siendo que a menudo no conocemos su estado original. Esto retoma importancia si consideramos que la vegetación natural potencial es por definición aquella vegetación que se establecería en un sitio bajo ciertas condiciones ambientales y sobre todo excluyendo el efecto de los humanos, pero justo esta condición hace imposible encontrar la vegetación natural porque los humanos también forman parte de la naturaleza y porque la vegetación prístina de todo el mundo ya ha sido modificada o destruida por actividades antropogénicas, provocando que los bosques secundarios o vegetación secundaria conformen recursos muy importantes en todo el mundo, porque son comunes y porque representan estados con un determinado grado de resiliencia.

Ante la complejidad de analizar la “naturalidad” de la vegetación en un sitio sin considerar aspectos de la diversidad funcional de sus especies resulta imprescindible hacerlo en el estado en el que se encuentran, y dejando a un lado la idea de que algunos bosques templados como los de *A. religiosa*, en su estado “conservado” o maduro carecen de estratos herbáceo y/o arbustivo como reportan Calderón y Rzedowski (2005). Challenger y Soberón (2008) reportan que la proporción de la

vegetación en estado relativamente bien conservado (vegetación primaria) actualmente es de 95.82 millones de hectáreas en el país, mientras que la que se encuentra en diversos estados secundarios suma 42.15 millones hectáreas, aunque en doce años que han pasado estas cifras seguro han cambiado. Especies como *Senecio angulifolius*, *S. barba-johannis*, *Ribes ciliatum*, *Symphoricarpos microphyllus*, *Cestrum anagyris*, *Solanum cervantesii* y *Physalis coztomatl*, son identificadas como aquellas que conforman frecuentemente el estrato arbustivo en los bosques de oyamel de la Ciudad de México. Asimismo en condiciones de perturbación por ganadería extensiva o deforestación este estrato también incluye a *Acaena elongata*, *Baccharis conferta* y *Rubus liebmannii*, y *Salvia fulgens*. Para autores como García-Romero (2002), Challenger y Soberón (2008), Rivera-Hernández y Flores (2013), que hablan de la vegetación secundaria en los bosques de oyamel, una misma especie puede ser denominada como característica de sitios perturbados y a su vez como característica del sotobosque en buen estado de conservación, por lo que se puede pensar que una caracterización de la vegetación puede estar influenciada por juicios subjetivos.

El desconocimiento de las características biológicas y ecológicas de las especies arbustivas de la vegetación secundaria, como las variables de los micrositios de germinación: luz, temperatura, humedad, pH y nitrógeno del suelo y su influencia sobre la germinación, los tipos de latencia de sus semillas y sus tiempos de viabilidad, y cómo estas variables se ven influenciadas por algunas prácticas de manejo forestal y/o silvícolas, contribuye probablemente a que se subestimen los beneficios de las especies arbustivas en programas de restauración, manejo y conservación, sobre todo de aquellos cercanos a grandes ciudades, pues a pesar de la importancia de las especies arbustivas de la vegetación secundaria, los programas de conservación, manejo y reforestación de los bosques templados mexicanos se han enfocado a las especies arbóreas de bosque maduro, por diversos motivos entre los cuales destaca su importancia en términos de la explotación maderera.

Capítulo I

VARIABLES AMBIENTALES EN LOS BOSQUES A ESCALA DE MICROSITE, EL EFECTO DE LA ORIENTACIÓN DE LA LADERA Y DEL MANEJO FORESTAL (CHAPONEO O DESHIERBE)

INTRODUCCIÓN

Harper *et al.* (1977) y Grubb (1977) sugirieron que la heterogeneidad espacial de un ambiente vista a una escala fina divide a un hábitat (con sus factores abióticos y bióticos) en un mosaico de micrositios y sólo algunos de éstos son seguros o idóneos para procesos biológicos como la germinación o el establecimiento. Por lo tanto, estos sitios representan oportunidades para el reclutamiento de los individuos (Harper *et al.*, 1965), y su disponibilidad es un factor determinante en la dinámica de éste (Zobel *et al.*, 2000). El conjunto de variables ambientales que describe los micrositios en los cuales germinan las semillas o se establecen las plántulas ha sido llamado el nicho de reclutamiento de acuerdo con Young *et al.* (2005), y es un componente del nicho de regeneración, como fue descrito por Grubb (1977).

Factores como la topografía accidentada en los bosques crean una heterogeneidad ambiental, que como consecuencias da origen a la presencia de sitios que reciben mayor radiación solar y que pueden ser en consecuencia más cálidos y menos húmedos que otros, por esto la calidad de la luz, la temperatura y la humedad como variables abióticas de los micrositios están influenciadas por la orientación de la ladera. Young y Mitchel (1994) reportaron que en micrositios de laderas orientadas al norte existe una diferencia de la temperatura del suelo entre los 2 y 3 °C menos con respecto a aquellos micrositios en laderas orientadas al sur y que además hay una variabilidad en temperatura que se puede observar en distancias de entre los 30 y 50 m, agregando que esto sucede comúnmente en bosques templados fragmentados. Además del efecto de ladera, en algunos sitios templados del centro de

México como la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, donde el suelo es escaso y de reciente formación, la topografía accidentada del lugar (causada por su origen volcánico) contiene micrositios abiertos y cerrados, en los que se favorecen amplias fluctuaciones diurnas de la temperatura, registrándose valores mayores a los 40 °C en micrositios abiertos al medio día, mientras que en micrositios cerrados, como grietas en las rocas, esta temperatura no es mayor a los 12 °C (Orozco-Segovia *et al.*, 2009).

La temperatura del aire y del suelo también varía entre micrositios. Sus valores son mayores cerca de los bordes de bosque o bajo claros de dosel grandes, lo cual tiene repercusiones importantes en las etapas críticas de la vida de algunas especies de plantas, como la germinación (Court y Mitchel, 1988). Cadenasso *et al.* (1997) reportaron que las temperaturas máximas del aire y del suelo disminuyeron en la cercanía a la zona de bosque de dosel cerrado o no fragmentado. Estos autores reconocen que la orientación e inclinación de la ladera son factores que afectan de manera importante el microclima de los bosques. Las laderas o bordes de fragmentos orientados hacia el norte son a menudo más fríos y más húmedos que aquellos orientados al sur. A menudo fuertes vientos se relacionan con pérdida de humedad del suelo, lo que también tiene una influencia de la orientación de la ladera.

El manejo forestal incluye aspectos administrativos, económicos y sociales creados para utilizar los recursos naturales de un lugar. Lo ideal es que estas actividades se diseñen y realicen integrando conocimiento científico y técnico sobre los recursos naturales y que además se considere el conocimiento tradicional de los pobladores del lugar, para lograr conservar la flora, fauna, suelo, provisión de servicios ecosistémicos, asegurando a la vez beneficios económicos para la sociedad humana. De esta forma tenemos que el manejo forestal debería asegurar un aprovechamiento responsable de un bosque. Sin embargo, las limitantes que imponen la problemática socio-económica actual y nuestro limitado conocimiento sobre la ecología y la biología de un ecosistema actúan en

sinergia y tenemos a hacer un uso de los recursos naturales que no siempre asegura la permanencia de los bienes que nos brinda la biodiversidad. Ejemplo de esto son las prácticas de manejo forestal o silvicultura que aplicamos sin pleno conocimiento de sus consecuencias en el ecosistema (Pagdee *et al.* 2006). Por ejemplo, la eliminación de la vegetación en pie, realizada como parte de un manejo forestal o práctica silvícola, tiene como finalidad disminuir la interferencia entre ésta y el renuevo (por regeneración natural o por reforestación) de especies de gran importancia económica por su valor maderable como *A. religiosa* (Rodríguez-Trejo, 2006). También se cree que este manejo de deshierbe o chaponeo, proveería de más espacio disponible para el establecimiento de plántulas de coníferas, por ejemplo. Sin embargo, otros procesos como la dirección de la sucesión ecológica, o el nodricismo ejercido por parte de numerosas especies de arbustos sobre plántulas de coníferas estarían siendo dejados a un lado (Martínez-Arévalo, 2015). En ambientes extremos como desiertos, e incluso en bosques templados los arbustos pueden funcionar como nodrizas y crear micrositios seguros para la germinación de semillas de numerosas especies al proveer de sombra y humedad y con ello reducir las temperaturas para las semillas (Rodríguez-Trejo 2006; Rivas-Rivas *et al.*, 2017). De cualquier manera, los individuos establecidos también pueden competir por recursos con las plántulas recién emergidas, por lo que la importancia de la facilitación en la sucesión es compleja (Jones y del Moral, 2005). Mientras la vegetación puede facilitar la germinación de algunas especies en la sucesión temprana, la vegetación densa en la sucesión tardía también puede inhibir la germinación y la supervivencia de las plántulas de otras especies. Es por esto que los factores que controlan la distribución de las especies y el reclutamiento de los individuos pueden cambiar a través de la sucesión, lo cual puede cambiar las características de los micrositios que son importantes para la germinación. Sin embargo, se requiere de estudios precisos y de diferentes plazos de tiempo para conocer las consecuencias y efectos de un tipo de manejo forestal o práctica silvícola sobre los valores de las variables de luz, temperatura, humedad y

nutrientes del suelo, así como procesos biológicos como la germinación y establecimiento de las especies.

De acuerdo con Orozco-Segovia y Sánchez-Coronado (2013), la temperatura es una variable que describe la cantidad de energía térmica o calor de un cuerpo y depende en gran medida de la radiación solar. Esta variable está modulada por la cobertura vegetal, así como por otras condiciones del suelo como la materia orgánica, la hojarasca y el contenido de humedad, por ejemplo, pues pueden mitigar el calor y las semillas perciben las señales de temperatura que les indican las condiciones idóneas para su germinación. También, por la heterogeneidad del sitio, la temperatura presenta variaciones entre micrositios, de manera tal que en el interior de un bosque la temperatura del suelo puede ser menor a aquella en un sitio expuesto que recibe directamente la radiación solar (Baskin y Baskin, 1998). Es común que algunas especies requieran de fluctuaciones de temperatura relacionadas con las oscilaciones diurnas que ocurren en su hábitat para germinar. Algunos estudios muestran que la diferencia de temperatura entre un claro en la selva y el borde de la misma es considerable, mostrando una amplitud mayor de temperaturas fluctuantes diurnas en el primero (Vázquez-Yanes *et al.*, 1990). Se requiere información de estas fluctuaciones en sitios con mayores y menores coberturas del dosel y del sotobosque en bosques templados del centro de México, así como de las respuestas de las semillas de especies arbustivas a estas variaciones.

El material vegetal sobre el suelo también afecta el ambiente edáfico, como la cantidad y/o disponibilidad de nutrientes como el nitrógeno y el pH. Lo anterior puede ser por tanto, un factor importante en la dinámica de la comunidad. La hojarasca también puede ejercer efectos indirectos sobre la disponibilidad de algunos nutrientes a través de cambios en las variables ambientales que regulan la mineralización. De acuerdo con Knapp y Seastedt (1986) la eliminación de la hojarasca puede promover la descomposición de la materia orgánica al incrementar las temperaturas del suelo, aumentando con ello la disponibilidad de algunos nutrientes. Por lo anterior podemos suponer que el

chaponeo puede equivaler a un incremento repentino en la cantidad de hojarasca en el suelo, y con ello representar un factor que afecta el ambiente edáfico y sus nutrientes. La acumulación de hojarasca en algunos sitios puede reducir las pérdidas de compuestos nitrogenados en el suelo (Dyksterhuis y Schmutz, 1947). En cuanto a la germinación, los nutrientes del suelo no tienen un papel relevante, dada la presencia de reservas en las semillas. Sin embargo, se sabe que el pH y el nitrógeno del suelo pueden afectar la germinación por mecanismos que incluyen el ablandamiento o erosión de la testa (Keeley y Fotheringham, 2000).

Asimismo, numerosos artículos restringen su enfoque a la limitación en la disponibilidad de semillas o de micrositios seguros para la germinación, lo que según Calviño (2007) representa un problema porque esto implica la suposición de que las poblaciones de plantas se encuentran en áreas homogéneas en sus condiciones, cuando no sólo existe una gran heterogeneidad espacial en los ecosistemas, sino también temporal. En la mayoría de las poblaciones, la disponibilidad de semillas y de micrositios son sumamente variables entre hábitats y microhábitats, y ambos pueden actuar al mismo tiempo (Juenger y Bergelson, 2000), por lo que se pueden cometer errores al tratar de definir si únicamente existe limitación por la disponibilidad de semillas o por la disponibilidad de micrositios para una población, cuestión que se torna también complicada en especies que se propagan vegetativamente, en las que la disponibilidad de semillas y de micrositios seguros para su germinación no son las únicas fuentes para el reclutamiento de individuos en las poblaciones.

Objetivos

- Caracterizar micrositios ubicados en laderas orientadas al Norte o al Sur, con vegetación secundaria (no chaponeado) o sin vegetación secundaria (chaponeado), del bosque de *Abies religiosa* a partir de los valores de las variables de luz, humedad y temperatura, nitrógeno y pH del suelo.

- Comparar los valores de las variables mencionadas entre micrositios chaponeados y no chaponeados, así como entre micrositios orientados al sur y micrositios orientados al norte.

Hipótesis y predicciones

Se sabe que la vegetación establecida modifica las condiciones de luz, temperatura y humedad del suelo, asimismo la materia vegetal proveniente de la vegetación incorpora nutrientes al suelo influenciando el pH y contenido de N% del suelo. Por lo anterior, se espera que dichas condiciones sean significativamente distintas entre micrositios chaponeados y no chaponeados así como entre micrositios orientados al Sur y aquellos orientados al Norte. Particularmente, la temperatura del suelo será mayor en micrositios chaponeados y la humedad será mayor en los micrositios no chaponeados. La luz y la temperatura también serán mayores en micrositios orientados al Sur. Los contenidos de nitrógeno serán mayores en los micrositios chaponeados donde el pH mostrará valores más bajos.

Métodos

Sitio de estudio

En la cuenca del río Magdalena (CRM) en la Ciudad de México, existen tres tipos de vegetación principales, el bosque de *Abies religiosa* es uno de ellos y es el de mayor extensión en comparación con los bosques de encino y de pino, pues abarca 40 % de la superficie del lugar (Galeana, 2008). El bosque de *A. religiosa* es una comunidad vegetal definida desde los puntos de vista fisonómico, ecológico y florístico. Se le encuentra entre las altitudes de los 2700 a los 3500 m s.n.m, en suelos profundos, con buen drenaje, ricos en materia orgánica y húmedos durante todo el año. La precipitación media anual está en el intervalo de los 1,000-1,400 mm, la temperatura media anual varía de los 7.5-13.5 °C. Es un bosque perennifolio, denso y alto, de hasta 40 m, dominado por la especie arbórea *A. religiosa*, aunque puede presentar dos estratos arbóreos. La densidad de los estratos arbustivo y herbáceo es escasa en condiciones naturales, pero se incrementa considerablemente con el

disturbio de acuerdo con Calderón y Rzedowski (2005). Posee un clima semifrío, el más húmedo de los subhúmedos (Dobler, 2010). Es un bosque heterogéneo desde el punto de vista espacial, pues presenta un relieve accidentado con pendientes que van de moderadas (25 °), a pronunciadas (50 °) (Santibáñez-Andrade, 2009). También es un bosque heterogéneo estacionalmente, pues se diferencian dos épocas del año, la lluviosa que abarca de mayo a octubre y la seca de noviembre a abril. Tiene una alta riqueza de especies de la flora vascular calculada en 230 especies aproximadamente (Ávila-Akerberg, 2002; 2004) (Figura 2).

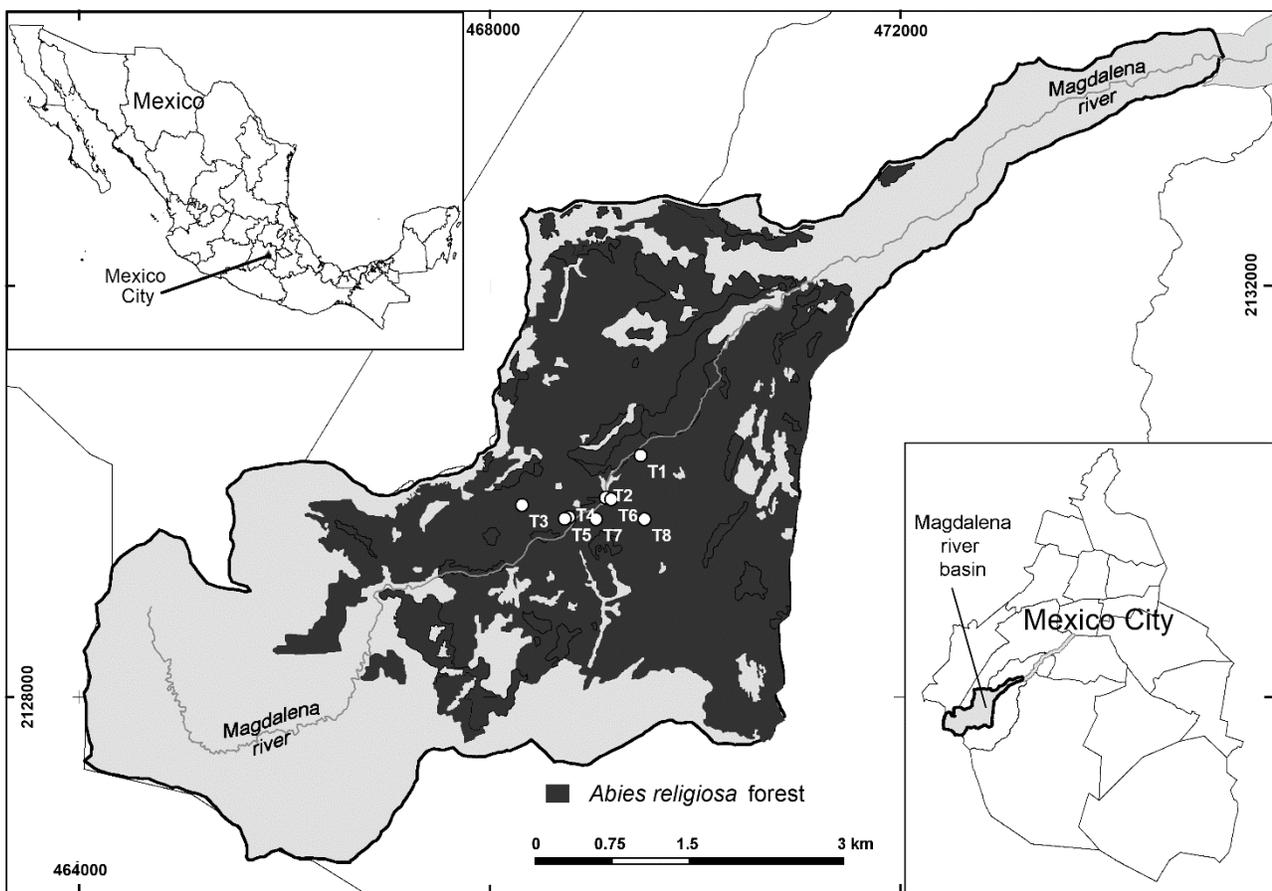


Figura 2. Ubicación del bosque de *Abies religiosa* (*Abies religiosa* forest) en la cuenca del río Magdalena (Magdalena river basin), Ciudad de México. Río Magdalena (Magdalena river), Ciudad de México (Mexico City). T1-T8 (transectos donde se encuentran los micrositios). Tomado de Martínez-Orea *et al.*, 2019a.

Micrositios en el bosque

Se marcaron ocho transectos de 50 m, siendo la orientación de la ladera y la presencia/ausencia del estrato arbustivo por el “manejo” forestal de los comuneros (chaponeo vs no chaponeo, Figura 3) los dos tipos de transectos definidos. Dentro de cada transecto se ubicaron tres micrositios: a los 0 metros (micrositios ubicados en la parte más baja de la ladera), a los 25 metros (micrositios ubicados en la parte media de la ladera en 50 metros) y a los 50 metros (micrositios ubicados en la parte más alta de la ladera). Cuatro de los transectos están orientados al Norte, y cuatro al Sur (Figura 3), con 24 micrositios en total. Por chaponeo nos referimos a la eliminación del estrato arbustivo de la vegetación que realizan los comuneros como parte del manejo forestal o práctica silvícola para favorecer el establecimiento del renuevo (regeneración natural) o de individuos reforestados de *Abies religiosa* (Diagrama 1).



Figura 3. Ejemplos de zonas chaponeadas (a) y no chaponeadas (b), donde se establecieron los transectos de estudio con sus respectivos micrositios.

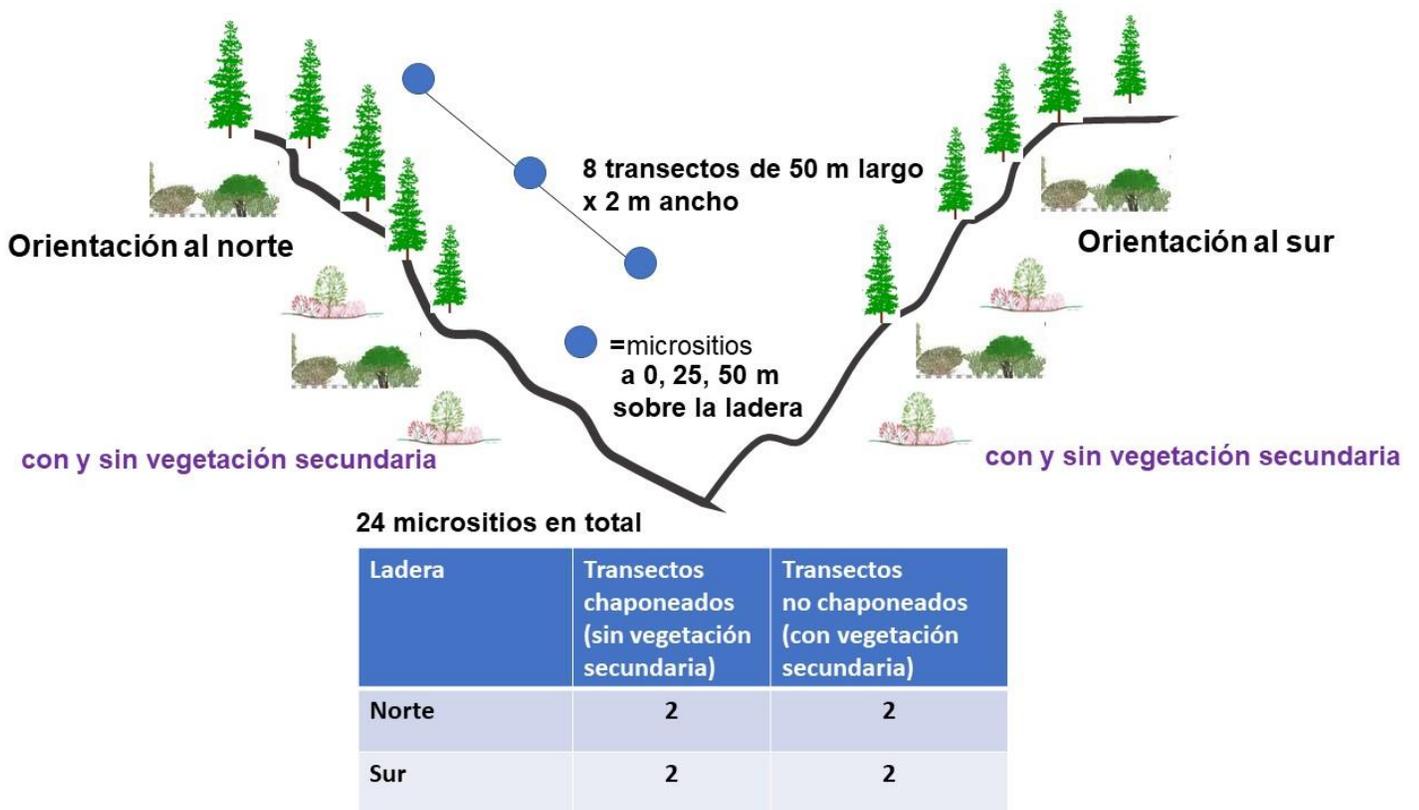


Diagrama 1.- Establecimiento de los micrositios de estudio en el bosque de *Abies religiosa* de la cuenca del río Magdalena, México.

Caracterización ambiental

Luz, temperatura y humedad

Con el fin de caracterizar el ambiente lumínico generado por la cobertura del dosel arbóreo de *A. religiosa*, y también por la presencia/ausencia del sotobosque, se tomaron fotografías hemisféricas a un metro de altura. En 2016, un día de abril se tomaron las fotografías para la época seca y en un día de julio se tomaron para la época de lluvias. Éstas se tomaron con la cámara orientada hacia el norte magnético, utilizando una cámara NIKON D80 (Nikon Nueva York, EUA) con un lente ojo de pescado EX SIGMA (Sigma Nueva York, EUA) 4.5, 1.28 DC DSM. Las fotografías fueron analizadas con el programa Hemiview (Hemiview canopy analysis software ver. 2.1, Delta-T Devices Ltd) para estimar el factor de sitio global (GSF, $\text{MJ m}^{-2} \text{yr}^{-1}$). El GSF se define como la proporción de radiación global que incide a nivel del suelo con respecto a la que incide en un sitio abierto (Rich *et al.*, 1998).

En total se analizaron 216 fotografías hemisféricas para la época seca y 216 para la época lluviosa. También durante un día en abril se registraron las tasas de luz roja/rojo lejano (R/FR) en cinco puntos aleatorios de cada micrositio a nivel del suelo con un radiómetro (Skye Instruments, SKR 100, Wales, Reino Unido). Para registrar la humedad y temperatura a nivel del suelo se colocó un registrador de datos en cada micrositio (data logger easy LogUSB-ONSET, Massachusetts, EUA) desde enero a junio de 2016, el cual registró los valores de estas variables cada dos horas.

Factores edáficos: pH y nitrógeno

Se recolectaron tres muestras compuestas de suelo por micrositio para analizar el pH y el contenido de nitrógeno en las dos épocas del año: seca y lluviosa. Estos análisis fueron realizados por el laboratorio de fertilidad del suelo del Colegio de Posgraduados (COLPOS).

Análisis de datos

Debido a que los valores del FSG no mostraron una distribución normal, se realizó una prueba de Mann-Whitney para determinar la existencia de diferencias significativas por la orientación de la ladera (Sur, Norte) y por el manejo (chaponeo, no chaponeo) sobre el Factor de Sitio Global (FSG) (Stat Soft STATISTICA 8.0 2007). Para conocer el efecto del transecto y el micrositio sobre los valores de FSG, humedad y temperatura del suelo se realizaron pruebas de Kruskal-Wallis, pues su distribución no fue normal. Con los datos de la tasa de luz roja/rojo lejano (R/RL) se calculó el coeficiente de variación por tipo de micrositio y una prueba de Z para la comparación entre ellos (Zar, 1974). Adicionalmente con los resultados del FSG y R/RL, así como con los resultados de humedad, temperatura, pH y nitrógeno del suelo, se realizó un análisis con modelos lineales mixtos generalizados (GLMM), para conocer si existen diferencias significativas por los factores del manejo y la orientación de la ladera entre tipos de micrositos (No Chaponeados orientados al Sur –NoChS-, No Chaponeados orientados al Norte –NoChN-, Chaponeados al Sur –ChS-, Chaponeados al Norte –ChN-), para ello los datos del factor orientación fueron analizados en dos niveles: Sur (S) y Norte (N). El factor manejo

también se analizó en dos niveles: Ch (Chaponeado) y NoCh (No Chaponeado), se utilizaron los paquetes glmmTMB y lme4. Los tipos de distribución para cada variable se mencionan a continuación: GSF, relación R/FR, humedad y nitrógeno del suelo (error: beta, función de enlace: logit), temperatura (error: normal, función de enlace: identity), pH del suelo (error: normal, función de enlace: identity) (Crawley, 2012; R Core Team, 2015).

Resultados

Caracterización micro ambiental

Luz. Época seca

El factor de sitio global (FSG) mostró valores mayores en los micrositios no chaponeados ($0.3426 \text{ MJ m}^{-2} \text{ y}^{-1}$) y en particular los micrositios orientados al Sur ($0.2926 \text{ MJ m}^{-2} \text{ y}^{-1}$) en la época seca. El micrositio con el mayor valor fue el t5m50 (trsecto 5, metro 50, $0.6571 \text{ MJ m}^{-2} \text{ y}^{-1}$), en ambos casos se observaron diferencias significativas entre micrositios chaponeados y no chaponeados, así como entre micrositios orientados al Norte y orientados al Sur ($U = 2079$, $p < 0.05$ para el manejo, y $U = 4634$, 2.65 , $p < 0.05$ para la orientación de la ladera) de acuerdo con la prueba de Mann-Whitney (Figura 4).

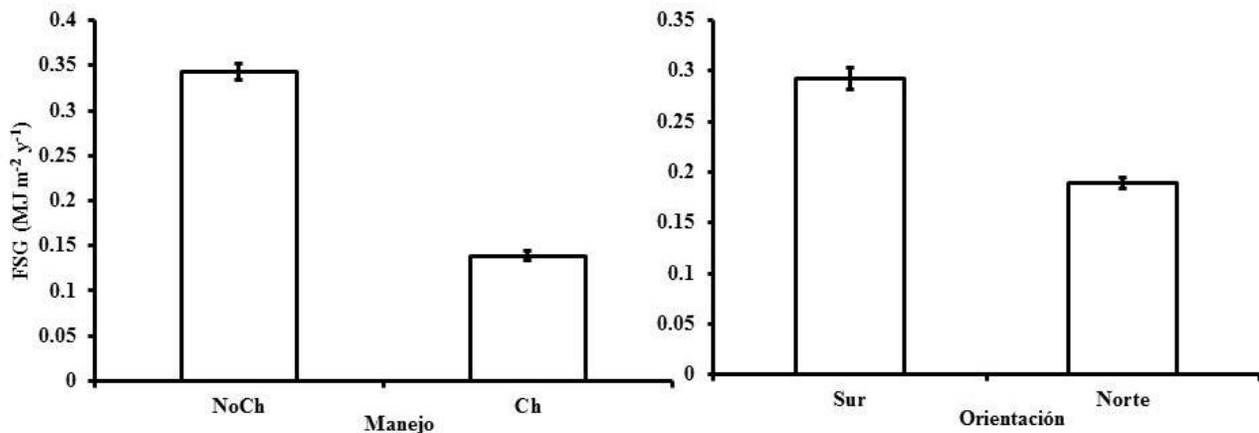


Figura 4. Valores promedio (\pm e.e.) del factor de sitio global (FSG) en los micrositios chaponeados (Ch) y no chaponeados (NoCh), y de los microambientes en laderas orientadas al Sur y al Norte, en el bosque de *Abies religiosa* de la CRM para la época seca. Se encontraron diferencias significativas ($p < 0.05$) de acuerdo con la prueba de Mann-Whitney.

La prueba de Kruskal-Wallis encontró un efecto del micrositio ($H = 144.88$, $gl = 23$, $p < 0.05$) sobre los valores del factor de sitio global (FSG) correspondientes a la época seca (Figura 5).

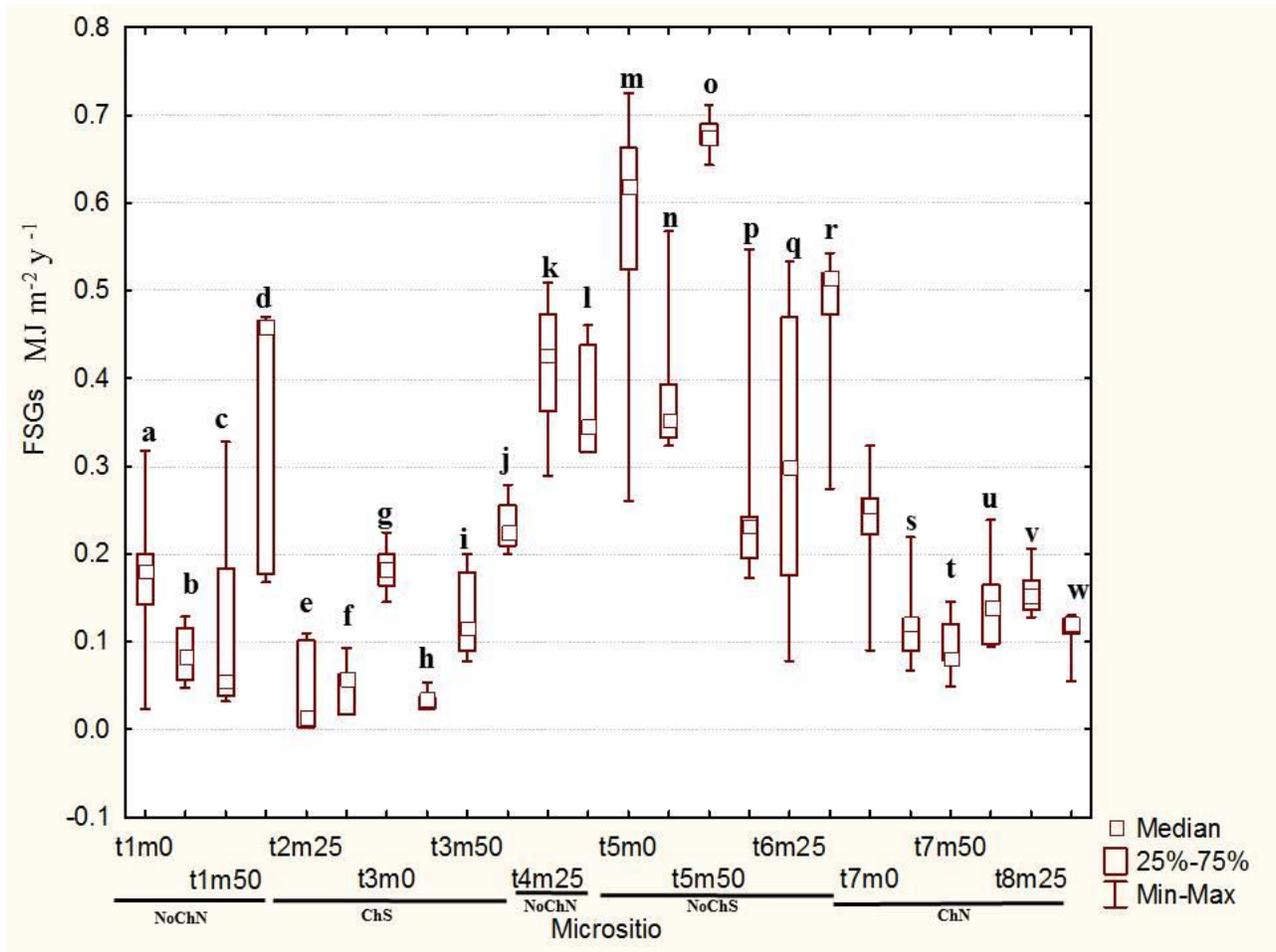


Figura 5. Valores del factor de sitio global en la época seca (FSGs) en los micrositios de estudio: NoChS (No Chaponeados orientados al Sur), NoChN (No Chaponeados al Norte), ChS (Chaponeados al Sur) y ChN (Chaponeados al Norte) en el bosque de *Abies religiosa* de la CRM. Letras indican diferencias significativas. Median = mediana.

Luz. Época lluviosa

Durante la época lluviosa el FSG también mostró mayores valores para los micrositios No Chaponeados ($\bar{x} = 0.413 \text{ MJ m}^{-2} \text{ y}^{-1}$) que para los Chaponeados ($\bar{x} = 0.1891 \text{ MJ m}^{-2} \text{ y}^{-1}$), así como para los micrositios en laderas orientadas al Sur ($\bar{x} = 0.3709 \text{ MJ m}^{-2} \text{ y}^{-1}$) que para aquellos en laderas

orientadas al Norte (Figura 6). Se encontraron diferencias significativas por el factor manejo sobre los valores del FSG (Chaponeados y No Chaponeados, $U = 2098$, $p < 0.01$), así como por el factor orientación de la ladera ($U = 4128$, $p < 0.05$) a través de la prueba de Mann-Whitney.

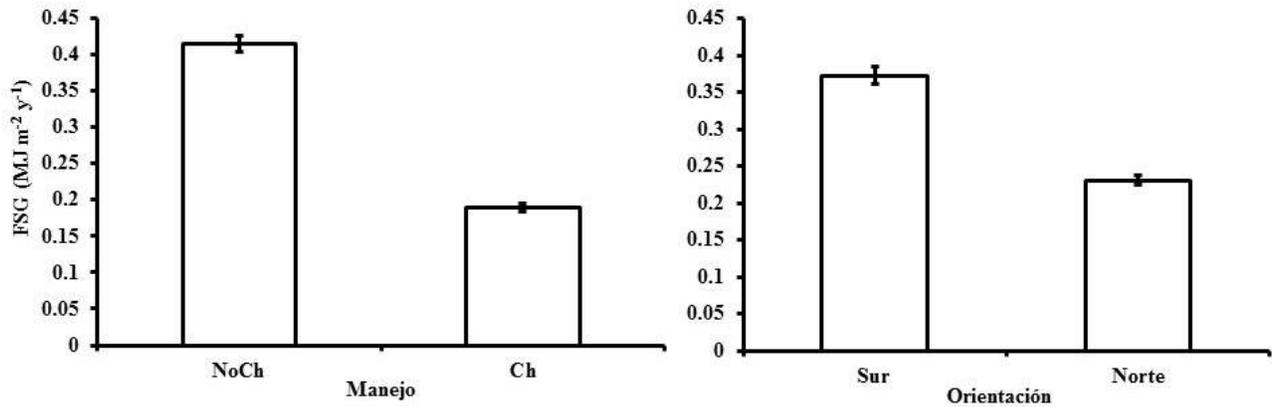


Figura 6. Valores promedio (\pm e.e.) del factor de sitio global (FSG) en los micrositios chaponeados y no chaponeados, y de los micrositios en laderas orientadas al Sur y al Norte, en el bosque de *Abies religiosa* de la CRM para la época de lluvias. Se encontraron diferencias significativas ($p < 0.05$) de acuerdo con la prueba de Mann-Whitney.

Durante la época lluviosa se observaron tendencias parecidas a las observadas en la época seca, es decir, los micrositios con los mayores valores del FSG fueron los No Chaponeados y orientados al Sur (Figura 7). En este caso fue el microambiente t6m50 (transecto 6, metro 50) el que presentó los mayores valores del FSG ($\bar{x} = 0.8432$ MJ m⁻²y⁻¹). Se encontraron diferencias significativas por el efecto del micrositio ($H = 154.66$, $gl = 23$, $p < 0.01$) sobre los valores del FSG de acuerdo con la prueba de Kruskal-Wallis.

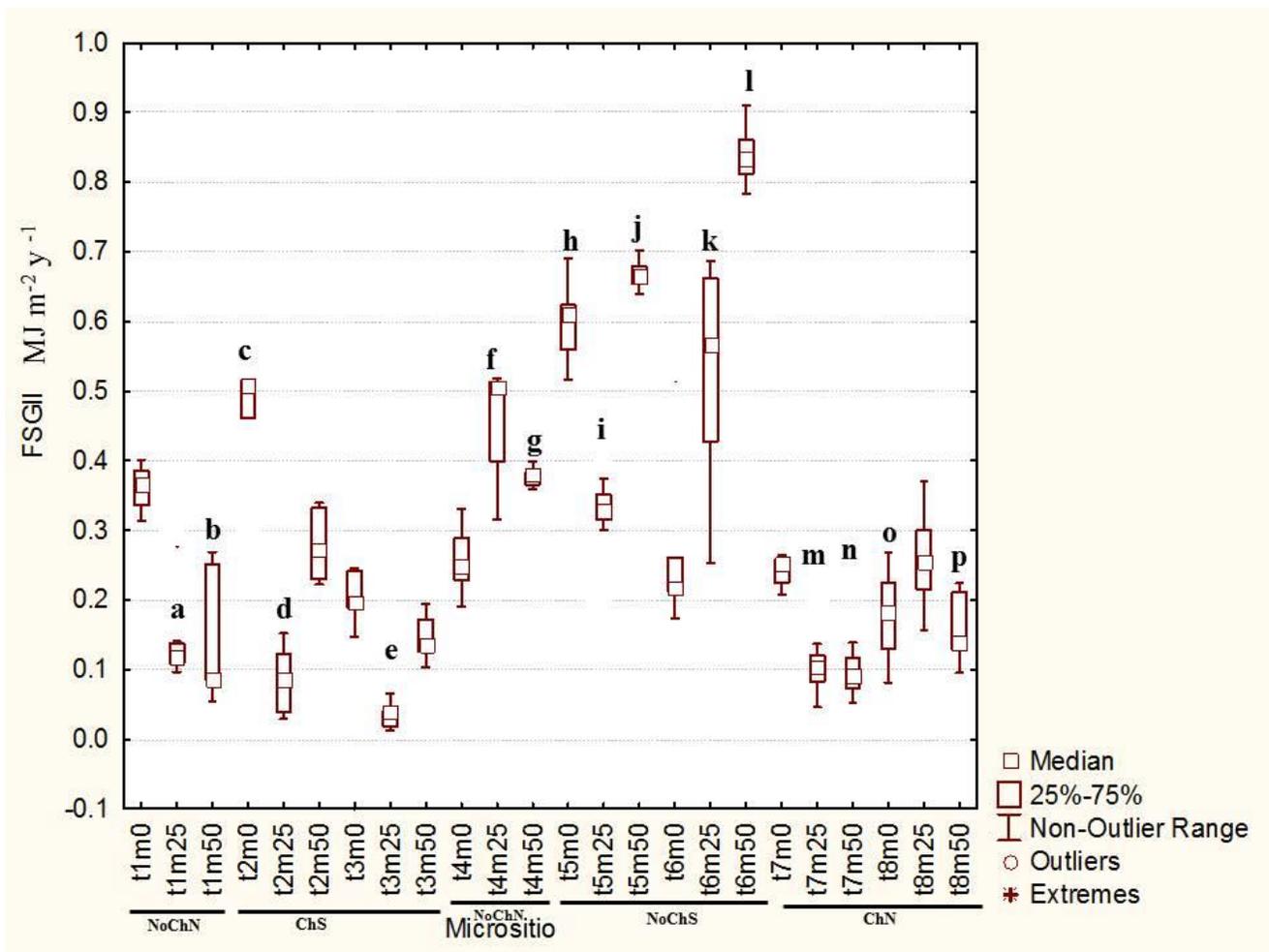


Figura 7. Valores del factor de sitio global en la época lluviosa (FSGII) en los micrositios de estudio: NoChS (No Chaponeados orientados al Sur), NoChN (No Chaponeados al Norte), ChS (Chaponeados al Sur) y ChN (Chaponeados al Norte) en el bosque de *Abies religiosa* de la CRM. Letras indican diferencias significativas. Median = mediana.

A pesar de que los micrositios chaponeados carecen de vegetación secundaria por las actividades de manejo forestal, presentaron menores valores de FSG que los No Chaponeados en ambas épocas del año, contrario a lo que se esperaba. En la figura 8 se observan imágenes de los claros del dosel de algunos microambientes bajo estudio (transectos al Norte, chaponeados y no chaponeados) y en la figura 9 los transectos al Sur, chaponeados y no chaponeados.

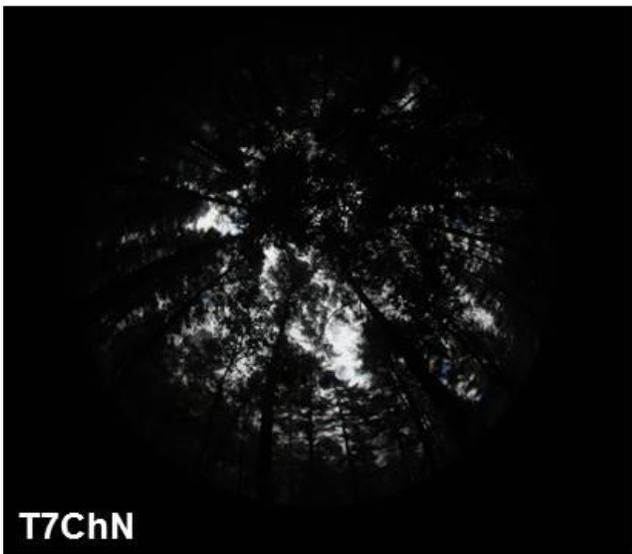
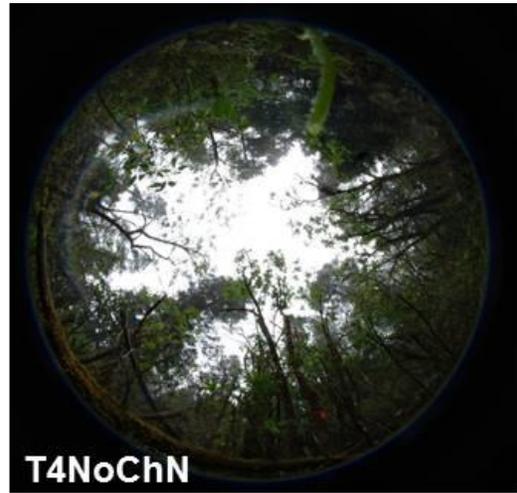


Figura 8. Fotografías hemisféricas del dosel de algunos micrositios bajo estudio en el bosque de *Abies religiosa* de la CRM. NoChN (micrositios no chaponeados al norte), ChN (micrositios chaponeados al norte). T = transecto.

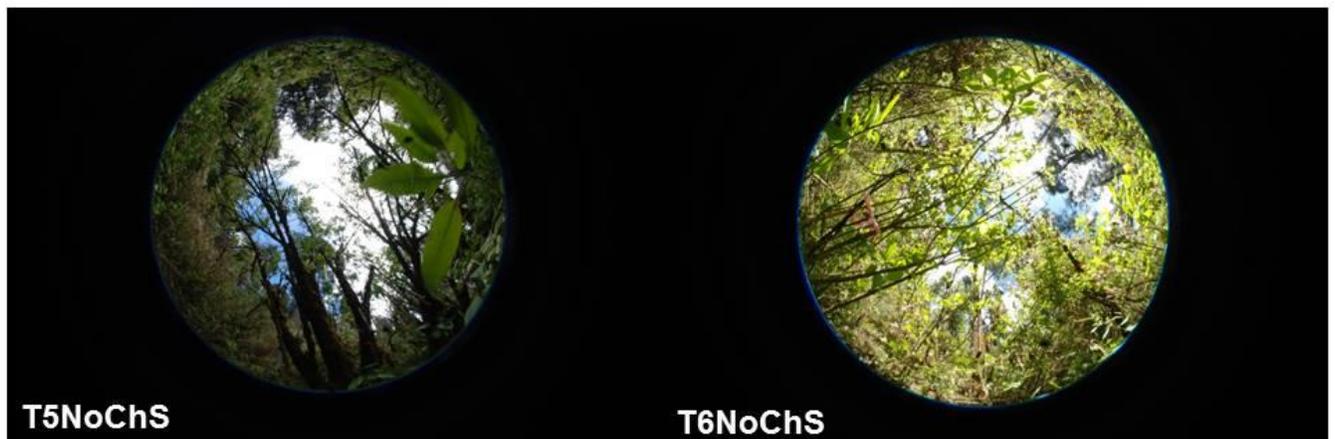
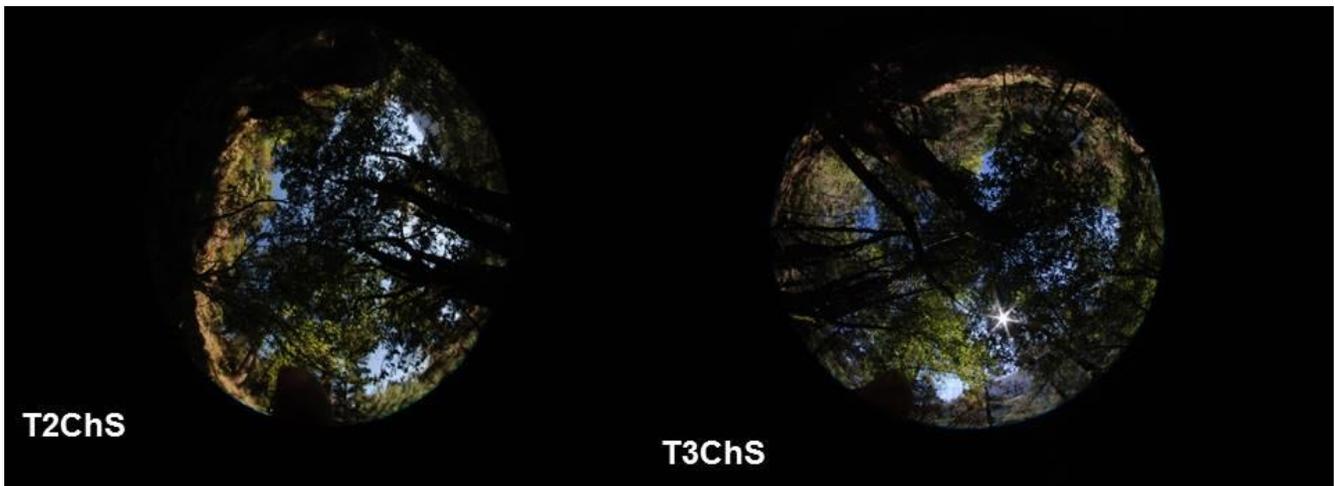


Figura 9. Fotografías hemisféricas del dosel de algunos micrositios de estudio en el bosque de *Abies religiosa* religiosa de la CRM. NoChS (micrositios no chaponeados al Sur), ChS (micrositios chaponeados al Sur). T = transecto.

Para el Factor de Sitio Global (FSG), los valores más altos fueron registrados en los micrositios NoChS, los valores de la relación R/FR (Figura 10) se comportaron de la misma manera. El análisis de GLM mostró diferencias significativas en los valores de ambas variables por el factor de la orientación de la ladera, así como por el manejo (chaponeo) (Tablas 1, 2).

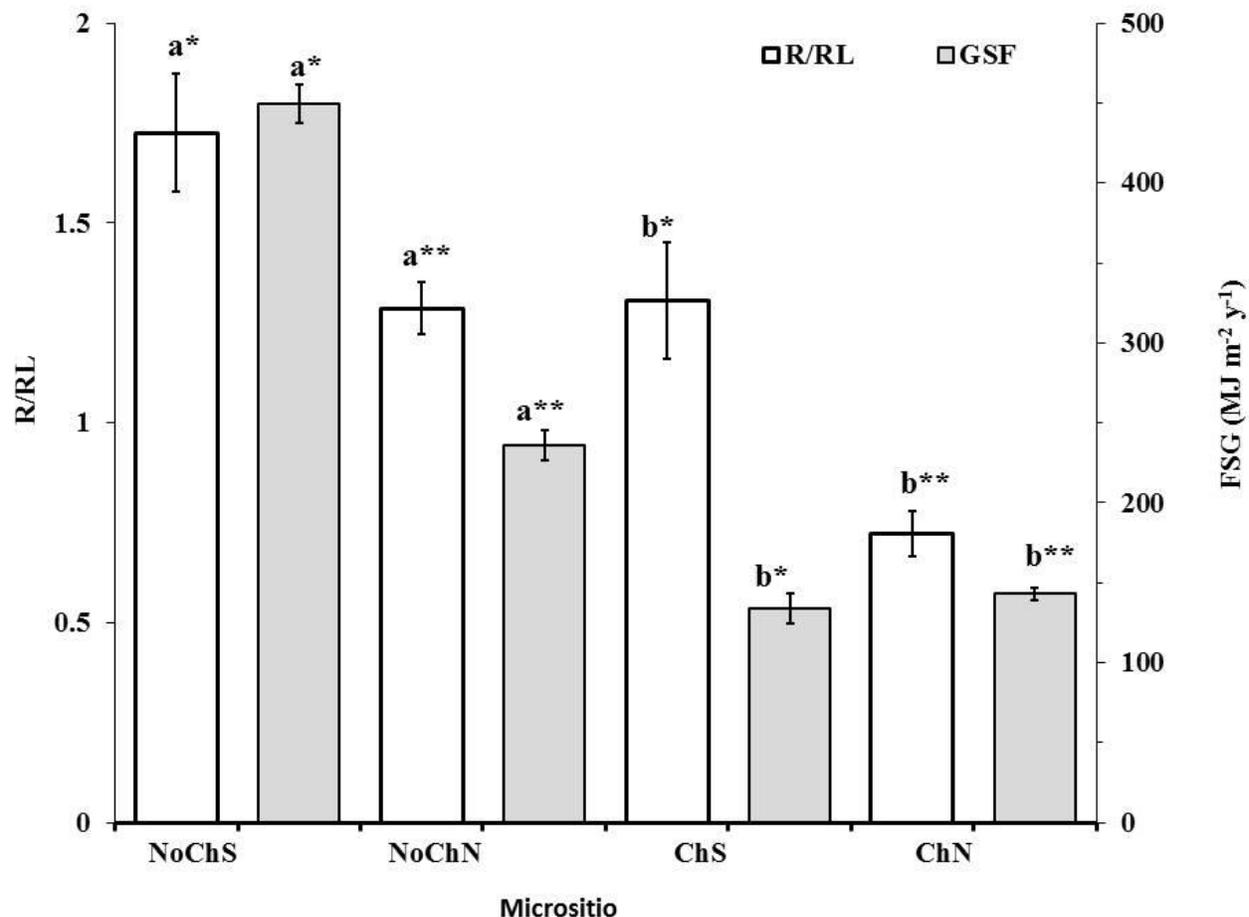


Figura 10. Valores promedio (\pm e.e.) del Factor de Sitio Global (FSG) y relación de luz roja/rojo lejano (R/RL) para los cuatro tipos de micrositios bajo estudio en el bosque de *Abies religiosa* de la CRM: NoChS (No Chanponeado Sur), NoChN (No Chaponeado Norte), ChS (Chaponeado Sur), ChN (Chaponeado Norte). Letras indican diferencias significativas entre micrositios por el efecto del manejo (Chaponeados b, No Chaponeados a), número de asteriscos indican diferencias significativas por la orientación de la ladera (*Sur, ** Norte).

Tabla 1. Resultados de los análisis del modelo lineal generalizado (GLM) para los valores del factor de sitio global (FSG MJ m⁻² y⁻¹) en diferentes tipos de micrositios en el bosque de *Abies religiosa* en la CRM, Ciudad de México. Disturbio (micrositios perturbados), OrientaciónN (micrositios orientados al Norte).

Efectos	Estimado	Error Estándar	Valor de Z	Valor de p
Disturbio	-1.20	0.28	-4.28	1.86e-05***
OrientaciónN	-0.74	0.27	-2.65	0.007**
Disturbio:OrientaciónN	0.81	0.39	2.06	0.039*

Tabla 2. Resultados del análisis del modelo lineal generalizado (GLM) para los valores de la relación R/RL en diferentes tipos de micrositios en el bosque de *Abies religiosa* de la CRM, Ciudad de México. Disturbio (micrositios perturbados), OrientaciónN (micrositios orientados al Norte).

Efectos	Estimado	Error Estándar	Valor de Z	Valor de p
Disturbio	-0.42	0.15	-2.8	0.005**
OrientaciónN	-0.463	0.14	-2.09	0.001**
Disturbio:OrientaciónN	0.031	0.19	0.16	0.86

Para todos los micrositios se encontró un efecto de la hora del día sobre el valor de la relación R/RF ($H = 26.8$ $p < 0.0001$).

Mientras que la tendencia para tres tipos de micrositios mostró un incremento después del mediodía (13:30 hrs) (Figura 11), los micrositios ChN (chaponeados orientados al Norte) mostraron un patrón diferente. La mayor variación en estos valores fue encontrada en los micrositios chaponeados al Sur (ChS CV = 1.02), mientras que para los otros micrositios los valores del cv fueron menores (NoChN CV = 0.85, NoChS CV = 0.82, ChN CV = 0.67).

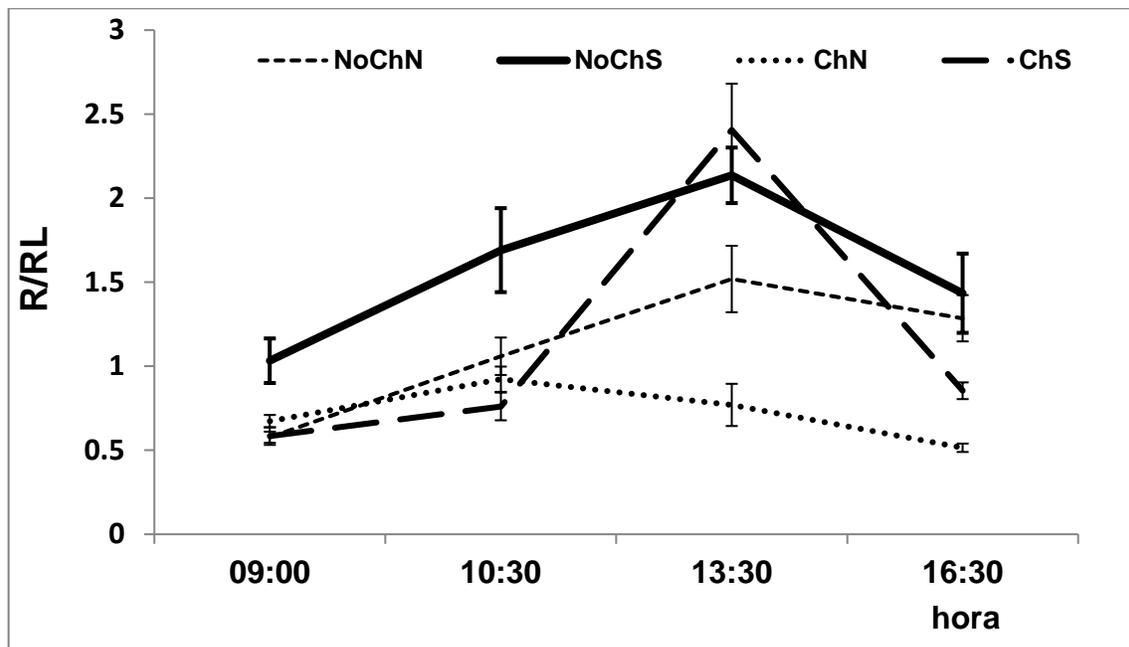


Figura 11. Valores promedio de la relación rojo/rojo lejano (R/RL) durante el día y a nivel del suelo en cuatro tipos de micrositios del bosque de *Abies religiosa* de la CRM: NoChS (No Chaponeado Sur), NoChN (No Chaponeado Norte), ChS (Chaponeado Sur), ChN (Chaponeado Norte).

Se encontraron diferencias significativas en los valores del cv para todas las comparaciones entre micrositios: NoChN y ChN ($Z = 2.1 > 0.73$, $p < 0.05$), NoChN y ChS ($Z = 1.3 > 0.95$, $p < 0.05$), ChS y NoChS ($Z = 2.4 > 0.95$, $p = 0.03$), ChS y ChN ($Z = 1.17 > 0.48$, $p < 0.05$), NoChS y ChN ($1.30 > 0.48$, $p = 0.01$). Sólo la comparación entre NoChN y NoChS no resultó significativa ($Z = 0.85 < 1.24$, $p = 0.31$).

Humedad y temperatura del suelo

En general los micrositios ChS fueron los que mostraron mayor temperatura y menor humedad. Los micrositios NoChN presentaron los mayores valores promedio de humedad y menores de temperatura (Fig 12, 13, 14 y 15). El análisis de Kruskal-Wallis mostró un efecto significativo del micrositio sobre la humedad y la temperatura durante la época seca ($H = 12.66$, $p < 0.05$, $H = 21.69$, $p < 0.05$, respectivamente), así como sobre la temperatura y la humedad durante la época de lluvias ($H = 1112.143$, $gl = 23$, $p < 0.05$; $H = 6133.662$, $gl = 23$, $p < 0.05$).

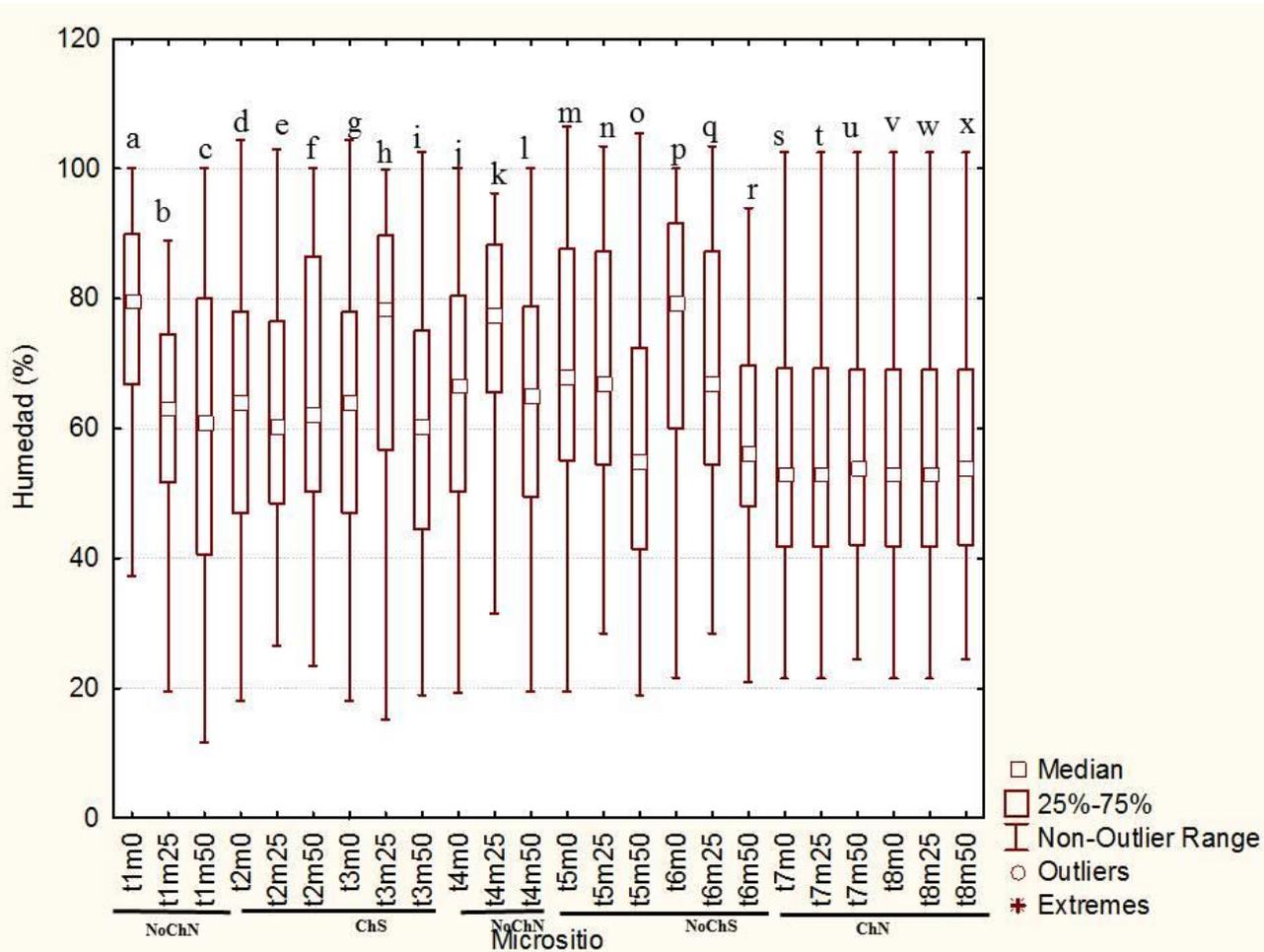


Figura 12. Valores de humedad del suelo en los micrositios en la época seca en los micrositios de estudio: NoChS (No Chaponeados orientados al Sur), NoChN (No Chaponeados al Norte), ChS (Chaponeados al Sur) y ChN (Chaponeados al Norte) en el bosque de *Abies religiosa* de la CRM. Letras indican diferencias significativas. Median = mediana.

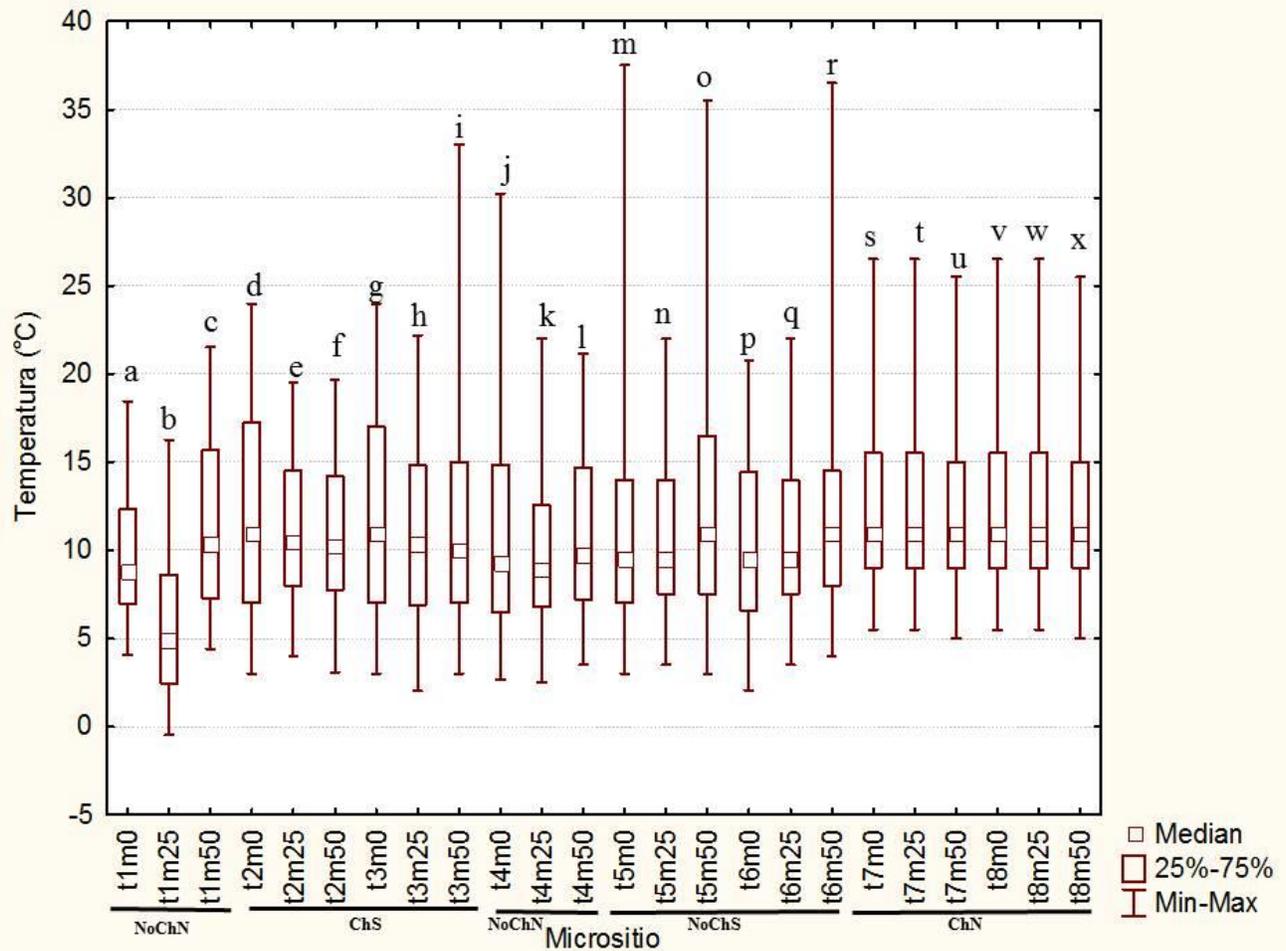


Figura 13. Valores de temperatura del suelo en la época seca en los micrositos de estudio: NoChS (No Chaponeados orientados al Sur), NoChN (No Chaponeados al Norte), ChS (Chaponeados al Sur) y ChN (Chaponeados al Norte) en el bosque de *Abies religiosa* de la CRM. Letras indican diferencias significativas. Median = mediana.

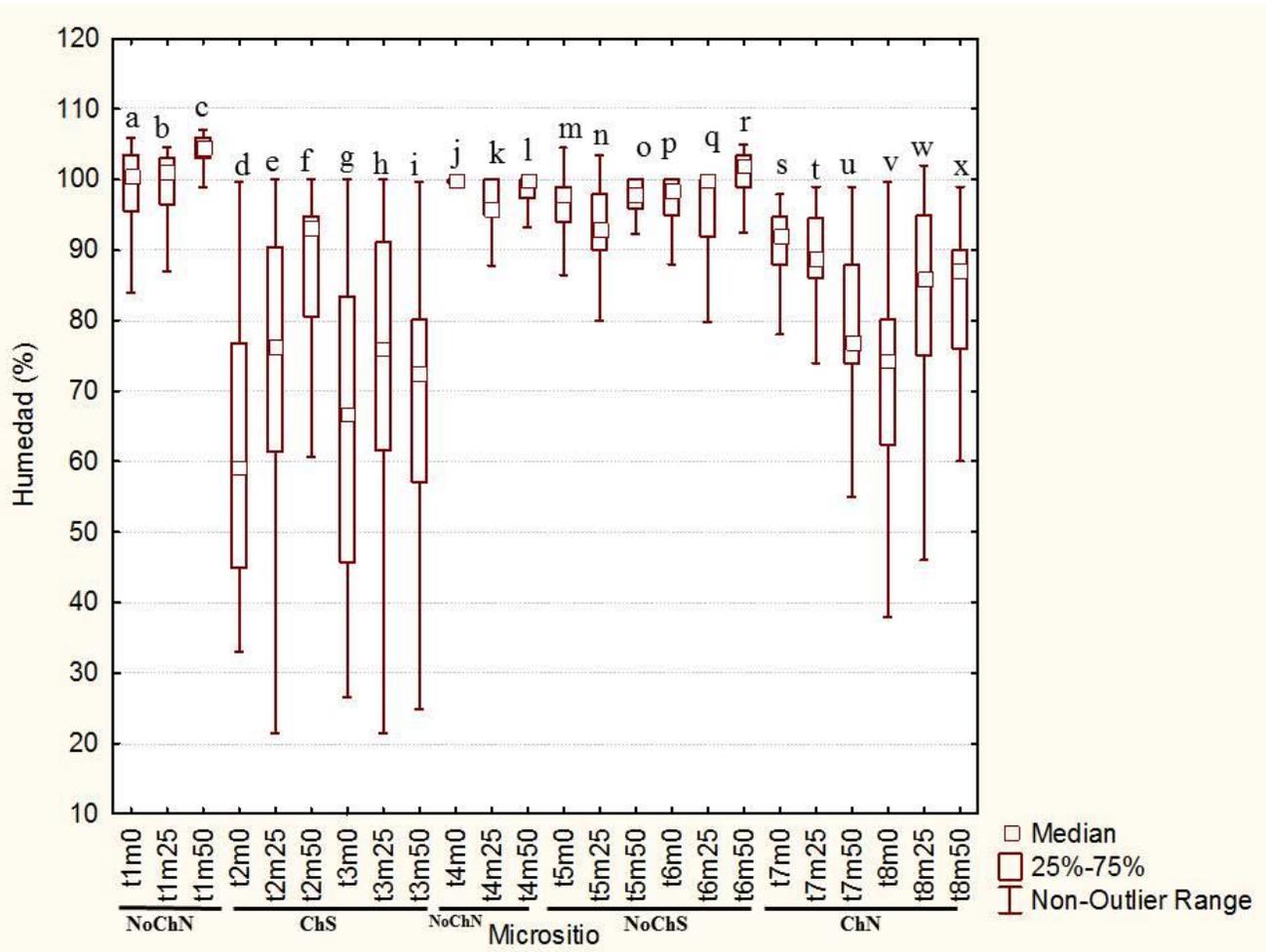


Figura 14. Valores de humedad del suelo en la época seca en los micrositos de estudio: NoChS (No Chaponeados orientados al Sur), NoChN (No Chaponeados al Norte), ChS (Chaponeados al Sur) y ChN (Chaponeados al Norte) en el bosque de *Abies religiosa* de la CRM. Letras indican diferencias significativas. Median = mediana.

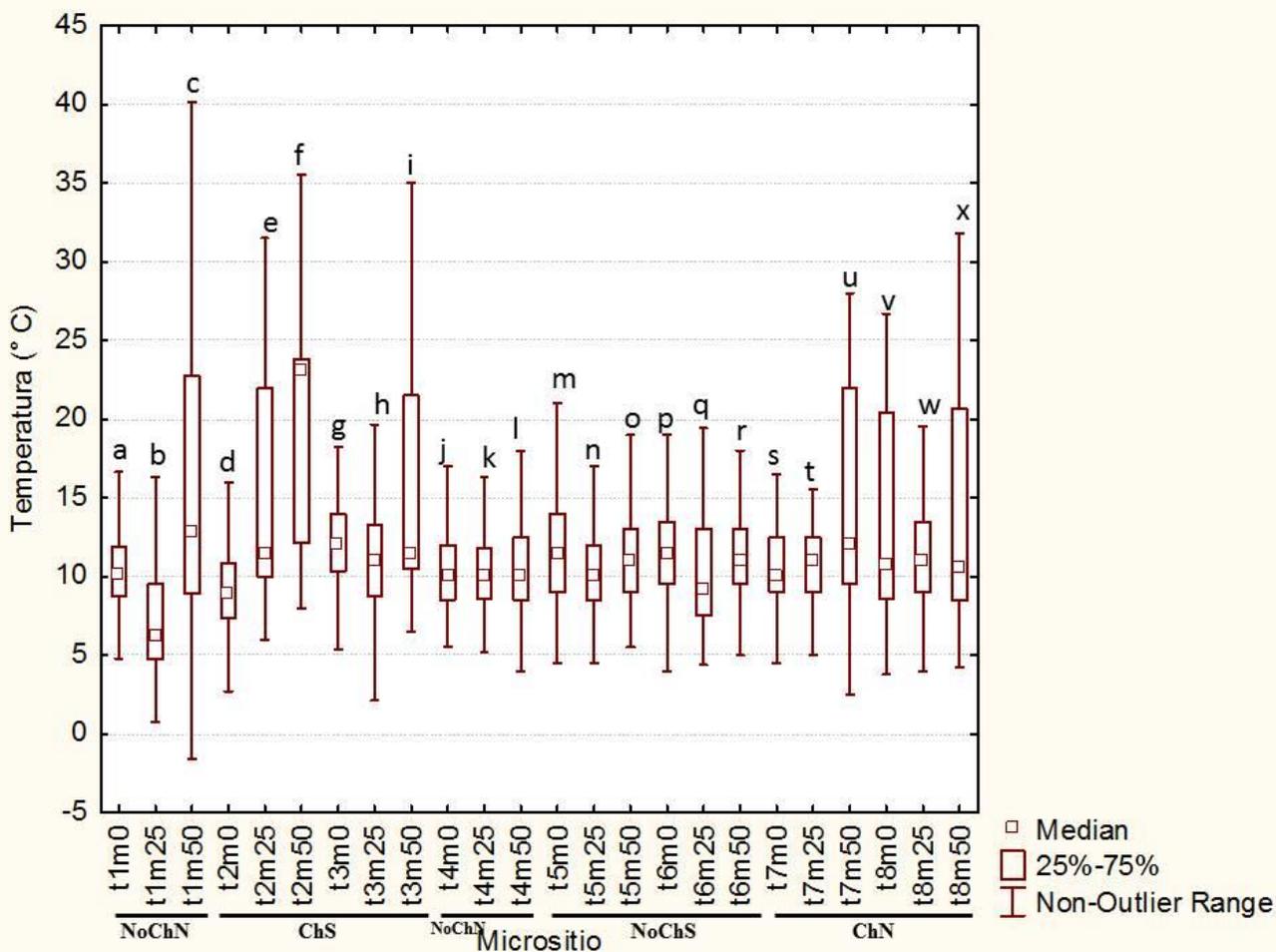


Figura 15. Valores de temperatura del suelo en los micrositios durante la época de lluvias. t1, t4 (transectos con micrositios NoChN –No Chaponeados orientados al Norte-), t2, t3 (transectos con micrositios ChS –Chaponeados orientados al Sur-), t5, t6 (transectos con micrositios NoChS –No Chaponeados orientados al Sur-), t7, t8 (transectos con micrositios NoChN –No Chaponeados orientados al Norte) en el bosque de *Abies religiosa* de la CRM. Letras indican diferencias significativas. Median = mediana.

Durante la época seca se observó la mayor temperatura en los micrositios ChS ($\bar{x} = 12.24 \pm 0.03$ °C), y el mayor valor de humedad se registró en los micrositios NoChN ($\bar{x} = 68.07 \pm 1.17$ %) (Figura 16 a y b). Asimismo, durante la época lluviosa, tanto los valores promedio de temperatura como los de humedad, fueron mayores que en la época de secas. La mayor temperatura promedio en esta época se registró en los micrositios ChS ($\bar{x} = 17.59 \pm 0.99$ °C), y la mayor humedad promedio se registró en los micrositios NoChN ($\bar{x} = 97.54 \pm 1.45$ %) (Figura 17 a y b).

La temperatura no mostró diferencias significativas entre tipos de micrositios durante la época seca de acuerdo con el GLM. Para la misma época, la humedad mostró diferencias significativas tanto por el efecto del disturbio, como por el efecto de la orientación. La interacción de ambos factores también resultó significativa (Tabla 3), mientras que tanto la temperatura y la humedad mostraron diferencias significativas entre tipos de micrositios durante la época lluviosa, por el disturbio, orientación y la interacción de ambos. Para la época lluviosa tanto la temperatura como la humedad del suelo mostraron diferencias significativas, así como la interacción de ambas (Tabla 4).

Tabla 3. Resultados de los análisis del modelo lineal generalizado (GLM) para la humedad del suelo (%) de la época seca, en diferentes tipos de micrositios en el bosque de *Abies religiosa* de la CRM, Ciudad de México. Disturbio (micrositios perturbados), OrientaciónS (micrositios orientados al Sur). *= diferencias significativas.

Efecto	Estimado	Error estándar	Valor de Z	Valor de p
Disturbio	-0.027309	0.003911	-6.98	2.91e-12 ***
OrientaciónS	0.025863	0.004343	5.96	2.59e-09 ***
Disturbio:OrientaciónS	-0.141792	0.005827	-24.33	< 2e-16 ***

Tabla 4. Resultados de los análisis del modelo lineal generalizado (GLM) para la humedad y temperatura del suelo en la época de lluvias, en diferentes tipos de micrositios en el bosque de *Abies religiosa* de la CRM, Ciudad de México. Disturbio (micrositios perturbados), OrientaciónS (micrositios orientados al Sur). *= diferencias significativas.

	Estimado	Error estándar	Valor de Z	Valor de p
Humedad (%)				
Disturbio	-9.9356	0.3484	-28.521	< 0.005 ***
OrientaciónS	-1.8369	0.2954	-6.218	< 0.005 ***
Disturbio:OrientaciónS	-8.8721	0.4321	-20.532	< 0.005 ***

Temperatura (°C)

Disturbio	1.2768	0.2362	5.407	< 0.005 ***
OrientaciónS	1.3366	0.2003	6.674	< 0.005 ***
Disturbio:OrientaciónS	12.8620	0.2929	43.909	< 0.005 ***

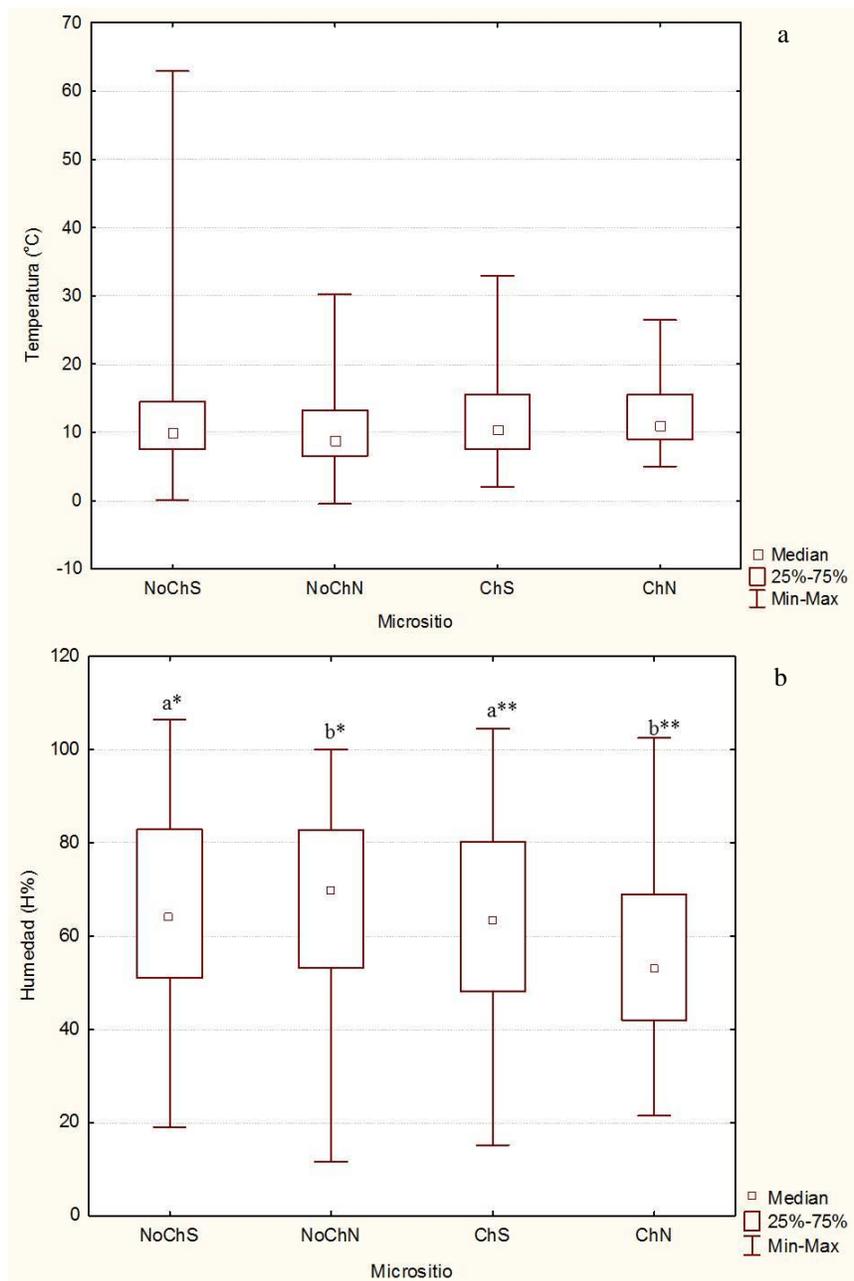


Figura 16. Valores de temperatura (a) y humedad relativa (b) del suelo durante la época seca en cuatro tipos de micrositios. NoChS (micrositios no Chaponeados orientados al Sur), NoChN (micrositios no Chaponeados orientados al Norte), ChS (micrositios Chaponeados orientados al Sur), ChN (micrositios Chaponeados orientados al Norte) en el bosque de *Abies religiosa* de la CRM. Letras indican diferencias significativas por la orientación de la ladera, número de asteriscos indican diferencias por manejo (Ch y NoCh). Median = mediana.

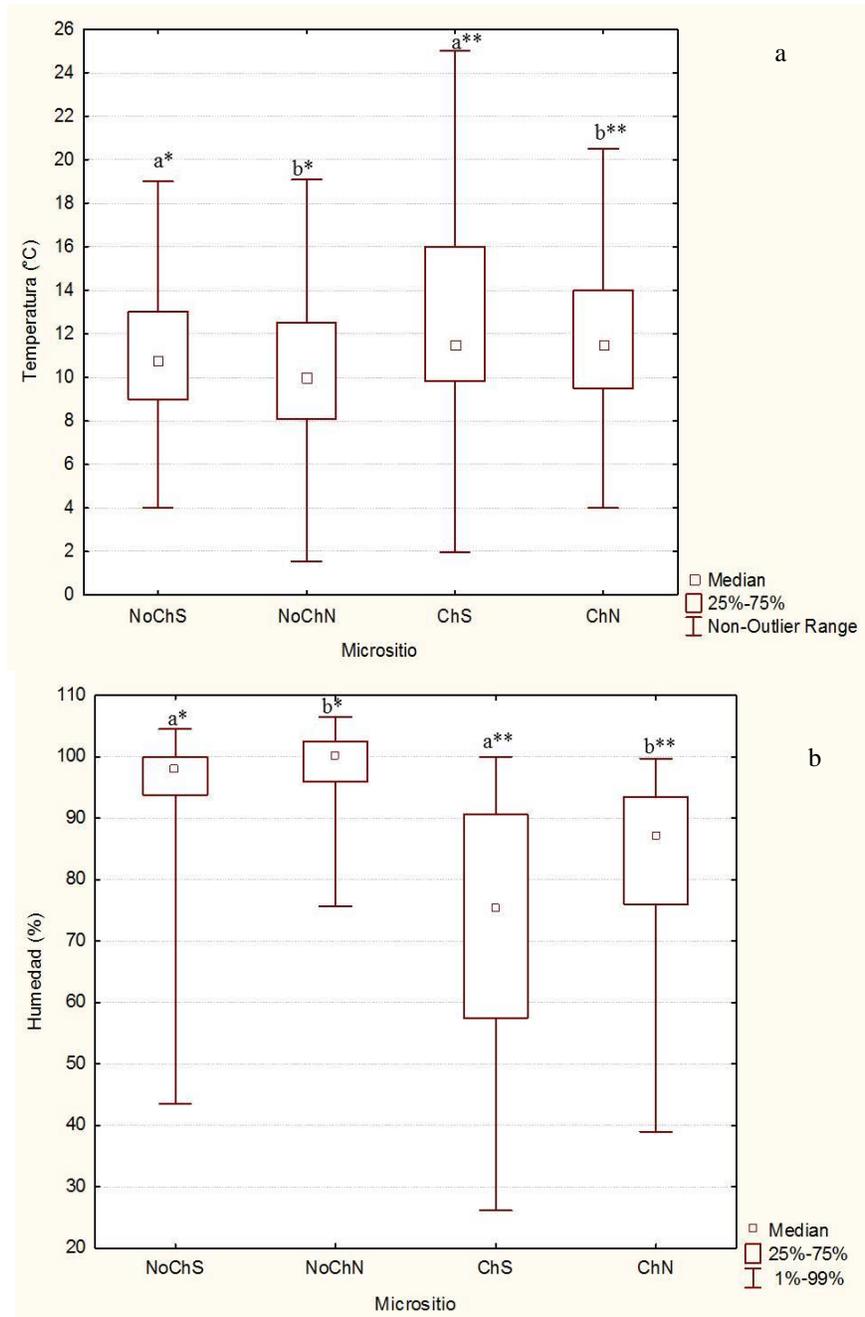


Figura 17.- Valores (\pm e.e.) de temperatura (a) y humedad relativa (b) del suelo durante la época de lluvias en cuatro tipos de micrositios. NoChS (micrositios no Chaponeados orientados al Sur), NoChN (micrositios no Chaponeados orientados al Norte), ChS (micrositios Chaponeados orientados al Sur), ChN (micrositios Chaponeados orientados al Norte) en el bosque de *Abies religiosa* de la CRM. Letras

indican diferencias significativas por orientación de la ladera, número de asteriscos indican diferencias por manejo (Ch y NoCh). Median = mediana.

Factores edáficos (pH y contenido de nitrógeno)

Los menores valores promedio de pH del suelo se registraron en los micrositios chaponeados orientados al norte ChN durante la época de lluvias ($\bar{X} = 5.6 \pm 0.08$). Los mayores valores de nitrógeno se registraron en los micrositios chaponeados al sur ChS durante la época de lluvias ($\bar{X} = 0.63 \pm 0.03$) (Tabla 5). No se observaron diferencias significativas entre tipos de micrositios ni entre épocas.

Tabla 5. Valores promedio (\pm e.e.) de los factores edáficos de pH y contenido de nitrógeno en la época seca (S) y época de lluvias (LL) en micrositios del bosque de *Abies religiosa* de la CRM. En negritas se presentan los valores más altos para cada variable ambiental.

Factor edáfico	No chaponeados		Chaponeados	
	Sur	Norte	Sur	Norte
pH LL	6.06 \pm 0.11	5.9 \pm 0.03	5.9 \pm 0.01	5.6 \pm 0.08
Nitrógeno (%) LL	0.54 \pm 0.09	0.51 \pm 0.07	0.63 \pm 0.03	0.61 \pm 0.07
pH S	6.7 \pm 0.21	6.4 \pm 0.05	6.3 \pm 0.05	5.9 \pm 0.06
Nitrógeno (%) S	0.67 \pm 0.07	0.64 \pm 0.05	0.65 \pm 0.04	0.7 \pm 0.06

Discusión

Es interesante el hecho de que incluso entre micrositios separados por 25 m existe una gran variabilidad en luz, temperatura, humedad y factores edáficos, pero es esta variabilidad, la que, de acuerdo con algunos autores, asegura la existencia de micrositios seguros para que ocurran procesos biológicos como la germinación de las semillas (Oswald y Neuenschwander, 1993). Resulta entonces comprensible que, en un área pequeña, de un metro cuadrado, por ejemplo, los micrositios existan, y esto es porque el tamaño de un micrositio seguro puede variar de acuerdo con el tamaño de una semilla

o plántula (Harper *et al.*, 1961). Las variables ambientales de un bosque difieren entre micrositios debido a factores como la orientación de la ladera, la estructura del bosque y hasta por su posición topográfica (ubicación en una ladera) como ha sido reportado por Méndez-Toribio *et al.* (2016), y como se pudo observar en este trabajo. Por ejemplo, la luz en un micrositio es modelada por la estructura del dosel y el tamaño de sus claros (Martínez-Camacho *et al.*, 2018). En el hemisferio Norte los micrositios ubicados en laderas orientadas al Sur muestran condiciones de mayor luz que aquellas orientadas al Norte (Matlack, 1993; Méndez-Toribio *et al.*, 2016). Como consecuencia de esto, en los micrositios en laderas orientadas al Sur se observó más luz que en aquellos en laderas orientadas al Norte. Estos resultados concuerdan con lo encontrado por Ackerly *et al.* (2002), quien reportó mayores valores de radiación solar en sitios orientados al Sur que aquellos al Norte en un chaparral de California; así como con lo encontrado por Gallardo-Cruz *et al.* (2009) y Méndez-Toribio *et al.* (2016) para una selva baja en México, estos últimos encontraron 16 % mayor radiación solar en sitios en laderas orientadas al Sur que aquellos orientados al Norte. En el bosque templado de la CRM se encontró este patrón, pero hubo un 22 % más de luz en micrositios orientados al Sur que en aquellos orientados al Norte. Aún así, contrario a lo esperado, en los micrositios chaponeados, los valores de luz (GSF, R/FR) fueron menores que en los micrositios no chaponeados. Lo anterior ocurrió porque los claros del dosel fueron mayores en los no chaponeados.

Lo anterior se relaciona con los valores de la fracción visible del cielo: micrositios no chaponeados y orientados al Norte NoChN = 0.28 %, no chaponeados y orientados al Sur NoChS = 0.55 %, > chaponeados y orientados al Norte ChN = 0.07 %, chaponeados y orientados al Sur ChS = 0.098 %. Por esto se puede decir que a pesar de que la orientación de la ladera determina en gran manera el ambiente lumínico a nivel de micrositio, también el tamaño del claro del dosel es un factor determinante (Jiao-Jun *et al.*, 2003), por lo tanto los micrositios no perturbados (no chaponeados), no estuvieron exentos de perturbación puesto que la entrada de luz a nivel de suelo es alta por estos claros

de bosque -causados por la caída de ramas y árboles, así como por la deforestación que afecta esta zona- (Ávila-Akerberg, 2002). Los valores de la relación R/FR fueron mayores en los micrositios chaponeados al sur ChS, indicando que la vegetación secundaria ejerce una función filtrante de la luz, como se ha reportado para la hojarasca en el suelo (Vázquez-Yanes *et al.*, 1990). Probablemente la ausencia de la vegetación secundaria por esta práctica forestal (chaponeo) tiene como consecuencias mayores cantidades de luz roja que de luz rojo lejano a nivel de micrositio. Messier y Puttonen (1995) también han reportado efectos importantes de la vegetación secundaria a nivel del suelo. Valores similares de la relación R/RL (cerca de 1.15) fueron reportados por Endler (1993) que corresponden a claros de bosque pequeños, lo que concuerda con los resultados correspondientes a nuestros claros de bosque de los micrositios chaponeados Ch, y también son similares a los reportados por Martínez-Camacho (2015) para este sitio de estudio bajo claros pequeños (0.99-1.13). De acuerdo con estos autores los claros de bosque grandes tienen valores de la relación R/RL del orden de 1.43 y también entre los intervalos de 1.21-1.37, que son similares a 1.5, valor encontrado en los micrositios no chaponeados NoCh bajo claros del dosel más grandes. La luz también muestra variaciones a través del día, como nuestras mediciones pudieron constatar, pues los mayores valores de la relación R/RL se encontraron a las 13:30 horas en la mayoría de los micrositios, especialmente en aquellos orientados al Sur. Para la disponibilidad de luz a nivel del suelo, los claros del dosel y la orientación de la ladera son los factores más importantes, pero para la calidad de la luz, la ausencia de un sotobosque o vegetación secundaria puede jugar un papel importante porque ésta filtra la luz, actuando como un factor que puede modular la relación R/RL. De cualquier manera, la luz como una de las señales para la germinación (Pons, 2000) es un factor muy variable en los bosques (Messier y Puttonen, 1995) como fue observado en este trabajo y como se ha reportado en investigaciones previas, como la de Bonilla-Valencia *et al.* (2017a), también realizada en el sitio de estudio.

La orientación de la ladera afecta tanto la luz como otras variables de los micrositios, por ejemplo, la humedad y la temperatura; así también algunas actividades de manejo forestal. Los micrositios orientados al Norte no reciben la misma cantidad de energía solar que los orientados al Sur, por lo tanto, son generalmente más frescos y húmedos (Harris, 1984). Méndez-Toribio *et al.* (2016) encontraron que los micrositios orientados al sur se registraron temperaturas 2 °C más cálidas que los micrositios orientados al Norte en un bosque tropical estacional en México. En nuestro estudio, las diferencias en estas variables también se asociaron al disturbio, ya que los micrositios chaponeados Ch tuvieron mayores valores de temperatura y los menores en humedad, mientras que los no chaponeados NoCh fueron los que presentaron los mayores valores de humedad del suelo y los menores de temperatura, probablemente esta diferencia también se ve influenciada por el efecto acumulado de la orientación de la ladera, por lo cual los micrositios chaponeados y al sur ChS mostraron los menores valores de humedad y mayores de temperatura. El presente sitio de estudio ha sido reportado por Santibáñez-Andrade *et al.* (2015) y Bonilla-Valencia *et al.* (2017a, b) como altamente heterogéneo en términos de las condiciones de humedad del suelo, mostrando un 15% más de humedad del suelo en sitios bajo claros de bosque pequeños que en sitios bajo claros grandes. En este estudio, ya que los micrositios chaponeados Ch fueron 12 % menos húmedos que los micrositios no chaponeados NoCh, esto podría indicar que la vegetación secundaria ejerce un “efecto protector” que evita la pérdida de humedad del suelo, lo que concuerda con los resultados de Chaneton *et al.* (2010). La orientación de la ladera (al Sur) y la ausencia de la vegetación secundaria por el chaponeo podrían en conjunto estar actuando en los micrositios chaponeados al Sur haciéndolos menos húmedos y más calientes, lo cual puede afectar negativamente la germinación de algunas especies.

También es posible que algunos factores del suelo, además de la luz, temperatura y humedad, también se vean afectados por el manejo forestal del chaponeo, como el contenido de nitrógeno y el pH del suelo. Además, como se analizará a continuación, los factores de temperatura y humedad

pueden también estar interactuando en los microsítios afectados por esta actividad de manejo e influenciar los contenidos de nitrógeno y pH edáficos. El suelo en los bosques de la CRM, en particular el del bosque de *Abies religiosa* es naturalmente ácido, pues los valores reportados en estudios previos fluctúan alrededor de 5.41 (Delgadillo-Durán, 2011), 4.9 (Facio, 2015) y esto es porque tienen un contenido importante de ceniza volcánica. Después de la remoción de la vegetación secundaria en este sitio de estudio, el material vegetal no se lleva a otros sitios, sino que se apila en los lugares donde se corta. De acuerdo con Raulund-Rasmussen *et al.* (2008), después de una deposición súbita de material vegetal en el suelo, pueden registrarse incrementos en el nitrógeno y valores más ácidos de pH. Esto concuerda con los resultados de este trabajo porque fue en los microsítios chaponeados al Norte ChN que se encontraron los valores más ácidos de pH. De cualquier manera, no se encontraron diferencias significativas entre épocas ni entre tipo de microsítios en esta variable, probablemente debido al hecho de que este estudio tuvo un corto periodo de observaciones después de la remoción de la vegetación secundaria, incluso, por la información brindada por los comuneros, no se tiene un registro preciso por sitio del tiempo que lleva realizándose este manejo ni del porqué se hace en algunos sitios en particular (otra razón que no sea el disminuir la competencia entre los individuos de especies de la vegetación secundaria y los de *Abies religiosa*). De cualquier manera, los valores de estas variables resultaron similares a los reportados por Bonilla-Valencia *et al.* (2017b), para este sitio de estudio. Ellos reportaron que existen variaciones microambientales en el contenido de nitrógeno del suelo, con los mayores valores (aproximadamente 0.62) en sitios con valores bajos de pH (cerca de 5.5). Es importante mencionar que el nitrógeno no es un factor limitante en este bosque, porque hay una deposición constante de nitrógeno atmosférico proveniente de la Ciudad de México y por actividades como la ganadería (Facio, 2015)

Conclusiones

- Los factores naturales como la orientación de la ladera y los disturbios antropogénicos como algunas actividades de manejo forestal o silvicultura pueden afectar a las variables a nivel microambiental.
- Los micrositios en laderas orientadas al Sur y chaponeados (sin vegetación secundaria) fueron más cálidos y con menor humedad del suelo que aquellos orientados al Norte y no chaponeados (con vegetación secundaria).
- La calidad de la luz fue diferente entre micrositios, mostrando mayor variación en los micrositios chaponeados en laderas al Sur y menor en los micrositios chaponeados en laderas al Norte.
- En general, los micrositios chaponeados mostraron mayor temperatura y menor humedad del suelo que los micrositios no chaponeados. El suelo de los micrositios chaponeados orientados al Norte mostró los valores de pH más ácidos, y el de los micrositios chaponeados al Sur mostró los mayores valores del contenido de nitrógeno en el suelo.

Capítulo II

Respuesta germinativa de las especies de vegetación secundaria a diferentes calidades de luz en condiciones de cámaras de germinación y en los micrositos del bosque de *Abies religiosa*

INTRODUCCIÓN

Existen micrositos seguros para la germinación, los que de acuerdo con Harper (1977) son zonas en las cuales las semillas pueden encontrar los estímulos requeridos para romper la latencia y donde también existen las condiciones requeridas para que ocurra la germinación, con disponibilidad de los requerimientos de oxígeno y agua. Es importante que además no haya depredadores, competidores, patógenos, ni elementos tóxicos del suelo que tengan un efecto negativo significativo en la germinación. Es por esto que la identificación de los factores que determinan este primer paso en el reclutamiento de las diferentes especies es fundamental para entender la dinámica de las poblaciones de plantas.

Podría pensarse que las dimensiones y características de un micrositio seguro estarían definidas más o menos arbitrariamente por el investigador, pero debemos considerar que la germinación ocurrirá en una escala de la heterogeneidad del sitio determinada principalmente por el tamaño de la semilla y su posición en el suelo, porque es de acuerdo con esto que la semilla percibirá las variables ambientales del micrositio (Harper, 1977), por lo que se requiere conocer cuáles son las condiciones del micrositio que favorecen la germinación de las semillas de una especie, pero también conocer la diversidad funcional de sus poblaciones, y la biología/ecología de sus semillas.

Pero ¿qué tan pequeño es un micrositio?, para Winn (1985) es el área de 1 cm² alrededor de la semilla/plántula, por lo que la dimensión del micrositio varía con el peso/tamaño de la semilla, y no se puede escoger un mismo tamaño de micrositio tanto para semillas de orquídeas como para cocos, sino que se requiere de una extrapolación. En experimentos como el de Juenger y Bergelson (2000), quienes

establecieron micrositios de 50×50 cm en el suelo para medir la germinación de una herbácea de ambientes templados, en los cuales sembraron menos de un gramo de semillas desde la superficie hasta los 2 cm de profundidad, pero no se especifica el tamaño de éstas; sin embargo, se menciona que en 0.75 g hay aproximadamente 600 semillas porque son pequeñas. Jones y del Moral (2005) establecieron y caracterizaron micrositios de 10×10 cm, para registrar la densidad de plántulas de *Abies amabilis* menores de un año; cabe mencionar que las semillas de esta especie miden aproximadamente 5 mm de ancho y 10 mm de largo (USDA, 2017). Por otro lado, Hulme (1996) caracterizó diferentes micrositios: bajo la planta madre de la especie que investigaron, bajo otras especies arbóreas, arbustivas y herbáceas, donde registraron la germinación de una especie arbórea. En estos micrositios colocaron semillas en diferentes densidades (10 semillas/caja Petri de 9 cm de diámetro y 5 cajas/micrositio). Además de las dimensiones de las semillas, los micrositios pueden también estar caracterizados de acuerdo con sus rasgos topográficos (si son planos, con depresiones, o están en una pendiente), si existen en ellos rocas grandes o pequeñas que puedan ejercer sombra sobre las semillas. Por lo tanto, existe una variabilidad entre los diferentes estudios, la cual está en función de las semillas de las especies que se investiguen (su tamaño, requerimientos para su germinación, viabilidad) y las dimensiones y caracterización de los micrositios (Daws *et al.*, 2007).

Los requerimientos para la germinación varían entre especies y hasta entre genotipos. Las semillas requieren de diferentes cantidades y calidades de luz, de humedad, y de diferentes temperaturas para germinar (Baskin y Baskin, 1998); algunas especies requieren específicamente de un disturbio mecánico en el suelo para hacerlo (Harper *et al.*, 1965), o de pasar por el tracto digestivo de algunos dispersores para que su testa sea lixiviada (Traveset y Verdú, 2002). Las variables ambientales de un micrositio que son determinantes para la germinación incluyen las determinadas por factores como las coberturas del dosel y del sotobosque, ya que la vegetación en pie (arbórea, arbustiva y herbácea) y su hojarasca influyen la calidad y cantidad de luz en el suelo, así como su humedad,

temperatura y los contenidos de algunos nutrientes. Las semillas enterradas bajo hojarasca reciben frecuentemente una calidad de luz caracterizada por valores bajos de la tasa de luz roja/rojo lejano en comparación con micrositios carentes de hojarasca o de vegetación en pie (Winn, 1985; Orozco-Segovia y Sánchez-Coronado, 2013). Dalling y Hubbell (2002) reportan que la luz, la presencia de hojarasca y la microtopografía del suelo creada por la actividad de algunos animales, o por la presencia de troncos y rocas, por ejemplo, son factores que generan diferentes micrositios y por lo tanto respuestas germinativas diferenciales. Además de estos factores, la disponibilidad de agua, la temperatura, luz, concentración de O₂ y de CO₂ (Orozco-Segovia y Sánchez-Coronado, 2013; Grable y Danielson, 1965), el pH (Stephenson y Rechcigl, 1991) y nitrógeno del suelo (Thanos y Rundel, 1995), también afectan la germinación de las semillas, al igual que la heterogeneidad de un sitio y los disturbios.

Por ello, es importante conocer los micrositios seguros para la germinación de las especies, pero en particular y para este trabajo, aquellos micrositios donde las especies secundarias germinan, porque son las que confieren resiliencia a un bosque, brindan conectividad entre sus fragmentos y proveen servicios ecosistémicos y económicos (Smith *et al.*, 1997). En efecto, las especies secundarias frecuentemente se establecen en lugares perturbados, por lo que resulta interesante conocer bajo qué condiciones controladas y condiciones naturales, incluyendo aquellas modificadas por los disturbios antropogénicos (ya que los bosques templados y más los cercanos a las ciudades como el caso de estudio), ocurre su germinación. Si se considera que además de las perturbaciones antropogénicas que afectan estos bosques, se llevan a cabo prácticas silvícolas y de manejo forestal que la comunidad de la Magdalena Contreras sugiere como benéficas para el bosque, resulta imprescindible conocer qué micrositios pueden aún estar disponibles para la germinación de las especies secundarias. Además, aún se desconocen las escalas en las que las prácticas silvícolas y de manejo forestal podrían resultar realmente benéficas o cómo afectarían las trayectorias de la sucesión secundaria.

Los disturbios antropogénicos son los responsables de una alta tasa de transformación de la riqueza y diversidad de plantas de los bosques, a menudo con consecuencias negativas. A pesar de ello, los requerimientos germinativos de las especies de la vegetación secundaria a nivel de micrositio no son conocidos, por esto es importante conocer la disponibilidad de micrositios seguros para la germinación de estas especies en términos de disturbios antropogénicos, prácticas silvícolas y las condiciones que resultan de la interacción de ambos factores. Conocerlos en una escala espacial y temporal tan heterogénea como la que poseen los bosques templados por sus condiciones variables de orientación de la ladera y época del año es crucial para tener argumentos que apoyen o modifiquen las prácticas silvícolas que se llevan a cabo en un sitio. Por ejemplo, en algunos bosques templados del centro de México se practica el chaponeo (o deshierre), que consiste en eliminar la vegetación secundaria, para disminuir la competencia entre individuos de especies arbustivas y plántulas de especies forestales arbóreas de interés comercial y del bosque maduro como *Abies religiosa*. Pero aún no se conocen los efectos de esta práctica sobre algunas variables ambientales del bosque, ni sobre la germinación de especies secundarias.

Frelich (2002) argumenta que algunos disturbios en los bosques afectan tanto el dosel como el sotobosque, como algunos incendios por ejemplo. Algunas tormentas de viento pueden remover el dosel y afectar menos a la vegetación del sotobosque y el suelo. Otros disturbios afectan más directa y evidentemente el sotobosque que el dosel, como las prácticas silvícolas de deshierre. Es por esto que los disturbios pueden afectar de distinta manera al dosel y al sotobosque. Sin embargo, las consecuencias de algunos y/o su efecto acumulado, como los de las prácticas silvícolas de chaponeo pueden a la larga afectar a las plántulas de árboles de bosque maduro, si es que las especies del sotobosque tienen un papel de nodrizas sobre éstas, por ejemplo.

De acuerdo con Roberts (2004), la respuesta del sotobosque a los disturbios es más difícil de predecir que la del dosel, porque hay una mayor variedad de especies en el sotobosque y por lo tanto

de la variedad de estrategias de historia de vida. Es por esto que los modelos de predicción de las respuestas de las especies basándose en las que conforman el dosel están incompletos sin considerar un estudio que involucre a las especies del sotobosque (Lindenmayer *et al.*, 2004).

Las especies secundarias pueden germinar en sitios afectados por perturbaciones antropogénicas, pero ¿qué tan modificado debe estar un bosque como para que la disponibilidad de micrositios se vea afectada negativamente?, ¿hasta qué punto las variables de temperatura, luz, humedad, pH y nitrógeno del suelo permiten que en el proceso sucesional ocurra la germinación de semillas de especies de la vegetación secundaria? Por lo tanto, el conocer los valores o los umbrales de las variables ambientales para que la germinación ocurra en micrositios del bosque requiere de estudios precisos, sobre todo para el manejo correcto de los bosques.

Asimismo, Roem *et al.* (2002) observaron que algunos tratamientos de acidificación del suelo tuvieron un efecto significativo sobre la germinación de algunas hierbas perennes de matorral. La germinación como respuesta al pH del suelo está relacionada con la permeabilidad de la testa de la semilla (Baskin y Baskin, 2004), por lo que las semillas de algunas especies arbustivas de la familia Fabaceae cuando son escarificadas germinan en menos tiempo y en valores de pH neutro. Es común que algunas especies de leguminosas arbustivas germinen en un intervalo de pH de 3 a 9, con un óptimo para la germinación en pH de 6 (Norsworthy y Oliveira, 2006). De acuerdo con Khan *et al.* (2003) las semillas de algunas especies al perder su latencia son además estimuladas para germinar ante niveles de salinidad mayores y por tanto valores de pH por arriba de 9. Sin embargo, otras especies pueden ser estimuladas para germinar cuando existen compuestos nitrogenados, como óxidos de nitrógeno, amoníaco, entre otros, que se producen por ejemplo cuando hay combustión de ramas, hojas y madera (lo que ocurre en un incendio). Estos compuestos generan soluciones ácidas al entrar en contacto con el agua del suelo, lo que induce un incremento en la germinación (Keeley y Fotheringham, 2000). Parece ser que los efectos del nitrógeno y del pH del suelo en la germinación de

las especies dependen de varios factores como la temperatura, por lo que además existen variaciones de su efecto entre especies. Los óxidos nitrogenados pueden alterar la permeabilidad de la cutícula, ya sea a través de efectos directos de oxidación o después de que se hidratan y se convierten en ácidos.

Para Lindig y Zedler (2002), la disponibilidad de micrositios para la germinación se relaciona fuertemente con la riqueza y/o composición de especies en una comunidad y cuando se trata de especies nativas o introducidas con comportamiento invasivo, conocer dicha relación es crucial. Estos autores realizaron un experimento con una especie de pasto que invade humedales en Norte América. Bajo la hipótesis de que es el ambiente lumínico en el suelo lo que determina la disponibilidad de micrositios para la germinación, ellos sembraron semillas de *Phalaris arundinacea* (Poaceae) en presencia/ausencia de otra especie con las mayores coberturas en el humedal (denominada especie matriz), así como con otras especies que forman un “dosel” por arriba de esta especie matriz. Sus resultados mostraron que la presencia de la especie matriz no afectó los porcentajes de germinación del pasto, pero que el efecto de la complejidad del dosel fue significativo, ya que las tasas de germinación fueron menores en presencia de los doseles más ricos en especies, porque las semillas de esta especie germinan en altos porcentajes en presencia de luz blanca, y cuando la luz es mayor a través de un dosel menos complejo y denso, o bajo doseles compuestos de monocotiledóneas, con hojas más angostas que las de dicotiledóneas.

Es importante considerar que la respuesta germinativa no sólo dependerá de la disponibilidad de micrositios, que serán afectados en sus variables ambientales por factores como la orientación de la ladera y por las prácticas silvícolas y de manejo forestal. La respuesta germinativa también dependerá de la biología de las semillas, de los efectos maternos durante su maduración, de su contenido de humedad (si son ortodoxas o recalcitrantes), su tipo de latencia, su porcentaje de viabilidad, de la calidad de luz que reciben al dispersarse de la planta madre o de aquella en la que son almacenadas natural o artificialmente.

Tipos de semillas

Una semilla de angiosperma generalmente está constituida por: 1) el embrión, producto de la fusión de la ovocélula o gameto femenino con uno de los núcleos de la célula espermática o gameto masculino (proveniente del grano de polen), 2) el endospermo, producto de la fusión de los dos núcleos polares de la célula central (en el saco embrionario) con el segundo núcleo de gameto masculino y 3) la cubierta seminal, formada por los tegumentos (envolturas que rodean al óvulo) (Orozco-Segovia y Sánchez-Coronado, 2013).

Existe una clasificación de las semillas en cuanto a su comportamiento en almacén, pudiendo ser de vida corta (recalcitrantes) o de vida larga (ortodoxas). Después de su dispersión, las primeras tienen contenidos de humedad altos y en almacenamiento sólo pueden deshidratarse hasta un 15 – 40 %, no sobreviven si son almacenadas a temperaturas menores a 5°C y por ello no pueden almacenarse por periodos prolongados. Las semillas ortodoxas son dispersadas con contenidos de humedad bajos (hasta un 5 %) y por lo tanto pueden ser almacenadas con contenidos de humedad inferiores a los iniciales y también a bajas temperaturas (-15 a -19 °C) (Orozco-Segovia y Sánchez-Coronado, 2013). El conocimiento de dicho comportamiento permite predecir sus respuestas al almacenamiento, ya sea en condiciones naturales o artificiales, además, en condiciones naturales estas respuestas afectan las estrategias de regeneración de las especies, pues definen la existencia de bancos de semillas transitorios o permanentes. Este conocimiento es importante, pues permite incluirlas o descartarlas de programas de restauración ecológica, reforestación, etc., (Peraza, 2014). Es común que las especies de ambientes temporalmente heterogéneos (con una época seca bien diferenciada de la lluviosa), como los bosques templados del centro de México, tengan semillas ortodoxas. Para estos bosques se ha reportado la presencia de algunas especies recalcitrantes (*Quercus* spp.), y también de numerosas especies de semillas ortodoxas (Bonner, 1990) como las del género *Ageratina* (Baskin y Baskin, 1998). Lo anterior es importante en el sentido ecológico, pues refleja la sensibilidad de las semillas a la

deseccación o pérdida de humedad, por ejemplo, si el ambiente o un micrositio se torna más seco, por efecto de la época del año, por la orientación de la ladera o por otras circunstancias como la pérdida del dosel por deforestación o de la vegetación arbustiva por el manejo forestal, aquellas especies con semillas recalcitrantes serán menos abundantes, pues sus semillas no podrán germinar. La tolerancia a la desecación en semillas ortodoxas ocurre más en aquellas semillas con latencia de cualquier tipo (Tweddle *et al.*, 2003). Chin *et al.*, (1989) reportan otras diferencias entre estos dos tipos de semillas, por ejemplo, las recalcitrantes (como las bellotas del género *Quercus*), por lo común son más grandes y pesadas que las ortodoxas. En la tabla 1 se incluye información de algunas especies arbustivas que habitan bosques templados de México sobre el comportamiento de sus semillas con respecto a su contenido de humedad y los requerimientos térmicos y de fotoperiodo para su germinación

Tabla 1. Algunos géneros y especies arbustivas que habitan bosques templados de México, el comportamiento de sus semillas en almacenamiento y algunas temperaturas y fotoperiodos utilizados para su germinación en ambientes controlados según la página de Seed Information Data Base, Kew Botanical Gardens. *información para otras especies del género.

Especie	Tipo de semilla	Germinación (%)	Requerimientos térmicos, fotoperiodo
<i>Ageratina glabrata</i>	Ortodoxa	100	25 °C, 8/16
		86	20 °C, 8/16 15 °C, 8/16
<i>Ribes ciliatum</i>	ortodoxa*	100	15 °C, 8/16
	Latencia morfo-fisiológica	95	25 °C, 8/16 25/10 °C, 8/16 35/20 °C, 8/16
<i>Symphoricarpos mycrophyllus</i>	ortodoxa*	100	25/15 °C-20/10 °C-15/6 °C- 5 °C (consecutivos, por semanas), 12/12
<i>Cestrum thyrsoideum</i>	ortodoxa*	100	25 °C, 8/16
		95	15 °C, 8/16
		80	20 °C, 8/16
<i>Solanum cervantesii</i>	ortodoxa*	98	35/20 °C, 8/16
		80	25/10 °C, 8/16

<i>Senecio angulifolius</i>	ortodoxa*	100	20 °C, 8/16
		89	Imbibición a 5 °C, 20 °C, 8/16
<i>Senecio barba-johannis</i>	ortodoxa*	100	20 °C, 8/16
		89	Pre imbibición a 5 °C, 20 °C, 8/16

La germinación

La etapa de la germinación es crucial para el establecimiento de un individuo y por ello se le conoce como una de las más vulnerables del ciclo de vida de las plantas, esto por varias razones, una de ellas es que la germinación es una etapa en la que se presentan altas tasas de mortalidad. La no germinación debida a la muerte del embrión (por agentes patógenos o por no recibir las señales ambientales requeridas para germinar) representa saldos negativos en el éxito de una especie en una comunidad (Ericksson y Ehrlén, 1992). Las semillas y su germinación conforman limitantes para el reclutamiento en las poblaciones de plantas. Estas limitantes se relacionan con la “disponibilidad de semillas” y la “disponibilidad de micrositios idóneos o seguros” para la germinación, y están estrechamente relacionados con las condiciones ambientales requeridas para la germinación de las semillas, en particular agua, oxígeno, bióxido de carbono, temperatura y luz. Los tres primeros son determinantes para la germinación de cualquier especie y los requerimientos de cada uno de estos factores dependen de la especie. La temperatura y la luz son las variables que definen respuestas ecológicas más finas a nivel de cada especie, por esto se dice que hay “fotoblastismo” (germinación regulada por la luz) y “termoblastismo” (germinación regulada por la temperatura). Aunado a lo anterior, se debe considerar que la germinación está regulada por factores como los disturbios, porque éstos modifican las condiciones requeridas para la germinación y por tanto las respuestas de las semillas (Belmont *et al.*, 2018).

De acuerdo con las condiciones del medio y el grado de sensibilidad de las semillas, éstas pueden encontrarse, ya sea en estado quiescente o en estado latente. El primer estado lo presentan las semillas que sólo esperan cubrir sus requerimientos básicos de humedad, oxígeno, temperatura y/o luz,

mientras que la latencia corresponde a aquellas semillas que presentan un bloqueo físico o metabólico inherente a ellas, y no germinan, aunque las condiciones físicas requeridas para hacerlo estén presentes (Orozco-Segovia y Sánchez-Coronado, 2013). La latencia se refiere a un estado de inactivación temporal del crecimiento y desarrollo de la semilla y es un mecanismo que ha evolucionado como respuesta a los cambios climáticos en la historia de los ecosistemas, a nivel de especie confiere ventajas, pues permite la supervivencia de las semillas ante condiciones adversas y distribuye en el tiempo a la germinación (Soriano y Martínez, 2019). La ruptura de la quiescencia o latencia requiere de la activación de sensores ambientales regulados por la maquinaria bioquímica de las semillas que inciden directamente en la cinética de ciertas enzimas, la permeabilidad de la cubierta y membranas celulares o la activación del fitocromo (Vázquez-Yanes *et al.*, 1990), lo cual determina la activación o inhibición de la germinación. Otro factor relevante para la germinación y pérdida de latencia es la temperatura (Vleeshouwers *et al.*, 1995), dado que ésta genera cambios en la bioquímica de las células (Orozco-Segovia *et al.*, 1993; Válio y Scarpa, 2001). Existen básicamente cuatro tipos de latencia: a) física (impuesta por una testa dura e impermeable), b) morfológica (aquella provocada por una inmadurez del embrión), c) fisiológica (aquella que ocurre por interacciones entre las hormonas como las giberelinas) y d) morfo-fisiológica (combinación de inmadurez del embrión con algún desbalance hormonal) (Fenner *et al.*, 2005). Para que la germinación ocurra tienen que coincidir en una ventana espacio-temporal la pérdida de latencia y los factores ambientales que se requieren para la germinación (Orozco-Segovia *et al.*, 2009).

Además de cumplirse los requerimientos ambientales para que la germinación ocurra, la semilla debe ser viable y no presentar latencia. Una vez cumplido lo anterior, la germinación sucede en etapas; la primera consiste en la *imbibición*, que es cuando el agua es absorbida por la semilla seca y su contenido de humedad se incrementa rápidamente, el agua reblandece la cubierta de la semilla y con esto se hidrata el protoplasma; esta hidratación también desencadena la reparación de los sistemas

membranosos de la célula y la síntesis de proteínas. La segunda etapa se denomina *activación del metabolismo* que se refiere al momento cuando la entrada de agua y la respiración permanecen constantes, se intensifican las reacciones bioquímicas iniciadas en la primera fase, continúa la renovación del sistema mitocondrial, las células radicales comienzan a elongarse y ocurre además una síntesis y movilización de proteínas, lípidos y carbohidratos almacenados en el endospermo, al finalizar esta fase se promueve la expansión y crecimiento del embrión. Cuando la radícula emerge, se considera que la semilla ha germinado y esto constituye la tercera etapa llamada también *emergencia o protrusión de la radícula*, en esta etapa también hay una absorción de agua importante (Orozco-Segovia y Sánchez-Coronado, 2013).

Luz y germinación

Los requerimientos de luz por parte de las semillas son muy variados entre especies. Es por esto que se pueden observar diferentes respuestas germinativas si comparamos entre especies con distintas formas de crecimiento, entre especies perennes y anuales (Rojas *et al.*, 1997), así como entre especies con diferentes atributos ecológicos. Por ejemplo, las respuestas germinativas ante la luz entre especies que colonizan sitios abiertos, como las pioneras que germinan en claros de bosque y aquellas que colonizan sitios bajo una vegetación densa serán diferentes. Reconocer estos patrones permite identificar a las especies por sus respuestas a la luz. Los fitocromos (pigmentos fotosensibles de naturaleza proteica) de las semillas controlan la respuesta germinativa, siendo fotoblásticas positivas aquellas semillas que requieren luz para germinar, fotoblásticas negativas aquellas semillas que únicamente germinan en oscuridad e indiferentes o insensibles a la luz aquellas semillas que pueden germinar tanto en presencia de luz como en oscuridad (Orozco-Segovia y Sánchez-Coronado, 2013).

La vegetación y la heterogeneidad microambiental modifican la composición espectral de la luz. En los estudios de germinación es importante conocer la relación que hay entre la cantidad de luz roja R (660 nm) y la luz roja lejana RL (730 nm) en un sitio. La relación entre estas dos longitudes de

onda (cociente R/RL) habla de la existencia o ausencia de una cubierta vegetal y qué tan continua es. Cuando existe un dosel, la luz a nivel del suelo es rica en RL y pobre en R y este cociente es menor a 1, en el caso contrario, si el dosel está ausente, la luz es rica en R y este cociente es mayor o igual a 1. La luz contiene rojo y rojo lejano en forma simultánea y el fitocromo se encuentra en ambas formas en la semilla (F_r y F_{RL}) y es el cociente entre estas formas, lo que induce o inhibe la germinación entre estas formas. De esta forma se pueden reconocer especies pioneras, que colonizan sitios deforestados y que germinan en presencia de la luz rica en rojo ($R/RL \geq 1$) y otras especies de vegetación madura que pueden germinar bajo un dosel vegetal ($R/RL < 1$), donde puede haber más luz rojo lejano (Yirdaw y Leinonen, 2002; Orozco-Segovia y Sánchez-Coronado, 2013). Ante la continua y profunda degradación de los ecosistemas y en particular de los bosques templados, es importante conocer los requerimientos lumínicos para la germinación de especies arbustivas, que tienen una función en la sucesión ecológica de un sitio, por ejemplo permitiendo el establecimiento de especies arbóreas al ser nodrizas de sus plántulas (Blanco-García *et al.*, 2011), enriqueciendo los nutrientes del suelo con la hojarasca que producen, lo cual tiene repercusiones múltiples en otras condiciones edáficas como el pH y el contenido de nitrógeno (Facelli y Pickett, 1991).

La investigación sobre el efecto de la luz en la germinación de las especies tiene diferentes interpretaciones en términos ecológicos. Por ejemplo, el que algunas especies tengan algún requerimiento lumínico para germinar se relaciona con su habilidad para acumular bancos de semillas persistentes en el suelo (Milberg *et al.*, 2000). Aunado a lo anterior, se sabe que algunas especies tienen un requerimiento lumínico inicial, mientras que otras especies lo adquieren sólo después de que han sido enterradas en el suelo (Baskin y Baskin, 1998). Otras investigaciones han mostrado que las plántulas de semillas grandes pueden emerger del suelo a mayores profundidades de las que la luz puede penetrar, por lo que la luz para estas especies no es la señal para su germinación (Canham *et al.*, 1990). De acuerdo con Milberg *et al.* (2000) las semillas que son pequeñas comúnmente tienen

requerimientos lumínicos para la germinación, mientras que las semillas grandes pueden ser más indiferentes a la luz. Comúnmente las especies pioneras o aquellas denominadas malezas requieren de luz para germinar, mientras que las especies tardías en la sucesión lo hacen en ambientes más sombríos (Pons, 2000). Lo anterior podría implicar la existencia de un gradiente en el cual, por sus requerimientos lumínicos para germinar, las semillas de las especies herbáceas, pioneras o aquellas favorecidas por disturbios antropogénicos o naturales se ubican en un extremo probablemente opuesto al de aquellas especies de bosque maduro, sin embargo, no hay que olvidar que existen especies secundarias umbrófilas y otras que son heliófilas (Lin *et al.*, 2014). Resulta difícil entender la posición de las especies arbustivas, siendo que estas aparecen en una etapa sucesional probablemente posterior al establecimiento de las herbáceas o pioneras, pero anterior a las de vegetación madura, y esto evidencia la incógnita sobre ¿Cuáles son las características de luz en el micrositio -en términos de cobertura del dosel y del sotobosque- que regulan los flujos de luz R/RL de manera tal que ocurra la germinación óptima de las semillas de estas especies? Martínez-Camacho (2015) estudió la germinación de semillas de un arbusto común y abundante en sitios perturbados en el bosque de *A. religiosa* de la cuenca del río Magdalena, en la Ciudad de México, mostrando que germina en diferentes calidades de luz en porcentajes superiores al 70 %, concluyendo que se trata de una especie indiferente a la luz. Jankowska-Blaszczuk y Daws (2007) reportaron que las semillas con este comportamiento generalmente tienen un tamaño grande (≥ 5 mm de longitud).

Temperatura y germinación

A menudo las plantas de ambientes templados regulan el tiempo para su germinación y emergencia de sus plántulas para que coincidan con las temperaturas más cálidas del inicio de la primavera y así asegurar el establecimiento (Grime, 2006). La temperatura afecta el porcentaje y la tasa de germinación, la tasa de absorción de agua, la velocidad de las reacciones enzimáticas y el transporte de las sustancias de reserva. Las semillas pueden deteriorarse progresivamente hasta morir si las

temperaturas para su almacenamiento o para su germinación no son las adecuadas (Vleeshouwers *et al.*, 1995). Este deterioro depende principalmente de su contenido de humedad (Roberts, 2004). En las semillas de algunas especies que no presentan latencia, este estado puede ser inducido después de ser expuestas a temperaturas cercanas a los 35 °C, por ejemplo. La latencia secundaria también puede ser producida por exponer a las semillas a una alternancia de temperaturas (Baskin y Baskin, 1998). En las semillas de algunas especies las bajas temperaturas pueden inducir latencia, pero en algunas especies pueden promover la germinación (respuesta de estratificación), especialmente aquellas dentro del intervalo de -1 a 10 °C. En semillas recalcitrantes las altas temperaturas generalmente refuerzan la latencia o la pueden inducir. Las semillas pequeñas, hidratadas y con algún tipo de latencia son habitualmente estimuladas a germinar al alternar las temperaturas bajas con altas, lo que también puede interactuar de manera significativa y positiva con la luz (o cuando existen otros factores como abundante nitrógeno en el suelo). Carasso *et al.* (2011) reportaron, para una especie herbácea perenne de ambientes templados-fríos, que el desarrollo completo del embrión ocurrió en las semillas que se mantuvieron a 50 °C. Después de 60 días en altas temperaturas los embriones crecieron hasta 3 mm en comparación con los de las semillas sometidas a menores temperaturas y un menor número de días. Es común que algunas especies pioneras de bosques templados que poseen latencia física requieran de oscilaciones térmicas entre -15, -5 °C y 20-30 °C en 60-100 % de humedad relativa (Baskin y Baskin, 1998). Para algunas especies arbustivas de bosques templados del centro de México, se han reportado porcentajes de germinación mayores al 80 % a temperaturas de 22 y 20 °C (Martínez-Camacho, 2015).

Variables cuantificadas en el proceso de germinación

La capacidad germinativa de una semilla se basa en un resultado binario (germinada/no germinada), y es un atributo cualitativo del proceso de germinación, generalmente convertido a un atributo cuantitativo, comúnmente porcentaje. De acuerdo con Orozco-Segovia y Sánchez-Coronado (2013), la capacidad o potencial de germinación de una muestra de semillas es el porcentaje de germinación bajo

determinadas circunstancias. En general, se expresa como un promedio y se acompaña de alguna medida de dispersión (desviación o error estándar). Comúnmente en una población de semillas expuestas a algún tratamiento de temperatura, luz, escarificación, o a diferentes microambientes en condiciones naturales, las variables que caracterizan a la germinación y determinan su vigor son el tiempo de inicio, la velocidad o tasa a la que ocurre y el porcentaje de germinación. Estas tienen significados tanto funcionales como ecológicos (Orozco-Segovia y Sánchez-Coronado, 2013). La germinación en su conjunto y en el tiempo sigue un curso descrito por funciones logísticas sigmoideas o exponencial sigmoide. La velocidad o tasa de germinación en el tiempo es descrita por una curva gaussiana, dado que representa la primera derivada en el tiempo, a lo largo de la curva.

Objetivos

- Describir la respuesta germinativa de especies arbustivas a diferentes calidades de luz en condiciones controladas de cámaras de germinación, sus contenidos de humedad y sus porcentajes de viabilidad.
- Conocer los porcentajes de germinación y los requerimientos germinativos de especies arbustivas bajo diferentes condiciones en el bosque de *Abies religiosa* en la cuenca del río Magdalena.
- Relacionar los micrositios del bosque con la germinación de especies arbustivas, así como comparar la germinación de las especies entre los micrositios bajo estudio.

Hipótesis y predicciones

- Debido a que las especies tienen diferentes respuestas germinativas a la calidad de la luz, ya que en general las especies de vegetación secundaria son estimuladas para germinar por un mayor cociente R/RL, se espera que en ambientes controlados se observe una respuesta diferencial a las calidades de luz entre especies, en general, mayores porcentajes de

germinación en luz blanca y luz roja y los menores porcentajes en condiciones de oscuridad y rojo lejano.

- Debido a que la germinación de las especies de la vegetación secundaria es favorecida por la mayor incidencia de luz generada después de un disturbio antropogénico o natural, se registrarán los mayores porcentajes de germinación en los microambientes desprovistos de vegetación arbustiva y con claros del dosel más grandes.
- Ya que la disponibilidad de agua en el ambiente es importante para la imbibición de la semilla, aquellos micrositios con mayores valores de humedad en el suelo presentarán mayores porcentajes de germinación de las semillas de especies arbustivas.
- Ya que los valores ácidos de pH y las altas concentraciones de nitrógeno del suelo pueden promover una mayor germinación en las semillas por el efecto de ablandamiento o erosión de su testa, se espera que, en los micrositios con mayor nitrógeno y menor valor de pH del suelo, las semillas de las especies estudiadas muestren una mayor germinación.

Métodos

Especies de estudio

Las especies bajo estudio son arbustivas y por lo tanto perennes. De acuerdo con Calderón y Rzedowski (2005) habitan comúnmente bosques de oyamel (*Abies religiosa*) en condiciones secundarias. Se ha mencionado también que sus abundancias se incrementan en condiciones de disturbio antropogénico. A continuación, se describen brevemente de acuerdo con Calderón y Rzedowski (2005).

Ageratina glabrata.- Es un arbusto de la familia Asteraceae de hasta 2.5 m de altura de tallos leñosos y cilíndricos, a veces resinosos, tiene hojas opuestas, de lámina oblonga de hasta 8 cm de largo por 4 de ancho, haz y envés glabros. Tiene flores en número de 15 a 18, de corolas blancas de unos 7 mm de

largo, a veces con tinte rosado. Como frutos tiene aquenios, que son frutos indehiscentes de unos 3 mm de largo, pilosos en el ápice y con vilano casi tan largos como las corolas, de cerdas blancas. Habita bosques de oyamel, bosque de pino y encino y bosque mesófilo, se distribuye desde San Luis Potosí hasta Oaxaca (Figura 1).

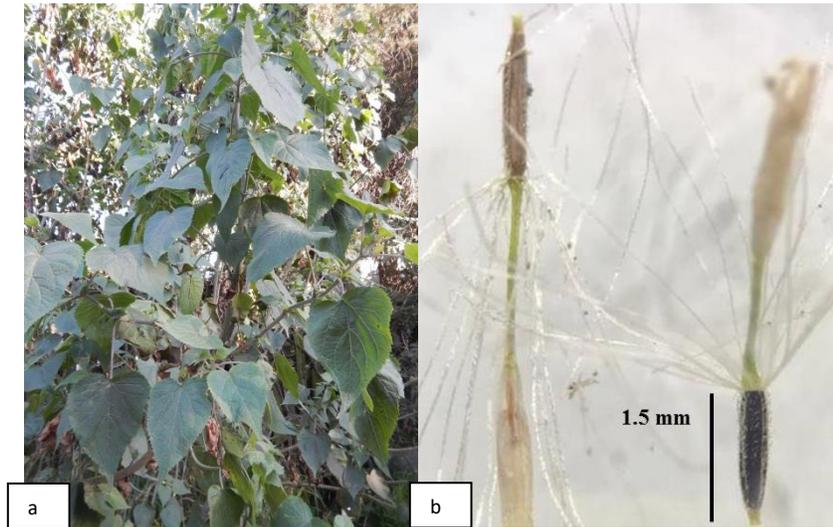


Figura 1. a) *Ageratina glabrata* en el bosque de *Abies religiosa* de la CRM. b) Aquenio (foto: Daniel Aldana).

Cestrum thyrsoides.- Arbusto de la familia Solanaceae de hasta 3 m de alto, sus hojas tienen un olor fuerte y conspicuo. Las láminas son lanceoladas u ovadas de 18 cm de largo por 5 cm de ancho, haz verde oscuro y envés pálido, con pubescencia en ambas caras o sólo en la nervadura central del envés, las flores están arregladas en cimas axilares y terminales, son pedunculadas y de corola amarilla. Produce frutos que son bayas blancas-verdosas de 1 cm de longitud y dentro hay semillas en número de 3 a 5 de color café de 4 a 7 mm de longitud. Se distribuye en bosque de encino, de pino y de oyamel. Se distribuye desde Jalisco a Tlaxcala, Morelos y Puebla (Figura 2).



Figura 2. a) *Cestrum thyrsoideum* en el bosque de *A. religiosa* de la CRM. b) frutos y semillas.

Solanum cervantesii.- Arbusto de la familia Solanaceae de hasta 5 m de alto, de ramas pubérulas o glabras, hojas de limbo lanceolado a oblongo, esparcidamente piloso o glabro en el haz y conspicuamente pubescente a lo largo de las nervaduras del envés. Las flores están en cimas compuestas terminales o laterales, de corola blanca de 8 mm de largo. Los frutos son bayas globosas de 10 mm de diámetro, verdes cuando jóvenes y rojo-negrucos en la madurez, semillas de 3.5 mm de largo. Habita bosques, matorrales y pastizales, de preferencia en la vegetación secundaria. Calderón y Rzedowski (2005) mencionan que es una especie de vasta tolerancia ecológica, pues se le encuentra en partes secas y también en partes muy húmedas de los lugares donde se distribuye, desde San Luis Potosí hasta Guanajuato y de Veracruz a El Salvador y Honduras (Figura 3).



Figura 3. a) *Solanum cervantesii* en el bosque de *A. religiosa* de la CRM. b) frutos y c) semillas.

Ribes ciliatum.- Arbusto de la familia Grossulariaceae de hasta 6 m de alto, pubescente y glanduloso en las partes jóvenes. Peciolos del mismo largo que la lámina, que es ovada a orbicular de 3 cm de largo y 9 de ancho, de lóbulos agudos. Flores en racimos péndulos, de corola blanco-verdosas o rosadas. Los frutos son bayas globosas morado-negruzcas de unos 8 mm de diámetro. Habita matorrales, bosques de encino o coníferas, pradera alpina, cerca de arroyos. Se distribuye en el Centro y Sur de México hasta Guatemala y Costa Rica (Figura 4).



Figura 4. *Ribes ciliatum* en el bosque de *A. religiosa* de la CRM, b) frutos y semillas.

Symphoricarpos microphyllus.- Arbusto de la familia Caprifoliaceae muy ramificado y de hasta 3 m de alto, de hojas ovadas de 2.5 cm de largo por 1.5 cm de ancho, son glabras o finamente pubescentes hacia la parte superior del envés. Las flores son solitarias o están en pseudoracimos axilares y son blanquecinas. Los frutos son bayas de color blanco y de 8 mm de longitud con semillas aplanadas de 3 mm de largo. Habita matorral, pastizal, bosque de encino y de coníferas. Se distribuye ampliamente desde Nuevo México hasta Guatemala (Figura 5).

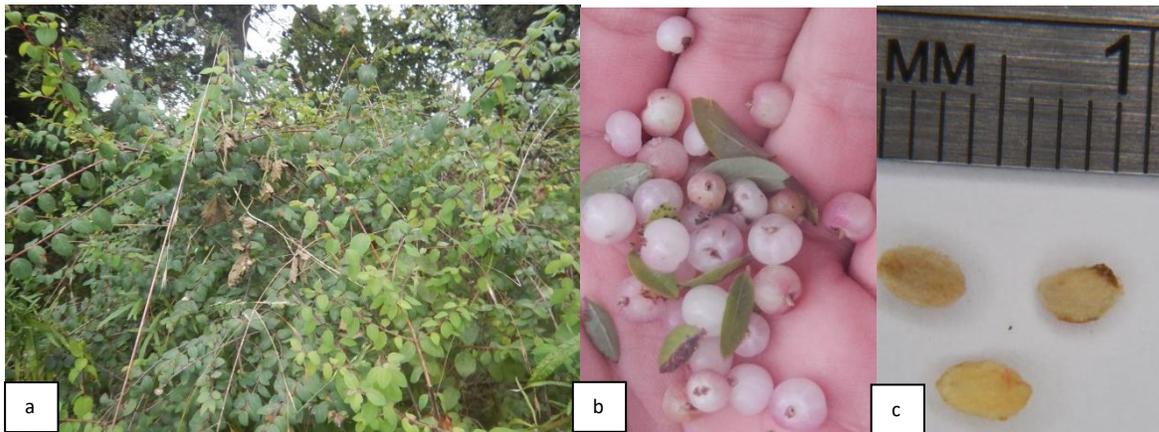


Figura 5. a) *Symphoricarpos microphyllus* en el bosque de *A. religiosa* de la CRM, b) frutos, c) semillas.

Senecio angulifolius.- Arbusto de la familia Asteraceae, de hasta 3 m de alto, poco ramificado, aromático, tallos principales partiendo desde la base. Hojas suborbiculares de hasta 15 cm de largo y 20 de ancho, de márgenes regularmente de 5 a 8 lobulados, con borde mucronado. Inflorescencias paniculado-cimosas. Cabezuelas radiadas, flores liguladas de 5 a 7, amarillas, flores del disco de 15 a 48, amarillas. Frutos aquenios, cuando maduros son claviformes, de 4 mm de largo, estriados y glabros, cafés, con costillas blancas, cerdas del vilano blancas. Habita bosques de *Abies*, *Pinus* y de *Quercus*, también en bosques mesófilos de montaña y matorrales secundarios, en lugares húmedos y sombreados de las zonas montañosas. Se distribuye de Sinaloa, Durango y San Luis Potosí a Puebla y Chiapas (Figura 6).



Figura 6. a) *Senecio angulifolius* en el bosque de *A. religiosa* de la CRM. b) Aquenios.

Senecio barba-johannis.- Arbusto de la familia Asteraceae, de hasta 3 m de alto, con tallos principales que parten desde la base y que son quebradizos. Hojas ampliamente ovadas u oblongas de 20 cm de largo y 12 cm de ancho, densamente tomentosas en el envés. Inflorescencias en formas de cimas corimbiformes, cabezuelas radiadas, flores liguladas de 5 a 8, amarillas, flores del disco de 14 a 20, amarillas. Frutos aquenios, que cuando maduros son claviformes, de 2 mm de largo, estriados y glabros, cafés a negros, cerdas del vilano blancas. Habita bosques de *Abies*, de *Pinus* y de *Quercus*, también se le encuentra en bosques mesófilos de montaña y matorrales secundarios. Se distribuye de Michoacán a Hidalgo, Veracruz y Guatemala (Figura 7).

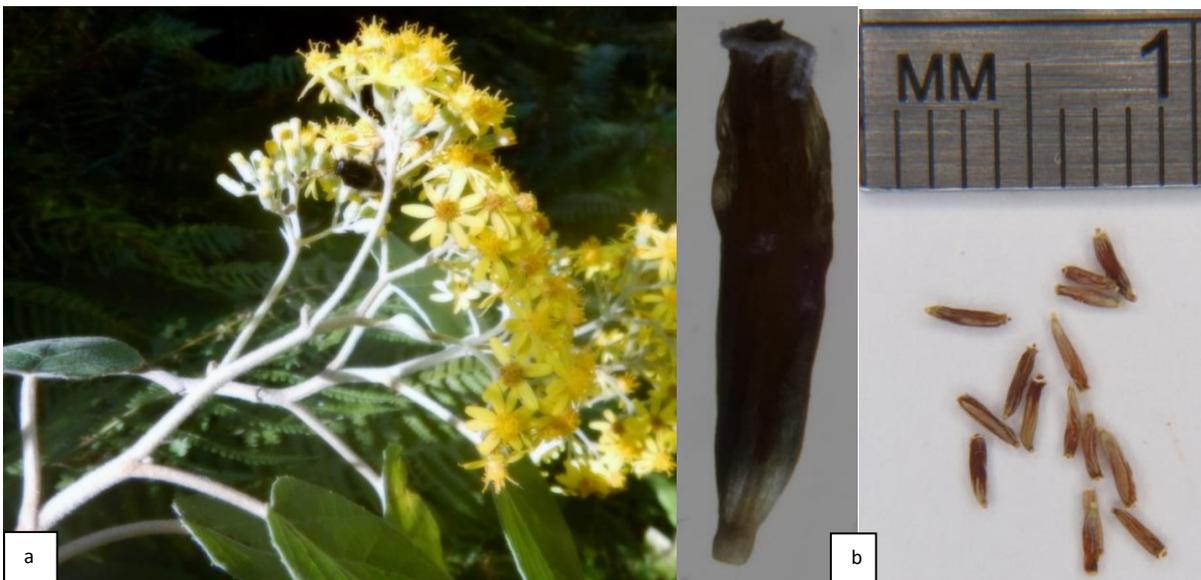


Figura 7. a) *Senecio barba-johannis* en el bosque de *A. religiosa* de la CRM. b) Aquenios.

Recolecta de las semillas

En 2016 se iniciaron los experimentos de germinación en cámaras y en los microsítios en el bosque. Se recolectaron aquenios/semillas de *Senecio barba-johannis*, *Senecio angulifolius*, *Symphoricarpos microphyllus*, *Cestrum thyrsoideum*, *Solanum cervantesii* y *Ribes ciliatum* de 30 individuos/especie, seleccionados al azar en la zona de estudio en las épocas en las que sus frutos están maduros. De la recolecta de cada especie una parte de las semillas se utilizó en los experimentos de cámaras y la otra se destinó para su siembra en los microsítios en el bosque. Cuando se dispuso de una proporción extra de semillas, éstas se guardaron en bolsas de papel en condiciones de oscuridad en un laboratorio. A las especies de frutos carnosos se les quitó manualmente la cubierta. Los frutos de *Symphoricarpos microphyllus* y de *Ribes ciliatum* se recolectaron la tercera semana de enero de 2016. Los aquenios de *Ageratina glabrata*, *Senecio barba-johannis* y *Senecio angulifolius* se recolectaron a finales de marzo de 2016. Los frutos de *Cestrum thyrsoideum* y *Solanum cervantesii* se recolectaron en mayo. Cinco días después de cada recolecta las semillas se sembraron en cámaras de germinación.

Características de las semillas

Contenido de humedad

Una muestra de 30 semillas/especie se destinó para medir su longitud y calcular sus contenidos de humedad base húmeda. Para el contenido de humedad se siguió el método de Moreno (1984), para lo cual se pesaron en una balanza analítica 30 semillas (recién extraídas del fruto para las especies de frutos carnosos obteniendo así el peso fresco. Posteriormente las semillas y aquenios se colocaron por 24 horas en una estufa a 105 °C y se pesaron nuevamente, finalmente se calculó su contenido de humedad (en biomasa fresca) a través de la siguiente fórmula:

$$\text{Contenido de humedad} = (\text{peso fresco} - \text{peso seco}) / \text{peso fresco} * 100$$

Viabilidad

Con la finalidad de conocer qué proporción de las semillas de las especies bajo estudio son viables, una parte de las semillas recolectadas se destinó para las pruebas de viabilidad con 2, 3, 5 cloruro-trifenil-tetrazolio (CTT). Las semillas que no se pusieron a germinar fueron analizadas para conocer la viabilidad con la prueba de tetrazolio se añade CTT que es incoloro, pero tiñe a los tejidos vivos de la semilla de color rosado-rojo al producir una reacción con el tejido seminal que está respirando (Elías y Garay, 2004). Para realizar esta prueba se embebieron en agua 30 semillas/aquenios/especie. Posteriormente se realizó un corte en cada semilla con una navaja de rasurar, el corte fue muy pequeño, y se realizó con el fin de observar el embrión y su respuesta al reactivo. Cada semilla fue entonces colocada en cajitas Petri donde se agregaron 5 ml del reactivo CTT al 1 % con un gotero. Los tubos fueron entonces cubiertos con papel aluminio y después de tres horas se procedió a contar cuantas semillas se tiñeron de un color rosa intenso, y se les consideró a estas como viables, expresando los resultados en porcentajes y calculándolos con la siguiente fórmula:

$$\text{Viabilidad (\%)} = (\text{semillas teñidas} / \text{total de semillas en la muestra}) * 100$$

Germinación de especies arbustivas en cámara de germinación y en diferentes calidades de luz

Las semillas de todas las especies (una vez limpias) se almacenaron en bolsas de papel a temperatura ambiente y en oscuridad por cinco días. Al siguiente día se desinfectaron en una solución de cloro comercial al 20 % por 10 minutos y a continuación se secaron colocándolos sobre papel absorbente y esterilizado por 5 minutos. Inmediatamente después las semillas se sembraron en solución de agar al 1% (o papel absorbente) en tres cajas Petri (50 aquenios/semillas cada una). Las cajas fueron colocadas en condiciones de luz blanca, otras cinco en condiciones de oscuridad (envueltas en papel aluminio), cinco más en un contenedor de plexiglass rojo (Figura 8a) para el tratamiento de LR (luz roja) y cinco más en otro contenedor, pero de plexiglass rojo y azul (Figura 8b) para el tratamiento de LRL (luz rojo lejano). Los valores de densidad de flujo fotónico (DFF) fueron de $33.21 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para la luz blanca, de $5.18 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para la luz roja, de $1.2 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para la luz rojo lejano. Estas cajas Petri se mantuvieron en una cámara de germinación a $22 \text{ }^\circ\text{C}$ y fotoperiodo de 16/8 (Nuair model I-36LL, EUA) y se registró la germinación cada tercer día de las semillas expuestas a luz blanca, a partir de los tiempos y porcentajes de germinación estas semillas. Posteriormente, después de 40 días se revisaron aquellas que estuvieron en las otras condiciones de luz y en la oscuridad. Con base en estudios previos de germinación con otras especies arbustivas del área de estudio (Martínez-Camacho *et al.*, 2018), es que se optó por programar a dicha temperatura y fotoperiodo la cámara de germinación para las especies sembradas.

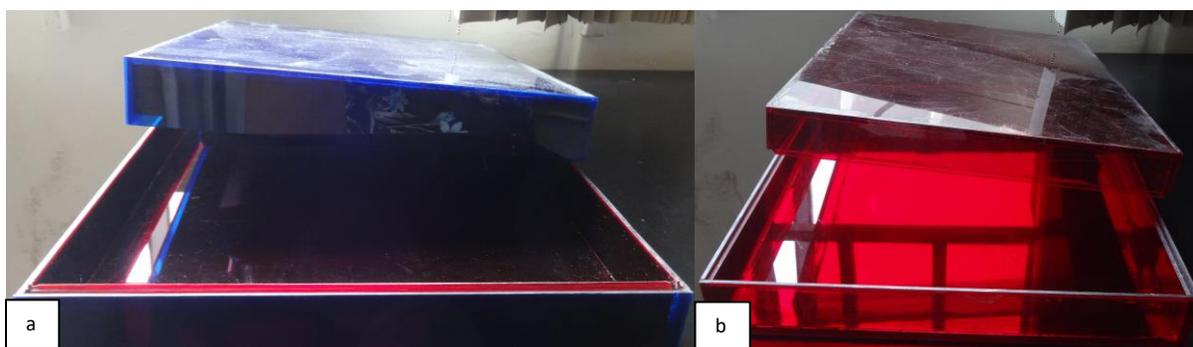


Figura 8. a) Cajas de plexiglass rojo con azul y b) rojo, para los tratamientos de germinación de semillas en condiciones de luz rojo lejano y rojo respectivamente, en cámaras de germinación.

Análisis de datos

Se calcularon los porcentajes de germinación de las especies en las cámaras en cada calidad de luz. Se realizaron pruebas de Kruskal-Wallis para conocer si existen diferencias significativas entre los porcentajes de germinación en cada condición de calidad de luz (Stat Soft STATISTICA 8.0 2007). Los valores de germinación por caja (en condiciones de luz blanca) se transformaron con el arcoseno de la raíz cuadrada (Zar, 1974) y se relacionaron con el tiempo utilizando la función sigmoide exponencial: $y = a/(1+(b*x^c))$ para calcular el lag time y la tasa de germinación (Table Curve 2D 5.01 AISN, Chicago IL, EUA).

Germinación de especies arbustivas en los microsítios de estudio

Siembra de las semillas en los microsítios

En cada uno de los 24 microsítios del bosque de oyamel de la CRM (descritos en el Capítulo I) se sembraron las semillas de las especies en estudio: para *S. mycrophyllus* y *R. cilliatum* esto se realizó en febrero. Para *A. glabrata*, *S. angulifolius* y *S. barba_johannis* en marzo. Para *S. nigrescens* y *C. thyrsioides* en junio, de 2016. Se prepararon bolsas de nylon (8 cm × 8 cm; 0.3 mm × 0.3 mm tamaño de la apertura de la malla) en las cuales se colocaron las semillas/aquenios recolectados de cada especie (150 semillas/micrositio/especie). En cada bolsa se colocaron 50 semillas/aquenios. Cada bolsa

se colocó en una maceta de plástico pequeña (20 cm de diámetro × 20 cm de profundidad) para evitar perder las bolsas en el suelo de acuerdo con la metodología de Hidayati *et al.* (2001). Cada bolsa se sembró de 2 a 3.5 cm de profundidad en cada maceta. Adicionalmente se colocaron tres a cinco bolsas extras con diez aquenios/semillas en cada micrositio; cada una fue exhumada cada diez días para monitorear la germinación, cuando se observó la emergencia de la radícula de las semillas en estas bolsas se exhumaron todas las bolsas y se contó el número de semillas germinadas. Para la cuantificación de la germinación se revisaron 72 bolsas por especie (Figura 9).



Figura 9. Bolsas de organza y macetas utilizadas para sembrar semillas en los micrositios del bosque de *Abies religiosa* de la CRM.

Análisis de los datos

Con los números de semillas germinadas por bolsa se calcularon los porcentajes de germinación con la siguiente fórmula:

$$\text{Germinación (\%)} = (\text{semillas germinadas}/\text{total de semillas}) * 100$$

El análisis se hizo por separado por familia. Entonces, se trabajó con las especies de la familia Asteraceae (*Senecio angulifolius*, *Senecio barba-johannis* y *Ageratina glabrata*), para las de la familia Solanaceae (*Cestrum thyrsoideum* y *Solanum cervantesii*) y por otra parte para *Symphoricarpos microphyllus*. Los resultados de germinación en los micrositios en el campo se analizaron a través de

modelos lineales mixtos generalizados (GLMM, paquetes glmmTMB y lme4) para conocer qué variables ambientales de los micrositios tuvieron un efecto significativo sobre la germinación de las semillas (R software v. 3.5., R Core Team 2018). Los datos de factor orientación fueron analizados en dos niveles: Sur y Norte. Los datos del factor manejo también se analizaron en dos niveles: Chaponeado y No Chaponeado. El tipo de distribución para los datos de germinación fue error: binomial, link function: logit. Se realizó un análisis de Kruskal-Wallis para determinar si el micrositio tuvo un efecto en los valores de germinación de las especies (Stat Soft STATISTICA 8.0 2007). Además, se realizó un análisis de correspondencia canónico (CCA) para encontrar una ordenación de los micrositios de acuerdo con las variables ambientales y los porcentajes de germinación (PC-ORD 5.1) (McCune y Mefford, 2006) por cada grupo de especies: Asteraceae (*Senecio angulifolius*, *Ageratina glabrata*), Solanaceae (*Solanum cervantesii*, *Cestrum thyrsoides*), Grossoluriaceae (*Symphoricarpos microphyllus*).

RESULTADOS

Contenido de humedad de las semillas

El cálculo de los contenidos de humedad mostró que las semillas con mayor contenido de humedad corresponden a *Ribes ciliatum* (Tabla 2).

Tabla 2. Promedios del peso fresco y contenido de humedad de las semillas (\pm ee) -calculado con base húmeda (bh)- de especies arbustivas de la vegetación secundaria del bosque de *Abies religiosa* de la cuenca del río Magdalena (n= 30 semillas).

Especie	Peso fresco (mg)	Contenido de humedad (bh) (%)
<i>Ageratina glabrata</i>	0.00315 \pm 0.00023	3.33 \pm 0.8
<i>Cestrum thyrsoideum</i>	0.0617 \pm 0.0002	5.22 \pm 2.34
<i>Solanum cervantesii</i>	0.0431 \pm 0.0001	5.88 \pm 4.71
<i>Ribes ciliatum</i>	0.00382 \pm 0.0001	8.41 \pm 6.64
<i>Symphoricarpos microphyllus</i>	0.00376 \pm 0.0002	6.23 \pm 1.94
<i>Senecio angulifolius</i>	0.002 \pm 0.00018	4.34 \pm 0.73
<i>S. barba-johannis</i>	0.00011 \pm 0.00012	4.34 \pm 0.13

Prueba de viabilidad

La prueba de viabilidad con tetrazolio mostró que las semillas de *Symphoricarpos microphyllus* y *Ribes ciliatum* presentaron los porcentajes de viabilidad más bajos de las especies de arbustos estudiadas (Figura 10, tabla 3). Después de un año *R. ciliatum* y *S. barba-johannis* exhibieron las pérdidas de viabilidad mayores.



Figura 10. Prueba de tinción con azul de tetrazolio aplicada a semillas de *Ribes ciliatum*.

Tabla 3. Porcentajes de viabilidad de las semillas de especies arbustivas de la vegetación secundaria con la prueba de viabilidad con azul de tetrazolio (2, 3, 5 cloruro-trifenil-tetrazolio).

Especie	Viabilidad (%) año de la recolecta (2016)	Viabilidad (%) 1 año después de la recolecta (2017)	Viabilidad (%) 2 años después de la recolecta (2018)
<i>Ageratina glabrata</i>	85	75	75
<i>Cestrum thyrsoideum</i>	95	92	88
<i>Solanum cervantesii</i>	90	90	80
<i>Ribes ciliatum</i>	65	57	35
<i>Symphoricarpos microphyllus</i>	65	60	60
<i>Senecio angulifolius</i>	80	75	75
<i>S. barba-johannis</i>	87	85	65

Germinación de especies arbustivas en cámaras de germinación y diferentes calidades de luz.

En luz blanca *S. cervantesii* y *C. thyrsoideum* mostraron los mayores porcentajes de germinación (68.6 y 86.6 %, respectivamente). En luz roja *S. cervantesii* y *C. thyrsoideum* también mostraron mayores porcentajes de germinación que el resto de las especies (52 y 50 %, respectivamente). En la luz rojo lejano *Senecio angulifolius*, *A. glabrata* y *S. mycrophyllus* mostraron porcentajes de germinación de 39.7, 32.7 y 25 %, respectivamente). En oscuridad *S. cervantesii* y *A. glabrata* germinaron en los porcentajes más altos (69 y 38.7 %, respectivamente) (Figura 11). Las pruebas de Kruskal-Wallis mostraron diferencias significativas para todas las especies entre los porcentajes de germinación correspondientes a diferentes calidades de luz, excepto *Senecio barba-johannis*. *Senecio angulifolius* ($H = 14.26$, $p = 0.0026$), *Solanum cervantesii* ($H = 16.45$, $p = 0.0009$), *Ageratina glabrata* ($H = 14.008$, $p = 0.0029$), *Cestrum thyrsoideum* ($H = 17.78$, $p = 0.0005$) y *Symphoricarpos microphyllus* ($H = 12.03$, $p = 0.007$). *Senecio barba-johannis* germinó en porcentajes menores al 5 % en todas las

calidades de luz, con los mayores valores en luz blanca y luz rojo lejano (4.6 %) (Figuras 12-17). *Ribes ciliatum* no germinó en cámaras de germinación. Las semillas de *S. mycrophyllus* no germinaron en cámaras en el año de colecta, sino en el año posterior (2017).

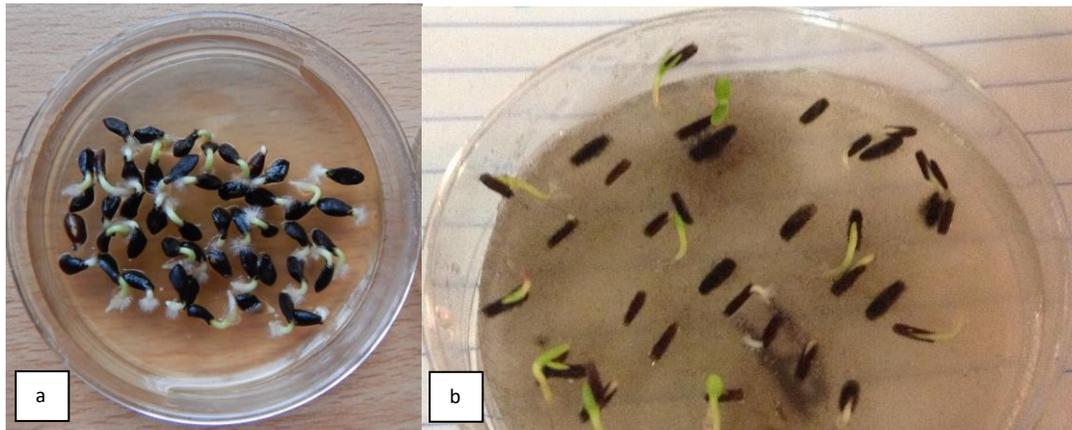


Figura 11. Cajas de Petri con semillas de a) *Cestrum thyrsoideum* y b) *Senecio angulifolius* (aquenios) en germinación.

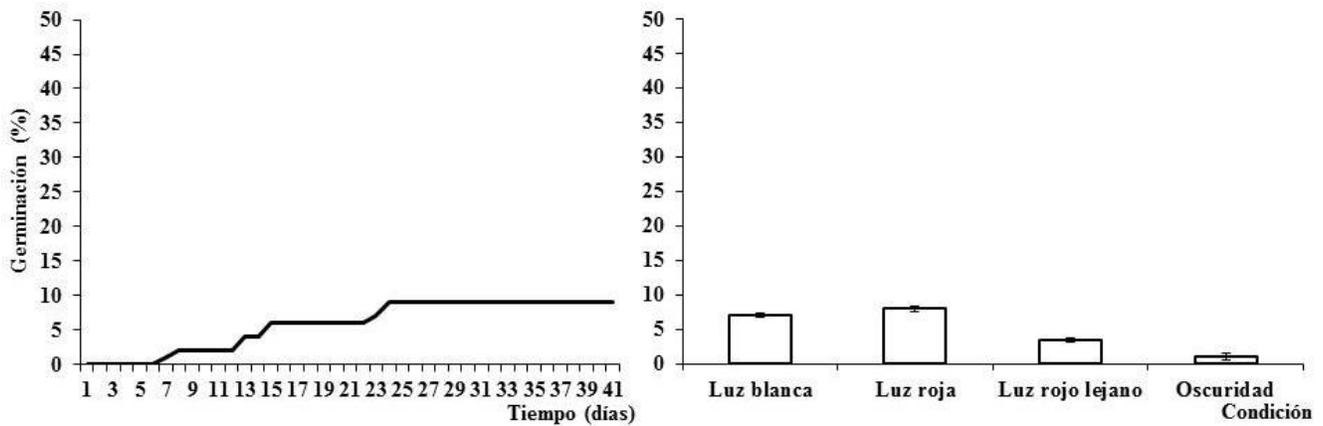


Figura 12. Porcentajes de germinación promedio acumulada (\pm e.e.) de *Senecio barba-johannis* en 40 días en luz blanca y en diferentes calidades de luz.

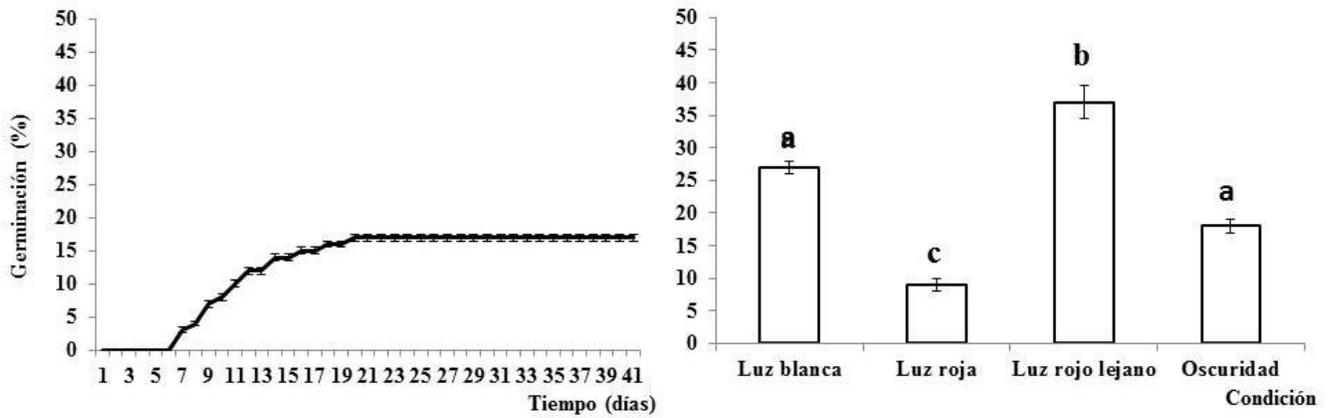


Figura 13. Porcentajes de germinación promedio acumulada (\pm e.e.) de *Senecio angulifolius* en 40 días en luz blanca y en diferentes calidades de luz. Letras indican diferencias significativas ($p < 0.05$).

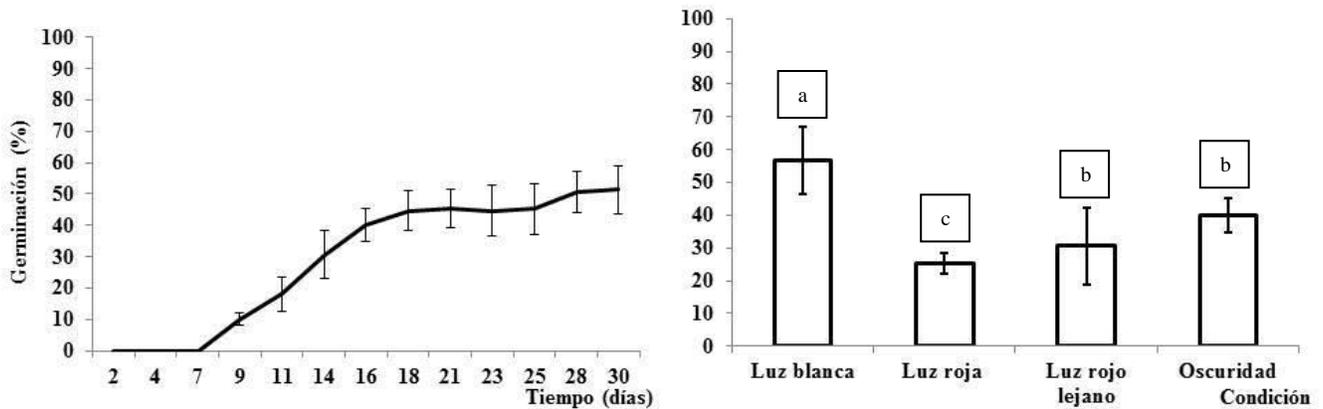


Figura 14. Porcentajes de germinación promedio acumulada (\pm e.e.) de *Ageratina glabrata* en 40 días en luz blanca y en diferentes calidades de luz. Letras indican diferencias significativas ($p < 0.05$).

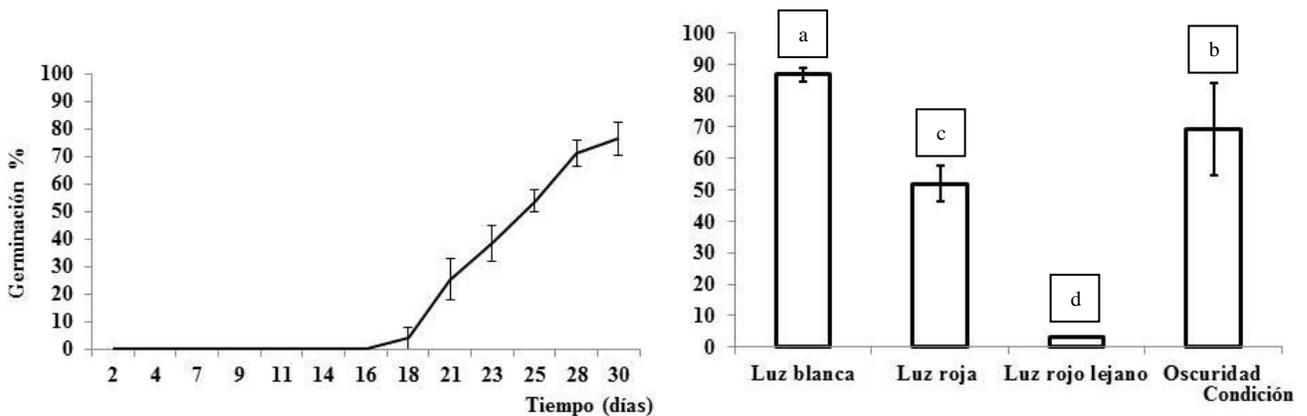


Figura 15. Porcentajes de germinación promedio acumulada (\pm e.e.) de *Solanum cervantesii* en 40 días en luz blanca y en diferentes calidades de luz. Letras indican diferencias significativas ($p < 0.05$).

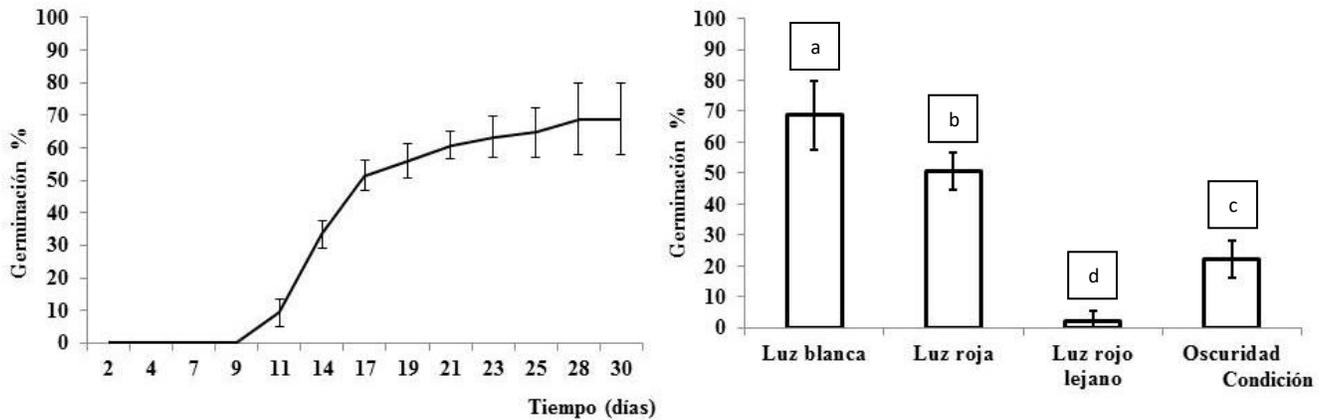


Figura 16. Porcentajes de germinación promedio acumulada (\pm e.e.) de *Cestrum thyrsoideum* en 40 días en luz blanca y en diferentes calidades de luz. Letras indican diferencias significativas ($p < 0.05$).

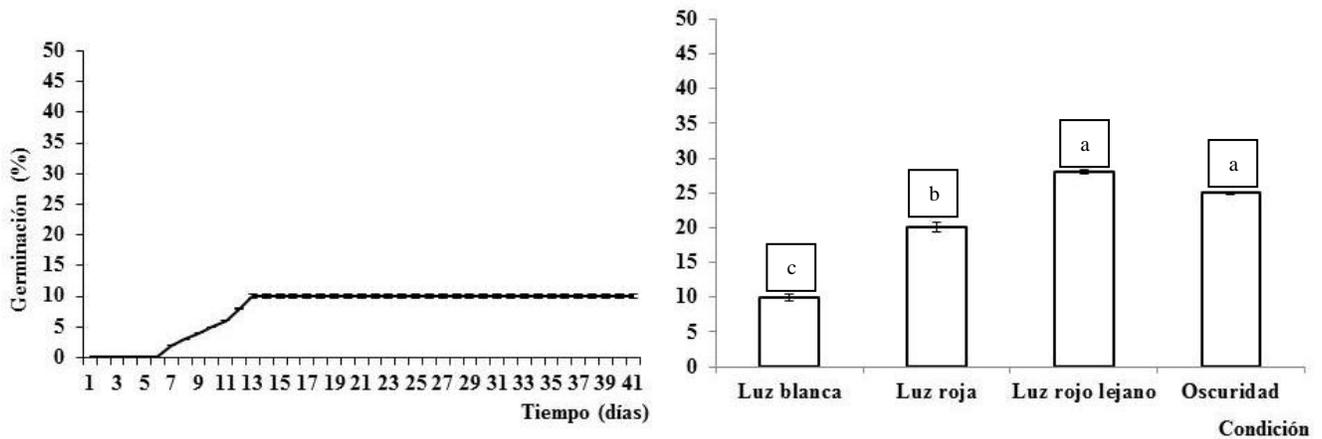


Figura 17. Porcentajes de germinación promedio acumulada (\pm e.e.) de *Symphoricarpos microphyllus* en luz blanca en 40 días y en diferentes calidades de luz. Letras indican diferencias significativas ($p < 0.05$).

Tabla 4. Valores promedio de la tasa de germinación y lag time para especies arbustivas de la vegetación secundaria del bosque de *Abies religiosa* de la CRM.

Especie	Velocidad máxima de germinación (% día⁻¹)	Lag time (días)
<i>Ageratina glabrata</i>	6.87 ± 0.81	3.5 ± 0.46
<i>Cestrum thyrsoideum</i>	6.9 ± 0.64	6 ± 0.87
<i>Solanum cervantesii</i>	6.3 ± 0.21	12.4 ± 1.24
<i>Symphoricarpos microphyllus</i>	7.03 ± 0.18	5.8 ± 1.21
<i>Senecio angulifolius</i>	5.31 ± 3.07	4.01 ± 0.15
<i>Senecio barba-johannis</i>	9.21	8 ± 0.41

Germinación de las especies arbustivas en los micrositios de estudio

Las especies mostraron porcentajes de germinación variables entre los micrositios de estudio (Figuras 18-22). Se registró germinación de *Senecio angulifolius* y *Ageratina glabrata* a los 12 y 15 días (respectivamente) después de haber sido sembradas. Posteriormente a los 14 días de cuando se sembraron, las semillas de *Solanum cervantesii* y *Cestrum thyrsoideum* germinaron, y las de *Symphoricarpos microphyllus* 3 meses y medio después de haber sido sembradas. *Ribes ciliatum* y *Senecio barbo-johannis* no germinaron en el campo.

Las pruebas de Kruskal-Wallis (H) mostraron un efecto significativo del micrositio sobre los porcentajes de germinación de *A. glabrata*, *S. microphyllus* y *S. cervantesii* (Tabla 5).

Tabla 5. Resultados de las pruebas de Kruskal-Wallis (H) para conocer el efecto del micrositio sobre los porcentajes de germinación para cada especie. Los asteriscos indican efecto significativo.

Especie	H, p
----------------	-------------

<i>Ageratina glabrata</i>	H = 40.42, p = 0.013 ***
<i>Symphoricarpos microphyllus</i>	H = 40.83, p = 0.01***
<i>Senecio angulifolius</i>	H = 28.75, p = 0.18 ns
<i>Solanum cervantesii</i>	H = 46.58, p = 0.0038 ***
<i>Cestrum thyrsoides</i>	H = 30.41, p = 0.13 ns

La especie que mayor germinación mostró en el campo fue *C. thyrsoides* ($\bar{X} = 56.63 \pm 4.57$), mientras que la especie que menor porcentaje de germinación mostró fue *S. angulifolius* ($\bar{X} = 14.26 \pm 1.83$). Al agrupar los porcentajes de germinación por tipo de micrositio se observó que *C. thyrsoides*, *S. microphyllus*, *A. glabrata* y *S. angulifolius* mostraron los mayores porcentajes en los micrositios No Chaponeados al Sur ($\bar{X} = 68.7 \pm 8.22$, $\bar{X} = 43.3 \pm 2.01$, $\bar{X} = 19.83 \pm 0.85$, $\bar{X} = 19.11 \pm 1.4$, respectivamente), mientras que *S. nigrescens* mostró el mayor valor en los micrositios No Chaponeados al Norte ($\bar{X} = 46.4 \pm 5.35$) (Figuras 18-22).

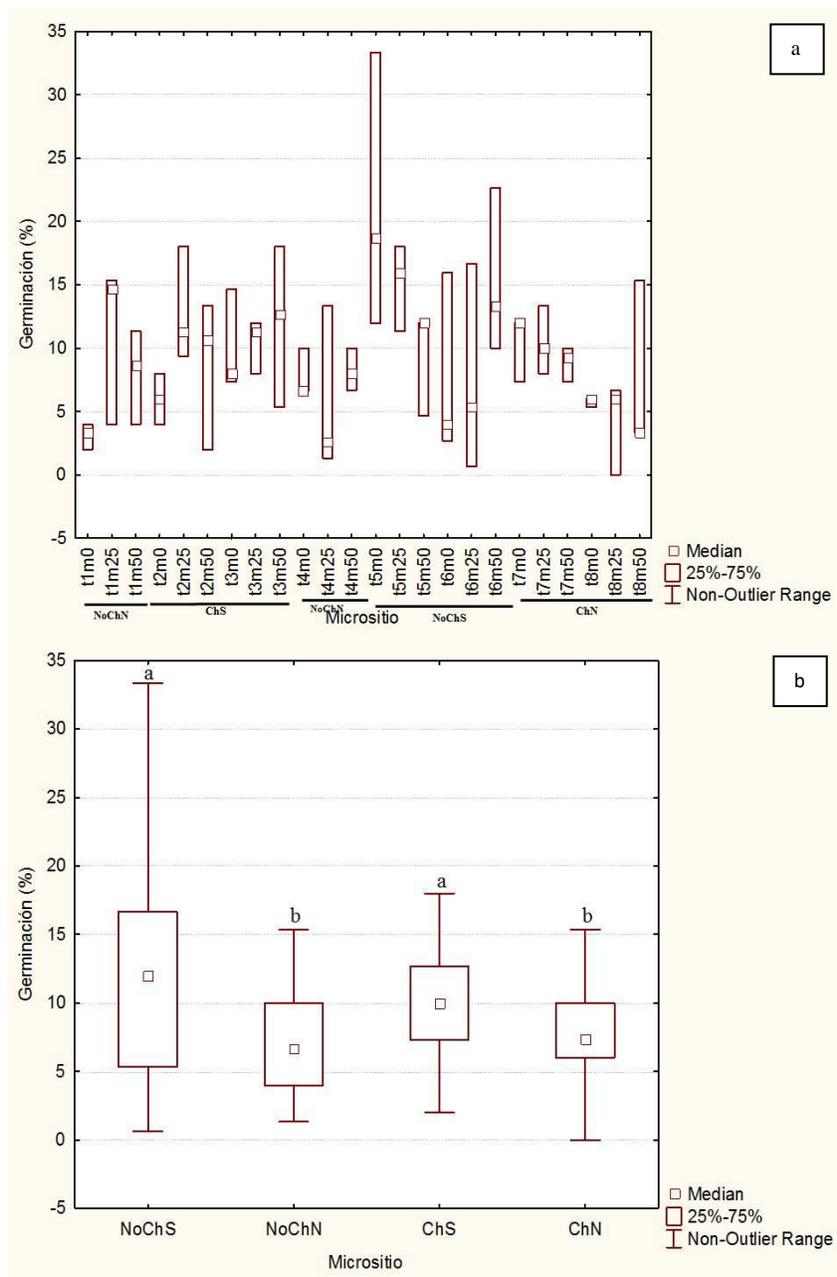


Figura 18. Porcentajes de germinación de *Senecio angulifolius* en cada uno de los 24 micrositios (a) y (b) agrupados por tipo de micrositio del bosque de *Abies religiosa* en la CRM. m-0, m-25, m-50 corresponden a los tres micrositios (parte baja, media y alta de la ladera) en cada uno de los 8 transectos (t1-t8). NoChN (micrositios No Chaponeados orientados al Norte), ChS (micrositios Chaponeados orientados al Sur), NoChS (micrositios no Chaponeados orientados al Sur), ChN (micrositios Chaponeados orientados al Norte). Letras indican diferencias significativas por orientación de la ladera (S y N). Median = mediana.

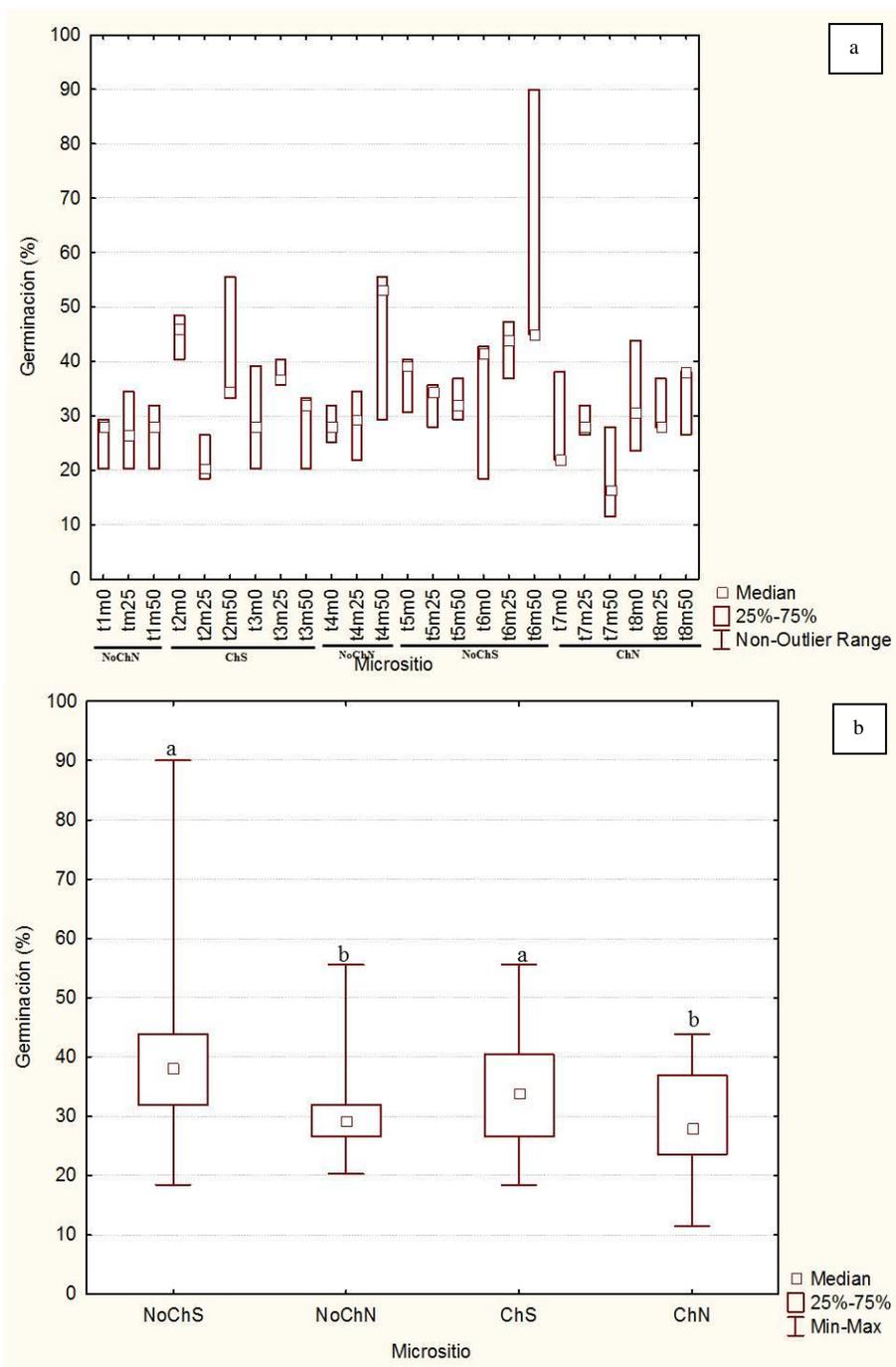


Figura 19. Porcentajes de germinación de *Ageratina glabrata* en cada uno de los 24 micrositios (a) y (b) agrupados por tipo de micrositio del bosque de *Abies religiosa* en la CRM. m-0, m-25, m-50 corresponden a los tres micrositios (parte baja, media y alta de la ladera) en cada uno de los 8 transectos (t1-t8). NoChN (micrositios No Chaponeados orientados al Norte), ChS (micrositios Chaponeados orientados al Sur), NoChS (micrositios no Chaponeados orientados al Sur), ChN (micrositios Chaponeados orientados al Norte). Letras indican diferencias significativas por orientación de la ladera (S y N). Median = mediana.

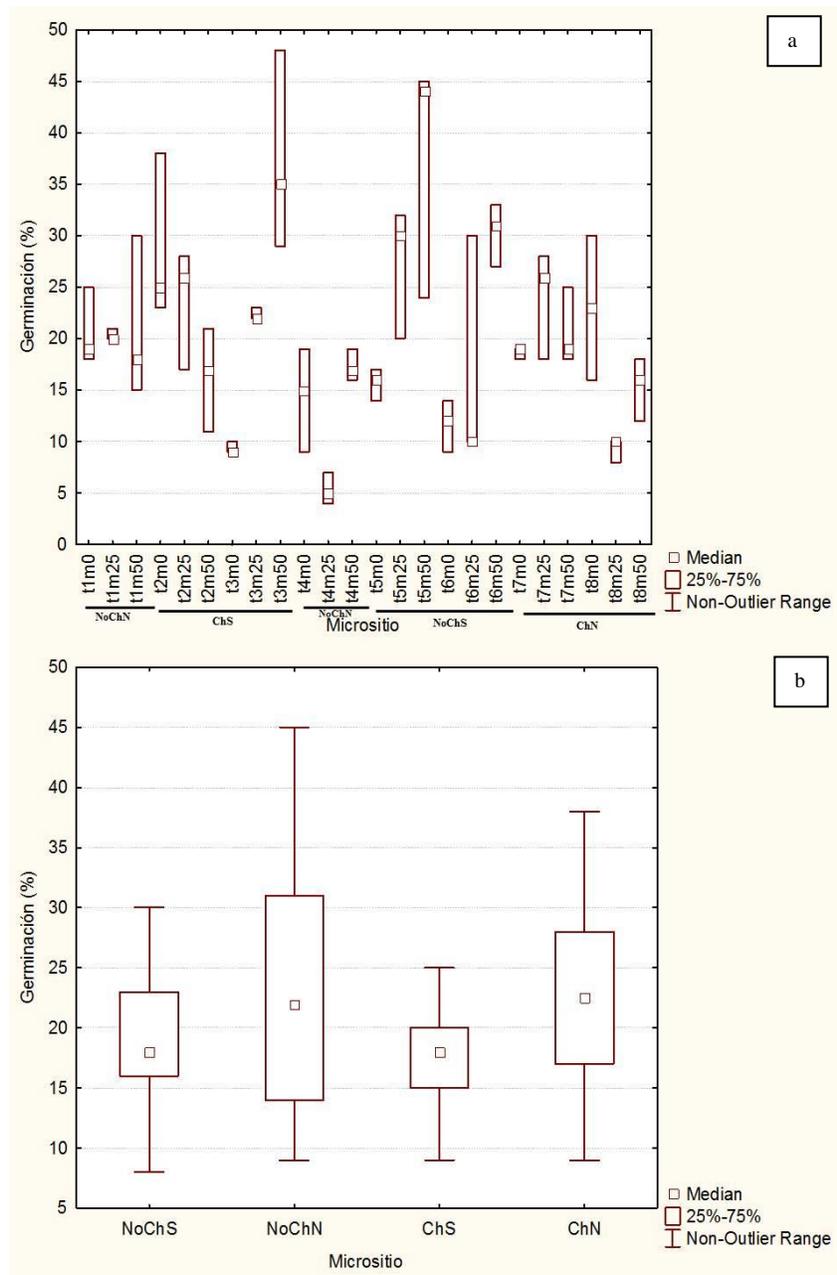


Figura 20. Porcentajes de germinación de *Solanum cervantesii* en cada uno de los 24 micrositios (a) y (b) agrupados por tipo de micrositio del bosque de *Abies religiosa* en la CRM. m-0, m-25, m-50 corresponden a los tres micrositios (parte baja, media y alta de la ladera) en cada uno de los 8 transectos (t1-t8). NoChN (micrositios No Chaponeados orientados al Norte), ChS (micrositios Chaponeados orientados al Sur), NoChS (micrositios no Chaponeados orientados al Sur), ChN (micrositios Chaponeados orientados al Norte). Median = mediana.

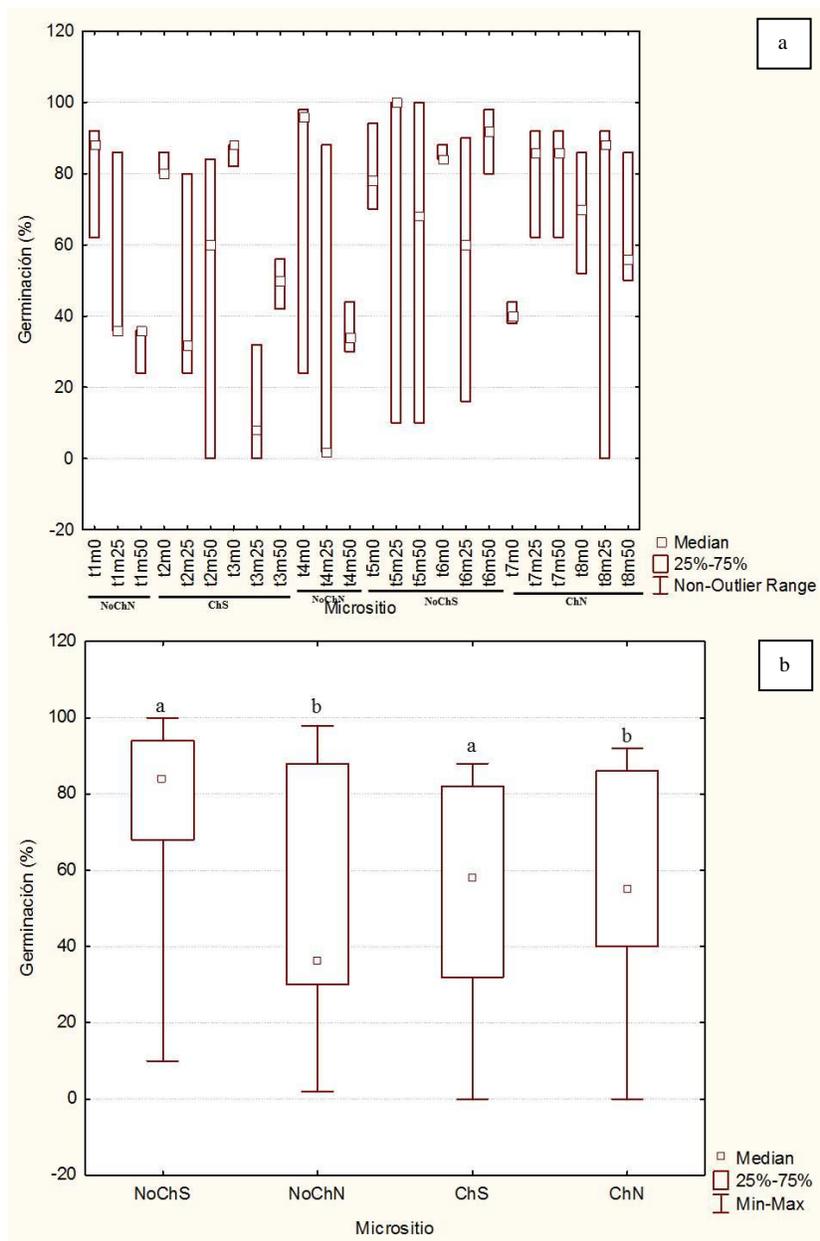


Figura 21. Porcentajes de germinación de *Cestrum thyrsoideum* en cada uno de los 24 micrositos (a) y (b) agrupados por tipo de micrositio del bosque de *Abies religiosa* en la CRM. m-0, m-25, m-50 corresponden a los tres micrositos (parte baja, media y alta de la ladera) en cada uno de los 8 transectos (t1-t8). NoChN (micrositos No Chaponeados orientados al Norte), ChS (micrositos Chaponeados orientados al Sur), NoChS (micrositos no Chaponeados orientados al Sur), ChN (micrositos Chaponeados orientados al Norte). Letras indican diferencias significativas por orientación de la ladera (S y N). Median = mediana.

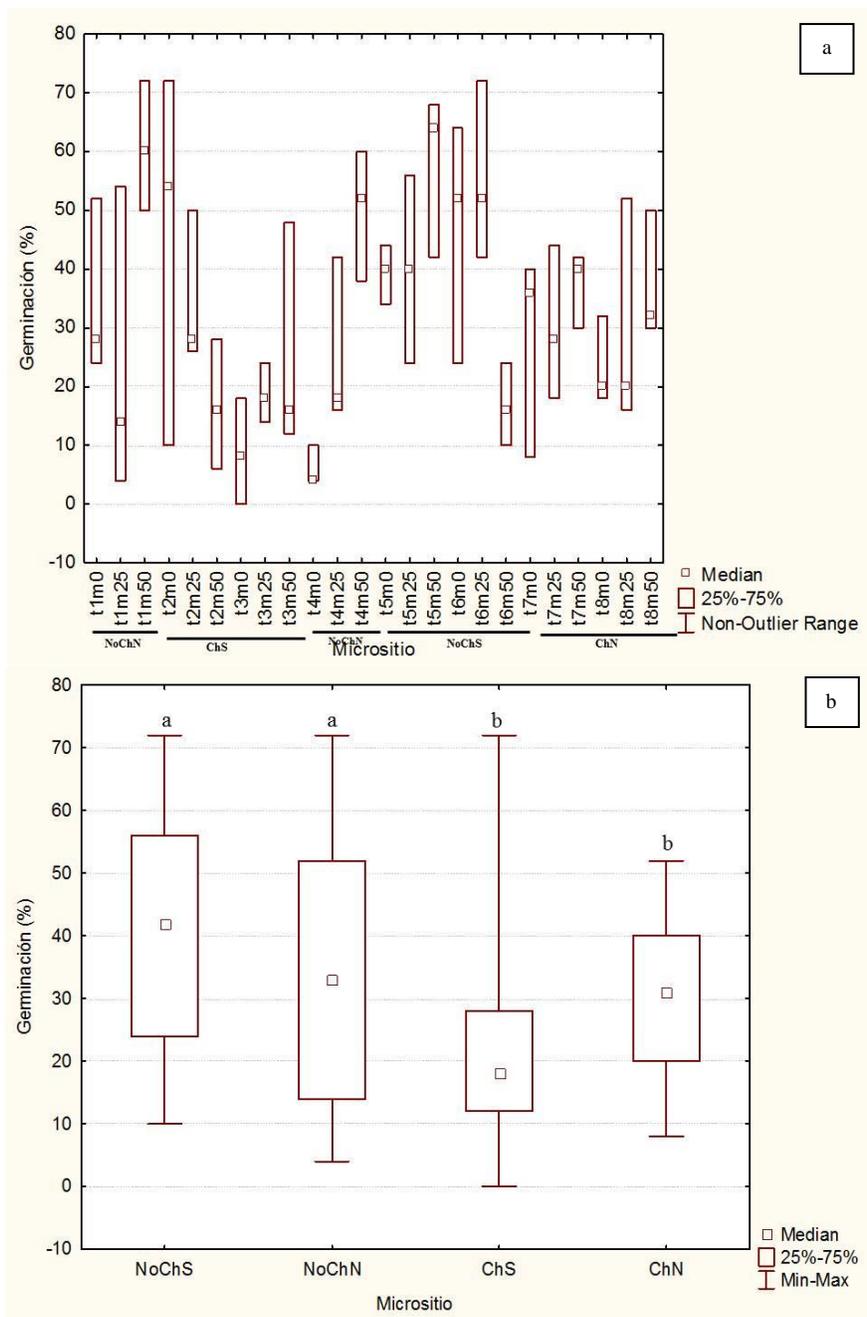


Figura 22. Porcentajes promedio (\pm e.e.) de germinación de *Symphoricarpos microphyllus* en cada uno de los 24 micrositios (a) y (b) agrupados por tipo de micrositio del bosque de *Abies religiosa* en la CRM. m-0, m-25, m-50 corresponden a los tres micrositios (parte baja, media y alta de la ladera) en cada uno de los 8 transectos (t1-t8). NoChN (micrositios No Chaponeados orientados al Norte), ChS (micrositios Chaponeados orientados al Sur), NoChS (micrositios no Chaponeados orientados al Sur), ChN (micrositios Chaponeados orientados al Norte). Letras indican diferencias significativas por el manejo forestal (Ch y NoCh). Median = mediana.

La germinación de *S. angulifolius*, *A. glabrata* y *C. thyrsoideum* mostró diferencias significativas por el efecto de la orientación de la ladera (Tabla 6, Figuras 18, 19, 21), mientras que el disturbio tuvo un efecto significativo y negativo sobre la germinación de *S. microphyllus* (Tabla 6, Figura 22).

Tabla 6. Resultados de los análisis del modelo lineal generalizado (GLM) para la germinación de *Senecio angulifolius*, *Ageratina glabrata*, *Symphoricarpos microphyllus*, *Cestrum thyrsoideum* y *Solanum cervantesii* en diferentes tipos de micrositios del bosque de *Abies religiosa*. Disturbio (micrositios chaponeados), DisturbioN (micrositios no chaponeados), OrientaciónS (micrositios orientados al Sur), OrientaciónN (micrositios orientados al Norte), asteriscos indican diferencias significativas ($p < 0.005$).

Efectos/Especie	Estimado	Error estándar	Valor de z	Pr (> z)
<i>Senecio angulifolius</i>				
Disturbio	-0.2314	0.1706	-1.356	0.1749
OrientaciónS	-0.5354	0.1744	3.070	0.00214**
Disturbio:OrientaciónS	0.2774	0.2749	1.119	0.2632
<i>Ageratina glabrata</i>				
Disturbio	-0.1578	0.1191	-1.32	0.1852
OrientaciónS	-0.271	0.1207	2.24	0.0248*
Disturbio:OrientaciónS	0.105	0.1727	0.61	0.543
<i>Symphoricarpos microphyllus</i>				
Disturbio	-8.889	3.075	-2.891	0.005**
OrientaciónS	4.611	3.075	1.500	0.13835
Disturbio:OrientaciónS	7.611	4.349	-1.750	0.08459
<i>Cestrum thyrsoideum</i>				
Disturbio	0.7028	0.7794	0.902	0.3672
OrientaciónS	1.7734	0.7894	2.247	0.0247*
Disturbio:OrientaciónN	-2.0990	1.1065	-1.897	0.0578
<i>Solanum cervantesii</i>				
Disturbio	-0.0274	0.4555	-0.6	0.952
OrientaciónN	-0.4232	0.4553	0.93	0.353
Disturbio:OrientaciónN	-0.1889	0.6443	-0.293	0.769

En la tabla 7 se observan los valores promedio de las variables ambientales en los tipos de micrositios y los porcentajes de germinación de las especies de *S. angulifolius* y *A. glabrata*. Los mayores porcentajes de germinación para ambas especies correspondieron a los micrositios NoChS (No

Chaponeados orientados al Sur), donde los valores de las variables ambientales de luz (R/FR y FSG) fueron las más altas, los valores de humedad y temperatura fueron intermedios (entre el más alto y más bajo de los micrositios) y el valor del pH del suelo fue el más alto.

Tabla 7. Valores promedio (\pm e.e.) de las variables ambientales de pH, nitrógeno (Ni), temperatura, humedad del suelo, FSG (factor de sitio global), R/FR (tasa de luz rojo/rojo lejano), G% (porcentaje de germinación) durante marzo-abril, y porcentajes de germinación de *Ageratina glabrata* y *Senecio angulifolius* en cuatro tipos de micrositios: NoChS (No Chaponeados orientados al Sur), NoChN (No Chaponeados orientados al Norte), ChS (Chaponeados al Sur), ChN (Chaponeados al Norte) del bosque de *Abies religiosa* en la CRM. En negritas se muestran los valores más altos de las variables.

Tipo de micrositio	pH	Ni %	temperatura °C	humedad %	FSG MJm ⁻² y ⁻¹	R/FR	G % <i>A. glabrata</i>	G % <i>S. angulifolius</i>
NoChS	6.06±0.01	0.58±0.02	11.41±0.16	66.51±0.16	0.450±12	1.72±0.14	19.83±0.85	19.11±1.4
NoChN	5.92±0.02	0.5±0.07	9.99±0.04	68.07±0.17	0.236±9.6	1.28±0.06	15.11±0.57	11.05±0.77
ChS	6.03±0.14	0.55±0.02	12.24±0.03	57.52±0.15	0.134±9.1	1.30±0.14	16.43±0.62	15±0.78
ChN	5.79±0.07	0.63±0.07	11.46±0.16	64.64±0.16	0.143±4	0.72±0.05	13.91±0.85	11.9±1.4

El pH, la humedad del suelo y el factor del sitio global (FSG) tuvieron un efecto significativo sobre la germinación de *A. glabrata* en los micrositios NoChN (No Chaponeados orientados al Norte) (Tabla 8), la humedad también tuvo un efecto significativo sobre la germinación de *S. angulifolius* en estos micrositios, pero también en los ChN (Chaponeados orientados al Norte). Para la germinación de esta especie otras variables también tuvieron un efecto significativo en otros micrositios, como la temperatura en micrositios Chaponeados y No Chaponeados orientados al Norte. La calidad de luz rojo/rojo lejano no resultó tener un efecto significativo sobre la germinación de estas especies en ningún micrositio.

Tabla 8. Resultados del análisis de GLMM (Modelo lineal generalizado de efectos mixtos) para las variables ambientales de pH, nitrógeno (Ni), temperatura, humedad del suelo, FSG (factor de sitio global) y su efecto sobre la germinación de *Ageratina glabrata* y *Senecio angulifolius* en cuatro tipos de micrositios: NoChS (No Chaponeados orientados al Sur), NoChN (No Chaponeados orientados al Norte), ChS (Chaponeados al Sur), ChN (Chaponeados al Norte) del bosque de *Abies religiosa* en la CRM. Los asteriscos indican diferencias significativas ($p \leq 0.05$).

Especies	Tipo de Micrositio	pH	Ni (%)	temperatura (°C)	humedad (%)	FSG (MJm ⁻² y ⁻¹)
<i>A. glabrata</i>	NoChS					
	NoChN	-2.63(0.7)**			-2.42(0.01)*	2.7(0.7)**
	ChS					
	ChN					
<i>S. angulifolius</i>	NoChS	-2.14(4.38)*	1.9(4.94), p= 0.05			
	NoChN			-2.25(0.05)*	3.94(0.018)***	
	ChS					
	ChN	-2.4(2.15e+00)*		2.3(1.41e+02)*	2.3(1e+02)*	

En la tabla 8 observamos los valores de las variables ambientales y de la germinación de *C. thyrsoides* y *S. cervantesii*. Los mayores valores de germinación para ambas especies se presentaron en micrositios no chaponeados, sin embargo, la primera prefiere germinar en mayor porcentaje en micrositios orientados al Sur, donde las variables de luz (R/FR y FSG) alcanzaron los mayores valores, mientras que la segunda germinó en mayores porcentajes en los micrositios orientados al Norte, que fueron los más húmedos y los que presentaron el valor más ácido del pH del suelo.

Tabla 8. Valores promedio (\pm e.e.) de las variables ambientales de pH, nitrógeno (Ni), temperatura (Temp), humedad del suelo, Factor de sitio global (FSG), tasa de luz rojo/rojo lejano (R/RL), porcentaje de germinación (G%) durante mayo-junio, y porcentajes de germinación de *Cestrum thyrsoides* y *Solanum cervantesii* en cuatro tipos de micrositios (ms): NoChS (No Chaponeados orientados al Sur), NoChN (No Chaponeados orientados al Norte), ChS (Chaponeados al Sur), ChN (Chaponeados al Norte) del bosque de *Abies religiosa* en la CRM. En negritas se muestran los valores más altos de las variables.

Tipo de micrositio	pH	Ni (%)	Temp (°C)	Humedad (%)	FSG (MJm ⁻² y ⁻¹)	R/RL	G % <i>C. thyrsoides</i>	G % <i>S. cervantesii</i>
NoChS	6.38±0.22	0.60±0.04	11.03±0.31	86.51±1.58	0.495±0.04	1.72±0.14	68.77±8.22	37±1.46

NoChN	6.15±0.25	0.57±0.06	11.7±0.48	94.75±0.21	0.261±0.02	1.28±0.06	46.77±4.28	46.44±5.37
ChS	6.1±0.2	0.64±0.01	12.22±0.22	83.7±0.06	0.169±0.03	1.30±0.14	54±3.73	33±1.57
ChN	5.75±0.15	0.65±0.04	11.32±0.16	86.81±0.9	0.158±0.01	0.72±0.05	57±3.35	45.88±2.45

En la tabla 9 se observan las variables ambientales que tuvieron un efecto significativo sobre la germinación de *C. thyrsoideum* y *S. cervantesii*. En los micrositios NoChN (No Chaponeados orientados al Norte) y en los ChN (Chaponeados orientados al Norte) todas las variables ambientales tuvieron un efecto significativo sobre la germinación de *C. thyrsoideum*, mientras que en los micrositios NoChS (No Chaponeados orientados al Sur) el pH, la temperatura y la humedad tuvieron un efecto significativo sobre la germinación de *S. cervantesii*, y en micrositios NoChN (No Chaponeados orientados al Norte) el nitrógeno, la humedad del suelo y el FSG tuvieron un efecto significativo en su germinación (Tabla 9). La calidad de la luz medida a través de la relación de luz rojo/rojo lejano no tuvo efecto significativo sobre la germinación de estas especies en ningún tipo de micrositio.

Tabla 9. Resultados del análisis de GLMM (Modelo lineal generalizado de efectos mixtos) para las variables ambientales de pH, Ni (nitrógeno), Temp (temperatura), Humedad del suelo, FSG (factor de sitio global) y su efecto sobre la germinación de *Cestrum thyrsoideum* y *Solanum cervantesii* en cuatro tipos de micrositios: NoChS (No Chaponeados orientados al Sur), NoChN (No Chaponeados orientados al Norte), ChS (Chaponeados al Sur), ChN (Chaponeados al Norte) del bosque de *Abies religiosa* en la CRM. Los asteriscos indican las diferencias significativas ($p \leq 0.05$).

Especies	Tipo de micrositio	pH	Ni(%)	Temp(°C)	Humedad	GSF(MJ m ⁻² y ⁻¹)
<i>Cestrum thyrsoideum</i>						
	NoChS		3.3(0.0008)***	3.7(0.0001)***	-3.6(0.0002)***	
	NoChN	6.5(7.5e-11)***	-3.04(0.002)**	-9.95<2e-16**	10.9<2e-16***	-6.3(1.7e-10)***
	ChS		2.3(0.02)*	5.1(3.2e-07)***		

ChN	-5.1(2.6e-07)***	-7.5(4.7e-14)***	-4.1(2.7e-05)***	-4.4(7.6e-06)***	-6.2(3e-10)***
-----	------------------	------------------	------------------	------------------	----------------

Solanum cervantesii

NoChS	3.6(0.0002)***		2.1(0.02)*	-3.3(0.0007)***	
NoChN		4.1(3.7e-05)***		-2.5(0.01)*	10.2<2e-16)***
ChS			3.07(0.002)**		
ChN	-5.9(2.3e-09)***				

Para *Symphoricarpos microphyllus* el mayor valor promedio de su germinación se encontró en los micrositios NoChS (No Chaponeados orientados al Sur) (Tabla 10).

Tabla 10. Valores promedio (\pm e.e.) de luz (FSG –factor de sitio global- y R/RL -tasa de luz rojo/rojo lejano-), temperatura, Humedad , pH y nitrógeno (Ni) del suelo y porcentaje de germinación (G %) de *Symphoricarpos microphyllus*, en distintos tipos de micrositios: NoChS (No Chaponeados orientados al Sur), NoChN (No Chaponeados orientados al Norte), ChS (Chaponeados al Sur), ChN (Chaponeados al Norte) del bosque de *Abies religiosa* en la CRM. Las letras indican diferencias significativas ($p \leq 0.05$) entre tipos de micrositios. Análisis estadístico a través de Modelo Linear Generalizado de efectos Mixtos (GLMM) para el FSG.

Variables	NoChS	NoChN	ChS	ChN
FSG ($\text{MJ m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$)	0.450 ± 12^a	0.236 ± 9.6^b	0.134 ± 9.1^a	0.143 ± 4^b
R/RL	1.72 ± 0.14	1.28 ± 0.06	1.3 ± 0.14	0.72 ± 0.05
Temperatura ($^{\circ}\text{C}$)	11.41 ± 0.08	9.99 ± 0.08	12.24 ± 0.06	11.46 ± 0.06
Humedad (%)	66.51 ± 0.32	68.07 ± 0.34	57.52 ± 0.3	64.64 ± 0.32
pH	6.06 ± 0.11	5.9 ± 0.03	5.9 ± 0.01	5.8 ± 0.08
Ni (%)	0.54 ± 0.09	0.51 ± 0.07	0.61 ± 0.03	0.63 ± 0.07
G %	43.3 ± 2.01	34.1 ± 2.02	25.3 ± 2.01	31.1 ± 2.02

En la tabla 11 se observa que el factor de sitio global (FSG) mostró diferencias significativas por el efecto de la orientación de la ladera.

Tabla 11. Resultados del análisis del Modelo lineal generalizado de efectos mixtos (GLMM) sobre el efecto del disturbio y orientación de la ladera sobre el Factor de Sitio Global (GLMM) y la germinación de *Symphoricarpos microphyllus* en diferentes tipos de micrositios del bosque de *Abies religiosa* en la CRM. DisturbioSi (micrositios chaponeados), OrientaciónS (micrositios orientados al Sur), los asteriscos indican diferencias significativas ($p < 0.005$).

FSG				
	Coef	SE	Z	P
DisturbioSi	-0.43	0.40	-1.09	>0.005
OrientaciónS	1.08	0.40	2.72	<0.005***
DisturbioSi:OrientationS	-1.48	0.57	-2.59	<0.005***

El análisis de componentes principales (PCA) mostró que la orientación de la ladera explica la distribución de la mayoría de los micrositios y que los mayores porcentajes de la germinación de *Senecio angulifolius* y *Ageratina glabrata* estuvieron asociados a los micrositios con orientación al Sur (Figura 23).

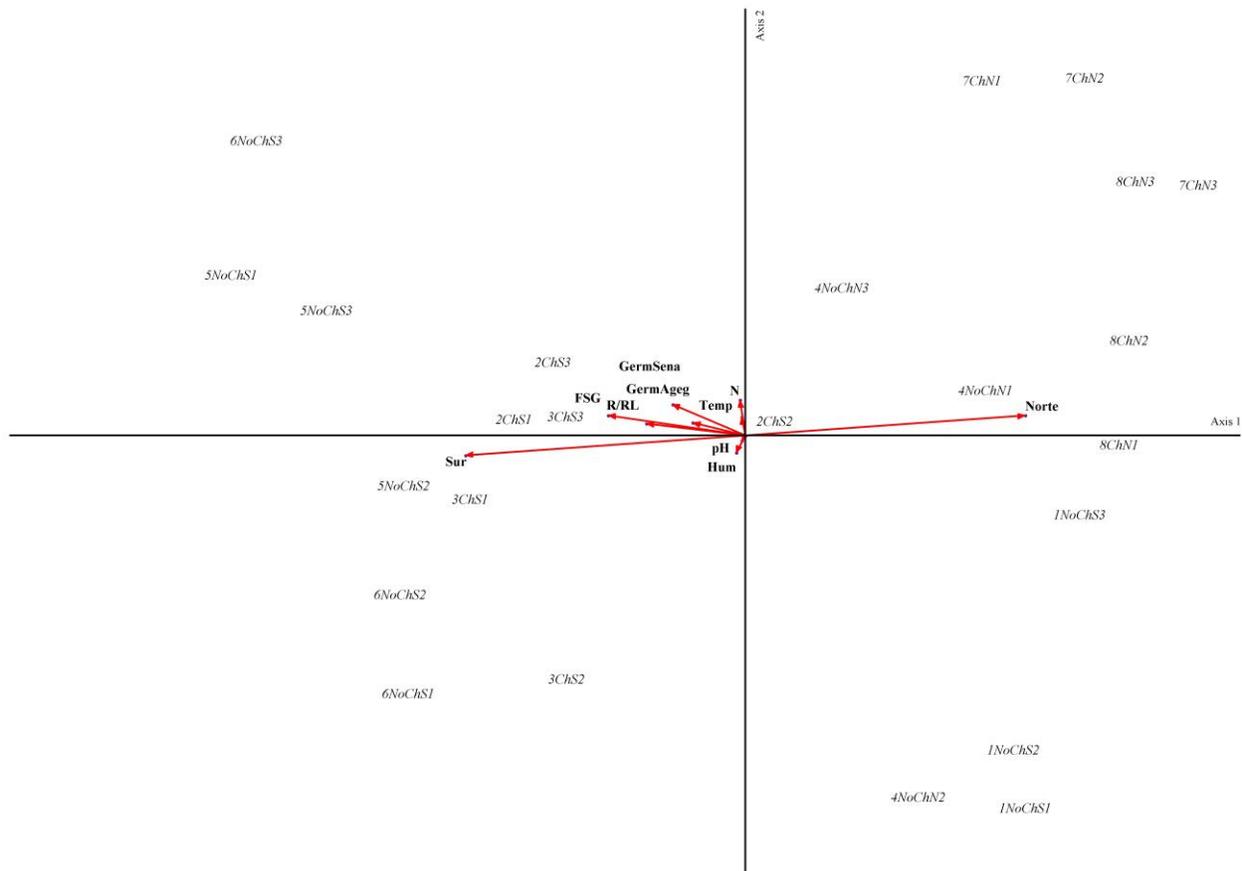


Figura 23. Análisis de componentes principales (PCA) para la germinación de *Senecio angulifolius* y *Ageratina glabrata* (GermSena y GermAgeg) en 24 micrositios diferentes en su orientación de ladera y manejo forestal en el bosque de *Abies religiosa* en la CRM. Los números del 1 al 8 indican los transectos. NoCh y Ch indican micrositios No Chaponeados y micrositios Chaponeados, respectivamente, S and N indican orientación Sur y Norte, respectivamente. Los números al final de cada nombre del micrositio (1, 2, 3) indican la ubicación de los micrositios en la parte más baja (0m), media (25) y alta (50) de la ladera en una distancia de 50 m del transecto. Eje X (34 % de la variación explicada), Eje Y (52% de la variación explicada).

Igualmente para las solanaceas, la variable de la orientación de la ladera es la que determinó la distribución de los micrositios (Figura 24). La germinación de *C. thyrsoideum* estuvo asociada a los micrositios NoChS (No Chaponeados orientados al Sur) y la de *S. cervantesii* estuvo asociada a los micrositios NoChN (No Chaponeados orientados al Norte), donde también la humedad fue una variable importante.

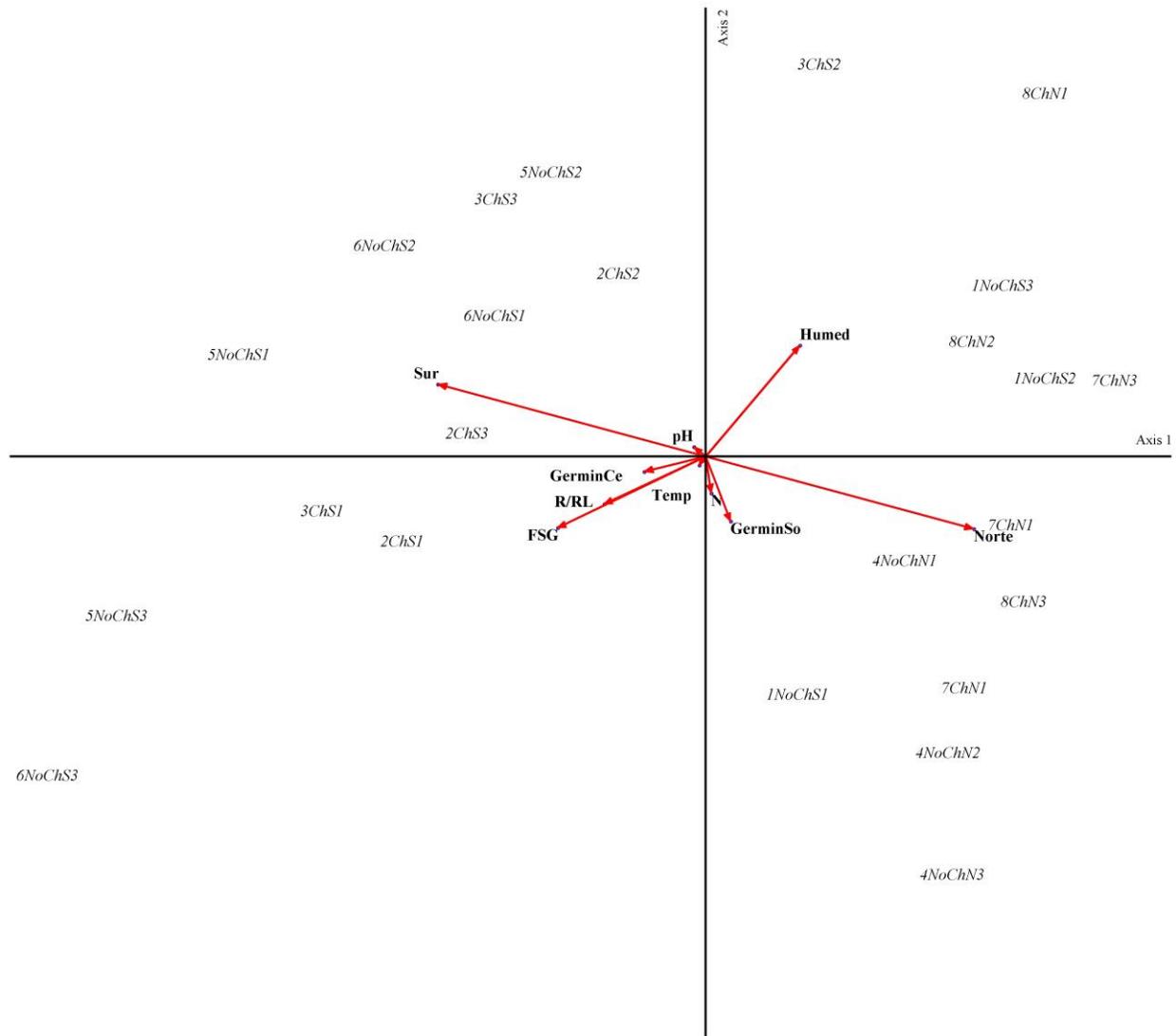


Figura 24. Análisis de componentes principales (PCA) para la germinación de *Cestrum thyrsoideum* y *Solanum cervantesii* (GerminCe y GerminSo) en 24 micrositios diferentes en su orientación de ladera y manejo forestal en el bosque de *Abies religiosa* en la CRM. Los números del 1 al 8 indican los transectos. NoCh y Ch indican micrositios No Chaponeados y micrositios Chaponeados, respectivamente, S and N indican orientación Sur y Norte, respectivamente. Los números al final de cada nombre del micrositio (1, 2, 3) indican la ubicación de los micrositios en la parte más baja (0m), media (25) y alta (50) de la ladera en una distancia de 50 m del transecto. Eje X (31% de la variación explicada), Eje Y (49% de la variación explicada).

En la figura 25 se observa que el FSG (influenciado por la orientación de la ladera), la temperatura y la humedad son las variables principales que determinan la distribución de los micrositios y la

germinación de *Symphoricarpos microphyllus* está asociada a los micrositios No Chaponeados orientados al Sur, que fueron los sitios más húmedos e iluminados.

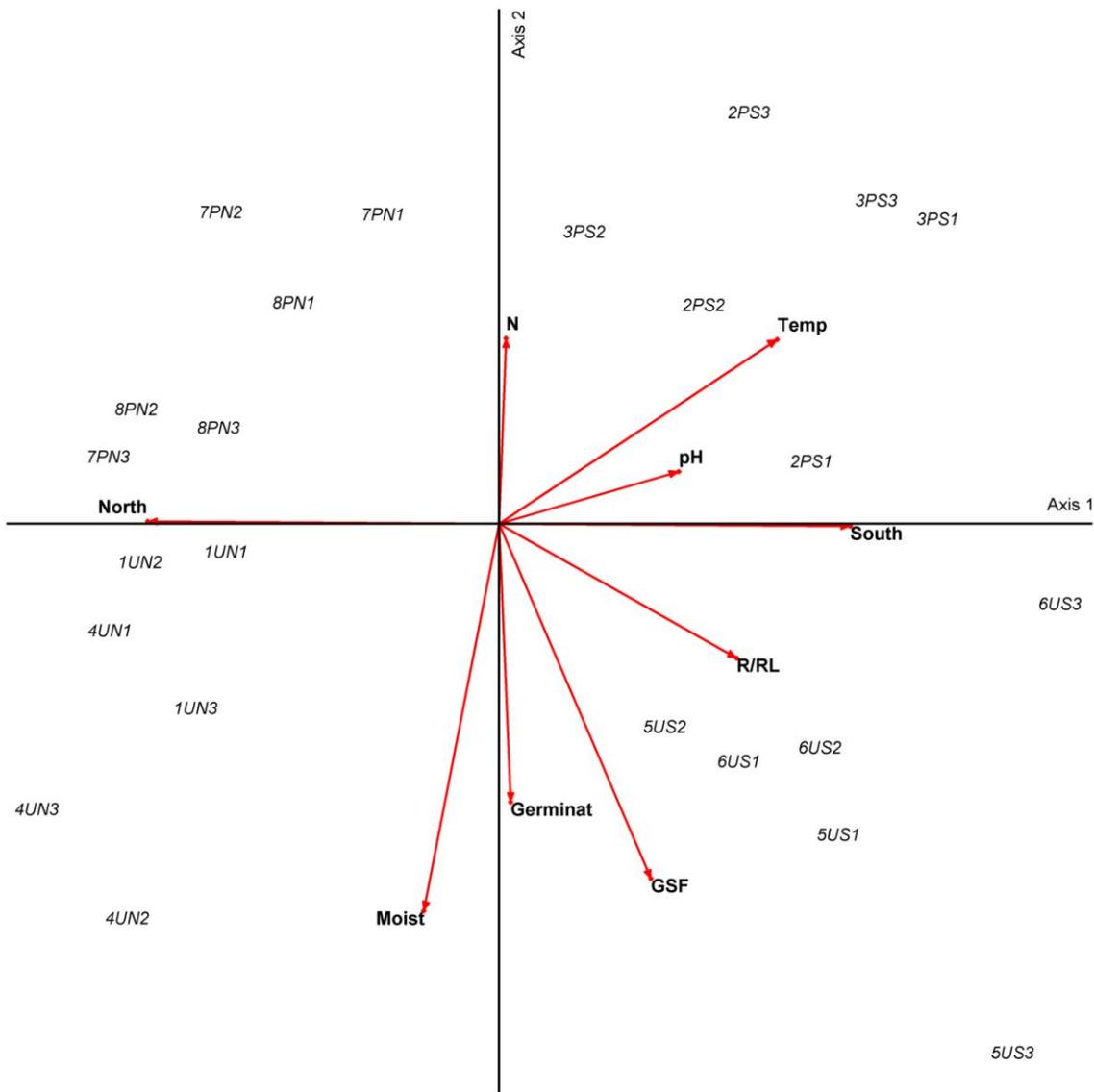


Figura 25. Análisis de componentes principales (PCA) para la germinación de *Symphoricarpos microphyllus* (Germinat) en 24 micrositios diferentes en su orientación de ladera y manejo forestal en el bosque de *Abies religiosa* en la CRM. Los números del 1 al 8 indican los transectos. U y P indican micrositios No Chaponeados y micrositios Chaponeados, respectivamente, South (Sur) y North (Norte) indican la orientación de la ladera. Los números 1, 2 y 3 indican la ubicación de los micrositios en la parte más baja, media y alta de la ladera en una distancia de 50 m del transecto. Eje X (34.86% de la variación explicada), eje Y (58.29% de la variación explicada).

Discusión

El contenido de humedad de las semillas varía entre especies (Vertucci *et al.*, 1994). Las especies arbustivas de este estudio presentaron porcentajes de humedad entre 3 y 8%, que son similares a los observados por Bonilla-Valencia (2017a), para una especie fanerofita de la familia Caprifoliaceae del sitio de estudio (5.65%). De acuerdo con la clasificación de Bonner (1990), las semillas que contienen aproximadamente entre 5 y 8% de humedad y que pueden permanecer viables por dos años cuando son almacenadas a temperaturas entre los 5-18 °C, o incluso menores, corresponden a la categoría de ortodoxas verdaderas. Este es el caso de especies arbóreas de bosques templados de los géneros *Abies*, *Alnus*, *Fraxinus*, *Pinus*, y por los valores del contenido de humedad y mantenimiento de viabilidad también corresponden a las especies arbustivas de este estudio. De acuerdo con Vertucci *et al.*, 1994) las semillas almacenadas en condiciones de humedad relativa del 10% pueden conservar su viabilidad por un tiempo, sin embargo, esto también depende de las condiciones de luz y temperatura a las cuales se almacenen (Ellis *et al.*, 1990). Las semillas de las especies estudiadas estuvieron almacenadas por un año en un ambiente donde la humedad fue del 20% en promedio y en condiciones de oscuridad, su pérdida de viabilidad no fue mayor al 15% para la mayoría, lo cual nos indica que estas semillas pueden almacenarse por al menos un año en estas condiciones.

De acuerdo con el Data Base Seed Bank.org, las semillas de las especies arbustivas bajo estudio (*Ageratina glabrata* y las especies de los géneros *Symphoricarpos*, *Ribes*, *Cestrum*, *Solanum*, *Senecio*) son ortodoxas, es decir que pueden reducir sus contenidos de humedad sin tener daños significativos en sus estructuras. Las semillas de *Cestrum thyrsoides* y *Symphoricarpos microphyllus* son las que menos viabilidad perdieron en un periodo de dos años (4 y 5% respectivamente), por lo que son especies que se pueden almacenar para utilizarlas posteriormente. Es común que las semillas ortodoxas de algunas especies de bosques templados puedan almacenarse hasta los 1.5 °C sin perder viabilidad ni sufrir daños (Baskin y Baskin, 1998). Por otro lado, las semillas de especies como *Ribes*

ciliatum y *Senecio barba-johannis* perdieron mayor viabilidad y la posibilidad de almacenarlas para reutilizarlas posteriormente puede no brindar los resultados esperados, dependiendo de las características de los proyectos donde se utilicen. Antes de tomar decisiones en cuanto al uso de las semillas de diferentes especies, se debe descartar también la presencia de una latencia secundaria, que es la que surge después de que las semillas se desprenden de la planta madre y que son sometidas a la oscuridad en temperaturas en las cuales germinan en la luz, por ejemplo, por ser almacenadas en la oscuridad o estar enterradas en el suelo (Khan, 1980). En el caso de *S. barba-johannis* su pérdida importante de viabilidad puede estar relacionada con lo reportado por Booner (2008) quien menciona que las semillas están protegidas de los daños mecánicos que pueden sufrir durante su almacenamiento en condiciones naturales en el suelo o en condiciones artificiales gracias a la testa, y dicha cubierta es más gruesa y por tanto más protectora en varias especies, sin embargo en el caso de los aquenios de las compuestas, esta testa es más bien delgada y/o blanda. La baja viabilidad registrada en las semillas de esta especie se reflejó en los también bajos porcentajes de germinación obtenidos, tanto en cámaras de germinación como en los micrositos de estudio. De acuerdo con Popay y Roberts (1970) es común que las especies del género *Senecio* requieran de un tratamiento de estratificación para romper la latencia fisiológica, posteriormente germinan fácilmente en luz roja y/o luz blanca, mientras que la luz rojo lejano puede inhibir su germinación (como se observó en el caso de los resultados de germinación en cámaras para *Senecio barba-johannis*). Sin embargo, sin bajas temperaturas o sin el uso de giberelinas y sin las condiciones favorables de luz, una población latente de semillas de algunas especies de *Senecio* mostrará bajos porcentajes de germinación. Estos factores pudieron haber estado involucrados en los bajos porcentajes de germinación observados en dicha especie.

En el caso de *Ribes ciliatum* sus semillas tienen embriones lineares que no están bien desarrollados morfológicamente en el momento de la dispersión de los frutos (las bayas que contienen a las semillas) (Baskin y Baskin, 1998), por lo que están latentes. Dicha latencia morfológica se puede

romper con un periodo de estratificación que va de los 60 a los 300 días (dependiendo de la especie) o alternando temperaturas bajas-altas-bajas. Aunque también se han alcanzado porcentajes altos de germinación para varias especies de *Ribes* sin estos tratamientos (Mattana *et al.*, 2012). Además, se ha reportado que puede haber inhibidores del crecimiento en la testa. Autores como Baskin y Baskin (1998) han aplicado tratamientos de escarificación con peróxido de hidrógeno y/o ácido sulfúrico al 10 % que han resultado en altos porcentajes de germinación de especies de este género. Este último tratamiento fue aplicado después del primer ensayo de germinación con esta especie al ver que no se observó germinación, pero tampoco fue exitoso. Varios autores también sugieren que varias especies de *Ribes* poseen una latencia morfofisiológica (Baskin y Baskin, 1998), cuya existencia no ha sido comprobada. Lo anterior puede relacionarse con los resultados de este trabajo, en el cual no se registró germinación de *R. ciliatum* ni el campo ni en cámaras de germinación aunado al hecho de que no les aplicamos ningún tratamiento de estratificación para el posible rompimiento de una latencia.

Con respecto a la respuesta de las semillas de las especies arbustivas bajo estudio a las diferentes calidades de luz, todas ellas germinaron en diferentes porcentajes. Martínez-Camacho *et al.* (2018) reportaron este comportamiento para otra especie arbustiva de este bosque (*Acaena elongata*), argumentando que esto puede indicar cierto grado de indiferencia a la luz. Habitualmente las semillas que requieren luz para germinar son de tamaño pequeño, lo que les asegura en cierta medida poder germinar cuando están cerca de la superficie del suelo mientras están en un banco de semillas, sin embargo, también se ha postulado que la luz promueve la germinación de numerosas semillas sin importar su tamaño (Fenner *et al.*, 2005). El que las especies muestren mayor porcentaje de germinación en luz blanca, por ejemplo, *A. glabrata* o en luz roja como *C. thyrsoides*, sugiere que la calidad de la luz es un requerimiento importante para germinar. Como mencionan Fenner *et al.* (2005), este comportamiento es común entre especies con semillas pequeñas (0.2 mm-5 mm), que además pueden tener características de especies pioneras o de vegetación secundaria, que germinan bajo claros

del dosel naturales o creados por un disturbio antropogénico. Cuando las semillas requieren luz rojo lejano para germinar (LRL), como se observó en los experimentos de cámaras de germinación para *S. angulifolius* y *S. mycrophyllus*, este tipo de semillas pueden recibir esta calidad de luz en condiciones naturales si están en micrositios cubiertos por dosel o por sotobosque y también al estar enterradas ligeramente bajo hojarasca y/o suelo, pues estos elementos filtran la luz modificando su composición electromagnética (Orozco-Segovia y Sánchez-Coronado, 2013), o cuando al madurar y/o desprenderse de la planta madre están envueltas en cubiertas que filtran la luz (Cresswell y Grime, 1981). Las semillas de estas especies que germinaron en valores bajos de la relación R/RL (valores menores a 1, más luz rojo lejano que roja) son consideradas por Jankowska y Daws (2007) como especies que pueden ser tolerantes a la sombra.

Asimismo, cuando se presenta el caso contrario, es decir que las semillas no germinan en condiciones de valores bajos de la tasa de luz R/RL (y que lo hacen donde hay mayor cantidad de luz blanca o roja), como *A. glabrata*, *S. cervantesii* y *C. thyrsoideum*, Yirdaw y Leinonen (2002) proponen que estas respuestas permiten a la semilla detectar la presencia de un claro del dosel. El significado ecológico de esto es que algunas proporciones de un lote de semillas no germinarán en condiciones de luz rojo lejano, lo cual puede permitir evadir la posible competencia entre las plántulas de especies arbustivas y coníferas, lo que podrá disminuir el riesgo de una alta mortalidad de las plántulas de especies que son intolerantes a la sombra durante su crecimiento. Ésta también puede ser una estrategia de *Senecio barba-johannis* que germinó en los valores más bajos en todas las calidades de luz, pero respondió con mayores porcentajes a la luz roja y luz blanca. Probablemente esta especie tenga capacidad para colonizar sitios abiertos, donde la luz roja tiene mayor incidencia a nivel del suelo porque no es filtrada por un dosel, hojarasca o sotobosque; sin embargo, la pérdida de su viabilidad en un 20% en un año, y el hecho de que en este estudio se observaron porcentajes de germinación muy bajos, pueden ser antecedentes negativos para utilizarla, inmediatamente después de la colecta, en

algún plan de reforestación/restauración. Los bajos porcentajes de germinación se deben probablemente a la existencia de una latencia primaria o a que como algunas especies de ambientes templados se requiera de un tratamiento previo de estratificación fría (Baskin y Baskin, 1998). Se ha reportado que las semillas de algunas especies de *Senecio* tienen comúnmente requerimientos lumínicos en combinación con requerimientos térmicos para germinar (Popay y Roberts, 1970) por lo que pueden no germinar inmediatamente después de que son recolectadas (o dispersadas) y sembradas. Aunado a lo anterior pueden también madurar en distintos momentos porque, como otras compuestas pueden presentar un heteromorfismo morfo-funcional ligado a diferentes grados de latencia primaria. También se debe considerar que el grado de latencia depende en gran medida de los efectos maternos en las semillas (por ejemplo de las variables ambientales durante su producción, de la cantidad de nutrientes recibidos por las semillas de parte de la planta madre) (Cavers y Harper, 1966).

Podemos decir que las especies de estudio poseen semillas de tipo polimórficas o heteromórficas funcionalmente hablando (relacionado esto con lo que en inglés se denomina “germination polymorfism”, de acuerdo con Cavers y Harper, 1966), pues se registraron números diferentes de plántulas que emergieron en diferentes calidades de luz en las cámaras de germinación.

Esto es muy importante, pues esta variabilidad funcional es la que hace posible la germinación en diferentes micrositos (Cavers y Harper, 1966). La variabilidad funcional de las semillas está relacionada a menudo con una variabilidad morfológica y se ha encontrado en especies de las familias Asteraceae, Amaranthaceae, Chenopodiaceae y Polygonaceae, por ejemplo. Esta diversidad puede incluir procesos que ocurren en más de una etapa del ciclo de vida de un individuo, como la dispersión de sus semillas, el tiempo en el cual germinan y sus respuestas germinativas a la calidad de la luz y la temperatura, y la dinámica del banco de semillas que forman. Además, esto puede maximizar la sobrevivencia de las plántulas en condiciones ambientales que pueden ser estresantes. Cabe aclarar que esta variabilidad ocurre en las semillas que son incluso producidas por un mismo individuo.

De las especies estudiadas, *Senecio barba_johannis* mostró los menores porcentajes de germinación en condiciones de oscuridad (OS), aunque en general germinó en muy bajos porcentajes en todas las calidades de luz, como ya se indicó. Con respecto a lo anterior, autores como Cresswell y Grime (1981) han documentado que las brácteas con clorofila que rodean a los aquenios de algunas especies de *Ageratina* durante su maduración en la planta madre filtran la luz, y esto provoca una inhibición de la germinación en la oscuridad. Para *S. angulifolius* se observó que en efecto hay cierta indiferencia a la luz, pues germinó en porcentajes cercanos entre la calidad de luz blanca (LB), rojo lejano (RL) y oscuridad (OS), esta respuesta puede ser motivada por un menor flujo fotónico recibido por la semilla cuando estuvo en maduración, lo cual hace que las semillas no sean tan responsivas a la luz. Esto evidentemente provee ventajas a las semillas cuando están bajo la hojarasca o enterradas en un banco de semillas. Para otras especies de compuestas, las bractéolas o incluso las cubiertas de los aquenios, sobre todo las de color negro pueden afectar las tasas de luz rojo/rojo lejano (R/RL) percibida y por tanto la germinación.

Senecio angulifolius se comportó de manera similar a su congénere. También germinó con cierta indiferencia a la luz, pues incluso el porcentaje de germinación en condiciones de OS fue mayor a los porcentajes observados en LR y RL. Las razones de esto pueden ser las mismas mencionadas con anterioridad y por lo tanto también es una especie cuyas semillas pueden tener ventajas mientras están bajo hojarasca y/o suelo.

Ageratina glabrata también mostró indiferencia a la luz, por lo que su comportamiento fue similar al de las otras dos especies de compuestas. En este caso también puede haber ocurrido una reacción de HIR (high irradiance response-respuesta a la alta irradiancia), dicha respuesta ocurre cuando las semillas son expuestas a la luz, sobre todo a la luz roja que es la de más alta energía, cuando esto sucede, la semilla ya no puede responder a la luz roja, y las conversiones del fitocromo se detienen. Se ha reportado que algunas especies de este género tienen requerimientos lumínicos para

germinar, por lo que presentan una dispersión diferencial en el tiempo, lo que puede asegurar la disponibilidad del micrositio seguro cuando todas las especies deciduas pierden sus hojas, lo que permite una mayor disponibilidad de luz para su germinación (Walck *et al.*, 1997).

Las solanaceas también mostraron tener semillas funcionalmente polimórficas, además también respondieron con cierta indiferencia a la luz, pues germinaron en porcentajes cercanos al 50 % en oscuridad. Entre las dos la menos indiferente a la luz fue *Cestrum thyrsoideum*, pues los porcentajes de germinación en LB y OS fueron menos cercanos. Para ambas se observó que la germinación fue inhibida por la luz RL, aun así, por su respuesta positiva a la OS pueden formar parte del banco de semillas.

Por su parte *Symphoricarpos microphyllus* también mostró semillas polimórficas, como se ha reportado para otras especies de la familia Caprifoliaceae (Jacobs *et al.*, 2010) con indiferencia a la luz, contrario a los casos de las especies de solanaceas, esta especie fue estimulada por la luz RL para germinar, lo cual también le permite germinar bajo hojarasca, suelo (Jankowska y Daws, 1997), o vegetación secundaria.

De acuerdo con estos resultados, las semillas de las especies estudiadas son polimórficas en su respuesta a la luz, en general son heliófitas, como se ha mencionado para otras especies arbustivas en general (Kwiatkowska-Falińska *et al.*, 2011), aunque el que proporciones importantes de las semillas de *Ageratina glabrata*, *Senecio angulifolius* y *Symphoricarpos microphyllus* puedan germinar en RL, significa también que es posible encontrarlas ya sea germinando y/o estableciéndose en sus micrositios en etapas sucesionales posteriores al establecimiento de especies pioneras.

El presentar un tamaño pequeño se ha asociado con la capacidad de la semilla para formar bancos de diferente duración en el suelo. De la misma manera, algunas especies herbáceas de ambientes templados han mostrado que la influencia de la luz en su germinación es mayor en semillas pequeñas que en grandes (Fenner *et al.*, 2005). Dentro de este patrón todas las especies incluidas en

este estudio podrían mostrar dependencia de la luz por su tamaño pequeño (entre los 2 y los 5 mm de longitud), por lo que todas podrían ser formadoras de bancos de semillas del suelo, sobre todo *S. angulifolius* cuya germinación en LRL alcanzó los mayores porcentajes de germinación, en comparación con las demás calidades de luz, incluso que *A. glabrata*, que aunque germinó en mayores porcentajes en LB, su germinación en LRL y OS alcanzó también porcentajes altos (40 y 45%, respectivamente). Otras investigaciones en el sitio de estudio han reportado la presencia de estas dos especies en el banco de semillas (Solis, 2015). *Cestrum thyrsoides* y *S. cervantesii* también han sido reportadas como parte del banco de semillas del sitio de estudio (Martínez-Orea *et al.*, 2013; Godoy-León, 2017), y por sus altos porcentajes de germinación en la oscuridad (25 y 75%; respectivamente), pueden estar enterradas bajo hojarasca e incluso bajo algunos centímetros de suelo y germinar si es que son viables, sin olvidar que en ocasiones, la ausencia de la germinación para todas las especies en general también puede ser causada por una concentración de gases en el suelo que no es la óptima (Sarlistyaningsih *et al.*, 1996).

Por lo anterior, estas especies son importantes para la regeneración natural de los bosques de *A. religiosa* y pueden brindar resiliencia al sistema. *Senecio angulifolius* y *Symphoricarpos microphyllus* germinaron en un 40 y 12% en luz rojo lejano, respectivamente, alcanzando mayores porcentajes de germinación en esta calidad de luz que en las otras y mayores a su vez que los alcanzados por otras especies, esto sugiere que estas especies germinan en mayores valores en bosques con alguna cobertura del dosel, con presencia de un sotobosque o bajo la hojarasca (Orozco-Segovia y Sánchez-Coronado, 2013). Estas son especies que se pueden almacenar sin una pérdida importante de viabilidad, obviamente dependiendo de las características del lote de semillas y de las condiciones de almacenamiento, pues otras especies de *Senecio* se han encontrado viables hasta por cuatro años en bancos de semillas del suelo (Dickie *et al.*, 1988), aunque la lenta velocidad de germinación de algunas especies de este género (caso de *S. barba-johannis*) es una variable que se debe tomar en cuenta al

utilizarla. Por otro lado debemos considerar que el método de propagación de esta especie a través de estacas (como se hace con otras especies cuyas semillas son difíciles de germinar) no contribuye a conservar la diversidad genética de la especie en cuestión.

Solanum cervantesii, *Cestrum thyrsoideum* y *Ageratina glabrata* germinaron en mayores porcentajes en luz blanca, como es el caso de otras compuestas como *Artemisia sphaerocephala*, que germinan en porcentajes de 90% en este tipo de luz (Huang y Gutterman, 1999). Esto es un indicador de que son especies que podrían ser utilizadas para reforestar sitios abiertos y deforestados, una ventaja de su uso es que, como se observó, sus semillas se pueden almacenar en condiciones de laboratorio pues su pérdida de viabilidad no fue mayor al 15% después de un año de ser recolectadas. Es importante retirar el fruto carnoso de las semillas para evitar su infestación por hongos en el caso de las solanaceas.

Además de la capacidad de las semillas para germinar en diferentes condiciones de luz, de su viabilidad y de su contenido de humedad, la tasa o velocidad de germinación es un parámetro que puede ser tomado en cuenta para considerar algunas especies para reforestar/restaurar bosques. Por ejemplo, las tasas de germinación registradas para las especies estudiadas son intermedias de acuerdo con Contreras (2015), es decir que el 50 % de las semillas germinaron entre los días 5 y 6 (*C. thyrsoideum*, *S. cervantesii*), y para otras bajas, es decir que el 50 % de la germinación se obtuvo posterior al día 6 (*S. barba-johannis*). Shipley y Parent (1991) reportan que las especies anuales tienen velocidades de germinación más altas que las especies incluidas en este estudio. Esto también se relaciona con el tipo de ecosistema al que las especies pertenecen, por ejemplo las especies de ambientes áridos, en los cuales la precipitación puede ser esporádica, tienden a tener tasas de germinación más altas por lo impredecible de las lluvias. En cambio especies de ambientes en los cuales la humedad se mantiene alta por mayor tiempo durante el año, las tasas de germinación son de intermedias a bajas (Jurado y Westoby, 1992). En este trabajo la humedad del suelo se mantuvo cerca

de un 40% en la época seca en algunos micrositios orientados al norte, sobre todo aquellos donde la vegetación secundaria no fue eliminada. Lo anterior también es importante para las especies con semillas ortodoxas, pues para estas, las condiciones de sombra son ideales para evitar que una mayor cantidad de luz roja (la de más alta energía) que esté disponible -por ejemplo en micrositios chaponeados o bajo claros del dosel grandes u orientados al sur-, provoquen que se desencadene en las semillas una reacción de HIR y que por lo tanto no puedan responder al tipo de luz que esté disponible para germinar

Con lo anterior se puede recomendar el uso de las especies de estudio (a excepción de *Ribes ciliatum*, pues no se conocieron mediante nuestro método los valores de las variables ambientales que conforman el micrositio seguro para la germinación de sus semillas) en planes de reforestación/restauración de zonas de bosque con cobertura del dosel, donde no se haya llevado a cabo el chaponeo y que estén en laderas orientadas al norte, de preferencia. Por ello se pueden recolectar semillas de estas especies siguiendo las recomendaciones de Broadhurst *et al.* (2008), quienes mencionan que esto debe realizarse tomando en cuenta varias consideraciones como: a) es recomendable utilizar semillas de la localidad porque están adaptadas al sitio que habitan, b) cuales los tamaños de la recolecta con respecto a lo que se desea reforestar y c) las características de la población de la especie requerida para abarcar suficiente diversidad genética (lo cual es algo que tiene un grado de complejidad, dada la premura existente para realizar estudios ante la alta tasa de transformación/destrucción de los bosques), y d) hacer una revisión de las condiciones requeridas para el almacenamiento de las semillas (luz, temperatura, humedad del sitio de almacén y tratamientos de escarificación o estratificación).

En el sitio de reforestación se recomienda que la vegetación secundaria no sea eliminada porque ejerce una función filtradora de la luz y evita la pérdida de humedad del suelo. Se propone utilizar las siguientes especies de arbustos: *S. angulifolius*, *A. glabrata*, *C. thyrsoides*, *S. cervantesii* y *S.*

mycophyllus, porque son ortodoxas y se pueden almacenar, mantienen su viabilidad después de dos años de almacenamiento en condiciones de laboratorio y tienen tasas de germinación intermedias.

En particular *S. mycophylla* se recomienda utilizar para reforestar sitios de bosque que no hayan sido chaponeados porque sus semillas requieren diferentes calidades de luz para germinar, así como cambios de temperatura que pueden darse en este tipo de sitios por el efecto de la vegetación secundaria, pues esta retiene humedad del suelo y puede ejercer cambios de temperatura importantes sobre él, donde las semillas se encuentran, por el efecto de su sombra, lo cual aunado a condiciones meteorológicas de la temporada, como una nevada, por ejemplo, pueden provocar una estratificación fría en la semilla, lo que rompe su latencia morfofisiológica (Baskin y Baskin, 1998). También se puede administrar un tratamiento de estratificación fría a las semillas, previamente a la siembra, como lo recomienda Leadem (1997) para este tipo de especies. En diferentes ecosistemas, sobre todo en bosques templados localizados a diferentes altitudes, la temperatura es un factor importante y una señal muy precisa que regula la germinación (Baskin y Baskin, 1998). En el análisis multivariado también se observó que en los micrositos del bosque de la CRM, la germinación de esta especie depende en gran medida de un contenido importante de humedad del suelo, así como de una calidad de la luz en particular. Para algunas especies con latencia morfofisiológica, como es el caso de *S. mycophyllus*, además de los requerimientos lumínicos para germinar, se requiere una estratificación con bajas temperaturas para romper la latencia, como ya se mencionó. Hay que recordar que en la ruptura de la latencia hay ciclos en la entrada y salida de esta, que son regulados por factores endógenos de las semillas (Pawłowski, 2007). Las semillas con este tipo de latencia deben ser expuestas a cambios de temperatura para romperla y así germinar bajo las condiciones de luz y humedad requeridas. Las especies del género *Symphoricarpos* tienen latencia morfofisiológica, esto quiere decir que sus embriones son lineales y deben crecer para que ocurra la germinación, además tienen una latencia fisiológica que no es conocida del todo aún. De acuerdo con Hidayati *et al.* (2001)

y con Baskin y Baskin (1998), esto corresponde a una latencia morfofisiológica no profunda y compleja, en la cual la temperatura y la calidad de la luz son cruciales (Nikolaeva, 1969). Sobre la ecología de la germinación de las especies de *Symphoricarpos* autores como Hidayati *et al.* (2001), reportan que los embriones de las semillas crecen cuando se exponen a fluctuaciones de temperatura entre los 0 y los 10 °C. De acuerdo con Pelton (1953), someter a las semillas de *S. occidentalis* a temperaturas fluctuantes entre los 5 y los 15 °C, resulta en porcentajes más altos de germinación (ca. 50%), que si se mantienen en temperaturas constantes de 10 °C.

En el sitio de estudio, la nevada inusual que ocurrió en marzo de 2016 y las bajas temperaturas registradas durante dicho mes de acuerdo con los registros de los medidores colocados en los micrositios de estudio, pudieron haber causado el crecimiento de los embriones de las semillas y la pérdida de su latencia. Es preciso mencionar que durante febrero y marzo de dicho año se registraron fluctuaciones de temperatura de -2.5 °C a las 6:00 de la mañana hasta los 20.5 °C a las 16:00 horas en micrositios NoChaponeados. Estas variaciones en la temperatura de hasta 22 °C pudieron haber favorecido a las semillas para romper su latencia y por lo tanto se observaron mayores porcentajes de germinación en micrositios NoChS sobre todo y en segundo lugar en los NoChN (No Chaponeados al Sur, No Chaponeados al Norte), donde los mayores valores de humedad fueron registrados en comparación con los de micrositios chaponeados. La humedad es por tanto muy importante en especies de éste género, por ejemplo, *S. occidentalis* mostró también mayores valores de germinación en suelos húmedos, que en suelos menos húmedos (Pelton, 1953). Adams (1972) reporta que *S. racemosus* alcanzó 50% de germinación en semillas que fueron expuestas a temperaturas bajas de invierno por un año y las que no germinaron se mantuvieron viables por 4 años en un 10%. Estos resultados concuerdan parcialmente con los nuestros, ya que observamos el mantenimiento de la viabilidad, pero en mayores valores al 50% después de dos años de ser almacenadas, sin embargo, las

de nuestra especie de estudio fueron condiciones de laboratorio y no bajas temperaturas de almacenamiento como en el campo.

Como lo muestra nuestro estudio, el mantenimiento de la viabilidad también es muy variable entre especies, por ejemplo, para otras especies de este género, como *S. orbiculatus* sus semillas no permanecen más de dos años viables en el suelo (Hidayati *et al.*, 2001). De acuerdo con Mendoza-Bautista *et al.* (2011), el estudio de los requerimientos lumínicos de *S. mycrohyllus* ha sido limitado, aunque para su crecimiento se sabe que puede ocupar sitios bajo diferentes aperturas del dosel o claros de bosque, siempre y cuando haya cierta cobertura forestal. Estos autores estudiaron el efecto de la radiación solar en la sobrevivencia y crecimiento de individuos de seis meses de edad de esta especie en diferentes sitios: campo agrícola sin cobertura del dosel con niveles de radiación de $8201 \text{ MJ m}^{-2} \text{ y}^{-1}$, una plantación de pinos ($7886 \text{ MJ m}^{-2} \text{ y}^{-1}$), y una plantación de encinos ($2794 \text{ MJ m}^{-2} \text{ y}^{-1}$). En la plantación de pinos (donde los niveles de radiación fueron intermedios), el crecimiento de *S. mycrohyllus* fue el mayor; la sobrevivencia fue alta en la plantación de pino, mientras que la sobrevivencia fue la más baja en los niveles más bajos de luz, lo que no concuerda con los resultados de Hernández y Rodríguez (2008), quienes encontraron que en el primer año del establecimiento esta especie alcanza los mayores porcentajes de crecimiento y supervivencia en altos niveles de luz. Los niveles de luz en los micrositos analizados fueron menores, y estuvieron entre los intervalos de $140 \text{ MJ m}^{-2} \text{ y}^{-1}$ en los micrositos ChS, y $450 \text{ MJ m}^{-2} \text{ y}^{-1}$ en los micrositos NoChS, porque este sitio de estudio es un bosque con diferente estructura y el dosel está mayoritariamente compuesto por árboles de *Abies religiosa*. Hernández y Rodríguez (2008) señalan que incluso en niveles altos de radiación solar, la supervivencia de *S. microhyllus* tiende a reducirse cuando los niveles de humedad también lo hacen. Ya que las características de los micrositos para la germinación pueden ser a veces similares a aquellas para el establecimiento de las plántulas (Fowler, 1988), la falta de humedad del suelo es un factor ambiental que puede limitar no solo el crecimiento y la sobrevivencia, sino también la

germinación, ya que la entrada de agua dispara este proceso una vez que las semillas ya no tienen latencia (Baskin y Baskin, 1998), probablemente es por esto que ante la pérdida de humedad en el suelo por el chaponeo de la vegetación secundaria, esta especie alcanzó los mayores porcentajes de germinación en los microsítios no chaponeados.

En la germinación de *S. mycrophyllus* la luz en el microsítio pudo jugar un papel importante, lo cual es común porque los microsítios seguros para la germinación pueden ser de apenas 10 cm² alrededor de la semilla (Fowler, 1988). En el estudio de la germinación en cámaras, se observó una preferencia por la luz rojo lejano por parte de las semillas después de tenerlas almacenadas uno y dos años, lo que tal vez ocurrió también en el campo, pero en semillas frescas, sin embargo, las condiciones de estratificación fría en campo fueron las que presumiblemente dispararon el proceso de germinación. En realidad, el poder conocer en campo exactamente las condiciones lumínicas que promueven la germinación de las semillas en los microsítios es muy difícil, porque la luz es un factor muy variable en un bosque por la arquitectura del dosel, presencia/ausencia de vegetación secundaria, hora del día, intensidad/duración de los rayos intermitentes de sol (sunflecks). Por ejemplo Baldocchi y Collineau (1994) estimaron que al menos 17 sensores serían necesarios para definir el ambiente lumínico en un sitio cuando el coeficiente de variación de la luz excede el 25%, como sucedió en nuestros microsítios a través del día. En los microsítios NoCh la probable mayor cantidad de luz rojo lejano por el efecto de filtración de la luz por parte de la vegetación secundaria tuvo un efecto positivo sobre la germinación de esta especie. Hidayati *et al.* (2001) reportaron para semillas de *S. orbiculatus* porcentajes de germinación más altos cuando éstas se encontraron enterradas bajo hojarasca de *Quercus* y suelo, lo que se relaciona con la provisión de luz rojo lejano en el microsítio. Para autores como Martínez-Arévalo (2015) semillas de *S. mycrophyllus* recolectadas en un bosque de Guatemala germinaron en valores del 70% sin tratamiento previo de estratificación en 19-22 días, sólo lavando la cubierta carnosa del fruto previamente; pero el autor no brinda información sobre las temperaturas de

germinación, ni si fueron sometidas a un fotoperiodo o la calidad de la luz en particular. *S. microphyllus* es también una especie secundaria de bosques templados, sin embargo, Calderón y Rzedowski (2005) reportan que crece en sitios con alguna cobertura del dosel. Por ejemplo, Granados *et al.* (2014), encontraron mayor abundancia de esta especie en “áreas núcleo” de bosques templados cercanos a la zona urbana de la Ciudad de México. De acuerdo con estos autores las áreas núcleo tienen condiciones ambientales similares a las de bosques en buen estado de conservación.

Al presentarse menores porcentajes de germinación de *S. microphyllus*, en los micrositios chaponeados, podemos decir que el disturbio tuvo un efecto negativo sobre este proceso, como lo mostró el análisis GLM. Además, ya que el FSG fue diferente entre micrositios orientados al Norte y aquellos orientados al Sur y que la interacción entre la orientación de la ladera y el chaponeo fue significativa, no sólo se trata de una especie que para germinar necesita una calidad de luz en particular, sino que otras variables como la temperatura y humedad la afectan y éstas son modificadas tanto por la orientación de la ladera como por el chaponeo. Lo anterior explica porque los micrositios asociados a los mayores porcentajes de germinación fueron los NoChS (No Chaponeados orientados al sur), donde valores intermedios (entre los micrositios) de humedad y temperaturas fueron registrados. A pesar de que los claros del dosel y la orientación de la ladera determinan mayormente el ambiente lumínico de los micrositios, como reportan Jiao-Jun *et al.* (2003) y como se observó en el sitio de estudio, nuestros micrositios no chaponeados no estuvieron completamente libres de perturbación porque la entrada de la luz tiene otros factores determinantes, como los claros causados por la deforestación, reportada por Ávila-Akerberg (2004) para esta zona. Esto también tiene efectos importantes en el ambiente lumínico a nivel de micrositio. La falta de conocimiento sobre la germinación y viabilidad de las semillas de *S. microphyllus* podría estar relacionada con el hecho de que al menos en el centro de México esta especie se siembra a través de propagación vegetativa. Con esto existe un riesgo de mermar la variabilidad genética de las poblaciones, que ya están reduciéndose

por la intensa recolecta de los individuos para fabricar escobas y artesanías, esto aunado a que hay un continuo deterioro de los bosques templados donde esta especie habita (Mendoza-Bautista *et al.*, 2011). Como consecuencia de lo anterior, los estudios que provean de información sobre la biología de las semillas de esta especie serán fundamentales para programas de restauración/reforestación por su importancia ecológica, ya que también es parte de la dieta de aves (frutos) y mamíferos como venados (forraje) (Quintero *et al.*, 2008). Asimismo, el utilizar las especies arbustivas en planes de reforestación/restauración puede proveer de conectividad al bosque (Levey *et al.*, 2005), al ser los frutos de especies como *S. mycrophyllus*, *S. cervantesii*, *C. thyrsoides*, *Ribes ciliatum* carnosos y por tanto fuente de alimento de aves que pueden dispersar sus semillas, estas especies se han encontrado en la lluvia de semillas del sitio de estudio por Martínez-Orea *et al.* (2013) y por Verónica Córdoba-Guzmán (datos sin publicar), mismas que al encontrar micrositios seguros para su germinación tendrán un papel en la regeneración del bosque, a pesar de que de acuerdo con Rzedowski y Calderón (2005) las funciones de la vegetación secundaria pueden resultar complejas, porque no presenta una composición florística definida, por su distribución variable y porque en la mayoría de los casos se le considera resultado de la destrucción de la vegetación original y de disturbios antropogénicos recurrentes. Probablemente por esto sólo se le elimina como parte del manejo forestal y en ocasiones las especies de arbustos de la vegetación secundaria o los sitios con estas especies no son considerados dentro de los planes de reforestación/restauración, ni como parte de indicadores del estado de la regeneración del bosque.

También se observó que la respuesta germinativa de las especies fue diferente entre micrositios, lo que explica el observado efecto significativo del micrositio. En cuanto a los factores ambientales que tuvieron un efecto sobre la germinación de la mayoría de las especies en los micrositios figura la luz, como ya se mencionó, aunque en los diferentes micrositios las variables como el pH y la humedad resultaron tener un efecto significativo, por ejemplo para *A. glabrata* en micrositios NoChN (No

Chaponeados orientados al Norte), fue la luz la variable que se puede relacionar positiva y significativamente con su germinación puesto que el valor del FSG y de la tasa de luz R/RL fueron los más altos en los micrositios NoChS (No Chaponeados al Sur), donde se registraron los mayores porcentajes de germinación de ésta, de *C. thyrsoides*, *S. mycrophyllus* y *S. angulifolius*.

Después de la remoción de la vegetación secundaria (chaponeo) en este estudio, este material no se lleva a otros sitios sino que más bien se deja apilado en el mismo lugar. De acuerdo con Raulund-Rasmussen et al. (2008), después de una súbita acumulación de material vegetal en el suelo se pueden registrar incrementos en el nitrógeno así como valores más ácidos de pH, sobre lo cual la temperatura y humedad del sitio también tienen un efecto importante. Esto concuerda con los resultados obtenidos porque fue en los micrositios chaponeados donde hubo mayores valores de nitrógeno y pH más ácidos en algunos micrositios. De cualquier manera, no se registraron diferencias significativas en estas variables entre micrositios, probablemente porque este estudio tuvo un periodo de tiempo corto de mediciones después del chaponeo. Los valores de ambas variables fueron similares a los reportado por Bonilla-Valencia *et al.* (2017a) para este sitio de estudio. Estos autores reportan que existen variaciones microambientales del nitrógeno del suelo, con los mayores valores (ca. 0.62 %) en sitios con los pH más ácidos (aproximadamente 5.5). Es importante mencionar que el nitrógeno no es un factor limitante en bosques templados y en este sitio en particular existe una deposición constante de nitrógeno atmosférico en los suelos de los bosques aledaños a la ciudad de México por los contaminantes de la ciudad (Fenn *et al.*, 2002) y también por las prácticas de ganadería (ganado vacuno principalmente) extensiva comunes en el sitio de estudio (Leticia Bonilla-Valencia, datos sin publicar). Aunque los valores de pH del suelo en este bosque son ácidos regularmente, dado su origen, puede haber una relación entre la cobertura de la vegetación y los valores de pH del sitio.

Con respecto a lo anterior, Rodríguez (2018) menciona que ante una cobertura vegetal menos densa, como un dosel más abierto, los valores de pH tienden a ser más ácidos en este sitio de estudio. Lo

anterior aunado a que al chaponear el sitio el suelo está más expuesto puede explicar el hecho de que en los micrositios chaponeados los valores de pH del suelo fueron ligeramente más ácidos que en los micrositios no chaponeados, sobre todo en la época lluviosa. Aunque el pH (ácido) y las altas concentraciones de nitrógeno en distintas formas (sales que pueden ser producto de incendios o de actividad agrícola o ganadera) se han relacionado con una mayor germinación de algunas especies perennes de acuerdo con Thanos y Rundel (1995), en este estudio no se detectó una influencia clara de estas variables sobre la germinación de las especies, incluso considerando que de acuerdo con el GLMM se encontró un efecto significativo del nitrógeno sobre la respuesta de todas las especies en diferentes micrositios excepto para *S. mycrophyllus*, *A. glabrata* y *S. angulifolius*, y del pH para todas las especies en diferentes micrositios, excepto para *S. mycrophyllus*.

También se ha reportado que altas concentraciones de nitratos en soluciones ácidas en el suelo incrementan la germinación de algunas especies en chaparrales de California (Keeley y Fotheringham, 2000), para algunas especies en sitios templados (Weber y Lee, 1979; Fan y Wang, 2000) de las familias Chenopodiaceae (Williams y Harper, 1965) y Poaceae (Baskin y Baskin, 1998). Pelton (1953) reporta que para algunas especies de *Symphoricarpos* valores de pH entre 5.9 y 7.3 no mostraron ningún efecto significativo sobre su germinación. Tal vez esta práctica de manejo no induce claramente la germinación de estas especies a través de cambios en el pH y los valores de nitrógeno del suelo. Se tendría además que hacer un monitoreo por más tiempo para saber si los cambios en los valores de estas variables están relacionados con este manejo, o tal vez son resultado de varios disturbios con efectos acumulados (chaponeo, ganadería, deposición atmosférica de nitrógeno por contaminación en la ciudad).

No se encontró un patrón claro en la relación entre pH, N y la germinación, porque los mayores porcentajes de germinación de las semillas de todas las especies no se relacionaron con valores de pH más ácidos o con valores altos de nitrógeno. Los valores más altos de nitrógeno se asociaron con los

micrositios ChN, donde la germinación fue intermedia para *S. mycrophyllus*, *S. angulifolius*, *C. thyrsoideum* y *S. cervantesii*, y la menor germinación para *A. glabrata*. Pero para *A. glabrata* y *S. angulifolius*, el valor más alto del pH ocurrió en los NoChS, donde la mayor germinación fue registrada, pero el valor del N fue intermedio, aunado al pH también se registraron los mayores valores de luz (FSG y R/RL). Con respecto al nitrógeno, Pérez y Rodríguez (2003) reportan que, en algunas especies, algunos compuestos nitrogenados (nitratos, nitritos con valores de pH entre 5 y 6) pueden promover la germinación de varias especies, pero a valores particulares de pH, como en aquellas de las familias Onagraceae, Apiaceae y Polygonaceae. Los estudios sobre la respuesta germinativa a pH ácido o alcalino demuestran que la respuesta depende de la especie, es decir, hay evidencia de que un valor alto de pH puede afectar negativamente la germinación de algunas especies (i.e. *Pinus halepensis*, Goubitz *et al.*, 2002), mientras que pueden promover la germinación de otras, por ejemplo, en especies del género *Gossypium* (Killi, 2004). Independientemente de que la duración de este estudio no permita inferir sobre una mayor o menor germinación de las semillas de las especies de arbustos estudiadas como resultado de la influencia del nitrógeno y el pH del suelo, Pons (2000) sugiere que la respuesta germinativa ante cantidades elevadas de nitrógeno permite detectar disturbios o apertura de claros del dosel, pues las plántulas que se establecen rápidamente bajo éstos tendrán ventajas sobre las plántulas que se establezcan posteriormente, y porque bajo los claros del dosel o en sitios donde se ha realizado aclareo selectivo (tala selectiva) de árboles se han reportado mayores cantidades de nitrógeno en los primeros 3 a 5 años después de realizar este manejo, porque se reduce la vegetación en pie que tome los nutrientes del suelo y porque las tasas de descomposición de la materia orgánica residual incrementan por las condiciones más cálidas en los claros (Prescott, 2002). En este sentido debemos separar claramente el efecto del pH sobre la germinación y sobre el desarrollo y establecimiento de las plántulas, dado que se ha demostrado que valores ácidos de pH pueden restringir la disponibilidad de nutrientes y por lo tanto pueden limitar el crecimiento de las plántulas (Finzi *et al.*, 1998). Y por otro

lado, como ya se mencionó, valores ácidos de pH pueden por otra parte inducir un proceso gradual de escarificación de la semilla, promoviendo su germinación (Keeley y Fotheringham, 2000).

La relación entre los valores de las variables registradas en los micrositios del bosque y los porcentajes de germinación de las especies aún no es completamente clara y el inferir que sólo una variable es la responsable de la germinación de cualquier especie conlleva a confusiones, pues puede ser la acción conjunta de más de una variable lo que estimula o inhibe la germinación (Baskin y Baskin, 1998). De cualquier manera, al ser especies secundarias, se observaron algunas tendencias que indican que claramente responden a la luz y obviamente debe haber agua en los micrositios (humedad) para que ésta entre a la estructura de la semilla y se inicie la imbibición. De acuerdo con Bell *et al.* (1995), la relación de la germinación de las semillas con la luz es algo que se espera en las especies secundarias porque son la cantidad de radiación solar y la longitud de onda captadas por el fitocromo de la semilla los estímulos que indican donde y cuando son mayores las oportunidades de sobrevivencia después de la germinación, y es la respuesta a la luz lo que es más común entre las especies de la vegetación secundaria que en especies de bosque maduro. La interacción de estas variables con otras como la temperatura, el pH y nitrógeno del suelo son aún difíciles de comprender, sobre todo cuando existe algún tipo de latencia compleja en las semillas o cuando hay requerimientos de balances específicos de fitohormonas como las giberelinas (Commander *et al.*, 2013; Kucera *et al.*, 2005). Aun así no hay que olvidar que también existen especies secundarias umbrófilas además de las heliófilas (Lin *et al.*, 2014).

Además de la luz, otra variable que estuvo claramente relacionada con los porcentajes más altos de germinación (de la mayoría de las especies), se puede mencionar a la humedad del suelo y su clara relación con la germinación de *S. cervantesii*. Esta especie, a diferencia de las demás no germinó en mayores porcentajes en los micrositios NoChS (no chaponeados orientados al sur) sino en los NoChN (no chaponeados orientados al norte), donde dicha variable alcanzó su mayor valor. Leticia

Bonilla-Valencia (datos no publicados) encontró a esta especie con mayores valores de abundancia en laderas orientadas al norte. Con nuestros resultados podemos decir que los micrositios seguros para la germinación de esta especie están en laderas orientadas al norte y, de acuerdo con el autor anterior, también los micrositios seguros para su establecimiento, pero el manejo del chaponeo también debe ser cuidadosamente empleado en esos sitios por la pérdida de humedad del suelo que puede causar, aunque los micrositios orientados al norte tal vez puedan ser menos susceptibles a ésta pérdida por la menor cantidad de radiación solar que reciben con respecto a los sitios orientados al sur. Además, algunas solanaceas han sido reportadas como especies de “vasta tolerancia ecológica” pues pueden habitar ya sea en sitios muy secos o muy húmedos del bosque, de acuerdo con Rzedowski y Calderón (2005). Si además se considera que las especies de Solanaceas estudiadas fueron las que mayores porcentajes de viabilidad mantuvieron después de dos años de almacenamiento entre las especies secundarias estudiadas, podremos valorar la importancia de utilizarlas en planes de restauración/reforestación.

Algunas especies de la familia Solanaceae están siendo estudiadas para utilizarse en la restauración de lugares áridos de Australia. Commander *et al.* (2008) hacen énfasis en el uso de especies de esta familia (*S. centrale*, *S. chippendalei*, *S. cunninghamii*, entre otras) para la restauración de sitios afectados por minería. De acuerdo con estos autores uno de los obstáculos para utilizar algunas especies en la restauración, es que se sabe poco sobre la biología de su germinación, particularmente sobre los métodos para su propagación a gran escala a partir de semillas para mantener la diversidad genética de las poblaciones. Particularmente *C. thyrsoideum* ha sido reportada por Granados *et al.* (2014) como especie abundante en bordes de fragmentos de bosques y *S. cervantesii* en bordes de fragmentos, áreas de transición (entre bordes y área núcleo) y en áreas núcleo (donde las condiciones son parecidas a las de bosques conservados). Si consideramos que algunas especies de esta familia y de la familia Asteraceae por ejemplo, pueden prosperar en bordes de fragmentos y en

áreas de transición, carácter que forma parte de su categorización como especies secundarias, resulta obvio el porqué es conveniente conocerlas y manejarlas para restaurar/reforestar bosques perturbados por actividades antropogénicas, ya que son especies que también forman parte del potencial de regeneración de los bosques de *Abies religiosa*, y además se han encontrado en fuentes de regeneración como la lluvia y banco de semillas del sitio de estudio y de otros bosques del centro de México (Martínez-Orea *et al.*, 2013).

No recomendamos la remoción de la vegetación secundaria en bosques templados porque puede afectar negativamente el microambiente donde las semillas germinan dado que causa pérdida de humedad y un incremento en la temperatura en el suelo. La vegetación secundaria es importante en varios aspectos, pues modula la calidad de la luz a nivel de micrositio generando diversas condiciones de luz para las especies cuyos requerimientos para la germinación incluyan variaciones entre la luz roja y rojo lejano, así como variaciones de temperatura. Si no es posible erradicar esta práctica de manejo forestal sugerimos que se haga un manejo adecuado al tipo de sitio, que incluya el chaponeo pero en sitios donde su práctica no deteriore las condiciones microclimáticas del bosque o en sitios donde no se comprometa la existencia de las especies de vegetación secundaria, pues a pesar de que las especies de arbustos podrían ser consideradas como arvenses y cosmopolitas, que pueden habitar sitios de menor calidad ecológica en comparación con los existentes en bosques conservados, de acuerdo con Granados *et al.* (2014), también son especies importantes a nivel de paisaje por su alto potencial para promover conectividad entre fragmentos así como resiliencia y esto se puede considerar en programas de reforestación y/o restauración de bosques templados del centro de México. Asimismo, es importante que estas especies arbustivas posean semillas ortodoxas con altos porcentajes de viabilidad en la mayoría de ellas, lo que confiere ventajas para ser utilizadas con estos propósitos.

A pesar de que las especies de la vegetación secundaria se conciben como plantas comunes, sobre todo en los bosques perturbados por actividades antropogénicos o cercanos a ciudades, dado su

importante grado de deterioro, es imprescindible conocer sus requerimientos para germinar, pues estas especies constituyen las pocas áreas verdes remanentes en las cercanías a la ciudad de México.

CONCLUSIONES

- No se recomienda el chaponeo (deshierbe) en el bosque templado de la cuenca del río Magdalena porque es una actividad que afecta negativamente la germinación de las semillas de algunas especies arbustivas que conforman el sotobosque de *A. religiosa*. El chaponeo puede causar un incremento en la temperatura y un decremento de la humedad del suelo, por lo que la presencia de la vegetación secundaria es importante en términos de estas variables porque son las que conforman micrositios seguros para la germinación.
- Las semillas de las especies bajo estudio pueden germinar en condiciones de luz roja, luz blanca y también en luz rojo lejano, por lo que la presencia de la vegetación secundaria es importante para “filtrar la luz”, lo cual también es un factor importante en la conformación de los micrositios seguros para la germinación.
- El estudio de los requerimientos para la germinación de estas especies es importante. Por ejemplo, a través del estudio de su contenido de humedad y de la viabilidad de sus semillas, sabemos que son ortodoxas y que debido a sus bajos contenidos de humedad y de que se pueden mantener viables en porcentajes mayores al 50 % hasta por tres años, pueden ser consideradas para almacenarse y utilizarse para reforestar/restaurar sitios. En este estudio se recomienda el uso de *Ageratina glabrata*, *Cestrum thyrsoideum* y *Solanum cervantesii* para reforestar sitios abiertos, y *Symphoricarpos mycophylla* para sitios con un sotobosque denso.

Referencias

- Ackerly, D.C., S. Knight, P. Weiss, P. Barton y K. Starmer. 2002. Leaf size, specific leaf area and microhabitat distribution of chaparral woody plants: contrasting patterns in species level and community level analyses. *Oecologia* 130:449-457. DOI: 10.1.1.661.9712.
- Adams, J. 1972. The germination of the seeds of some plants with fleshy fruits. *American Journal of Botany* 16(8):415-428. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1927.tb04854.x>.
- Ávila-Akerberg, V. 2002. La vegetación en la cuenca alta del río Magdalena: Un enfoque florístico, fitosociológico y estructural. México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. 86 pp.
- Ávila-Akerberg, V. 2004. Autenticidad de los bosques en la cuenca alta del río Magdalena: diagnóstico hacia la restauración ecológica. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 124 p.
- Baldocchi, D., y S. Collineau. 1994. The physical nature of solar radiation in heterogeneous canopies: spatial and temporal attributes. Exploitation of Environmental Heterogeneity by Plants. Ecophysiological Processes Above-and Belowground. Caldwell y Percy (Eds.) Academic Press INC. California, Estados Unidos de Norte América. 427 p.
- Baskin, C. y J. Baskin. 1998. Seeds: Ecology, Biogeography, and Evolution of dormancy and germination. Academic Press INC. California, Estados Unidos de Norte América. 666 p.
- Baskin, J. y C. Baskin. 2004. A classification system for seed dormancy. *Seed Science Research* 14:1-16. DOI: <https://doi.org/10.1079/SSR2003150>.
- Bautista-Bello, A.P., J.C. López-Acosta, G. Castillo-Campos, J.A. Gómez-Díaz y T. Krömer. 2019. Diversidad de arbustos a lo largo de gradientes de elevación y perturbación en el centro de Veracruz, México. *Acta Botanica Mexicana* (126):1-21. doi.org/10.21829/abm126.2019.1369.
- Bell, D.T., D.P. Rokich, C.J. McChesney, y J.A. Plummer, J. A. 1995. Effects of temperature, light and gibberellic acid on the germination of seeds of 43 species native to Western Australia. *Journal of Vegetation Science* 6(6):797-806. <https://doi.org/10.2307/3236393>.
- Belmont, J., M.E. Sánchez-Coronado, H.R. Osuna-Fernández, A. Orozco-Segovia, y I. Pisanty. 2018. Priming effects on seed germination of two perennial herb species in a disturbed lava field in central Mexico. *Seed Science Research* 28(1):63-71. DOI: <https://doi.org/10.1017/S0960258518000016>.
- Blanco-García, A., C. Sáenz-Romero, C. Martorell, P. Alvarado-Sosa, R. Lindig-Cisneros. 2011. Nurse-plant and mulching effects on three conifer species in a Mexican temperate forest. *Ecological Engineering*. 37(6):994–998. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2011.01.012>.
- Bonilla-Valencia, L., S. Castillo-Argüero and Y. Martínez-Orea. 2017a. Reproductive phenology of *Sambucus nigra* subsp. *canadensis* (L.) Bolli in the *Abies religiosa* temperate forest of the Magdalena river basin, Mexico City. *Botanical Sciences* 95(1):1-13. DOI: 10.17129/botsci.626.
- Bonilla-Valencia, L., Y. Martínez-Orea, S. Castillo-Argüero, G. Barajas-Guzmán, M. A. Romero-Romero, and E. Díaz- López. 2017b. Reproductive phenology of understory species in an *Abies religiosa* (Pinaceae) forest in the Magdalena River Basin, Mexico City. *Journal of the Torrey Botanical Society* 144(3):313-327. <https://doi.org/10.3159/TORREY-D-16-00024.1>.
- Bonner FT. 1990. Storage of seeds: potential and limitations for germplasm conservation. *Forest Ecology and Management* 35:1–2 (35-43). [https://doi.org/10.1016/0378-1127\(90\)90230-9](https://doi.org/10.1016/0378-1127(90)90230-9).
- Soriano, D. y A. Martínez Villegas. 2019. Latencia. En: Un viaje alrededor de la semilla. Guevara, F.P. Ed. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 222 p.

- Broadhurst, L.M., A. Lowe, D.J. Coates, S.A. Cunningham, M. McDonald, P.A. Vesk y C. Yates. 2008. Seed supply for broadscale restoration: maximizing evolutionary potential. *Evolutionary Applications* 1(4):587-597. <https://doi.org/10.1111/j.1752-4571.2008.00045.x>.
- Cadenasso, M., M. Traynor, y S. Pickett. 1997. Functional location of forest edges: gradients of multiple physical factors. *Canadian Journal of Forest Restoration* 27:774-782. <https://doi.org/10.1139/x97-013>.
- Calderón, G. y J. Rzedowski. 2005. Flora fanerogámica del Valle de México. Instituto de Ecología A.C. (INECOL), Centro Regional del Bajío y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). Michoacán, México. 1406 pp.
- Calviño, C.M. 2007. Seed and microsite limitations of recruitment and the impacts of post-dispersal seed predation at the within population level. *Plant Ecology* 192:35-44. <https://doi.org/10.1007/s11258-006-9223-3>.
- Canham, C., Denslow, J. S., Platt, W. J., Runkle, J. R., Spies, T. A y P. S. White. 1990. Light regimes beneath closed canopies and tree-fall gaps in temperate and tropical forests. *Canadian Journal of Forest Research* 20(5):620-631. <https://doi.org/10.1139/x90-084>.
- Carasso, V., F. Hay, R. Probert y M. Mucciarelli. 2011. Temperature control of seed germination in *Fritillaria tubiformis subsp. moggridgei* (Liliaceae) a rare endemic of the South-west Alps. *Seed Science Research* 21(1):33–38. doi:10.1017/S0960258510000310.
- Cavers, P. B., y Harper, J. L. (1966). Germination polymorphism in *Rumex crispus* and *Rumex obtusifolius*. *The Journal of Ecology* 54(2):367-382.
- Challenger, A., y J. Soberón. 2008. Los ecosistemas terrestres, en Capital natural de México, vol. I; Conocimiento actual de la biodiversidad, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México pp. 87-108.
- Chaneton, E., N. Mazía, and T. Kitzberger. 2010. Facilitation vs apparent competition: insect herbivory alters tree seedling recruitment under nurse shrubs in a steppe-woodland ecotone. *Journal of Ecology* 98(2):488-497 doi: 10.1111/j.1365-2745.2009.01631.x.
- Chin, H., B. Krishnapillay y P. Stanwood. 1989. Seed Moisture: Recalcitrant vs. Orthodox seeds. Stanwood y McDonald (Eds.) Vol. 14. 15-22 pp. CSSA Special Publications. Wisconsin, Estados Unidos de Norte América. <https://doi.org/10.2135/cssaspecpub14.c2>.
- Chokkalingam, U. y W. de Jong. 2001. Secondary forest: a working definition and typology. *The International Forestry Review* 19-26.
- Commander, L.E., D.J. Merritt, D.P. Rokich, G.R. Flematti y K.W. Dixon. 2008. Seed germination of *Solanum* spp. (Solanaceae) for use in rehabilitation and commercial industries. *Australian Journal of Botany* 56(4):333-341. <https://doi.org/10.1071/BT07209>.
- Commander, L.E., D.P. Rokich, M. Renton, K.W. Dixon, y D.J. Merritt. 2013. Optimising seed broadcasting and greenstock planting for restoration in the Australian arid zone. *Journal of Arid Environments* 88:226-235. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2012.08.012>.
- CONABIO. 2019. <https://www.biodiversidad.gob.mx/ecosistemas/bosqueTemplado>.
- Contreras Quiroz, M.D. 2015. Tratamientos de hidratación-deshidratación en la germinación de semillas de especies de ecosistemas semiáridos. Tesis de Doctorado. Universidad Autónoma de Nuevo León. 95 p.
- Court, A. y N. Mitchel. 1988. The germination ecology of *Dysoxylum spectabile* (Meliaceae). *New Zealand Journal of Botany* 26:1-6. <https://doi.org/10.1080/0028825X.1988.10410095>.
- Crawley, M. J. 2012. The R book. John Wiley y Sons. West Sussex, Reino Unido. 939 pp.
- Cresswell E.G. y J.P. Grime. 1981. Induction of a light requirement during seed development and its ecological consequences. *Nature* 291, 583– 585.

- Dalling, J.W., y S.P. Hubbell. 2002. Seed size, growth rate and gap microsite conditions as determinants of recruitment success for pioneer species. *Journal of Ecology* 90(3):557-568. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2002.00695.x>.
- Data Base Seed Bank. org.
<https://data.kew.org/sid/SidServlet?Clade=&Order=&Family=&APG=off&Genus=Ageratina&Species=&StorBehav=0>.
- Daws, M.I., S. Bolton, D.F. Burslem, N.C. Garwood y C.E. Mullins. 2007. Loss of desiccation tolerance during germination in neo-tropical pioneer seeds: implications for seed mortality and germination characteristics. *Seed Science Research* 17(4):273-281. DOI: <https://doi.org/10.1017/S0960258507837755>.
- Delgadillo-Durán, E. 2011. Productividad primaria neta de los bosques templados de la Cuenca del río Magdalena. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México, México. 82 pp.
- Dickie, J.B., K.H. Gajjar, P. Birch y J.A. Harris. 1988. The survival of viable seeds in stored topsoil from opencast coal workings and its implications for site restoration. *Biological conservation* 43(4):257-265. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(88\)90119-X](https://doi.org/10.1016/0006-3207(88)90119-X).
- Dobler Morales, C.E. 2010. Caracterización del clima y su relación con la distribución de la vegetación en el suroeste del D.F., México. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México, México. 50 pp.
- Dyksterhuis, E.J. y E.M. Schmutz. 1947. Natural mulches or "litter" of grasslands: with kinds and amounts on a southern prairie. *Ecology* 28(2):163-179.
- Elías, S y A. Garay. 2004. Tetrazolium test (TZ), a fast, reliable test to determine seed viability. Oregon State University. Oregon, Estados Unidos de Norte América.
- Ellis, R.H., T.D. Hong, E.H. Roberts y K.L. Tao. 1990. Low moisture content limits to relations between seed longevity and moisture. *Annals of Botany* 65(5):493-504. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a087961>.
- Endler, J.A. 1993. The color of light in forests and its implications. *Ecological Monographs* 63(1):1-27. <https://doi.org/10.2307/2937121>.
- Ericksson, O. y J. Ehrlén. 1992. Seed and microsite limitation of recruitment in plant populations. *Oecologia* 91: 360-364.
- Facelli, J.M., y S.T. Pickett. 1991. Plant litter: light interception and effects on an old-field plant community. *Ecology* 72(3):1024-1031. <https://doi.org/10.2307/1940602>.
- Facio López D.J. 2015. La relación carbono-nitrógeno en el mantillo y suelo del bosque de *Abies religiosa* en la cuenca del río Magdalena, D.F. México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. México. 66 p.
- Fan, H.B. y Y.H. Wang. 2000. Effects of simulated acid rain on germination, foliar damage, chlorophyll contents and seedling growth of five hardwood species growing in China. *Forest Ecology and Management* 126(3):321-329. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(99\)00103-6](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(99)00103-6).
- Fenn, M.E., L.I. de Bauer, K. Zeller, A. Quevedo, C. Rodríguez, T. Hernández-Tejeda. 2002. Nitrogen and sulfur deposition in the Mexico City Air Basin: Impacts on forest nutrient status and nitrate levels in drainage waters. In *Urban Air Pollution and Forests*. Springer, Nueva York, Estados Unidos de Norte América. 390.
- Fenner, M.K., M. Fenner y K. Thompson. 2005. The ecology of seeds. Cambridge University Press. Estados Unidos de Norte América. 250 p.
- Finzi, A.C., C.D. Canham y N. Van Breemen. 1998. Canopy tree-soil interactions within temperate forests: species effects on pH and cations. *Ecological applications* 8(2):447-454. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(1998\)008\[0447:CTSIWT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(1998)008[0447:CTSIWT]2.0.CO;2).

- Fowler, N. 1988. What is a Safe Site?: Neighbor, Litter, Germination Date, and Patch Effects. *Ecology* 69(4):947-961. <https://doi.org/10.2307/1941250>.
- Frelich, L.E. 2002. Forest dynamics and disturbance regimes: studies from temperate evergreen/deciduous forests. Cambridge Studies in Ecology. Cambridge University Press. Nueva York, Estados Unidos de Norte América. Cambridge. 263 p.
- Galeana, P.J. 2008. Estimación del contenido y potencial de carbono, su valoración económica en la cuenca del río Magdalena, D.F. México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Filosofía y Letras. Universidad Nacional Autónoma de México. 74 p.
- Gallardo-Cruz, J.A., E.A. Pérez-García y J.A. Meave. 2009. β -Diversity and vegetation structure as influenced by slope aspect and altitude in a seasonally dry tropical landscape. *Landscape Ecology* 24(4):473-482. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10980-009-9332-1>.
- García-Romero A. 2002. An evaluation of forest deterioration in the disturbed mountains of western México City. *Mountain Research and Development* 22(3):270-277.
- Godoy-León A. 2017. Banco de semillas en diferentes condiciones de manejo en el bosque de *Abies religiosa*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. México. 71 p.
- Goubitz, S., M.J.A. Werger y G. Ne'eman. 2002. Germination response to fire-related factors of seeds from non-serotinous and serotinous cones. *Plant Ecology* 169(2):195-204.
- Grable, A.R. y R.E. Danielson. 1965. Effect of carbon dioxide, oxygen, and soil moisture suction on germination of corn and soybeans. *Soil Science Society of America Journal* 29(1):12-18. <https://doi.org/10.2136/sssaj1965.03615995002900010007x>.
- Granados, C., D.S. Giné y A. García-Romero, A. 2014. Efecto de borde en la composición y estructura de los bosques templados de Sierra de Monte Alto, Centro de México. *Caldasia* 36(2):269-287.
- Grime, J.P. 2006. Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties. John Wiley & Sons LTD. Reino Unido. 419 p.
- Grubb, P.J. 1977. The maintenance of species richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biology Review* 52:107-145. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1977.tb01347.x>.
- Harper, J.L. 1977. Population Biology of Plants. Academic Press. Reino Unido. 892 p.
- Harper, J.L., J.N. Clworthy, I.H. McNaughton y G.R. Sagar. 1961. The evolution and ecology of closely related species living in the same area. *Evolution* 15(2):209-227. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1961.tb03144.x>.
- Harper, J.L., J.T. Williams y G.R. Sagar. 1965. The behavior of seeds in soil. The heterogeneity of soil surfaces and its role in determining the establishment of plants from seed. *Journal of Ecology* 53:273-286. DOI: 10.2307/2257975.
- Harris, L.D. 1984. The fragmented forest; Island biogeography theory and the preservation of biotic diversity. University of Chicago Press. Chicago, Estados Unidos de Norte América. 211 p.
- Hernández, G. y D.A. Rodríguez. 2008. Radiación solar y supervivencia en una plantación de vara de perilla (*Symphoricarpos microphyllus* H.B.K.). *Revista Chapingo. Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* 14(1):27-31.
- Hidayati, S., J. Baskin y C. Baskin. 2001. Dormancy-breaking and germination requirements for seeds of *Symphoricarpos orbiculatus* (Caprifoliaceae). *American Journal of Botany* 88(8):1444-1451. <https://doi.org/10.2307/3558452>.
- Huang, Z. y Y. Gutterman. 1999. Germination of *Artemisia sphaerocephala* (Asteraceae), occurring in the sandy desert areas of Northwest China. *South African Journal of Botany* 65(3):187-196. [https://doi.org/10.1016/S0254-6299\(15\)30972-8](https://doi.org/10.1016/S0254-6299(15)30972-8).
- Hulme, P.E. 1996. Natural regeneration of Yew (*Taxus baccata* L.): microsite, seed or herbivore limitation? *Journal of Ecology* 84:853-861. DOI: 10.2307/2960557.

- Jacobs, B., C. Bell, y E. Smets. 2010. Fruits and seeds of the *Valeriana clade* (Dipsacales): diversity and evolution. *International journal of plant sciences* 171(4): 421-434.
- Jankowska-Blaszczuk, M. y M.I. Daws. 2007. Impact to red:far ratios on germination of temperate forest herbs in relation to shade tolerance, seed mass and persistence in the soil. *Functional Ecology* 21:1055-1062. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2007.01328.x>.
- Jiao-Jun, Z., T. Matsuzaki, L. Feng-Gin, Y. Gonda. 2003. Effect of gap size created by thinning on seedling emergency, survival and establishment in a coastal pine forest. *Forest Ecology and Management* 182(1-3):339-354. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(03\)00094-X](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(03)00094-X).
- Jones, C. y R. del Moral. 2005. Effects of microsite conditions on seedling establishment on the foreland of Coleman Glacier, Washington. *Journal of Vegetation Science* 16:293-300. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2005.tb02367.x>.
- Juenger, T. y J. Bergelson. 2000. Factors limiting rosette recruitment in scarlet gilia, *Ipomopsis aggregate*: seed and disturbance limitation. *Oecologia* 123:358-363.
- Jurado, E. y M. Westoby. 1992. Germination biology of selected central Australian plants. *Australian Journal of Ecology* 17(3):341-348. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.1992.tb00816.x>.
- Keeley, J. y C. Fotheringham. 2000. Role of fire in germination from seed. En: Seeds: The ecology of regeneration in plant communities. M. Fenner (Ed.) 2nd Edition. CAB Publishing. Reino Unido. 2:311-330.
- Khan A. 1980. Hormonal regulation of primary and secondary seed dormancy. *Israel Journal of Plant Sciences* 29:207-224. <https://doi.org/10.1080/0021213X.1980.10676889>.
- Khan A., I. Ungar, B. Gull. 2003. Alleviation of salinity –enforced seed dormancy in *Atriplex prostrata*. *Pakistan Journal of Botany* 35(5):917-923.
- Killi, F. 2004. Effects of potassium humate solution and soaking periods on germination characteristics of undelinted cotton seeds (*Gossypium hirsutum* L.). *Journal of environmental biology* 25(4):395-398.
- Knapp, A.K. y T.R. Seastedt. 1986. Detritus accumulation limits productivity of tallgrass prairie. *BioScience* 36(10):662-668. DOI: 10.2307/1310387.
- Kucera, B., M.A. Cohn y G. Leubner-Metzger. 2005. Plant hormone interactions during seed dormancy release and germination. *Seed Science Research* 15(4): 281-307. DOI: <https://doi.org/10.1079/SSR2005218>.
- Kwiatkowska-Falinska, A., M. Jankowska-Blaszczak y M. Wódkiewicz. 2011. The pattern of seed banks during secondary succession on poor soils. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae* 80(4): 269-274.
- Leadem, C.L. (1997). Dormancy-unlocking seed secrets. National Proceedings, Forest and Conservation Nursery Associations. Gen. Tech. Rep. PNW-G TR-419. US Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Research Station, 43-52 p. Portland, Oregon, Estados Unidos de Norte América.
- Levey, D.J., B. M. Bolker, J.J. Tewksbury, S. Sargent y N.M. Haddad. 2005. Effects of landscape corridors on seed dispersal by birds. *Science* 309(5731): 146-148. DOI: 10.1126/science.1111479.
- Lin, F., L.S. Comita, X. Wang, X. Bai, Z. Yuan, D. Xing y Z. Hao. 2014. The contribution of understory light availability and biotic neighborhood to seedling survival in secondary versus old-growth temperate forest. *Plant Ecology* 215(8): 795-807. DOI <https://doi.org/10.1007/s11258-014-0332-0>.
- Lindenmayer, D.B., D.R. Foster, J.F. Franklin, M.L. Hunter, R.F. Noss, F.A. Schmiegelow and D. Perry. 2004. Salvage harvesting policies after natural disturbance. *Science* 303: 1303. DOI: 10.1126/science.1093438.

- Lindig, C.R. y J.B. Zedler. 2002. Relationships between canopy complexity and germination microsites for *Phalaris arundinacea* L. *Oecologia* 133: 159-167.
- López-Hernández, J.A, O.A. Aguirre-Calderón, E. Alanís-Rodríguez, J.C. Monarrez-Gonzalez, M.A. Gonzalez-Tagle, J. Jiménez-Pérez. 2017. Composición y diversidad de especies forestales en bosques templados de Puebla, México. *Madera y Bosques* 23: 1-16.
- Martínez-Arévalo, J. 2015. Características in situ y de propagación de seis especies arbustivas utilizadas como plantas nodrizas en la región occidental de Guatemala. *Ciencia, Tecnología y Salud* 2(2): 105-117. DOI: <http://dx.doi.org/10.36829/63CTS.v2i2.%25>.
- Martínez-Camacho, Y. 2015. Ecofisiología de la germinación de *Acaena elongata* del bosque de *Abies religiosa* de la cuenca del río Magdalena, México D.F. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. 67 p.
- Martínez-Camacho, Y.D., S. Castillo-Argüero, Y. Martínez-Orea, y M. E. Sánchez-Coronado. 2018. Ecofisiología de la germinación de *Acaena elongata* (Rosaceae), una especie indicadora de perturbación de un bosque templado, al sur de la Ciudad de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 89(3): 806-814. <http://dx.doi.org/10.22201/ib.20078706e.2018.3.2306>.
- Martínez-Orea, Y., S. Castillo-Argüero, J. Álvarez-Sánchez, M. Collazo-Ortega, y J.A. Zavala-Hurtado. 2013. Lluvia y banco de semillas como facilitadores de la regeneración natural en un bosque templado de la ciudad de México. *Interciencia* 38(6): 400-409.
- Martínez-Orea Y., S. Castillo-Argüero, A. Orozco-Segovia, J.A. Zavala-Hurtado y L. Bonilla-Valencia. 2019a. Safe microsites for *Symphoricarpos microphyllus* (Caprifoliaceae) germination, a shrub species with seed dormancy. *Acta Botanica Mexicana* (126): 1-15. <http://dx.doi.org/10.21829/abm126.2019.1458>.
- Martínez-Orea, Y., A. Orozco-Segovia, L. Bonilla-Valencia, J.A. Zavala-Hurtado, E. Vega-Peña, y S. Castillo-Argüero. 2019b. Germination response of two shrub species under controlled conditions and to secondary vegetation removal (weeding) in the Magdalena river basin, México. *Polibotanica* (48): 135-150. DOI: 10.18387/polibotanica.48.11.
- Mattana, E., H.W Pritchard, M. Porceddu, W.H. Stuppy y G. Bacchetta. 2012. Interchangeable effects of gibberellic acid and temperature on embryo growth, seed germination and epicotyl emergence in *Ribes multiflorum* ssp. *sandalioticum* (Grossulariaceae). *Plant Biology* 14(1): 77-87. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2011.00476.x>.
- Mattlack, G. 1993. Microenvironment variation within and among forest edge sites in the Eastern United States. *Biological Conservation* 66(3): 185-194. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(93\)90004-K](https://doi.org/10.1016/0006-3207(93)90004-K).
- McCune, B. y M.J. Mefford. 2006. PC-ORD. Multivariate analysis of ecological data. Versión 5.10. Oregon EUA.
- Méndez-Toribio, M., J.A. Meave, I. Zermeño-Hernández y G. Ibarra-Manríquez. 2016. Effects of slope aspect and topographic position on environmental variables, disturbance regime and tree community attributes in a seasonal tropical dry forest. *Journal of Vegetation Science* 27(6): 1094-1103. DOI: <https://doi.org/10.1111/jvs.12455>.
- Mendoza-Bautista, C., F. García-Moreno, D.A. Rodríguez-Trejo, S. Castro-Zavala. 2011. Radiación solar y calidad de planta en una plantación de vara de perilla (*Symphoricarpos microphyllus* H.B.K.). *Agrociencia* 45: 235-243.
- Messier, C. and P. Puttonen, 1995. Spatial and temporal variations in the light environment of developing Scots pine stands: the basis for a quick and efficient method of characterizing light. *Canadian Journal of Forest Restoration* 25: 343-354. <https://doi.org/10.1139/x95-038>.
- Milberg, P., L. Andersson y K. Thompson. 2000. Large-seeded spices are less dependent on light for germination than small-seeded ones. *Seed science research* 10(1): 99-104. DOI: <https://doi.org/10.1017/S0960258500000118>.

- Nikolaeva, M.G. 1969. Physiology of deep dormancy in seeds. Leningrado, Rusia. Izdatel stvo Nauka. (Translated from Russian by Z. Shapiro, National Science Foundation, Washington D.C, Estados Unidos de Norte América.
- Norsworthy, J.K., y M.J. Oliveira. 2006. Sicklepod (*Senna obtusifolia*) germination and emergence as affected by environmental factors and seeding depth. *Weed Science* 54(5): 903-909. DOI: <https://doi.org/10.1614/WS-06-070R2.1>.
- Orozco-Segovia, A., M.E. Sánchez-Coronado y C. Vázquez-Yanes. 1993. Light environment and phytochrome-controlled germination in *Piper auritum*. *Functional Ecology* (7): 585-590. DOI: 10.2307/2390135.
- Orozco-Segovia, A., A. Gamboa y V. Barradas. 2009. La diversidad funcional del ecosistema. En: Lot A. Y Z. Cano (Eds.). 2009. Biodiversidad del ecosistema del Pedregal de San Ángel. Universidad Nacional Autónoma de México y Coordinación de la Investigación Científica. Ciudad de México. 496 p.
- Orozco-Segovia, A. y Ma. E. Sánchez-Coronado. 2013. Germinación. En: Biología de angiospermas. Márquez Guzmán J., M. Collazo Ortega, M. Martínez Gordillo, A. Orozco Segovia, S. Vázquez Santana (Ed.). Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México, México. 602 p.
- Oswald B.P. y L.F. Neuenschwander. 1993. Microsite variability and safe site description for western larch germination and establishment. *Bulletin of the Torrey Bot Club* 120: 148–156. DOI: 10.2307/2996944.
- Pagdee, A., Y. Kim y P. Daugherty, P. J. 2006. What makes community forest management successful: a meta-study from community forests throughout the world. *Society and Natural resources* 19(1) 33-52.
- Pawłowski, T.A. 2007. Proteomics of European beech (*Fagus sylvatica* L.) seed dormancy breaking: influence of abscisic and gibberellic acids. *Proteomics* 7(13): 2246-2257. <https://doi.org/10.1002/pmic.200600912>.
- Pelton, J. 1953. Studies on Life-History of *Symphoricarpos occidentalis* Hook., in Minnesota. *Ecological Monographs* 23(1): 17-39. <https://doi.org/10.2307/1943518>.
- Peraza, V.H. 2014. Efecto del precondicionamiento en semillas para plántulas de árboles de sombra multiusos del norte de Veracruz. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México. 103 p.
- Pérez Fernández, M.A., y S. Rodríguez Echeverría. 2003. Effect of smoke, charred wood, and nitrogenous compounds on seed germination of ten species from woodland in central-western Spain. *Journal of Chemical Ecology* 29(1): 237-251.
- Pons, T. 2000. Seed Responses to light. In: Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities. CABI Publishing. Londres, Reino Unido. 2nd edition. 415 pp.
- Popay, A.I. y E.H. Roberts. 1970. Ecology of *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik. and *Senecio vulgaris* L. in relation to germination behaviour. *The Journal of Ecology* 58(1): 123-139. DOI: 10.2307/2258172.
- Prescott, C.E. 2002. The influence of the forest canopy on nutrient cycling. *Tree physiology* 22(15-16): 1193-1200. <https://doi.org/10.1093/treephys/22.15-16.1193>.
- Quintero, S., D.A. Rodríguez, E. Guízar y R. Bonilla. 2008. Propagación vegetativa de la vara de perlilla (*Symphoricarpos microphyllus* H.B.K.). *Revista Chapingo. Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* 14(1): 21-26.
- R Core Team. 2015. R project for Statistical computing <https://www.r-project.org/>. R foundation for statistical Computing. Vienna, Austria.
- Ramírez-Contreras, A. y D.A. Rodríguez-Trejo. 2009. Plantas nodriza en la reforestación con *Pinus hartwegii* Lindl. *Revista Chapingo. Serie ciencias forestales y del ambiente* 15(1): 43-48.

- Raulund-Rasmussen, K., I. Stupak, N. Clarke, I. Callesen, H. Helmisaari, E. Karlton y I. Varnagiryte-Kabasinskiene. 2008. Effects of very intensive forest biomass harvesting on short and long term site productivity. En: Gadow K., T. Pukkala, M. Tomé (Eds.). Sustainable Use of Forest Biomass for Energy: A Synthesis with Focus on the Baltic and Nordic Region. Springer. Países Bajos. 273 pp.
- Rich, P.M., J. Wood, D.A. Vieglais, K. Burek y N. Webb. 1998. Hemiview manual revision number 2.1. Delta T-Devices. 79 p.
- Rivas-Rivas, M.B., N. Ramírez-Marcial, H. Perales, S.I. Levy-Tacher y C. Bonfil. 2017. Supervivencia y crecimiento de tres especies de *Quercus* bajo condiciones contrastantes de cobertura en el sur de México. *Revista Chapingo serie ciencias forestales y del ambiente* 23(2): 275-288. <http://dx.doi.org/10.5154/r.rchscfa.2017.01.001>
- Rivera-Hernández, J.E. y N. Flores-Hernández. 2013. Flora y vegetación del Distrito Federal: conservación y problemática. Universidad Autónoma Metropolitana. 131 p.
- Roberts, M. R. 2004. Response of the herbaceous layer to natural disturbance in North American forests. *Canadian Journal of Botany* 82(9): 1273-1283. <https://doi.org/10.1139/b04-091>.
- Rodríguez Gutiérrez, A. 2018. Comparación de *Pinus hartwegii* Lindl. y *Quercus rugosa* Née como bioindicadores de contaminación por plomo en la cuenca del río Magdalena Ciudad de México, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. 87 p.
- Rodríguez-Trejo, D.A. 2006. Notas sobre el diseño de plantaciones de restauración. *Revista Chapingo serie ciencias forestales y del ambiente* 12(2): 111-123.
- Roem, C., F. Klees, H. Berendse. 2002. Effects of nutrient addition and acidification on plant species diversity and seed germination in heathland. *Journal of Applied Ecology* 39: 937-948. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2002.00768.x>.
- Rojas, A.M., A. Orozco, C. Vázquez. 1997. Effect of light on germination of seven species of cacti from the Zapotitlán Valley in Puebla, México. *Journal of Arid Environments* 36: 571-578. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2002.00768.x>.
- Rzedowski, J. 1998. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. En Ramamoorthy, T. P., R. Bye, A. Lot y J. Fa (Eds.). Diversidad biológica de México: orígenes y distribución, Instituto de Biología, UNAM, México. 345 p.
- Sánchez-González, A., L. López-Mata y D. Granados-Sánchez. 2005. Semejanza florística entre los bosques de *Abies religiosa* (HBK) Cham. & Schltdl. de la Faja Volcánica Transmexicana. *Investigaciones geográficas* (56): 62-76.
- Santibáñez-Andrade, G. 2009. Composición y estructura del bosque de *Abies religiosa* en función de la heterogeneidad ambiental y determinación de su grado de conservación en la cuenca del río Magdalena, México, D.F. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, UNAM. 134 p.
- Santibáñez-Andrade, G., S. Castillo-Argüero y Y. Martínez-Orea. 2015. Evaluación del estado de conservación de la vegetación de los bosques de una cuenca heterogénea del Valle de México. *BOSQUE* 36(2): 299-313. <http://dx.doi.org/10.4067/S0717-92002015000200015>.
- Sarlistyaningsih, L., K. Sivasithamparam y T. Setter. 1996. The role of limited oxygen supply and soil microorganisms on germination and survival of lupin seeds (*Lupinus angustifolius* L. cv. Gungurru) in waterlogged soil. *Australian journal of experimental agriculture* 36(3): 323-329. <https://doi.org/10.1071/EA9960323>.
- Shipley, B., y M. Parent. 1991. Germination responses of 64 wetland species in relation to seed size, minimum time to reproduction and seedling relative growth rate. *Functional Ecology* 111-118. DOI: 10.2307/2389561.

- Silva-Aparicio, M., A.E. Castro-Ramírez y H.R. Perales-Rivera. 2018. Áreas voluntarias de conservación y la extracción de leña en núcleos agrarios de Oaxaca. *Ecosistemas y recursos agropecuarios* 5(15): 435-449. <http://dx.doi.org/10.19136/era.a5n15.1743>.
- Smith, J., C. Sabogal, W. de Jong y D. Kaimowitz. 1997. Bosques secundarios como recurso para el desarrollo rural y la conservación ambiental en los trópicos de América Latina (No. 13). Bogor: CIFOR. 36 p.
- Solis Oberg S. 2015. Banco de semillas de malezas y plantas introducidas en dos unidades ambientales de bosque de encinos (*Quercus spp.*) de la cuenca del río Magdalena en el Distrito Federal. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias. UNAM. México. 117 p.
- Stat Soft STATISTICA 8.0 2007.
- Stephenson, R.J. y J.E. Rechcigl. 1991. Effects of dolomite and gypsum on weeds. *Communications for Soil Science* 22:1569-1579.
- Table Curve 2D 5.01 AISN, Chicago IL, EUA
- Thanos, C.A. y P.W. Rundel. 1995. Fire-followers in chaparral: nitrogenous compounds trigger seed germination. *Journal of Ecology* 83: 207-216. DOI: 10.2307/2261559.
- Traveset, A. y M. Verdú. 2002. A meta-analysis of the effect of gut treatment on seed germination. En: Seed dispersal and frugivory: Ecology, evolution and conservation. D. Levey, W. Silva y M. Galetti (Eds.). CABI Publishing. Wallingford. Reino Unido. 511 p.
- Tweddle, J.C., J.B. Dickie, C.C. Baskin y J.M. Baskin. 2003. Ecological aspects of seed desiccation sensitivity. *Journal of Ecology* 91(2): 294-304. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2003.00760.x>.
- USDA NRCS. 2017. The PLANTS Database (<http://plants.usda.gov>, 8 February 2017). National Plant Data Team, Greensboro, NC 27401-4901 USA.
- Válio I. y F. Scarpa. 2001. Germination of seeds of tropical pioneer species under controlled and natural conditions. *Brazilian Journal of Botany* 24(1): 79-84. <https://doi.org/10.1590/S0100-84042001000100009>.
- Vázquez-Yanes, C., A. Orozco-Segovia, E. Rincón, M.E. Sánchez-Coronado, P. Huante, J.R. Toledo, V.L. Barradas. 1990. Light Beneath the Litter in a Tropical Forest: Effect on Seed Germination. *Ecology* 71(5): 1952-1958. <https://doi.org/10.2307/1937603>
- Vertucci, C.W., E.E. Roos y J. Crane. 1994. Theoretical basis of protocols for seed storage III. Optimum moisture contents for pea seeds stored at different temperatures. *Annals of Botany* 74(5): 531-540. <https://doi.org/10.1006/anbo.1994.1151>.
- Villaseñor R.J y F. Espinosa. 1998. Catálogo de malezas de México. Universidad Nacional Autónoma de México. 449 p.
- Vleeshouwers, L.M., H.J. Bouwmeester y C.M. Karssen. 1995. Redefining seed dormancy: an attempt to integrate physiology and ecology. *Journal of Ecology* 83(6): 1031-1037. DOI: 10.2307/2261184.
- Walck, J.L., C.C. Baskin y J. Baskin. 1997. Comparative achene germination requirements of the rockhouse endemic *Ageratina luciae-brauniae* and its widespread close relative *A. altissima* (Asteraceae). *American Midland Naturalist* 137: 1-12. DOI: 10.2307/2426750.
- Weber, D. y J. Lee. 1979. The Effect of Simulated Acid Rain on Seedling Emergence and Growth of Eleven Woody Species. *Forest Science* 25(3): 393-398. <https://doi.org/10.1093/forestscience/25.3.393>.
- Williams, J.T. y J.L. Harper. 1965. The influence of nitrates and low temperatures on the germination of *Chenopodium album*. *Weed research* 5(2): 141-150. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3180.1965.tb00337.x>.
- Winn A. 1985. Effects of seed size and microsite on seedling emergence of *Prunella vulgaris* in four habitats. *Journal of Ecology* 73: 831-840. DOI: 10.2307/2260150.

- Yirdaw, E. y K. Leinonen. 2002. Seed germination responses of four afro-montane tree species to red/far-red ratio and temperature. *Forest ecology and management* 168(1-3): 53-61. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(01\)00719-8](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(01)00719-8).
- Young, A. y N. Mitchel. 1994. Microclimate and vegetation edge effects in a fragmented podocarp-broadleaf forest in New Zealand. *Biological Conservation* 67: 63-72. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(94\)90010-8](https://doi.org/10.1016/0006-3207(94)90010-8).
- Young, T.P., D.A. Petersen y J.J. Clary. 2005. The ecology of restoration: historical links, emerging issues and unexplored realms. *Ecology letters* 8(6): 662-673. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00764.x>.
- Zar, J. H. 1974. *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall. Englewood Cliffs, Nueva Jersey, Estados Unidos de Norte América. 620 pp.
- Zobel, M., M. Otsus, J. Liira, M. Moora y T. Möls. 2000. Is small-scale species richness limited by seed availability or microsite availability? *Ecology* 81: 3274-3282.



**Acta Botanica
Mexicana**

Safe microsites for *Symphoricarpos microphyllus* (Caprifoliaceae) germination, a shrub species with seed dormancy

Micrositios seguros para la germinación de *Symphoricarpos microphyllus* (Caprifoliaceae), una especie arbustiva con latencia

Yuriana Martínez Orea¹ , Silvia Castillo-Argüero^{1,4} , Alma Orozco-Segovia² , J. Alejandro Zavala-Hurtado³ , Leticia Bonilla-Valencia¹ 

Abstract:

Background and Aims: Temperate forests suffer continuous deforestation and other anthropogenic disturbances. Additionally, some types of forest management, such as secondary vegetation removal ("chaponeo"), can be another disturbance that negatively affects the values of some environmental variables important for seed germination. Light, soil temperature and moisture characterize microsites and determine germination percentages. These variables are also affected by slope orientation and vegetation structure. The aim of this study was to characterize microsites for *Symphoricarpos microphyllus* seed germination in a temperate forest, its response to light qualities in germination cameras, and seed viability during two years.

Methods: Twenty-four microsites that differed according to their position in north/south (N/S) facing slopes, and by the presence/absence of secondary vegetation ("chaponeo") due to forest management (U-undisturbed/P-perturbed) were characterized for light, soil temperature, moisture, pH and nitrogen. We also studied germination under different light qualities (white light, red light, far red light -FRL-, darkness) in germination cameras and seed viability for two years.

Key results: All microsites were different in light, temperature and soil moisture. Microsites with the highest germination percentages were those US (undisturbed south) and UN (undisturbed north), where higher soil moisture and lower temperatures were registered, favoring embryo growth of seeds, since they possess morphophysiological dormancy. In cameras, germination percentages were the highest in FRL (32%). Seeds of *S. microphyllus* can remain viable for two years (60%).

Conclusions: We do not recommend secondary vegetation removal because it affects variables of soil moisture (decreasing it) and temperature (increasing it) in microsites. This negatively influences this species germination, which needs a filtering of light and an alternation of high-low temperatures for dormancy breaking. These findings are important if we consider that the populations of this species are reducing due to overexploitation.

Key words: light quality, morphophysiological dormancy, snowberry shrub, temperate forest.

Resumen:

Antecedentes y Objetivos: Los bosques templados sufren continua deforestación y otros disturbios antropogénicos. Además, algunos tipos de manejo forestal, como la remoción de la vegetación secundaria (chaponeo) pueden representar otro disturbio que afecta negativamente algunas variables ambientales importantes en la germinación de las semillas. La luz, temperatura y humedad del suelo caracterizan micrositios y determinan los porcentajes de germinación de las especies. Estas variables también son afectadas por la orientación de la ladera y la estructura de la vegetación. El objetivo de este estudio fue caracterizar micrositios para la germinación de *Symphoricarpos microphyllus* en un bosque templado, y su respuesta a calidades de luz en cámaras de germinación, y la viabilidad de las semillas en dos años.

Métodos: Se caracterizaron 24 micrositios diferentes de acuerdo a su posición en laderas orientadas al norte/sur (N/S), y por la presencia/ausencia de vegetación secundaria -chaponeo- (U-sin disturbio/P-perturbados) en sus variables de luz, temperatura, humedad, pH y nitrógeno del suelo. Estudiamos la germinación bajo diferentes calidades de luz (luz blanca, luz roja, luz rojo lejano -FRL-, oscuridad) en cámaras de germinación y la viabilidad de las semillas por dos años.

Resultados clave: Todos los micrositios fueron diferentes en luz, temperatura y humedad del suelo. Los micrositios con los mayores porcentajes de germinación fueron los US (no perturbados al sur) y UN (no perturbados al norte), registrando los mayores valores de humedad del suelo y menores de temperatura, favoreciendo el crecimiento del embrión, dado que poseen una latencia morfofisiológica. En las cámaras, los mayores porcentajes de germinación de *Symphoricarpos microphyllus* ocurrieron en FRL (32%), la viabilidad se mantuvo en 60% por dos años.

Conclusiones: No recomendamos la eliminación de la vegetación secundaria porque afecta la humedad (disminuyéndola) y temperatura del suelo (incrementándola). Esto tiene una influencia negativa sobre la germinación de las semillas que necesitan una filtración de la luz y una alternancia de altas y bajas temperaturas para romper la latencia. Estos hallazgos son importantes si consideramos que las poblaciones de esta especie están reduciéndose debido a sobreexplotación.

Palabras clave: bosque templado, calidad de luz, latencia morfofisiológica, vara perilla.

1 Universidad Nacional Autónoma de México, Departamento de Ecología y Recursos Naturales, Facultad de Ciencias, Circuito Exterior, Cd. Universitaria, 04510 Mexico City, Mexico.

2 Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Ecología, Departamento de Ecología Funcional, Apdo. postal 70-275, Coyoacán, 04510 Mexico City, Mexico.

3 Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa, Departamento de Biología, Mexico City, Mexico.

4 Author for correspondence: silcas@ciencias.unam.mx

Received: September 27, 2018.

Reviewed: November 16, 2018.

Accepted by Marie-Stéphanie Samain: January 14, 2019.

Published Online first: March 07, 2019.

Published: Acta Botanica Mexicana 126 (2019).

To cite as:

Martínez Orea, Y., S. Castillo-Argüero, A. Orozco-Segovia, J. A. Zavala-Hurtado and L. Bonilla-Valencia. 2019. Safe microsites for *Symphoricarpos microphyllus* (Caprifoliaceae) germination, a shrub species with seed dormancy. Acta Botanica Mexicana 126: e1458. DOI: 10.21829/abm126.2019.1458



This is an Open Access article distributed under terms of the Creative Commons Attribution License 4.0-No Commercial (CC BY-NC 4.0 International).

e-ISSN: 2448-7589

Introduction

Forest canopy, understory and topographic factors such as slope aspect interact and shape “safe sites” (Harper, 1977). These microsites play an important role during the plant’s early stages of their life cycle such as germination (Cornett et al., 2000), because they determine the persistence of species and the dynamics of plant populations; they are critical during species regeneration at community level (Grubb, 1977).

Secondary vegetation species are important for forest regeneration (Blanco-García et al., 2011) and in particular for the establishment of some mature forest species, because they can be nurse species for tree species germination and/or establishment (Castro et al., 2002). Nevertheless, there is still some controversy about this, since some understory species are sometimes considered as an obstacle for reforestation with mature forest species, because of competition for light, water and nutrients (Raynor, 1971). This is why in some sites, as part of forest management practices in temperate forests of Central Mexico, an elimination of the understory vegetation (herbs and shrubs) is carried out by local communities and land owners (Martínez-Orea et al., unpublished data).

Understory species are important in many ways; they can contain a significant part of the nutrients in forests and they are also part of the forest biodiversity (Tergas and Popenoe, 1971; Warren et al., 1987). Germination of understory species is shaped not only by microsite availability in a forest, but also by germination requirements and seed dormancy.

In the case of species with morphophysiological dormancy, the opportunities for germination in a suitable microsite are restricted to the status of the seeds, either if they are only quiescent or dormant. *Symphoricarpos microphyllus* Kunth is a shrub and non-timber forest product which inhabits fir forests from New Mexico to Guatemala; it provides forage for herbivores such as deer. Populations of this shrub have been declining in Central Mexico because it is overused in order to make brooms, Christmas crafts and also due to deforestation (Monroy et al., 2007; Mendoza-Bautista et al., 2011). Additionally, in some forests fruit production of this species has only been observed in sites that are not under understory removal management (pers.

obs.), resulting in an even more difficult regeneration from seeds.

Reforestation with this species just began few years ago, but through asexual propagation, due to difficulties to germinate its seeds. According to Mendoza-Bautista et al. (2011), the conditions for this species’ establishment are not well known, neither are light requirements for its germination, although several species of *Symphoricarpos* DuRoi, are known to possess morphophysiological dormancy (Baskin and Baskin, 1998; Hidayati et al., 2001). Since understory removal could be representing another anthropogenic disturbance factor in forests near Mexico City, that are already suffering from constant deforestation and cattle raising (Ávila-Akerberg, 2002), this type of management could have negative effects in some abiotic conditions, and probably decrease the availability of safe microsites for germination of certain species.

Therefore, the aims of this work were: (1) to characterize microsite suitability in terms of slope orientation and forest management for *S. microphyllus* germination in a fir forest, (2) to measure its germination response under different light qualities in controlled environments and, (3) to know seed viability in a two year period, in order to set some basis for its propagation through seeds.

Materials and Methods

Study site

The Magdalena river basin (MRB) (Fig. 1) is part of the soil conservation area of Mexico City (Ávila-Akerberg, 2002), covering an area of 3100 ha. Two rivers occur in this basin, the Magdalena and the Eslava, providing a large amount of the superficial water in Mexico City (Mazari-Hiriart and Mazari-Menzer, 2008). The first is the main one and has a length of 21 km, 52.5% of it runs in the forest and the rest (47.5%) in the urban area (PUEC-UNAM, 2008). This area is located SW of the valley of Mexico, at an altitude between 2570 and 3870 m a.s.l.

Three vegetation types are found in the MRB: oak, fir (*Abies religiosa* (Kunth) Schltdl. & Cham.) and pine forests (Fig. 1). The fir forest has an extension of 1071 ha (the largest of the three) and is located at an altitude of 2900-3650 m a.s.l. and between 19°13'53"/19°18'12" latitude N and 99°14'50"/99°20'30" longitude W. The dominant tree

species is *Abies religiosa*, but sites with herbaceous and shrub layers are common. Shrub species such as *Acaena elongata* L., *Ageratina glabrata* (Kunth) R.M. King & H. Rob., *Roldana angulifolia* (DC.) H. Rob. & Brettell, and *R. barba-johannis* (DC.) H. Rob. & Brettell are abundant, whereas others such as *Symphoricarpos microphyllus* and *Ribes ciliatum* Humb. & Bompl. ex Roem. & Schult. are less so (Ávila-Akerberg, 2002; Calderón and Rzedowski, 2005). The climate of this forest is temperate subhumid type C(w2)(w)b(i') (Álvarez-Román, 2000; García, 2004), mean annual temperature is 14 °C (minimum 6 °C, maximum 20 °C), and annual precipitation ranges between 950 and 1300 mm. The coldest period of the year comprises from November to January with a mean temperature of 6 °C and the warmest from March to September with a mean of 18 °C (Dobler-Morales, 2010) (Fig. 2). A high spa-

tial heterogeneity is observed because of the numerous differently oriented slopes (Santibáñez-Andrade et al., 2015).

This heterogeneous topography is related to the presence of slopes of 12 to 25%, and others higher than 75%. According to the PUEC-UNAM (2008), 67% of the forests in this area are conserved. Nevertheless, as an urban forest it is constantly affected by deforestation, cattle rising, tourism, induced fires and farming (Ávila-Akerberg, 2002), and recently an increase in tourism has been observed, which has also become a problem since there are no restrictions on the number of visitors and there is a lack of surveillance too. Additionally, the owners of this forest carry out an elimination of the understory vegetation in order to provide light for *Abies religiosa* seedlings and as part of reforestation programs.

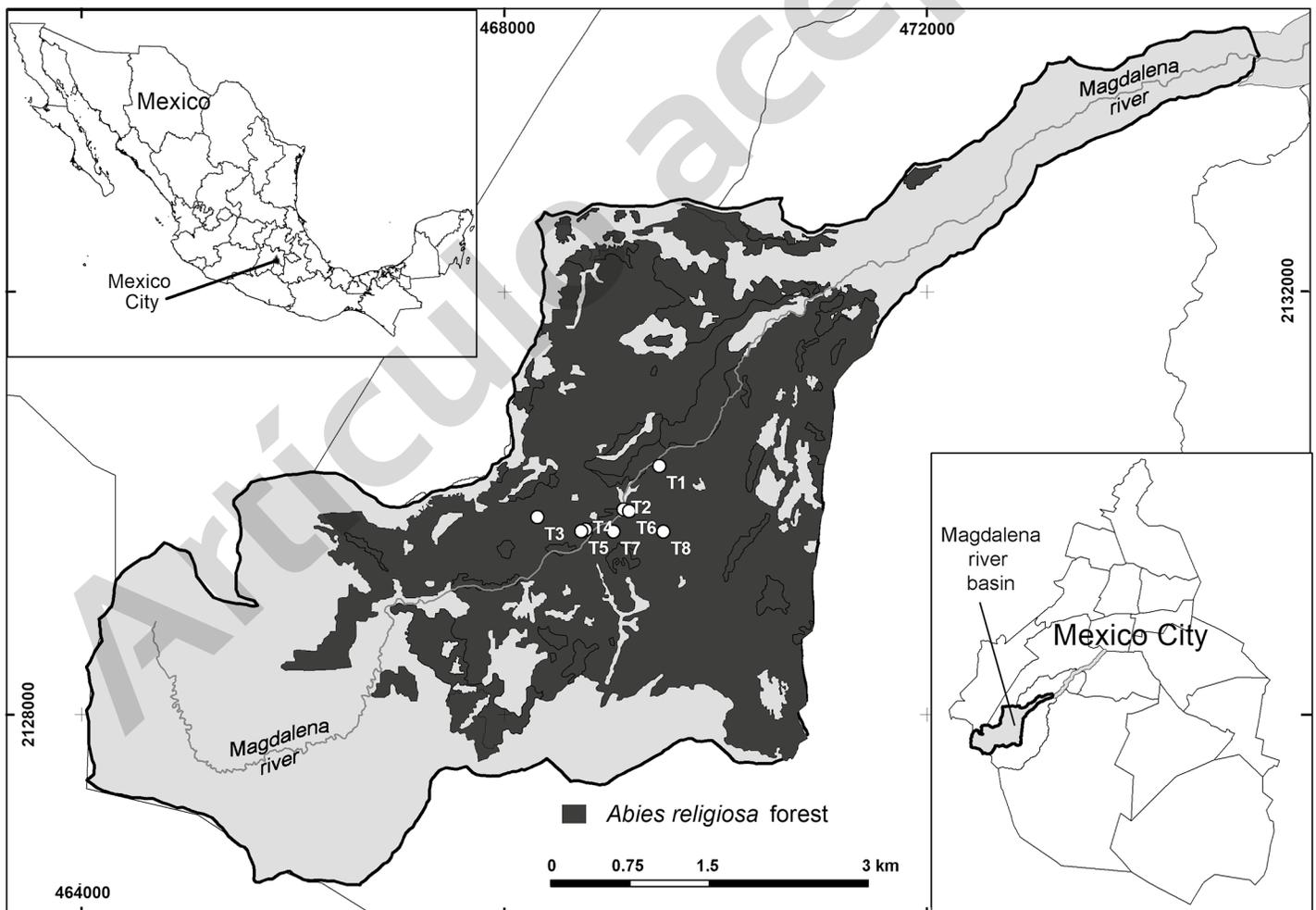


Figure 1: Fir forest (*Abies religiosa* (Kunth) Schldt. & Cham.) forest in the Magdalena river basin (MRB), Mexico City. T1-T8 (Study transects).

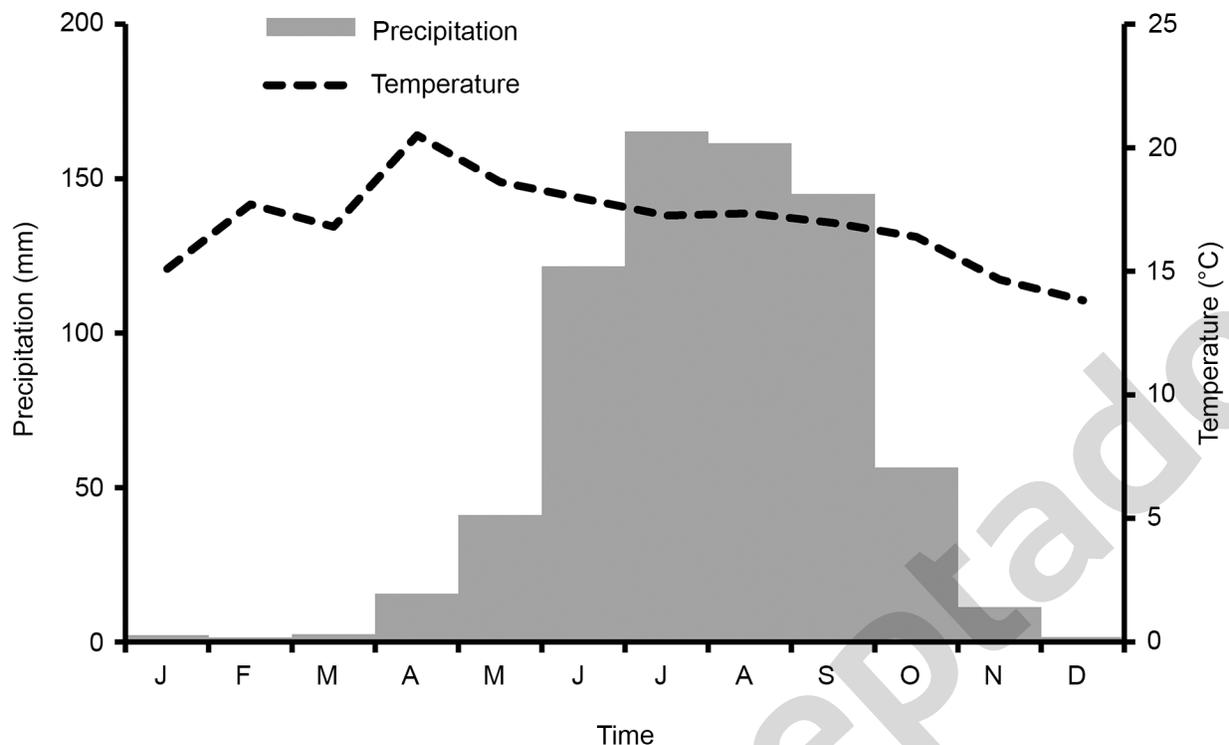


Figure 2: Climograph of the meteorological stations of Desviación Alta al Pedregal (1967-2000) and Monte Alegre (1967-1987), both in the Magdalena river basin (MRB), Mexico City. Modified from Delgadillo-Durán (2011).

Study species

Symphoricarpos microphyllus (pink snowberry, “perlilla”), belongs to the family Caprifoliaceae and is a branching shrub 2 to 3 m tall, young branches are pubescent, leaves are up to 25 mm long, flowers are pink and bell-shaped and fruits are white or pale white-pink and fleshy. Fruits have 2-4 beige-white seeds that measure 3-5 mm long, their shape is ovate.

This species colonizes different successional sites in fir and oak forests in central Mexico. It is found in mountains in the valley of Mexico and it is distributed from New Mexico to Guatemala (Calderón and Rzedowski, 2005). It is collected for making brooms and art crafts. As a consequence, the overexploitation of this species is causing a decrease in its populations (Monroy et al., 2007). It flowers from July to September, and fructification occurs from October to February in forests of the volcano “El Nevado de Toluca” (Anastacio-Martínez et al., 2015). Martínez-Arévalo (2015) reports that approximately 19 days after sowing the seeds, germination starts, and it continues for 12 more days reaching 70%. Nevertheless, this author does not give

information about the light and temperature conditions for germination, neither about the presence of any seed dormancy.

Microsites characterization

Eight 50 m transects were set on south (S) oriented (N=4) and in north (N) oriented slopes (N=4). Half of them were located in areas where secondary species (shrubs and herbs) have been eliminated by the management that local people carry out in order to provide light for *Abies religiosa* seedlings. This results in a design of two transects oriented to the S with shrubs and herbs (undisturbed transects t5 and t6, US), two transects with the same orientation without shrubs and herbs (perturbed transects t2 and t3, PS), and other four transects N oriented, two with shrubs and herbs (t1 and t4, undisturbed, UN) and two without them (t7 and t8, perturbed, PN). Three microsites were set in each transect: at the lowest part of the slope (0 m), the middle (25 m) and in the highest part (50 m), resulting in a total of 24 microsites (three microsites for each transect). The size of microsites was 1 m².

Microsites were characterized through their values of light, soil temperature and moisture. Light was quantified through hemispherical photographs (nine per microsite) analysis, they were taken in April 2016 at 1 m above the ground with the camera oriented towards the magnetic N, using a NIKON camera D80 (Nikon, New York, USA) with a fish eye lens EX SIGMA (Sigma, New York, USA) 4.5, 1.28 DC DSM. Photographs were taken under overcast sky conditions at 8 am, following [Messier and Puttonen \(1995\)](#). They were analyzed with the Hemiview canopy analysis software ver. 2.1 ([Delta-T, 1998](#)) in order to estimate the global site factor (GSF, MJ/m²/yr⁻¹). Red:Far red light ratios (R:FR) were also registered in five aleatory spots of each microsite with a radiometer at the soil level (Skye Instruments, SKR 100, Wales, UK). These data were registered in April 2016, between 10 am and 5 pm. In order to register soil moisture and temperature in each microsite we set one hobo data logger (easy LogUSB-ONSET, Massachusetts, USA) from January to June. Three soil samples were collected at each microsite in January and another three in June. Consequently, soil pH (Model w-22xd, HORIBA, Kyoto, Japan) and nitrogen (N-Kjeldal) contents were analyzed (Model S040, HORIBA, Kyoto, Japan).

Germination and viability tests

Fruits of *Symphoricarpos microphyllus* were collected from 30 individuals in January 2016, from a site under no management of secondary vegetation removal. Seeds were extracted and cleaned from the fleshy fruit containing them, and they were sown in microsites two weeks after seed collection in February 2016, in three nylon-cloth bags filled with 50 seeds each (150 seeds per microsite). The dimensions of the bags were 8 × 8 cm with a 0.2 mm² mesh. Each bag was sown in a plastic pot (20 cm diameter × 20 cm depth) according to the methodology of [Hidayati et al. \(2001\)](#), sowing each bag 4 cm deep in each pot. Five extra bags with ten seeds each were sown in each microsite; one was exhumed every two weeks to monitor germination. Once germination was registered, all bags were exhumed and germinated seeds (emergence of radicle) were counted. With the rest of the seeds, germination tests were carried out in chambers in February 2016 to register the species response to light quality, but no seeds germinated.

A tetrazolium test for viability was carried out with 30 extra seeds right after seed collection and again following one year and two years (2017, 2018). The rest of the seeds were stored in dark and dry conditions in paper bags in a laboratory (Dinámica de Comunidades, Departamento de Ecología y Recursos Naturales, Facultad de Ciencias, UNAM, Mexico) for two years. In 2017 and 2018 tests for germination in different light qualities were again carried out. Six hundred of the stored seeds were disinfected in sodium hypochlorite (1%) during three minutes, they were sown in different light qualities (darkness, white, far red, and red light) in Petri dishes in a germination chamber (NuAire model I-36LL, Massachusetts, USA) at 22°C/20°C, 16/8 photoperiod. Dishes were sealed with a plastic film (Egagpack, Mexico) in order to maintain humidity. Three Petri dishes (9 cm diameter) with humid absorbent paper (previously sterilized, as a substrate) per light treatment and with 50 seeds each were set in a germination chamber under: (1) white light (WL; photon flux density (PFD)=33.21 μmoles m⁻²s⁻¹, R:FR=1.73; (2), red light (RL; PFF=5.18 μmoles m⁻²s⁻¹, R:FR=3.39), (3) far red light (FRL; PFF=1.2 μmoles m⁻²s⁻¹, R:FL=0.05), and (4) darkness (D). PFD between 400 and 700 nm was measured with a quantumeter (Apogee, model MQ-200, Apogee Instruments, Inc., Logan, Utah, USA) and the R/FR ratio (R=640-670 y RL=690-748 nm) was measured with a radiometer SKR-100 (Skye Instruments, Wales, UK). For the treatment with RL, Petri dishes were set inside a red plexiglass box (3 mm thick, 48 × 32 × 8 cm, Series 2424 Rohm and Hass, Mexico). For FRL, treatment Petri dishes were set in a red plexiglass box with a cover of blue plexiglass (same dimensions of the red box, Series 2423). For the treatment in darkness, Petri dishes were covered with aluminum foil. All Petri dishes and plexiglass boxes were set in the mentioned germination chamber equipped with fluorescent lamps (OSRAM of 17 watts and 60% relative humidity). During 30 days, every third day we registered germination in WL boxes and one month after being sown, we registered germination in the other light treatments.

Data analysis

In order to characterize whether microsites are affected by the slope orientation and forest management, we measured different environmental variables. The

orientation factor data were analyzed in two levels: S and N. The management factor data were also analyzed in two levels: U and P. Generalized Linear mixed models (GLMM), packages glmmTMB and lme4 were used to analyze data. Our random effects were microsite and transect. The types of distributions were applied as follows: GSF, R/FR ratios, soil moisture and soil nitrogen content (error: beta, link function: logit), soil temperature (error: normal, link function: identity), soil pH (error: normal, link function: identity), seed germination (error: binomial, link function: logit) (Crawley, 2012; R Core Team, 2015). A Kruskal-Wallis test (Stat Soft, 2007), and variation coefficients (VC) were calculated with the R/FR ratio values in order to find differences depending on the day time. Statistical differences in the (VC) values were searched through a Z test (Zar, 1974). A PCA (Principal Component Analysis) was carried out in order to find a relationship between the germination percentages of *S. microphyllus* and the environmental variables of microsites and to identify which of the factors influenced the distribution of microsites according to their environmental variables (PC-ORD software, ver 5.10, McCune and Mefford, 2006).

Results

Light in microsites

Microsites showed differences in light, with the highest values of the Global Site Factor (GSF) in the US, while the smallest values were found in the P microsites. No significant differences were observed in the R/FR ratios between

microsites. The GSF values showed a significant effect of slope orientation and of the interaction between disturbance and slope orientation (Table 1, supplementary material).

Light quality in microsites R/FR showed the highest peak in PS microsites. The lowest values were observed in the PN microsites. US, PS and UN microsites showed the highest values at 13:30 hrs (Fig. 3). In all microsites these values varied statistically along day ($H=26.8$, $p<0.0001$).

The widest VC value of this variable along day was found in the PS microsites ($VC=1.02$), while for the other microsites variation it was smaller, UN ($VC=0.85$), US ($VC=0.82$), PN ($VC=0.67$). Statistical differences in the VC values were found for all comparisons: UN and PN ($Z=2.1>0.73$, $p<0.05$), UN and PS ($Z=1.3>0.95$, $p<0.05$, PS and US ($Z=2.4>0.95$, $p=0.03$), PS and PN ($Z=1.17>0.48$, $p<0.05$), US and PN ($1.30>0.48$, $p=0.01$), except for the comparison between UN and US microsites ($Z=0.85<1.24$, $p=0.31$).

Soil temperature and moisture in microsites

Microsites with the highest values of temperature (mean values from January to June) were those PS ($\bar{X}=12.24\pm S.E.=0.06$), lowest values were registered in UN ($\bar{X}=9.99\pm S.E.=0.08$). Lowest values of soil moisture were registered in PS ($\bar{X}=57.52\pm S.E.=0.3$) (Table 1). Even though these tendencies point out to higher temperature and smaller moisture values in P microsites, no significant differences were found.

Table 1: Values (means \pm S.E.) of light (GSF and R/FR ratios), soil temperature ($^{\circ}$ C), moisture (%), pH nitrogen (%), and germination (%). Statistical analysis was carried out using Generalized Linear mixed models (GLMM). Different letters indicate significant differences at $p\leq 0.05$ between microsite types.

Variables	Undisturbed South (US)	Undisturbed North (UN)	Perturbed South (PS)	Perturbed North (PN)
GSF ($MJ/m^{-2}/yr^{-1}$)	450 \pm 12 ^a	236 \pm 9.6 ^b	134 \pm 9.1 ^a	143 \pm 4 ^b
R/FR	1.72 \pm 0.14	1.28 \pm 0.06	1.3 \pm 0.14	0.72 \pm 0.05
Soil temperature ($^{\circ}$ C)	11.41 \pm 0.08	9.99 \pm 0.08	12.24 \pm 0.06	11.46 \pm 0.06
Soil moisture (%)	66.51 \pm 0.32	68.07 \pm 0.34	57.52 \pm 0.3	64.64 \pm 0.32
Soil pH	6.06 \pm 0.11	5.9 \pm 0.03	5.9 \pm 0.01	5.8 \pm 0.08
Soil nitrogen (%)	0.54 \pm 0.09	0.51 \pm 0.07	0.61 \pm 0.03	0.63 \pm 0.07
Germination	43.3 \pm 2.01	34.1 \pm 2.02	25.3 \pm 2.01	31.1 \pm 2.02

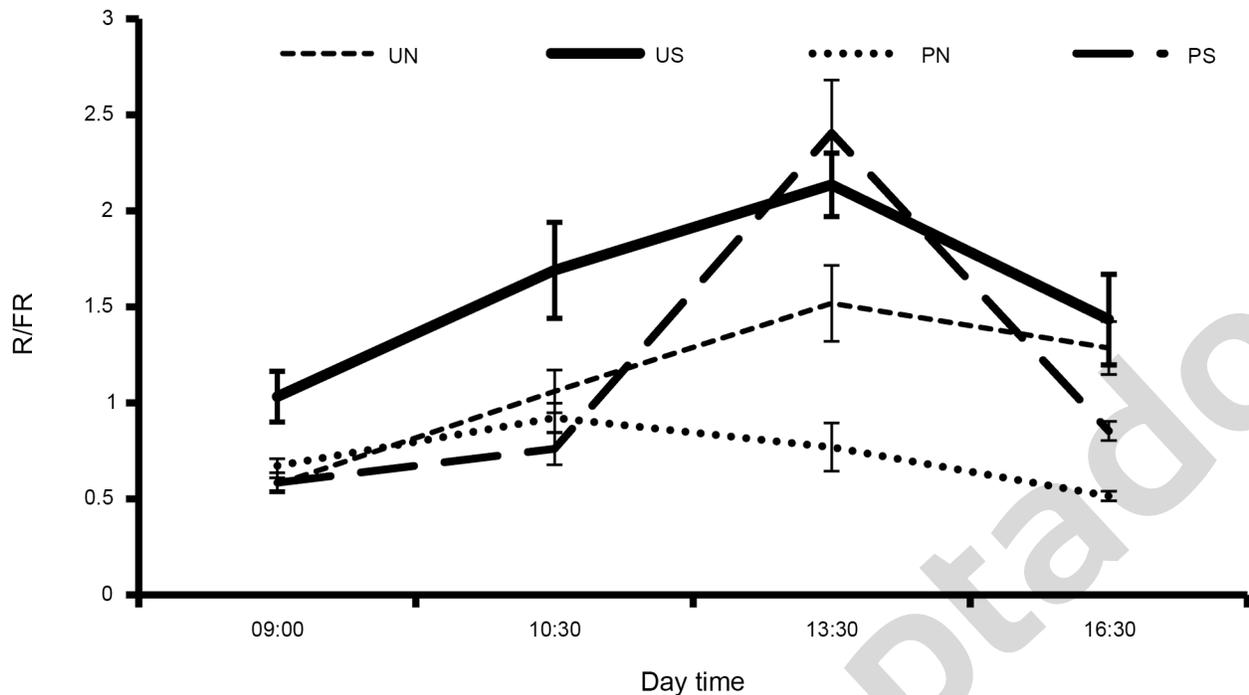


Figure 3: Mean values of R/FR ratios in four microsite types: US (undisturbed facing south), UN (undisturbed facing north), PS (perturbed facing south) and PN (perturbed facing north), SE bars are shown.

Soil pH and nitrogen in microsites

Soil pH and % N (means obtained from soil collected in January and June) are shown in [table 1](#). US microsites showed the highest soil pH ($\bar{X}=6.06\pm S.E.=0.11$), the highest soil % N mean values corresponded to PN ($\bar{X}=0.63\pm S.E.=0.07\%$). No significant differences were found between S and N facing microsites, neither between P and U microsites ([Table 1](#)).

Response of seeds to different light qualities and viability

Viability tests showed that 65% of the seeds were viable right after seed collection from the field. One year later, in 2017, viability measurement resulted in almost the same value (60%) and 60% in 2018 (two years after seed collection) as well. Germination percentages in chambers resulted as follows: no seeds germinated in the year of seed collection (2016). One year later in 2017: 10% in white light (WL), 20% in red light (RL), 25% in darkness (D) and the highest value was reached in far red light (FRL) (28%). In 2018 seeds germinated in 8% in WL, 26% in RL, 28% in D and the highest value was reached in FRL (32%).

Seed germination in microsites

The highest germination percentages of *S. microphyllus* in the forest were registered in US microsites, while the lowest were found in PS microsites. Even though these results point to a tendency of smaller germination in P microsites, no statistical differences in germination percentages resulted from the disturbance, orientation or interactions between factors according to the GLMM analysis ([Table 1](#), [supplementary material](#)).

In the PCA analysis ([Fig. 4](#)) we see that microsites associated to the highest germination percentages are U microsites, where there are also higher moisture and lower temperature values.

Discussion

Microsite characteristics are variable due to several factors such as slope orientation, forest structure and even topographic position ([Méndez-Toribio et al., 2016](#)). For example, light in microsites is modeled by canopy structure and gaps ([Martínez-Camacho et al., 2018](#)). In the northern hemisphere south (S) facing slopes show higher sunlight

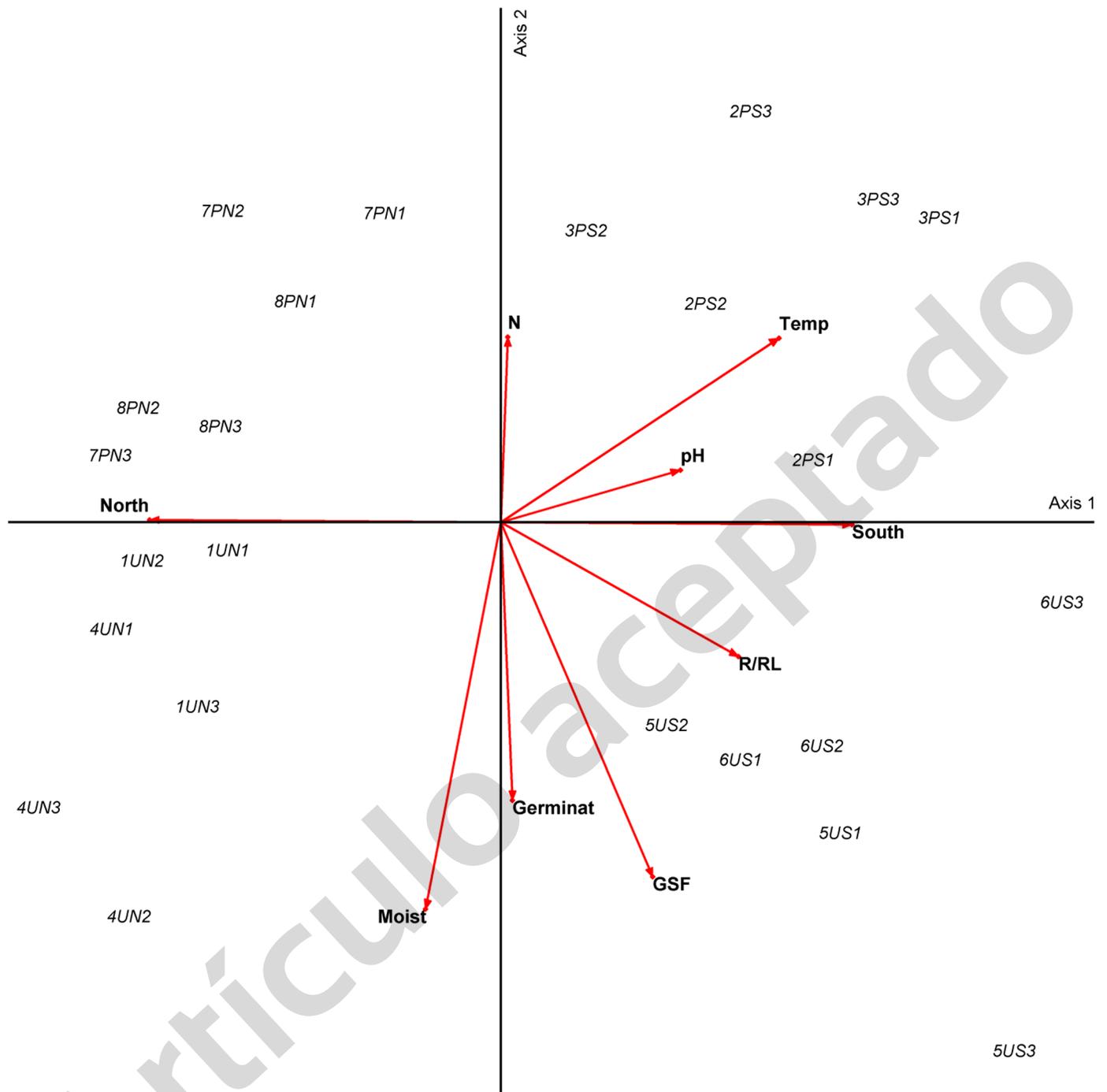


Figure 4: Principal component analysis (PCA) for 24 microsites in the Magdalena river basin *Abies religiosa* (Kunth) Schlttdl. & Cham. forest, Mexico City. Numbers from 1 to 8 indicate the transects. U and P indicate undisturbed and perturbed microsites, S and N indicate south and north facing slopes respectively. Numbers 1, 2, and 3 indicate microsite locations at the lowest, middle, and highest parts of the slope. Germinat indicates highest germination values of *Symphoricarpos microphyllus* Kunth. X axis (34.86% variance), Y axis (58.29% variance).

conditions than north (N) facing ones (Matlack, 1993; Méndez-Toribio et al., 2016). As a consequence, in our study microsites on S facing slopes showed significantly higher values of light than microsites on N facing slopes. These

results match those of Ackerly et al. (2002), who reported higher values of diurnal insolation in S than in N sites in a Californian chaparral as well as Gallardo-Cruz et al. (2009) and Méndez-Toribio et al. (2016) for a seasonally dry forest

in Mexico. Méndez Toribio et al. (2016) reported 16% more solar radiation on S facing slopes than on N facing ones. In our study site the same pattern was detected but with a higher value of difference between both slopes (22%). This difference can vary according to the onset of the rainy season. Contrary to what we expected, in perturbed microsites (P) light values (of GSF and R/FR ratios) were smaller than in undisturbed (U) microsites, because canopy gaps were larger in these microsites. Even though gaps and slope orientation determine most of the light environment of microsites as some authors have reported (Jiao-Jun et al., 2003), our undisturbed microsites were not completely under perturbation because light entrance was increased due to the presence of gaps (caused by branch or tree fall and deforestation) which also is an important factor that has effects in light at the microsite level. R/FR ratios were higher in PS microsites indicating that secondary vegetation probably has a function of filtering light, like forest litter or soil (Vázquez-Yanes et al., 1990) and in its absence due to this management practice, RL is higher than FR light at the microsite level. Therefore, understory species have important effects on light dynamics at the soil level like Messier and Puttonen (1995) report. Similar values of R/FR (close to 1.15) were reported by Endler (1993) which correspond to small gaps which match our results for P microsites, and are also close to those reported by Martínez-Camacho (2015) for this study site under small gaps (0.99-1.13). Values for large gaps according to these authors are 1.43 and between the intervals of 1.21-1.37 respectively, which are similar to 1.5 for our U microsites under larger gaps.

It is interesting to note that in the PS microsites light heterogeneity was higher than in the other microsites. This might be due to the absence of herbs and shrubs; therefore, light is only filtered by the tree canopy, and values of RL are higher than FR ones. Observing the variations of light in microsites, their highest R/FR ratio values occurred at 13:30 hours in most microsites, especially in the S microsites. For light availability at soil level, canopy gaps and slope orientation are the main factors, but for light quality the absence of understory vegetation may play an important role because it filters light and may buffer drastic light changes. However, light as a signal for seed germination (Pons, 2000) is a highly variable environmental factor

in forests (Messier and Puttonen, 1995) as we registered in our microsites and in previous research by Bonilla-Valencia et al. (2017a) in this study site.

According to Mendoza-Bautista et al. (2011), the study of the particular light requirements of *Symphoricarpos microphyllus* has been limited, even though it is known to grow under different canopy conditions. These authors studied the effect of solar radiation on the survival and growth of this species and worked with different sites: agricultural land without canopy with radiation levels of 8201 MJ/m²/y⁻¹, a pine tree plantation (7886 MJ/m²/y⁻¹), and at an oak-alder plantation (2794 MJ/m²/y⁻¹). In pine plantations (intermediate levels of radiation) this species growth was the highest; survival was also high in the agricultural land and under pine trees, while the lowest survival occurred under the lowest levels of light, results that differ to those reported by Hernández and Rodríguez (2008), who found that in the first year of establishment, this species reaches the highest growth and survival rates in high levels of light. Our light levels in microsites were lower and were between 140 MJ/m²/y⁻¹ in PS microsites and 450 MJ/m²/y⁻¹ in US microsites, because our study site is a forest with different structure and the canopy is composed by fir trees. However, Hernández and Rodríguez (2008) point out that even at high radiation levels *S. microphyllus* survival tends to decrease when soil moisture decreases. Even though microsite characteristics for seed germination are sometimes similar to those for seedling establishment (Fowler, 1988), the lack of soil moisture is an environmental factor that can limit not only growth and survival, but also germination, since the entrance of water to the seed triggers this response once seeds have overcome dormancy (Baskin and Baskin, 1998).

Our results indicate that light could be acting on germination at a fine level. In our study in germination chambers, a preference for FR light by the seeds after one and two years of being stored was found, as in the field. In U microsites, where the highest germination percentages were registered, presumably the presence of secondary vegetation is filtering light, therefore causing more FR light than R light. Similar results have been found by Hidayati et al. (2001), who found high percentages of germination in seeds that were buried under *Quercus* L. leaf litter and soil, which is related to a higher supply of FR light.

Light affects other microsite variables for example soil moisture and temperature. Microsites facing north do not receive the input of energy that south-facing microsites do, hence, they are generally cooler and moister than those facing southwards (Harris, 1984). As a consequence, in a six-month period we registered different tendencies of these variables between S facing and N facing microsites. Méndez-Toribio et al. (2016) found that S facing sites are 2 °C warmer than N facing sites in a seasonally dry forest in Mexico. In our study, the differences in these variables were also associated to disturbance, because PS microsites were the highest in temperature and the lowest in soil moisture, while UN were the highest in soil moisture and the lowest in soil temperature. Even though gaps are brighter and warmer due to an increased irradiance and their surface soils contain more water due to the reduction in plant transpiration (Denslow, 1987), our study site was reported by Bonilla-Valencia et al. (2017a, b) as highly heterogeneous in terms of soil moisture conditions, showing 15% more soil moisture in sites under small gaps than in sites under larger gaps. In our study, since P microsites were 8% less humid than U microsites, our results could indicate that secondary vegetation exerts a protective effect against the loss of soil moisture, matching the results of Chaneton et al. (2010). A cumulative effect of the orientation of slope facing S and the absence of secondary vegetation could be acting in PS microsites making them less humid and warmer.

In temperate environments temperature is frequently a primary factor and germination could be mediated by its seasonal changes. For some species with morphophysiological dormancy a light requirement can be fulfilled after stratification with low temperatures. Seeds with this type of dormancy must be exposed to certain temperature changes that break it, so that they germinate afterwards under the required light and soil moisture conditions (Baskin and Baskin, 1998). Species of *Symphoricarpos* are known to have underdeveloped linear embryos that must grow before they can germinate. Additionally, its physiological dormancy is not yet fully known, which, according to Hidayati et al. (2001) and Baskin and Baskin (1998), corresponds to a non-deep complex morphophysiological dormancy, where temperature plays a critical role (Nikolaeva et al., 1977). Still a lot of knowledge on *Symphoricarpos* species seed bi-

ology is lacking, but some authors report that the embryos of these species grow when exposed to fluctuations in temperature between 0 and 10 °C (Hidayati et al., 2001). According to Pelton (1953), alternating temperatures of 5 and 15 °C resulted in higher germination percentages (45.7%) of *Symphoricarpos occidentalis* Hook., than constant temperatures of 10 °C, which resulted in 40% germination. In our study site there was unusual snow March 2016, and the low temperatures registered in this month could have caused the growth of embryos and the loss of dormancy. Also, during this time there were temperature fluctuations from -2.5 °C at 6 am to 20.5 °C at 4 pm in U microsites. Pelton (1953) also reported that the embryo of *S. occidentalis* is dormant at maturity and that both a warm stratification followed by a cold one are needed to overcome dormancy. These conditions of variations in temperatures up to 22 °C could have favored seeds in the field of our study site to overcome dormancy, resulting in higher percentages in US and UN microsites where soil moisture values were greater, compared to P microsites. Germination of *S. occidentalis* showed larger values in saturated (more than aerated) soils according to Pelton (1953). In the first year our seeds only germinated in field conditions, where they were subjected to the mentioned variations in temperature and to the variation of other factors such as light and soil moisture. Adams (1972) reports that *Symphoricarpos racemosus* Michx. reached germination values of 50% after seeds were stored outdoors under exposure to cold winter temperatures for one year and a 10% viability for four years. These findings match our results, since we observed the maintenance of viability in values higher than 50% after two years of storing in laboratory conditions. However, other species such as *Symphoricarpos orbiculatus* Moench do not appear to remain viable for more than two years in the soil (Hidayati et al., 2001). The higher germination percentages in U microsites indicate that low temperatures and high soil moisture conditions could have played an important role in the germination of this species by helping embryos mature, and even though its survival and growth occur in a wide interval of light intensity, the presence of secondary vegetation could be affecting germination positively, by providing higher soil moisture and lower temperatures conditions.

Other factors that have been identified for affecting seed germination are soil pH and nitrogen. After the removal of secondary vegetation in our study site, it is not deposited elsewhere but it is piled up in the sites. According to Raulund-Rasmussen et al. (2008), after a sudden deposition of plant material in the soil, increases of nitrogen and more acid values of pH can be registered. This matches our results because it was in the PN microsites where more acid values of pH and higher values of nitrogen in soil were found. However, no significant differences between microsites were registered, maybe due to the fact that our study had a short period of observations after the removal of secondary vegetation was carried out. Nevertheless, the values of both variables were similar to those reported by Bonilla-Valencia et al. (2017a) for this study site. They reported there are micro-environmental variations in soil nitrogen, with the highest values (ca. 0.62) in sites with the lowest pH values (around 5.5). It is important to mention that nitrogen is not a limiting factor in this forest, because there is a constant atmospheric nitrogen deposition from the city and from the practices of cattle raising as well. However, we did not find any relation between germination and these two variables, because germination was the highest in US microsites. Other studies have reported that high concentration of nitrates in acid solutions in soil do increase germination of some species in a Californian chaparral (Keeley and Fotheringham, 1998), for some species in temperate sites (Weber and Lee, 1979; Fan and Wang, 2000) and for species of the Chenopodiaceae family (Williams and Harper, 1965). Maybe this management practice does not clearly induce germination of *Symphoricarpos* species as Pelton (1953) mentioned that pH values of 5.9 and 7.3 showed no appreciable differences in germination of after-ripened seeds.

The lack of knowledge on *Symphoricarpos microphyllus* germination and viability of its seeds is probably related to the fact that at least in central Mexico this species is propagated mostly through vegetative parts instead of seeds. With this there is a risk of losing the genetic variability of populations, which are already decreasing because of the intense collection of individuals to fabricate rustic brooms and Christmas crafts. Additionally, there is

a continuous deterioration of temperate forests where it is distributed (Mendoza-Bautista et al., 2011). As a consequence, studies that provide information on seed biology of *S. microphyllus* are needed for restoration and reforestation programs because of its economic and ecological importance, since it is also part of the diet for white deer and birds (Quintero et al., 2008).

Conclusions

The removal of secondary vegetation is not recommended by us because it negatively affects the microenvironment where seeds germinate. This causes important decreases and increases in soil moisture and soil temperature, respectively. Secondary vegetation modulates light quality at the microsite level, and species that require not only RL for germination, but also FRL like our study species, will be affected negatively in its germination percentages. Therefore, an adequate forest management should be provided in order to maintain microsite availability for germination of *S. microphyllus*, with enough soil moisture, alternating high and low temperatures (due to its complex morphophysiological dormancy) and adequate light conditions (higher availability of FRL) that can be provided by secondary vegetation. We consider secondary vegetation important in terms of maintaining soil moisture and filtering light. Future studies could prove the effect of this forest management in germination of *S. microphyllus* in microsites by sowing non-dormant seeds (after six months and/or one year of being stored in high/low temperatures). This would show a clearer effect of germination in response to environmental variables and how they are affected by disturbances or forest management, without the dormancy factor. Nevertheless, an experimental exclusion of this type of forest management in sites with different gap sizes is necessary to find more direct effects of secondary vegetation removal on micro-environmental conditions and biotic responses such as germination, because disturbances can be different in the understory and at the canopy level. This is important according to Méndez-Toribio et al. (2016) because some biotic responses can be closely related to the environmental heterogeneity caused by natural conditions (such as slope orientation) and others are more affected by disturbances.

Author contributions

All authors (YMO, SCA, AOS, LBV, JAZH) contributed equally to the study design, as well as to the writing of the manuscript. Particularly YMO and SCA collected field data of microsite variables and seed germination; AOS and YMO participated in data collection from germination cameras; SCA, LBV and JAZH carried out data analysis. All authors worked in the discussion and revision of the final version.

Funding

We thank projects PE201817, PAPIIT IN21118 and IN205715, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM).

Acknowledgements

Special thanks to Edgar J. González Liceaga for his support in the statistical analysis, to Ma. Esther Sánchez-Coronado and Beatriz Zúñiga-Ruíz for their assistance in germination tests, Marco A. Romero-Romero for figure edition, Verónica Aguilar Zamora for assistance with the study site map, Irene Sánchez-Gallén for thoughtful comments, as well as to the Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM.

Literature Cited

- Ackerly, D. C., S. Knight, P. Weiss, P. Barton and K. Starmer. 2002. Leaf size, specific leaf area and microhabitat distribution of chaparral woody plants: contrasting patterns in species level and community level analyses. *Oecologia* 130: 449-457. DOI: <https://doi.org/10.1007/s004420100805>.
- Adams, J. 1972. The germination of the seeds of some plants with fleshy fruits. *American Journal of Botany* 16(8): 415-428.
- Álvarez-Román, K. E. 2000. Geografía de la educación ambiental: algunas propuestas de trabajo en el bosque de los Dinamos, área de conservación ecológica de la Delegación Magdalena Contreras. Tesis de licenciatura. Facultad de Filosofía y Letras, Universidad Nacional Autónoma de México. Cd. Mx., México. 127 pp.
- Anastacio-Martínez, N., E. Valtierra-Pacheco, G. Nava-Bernla and S. Franco Maass. 2015. Extracción de perilla (*Symphoricarpos microphyllus* H.B.K) en el Nevado de Toluca. *Madera y Bosques* 21(2): 103-115. DOI: <https://doi.org/10.21829/myb.2015.212448>
- Ávila-Akerberg, V. 2002. La vegetación en la cuenca alta del río Magdalena: Un enfoque florístico, fitosociológico y estructural. México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Cd. Mx., México. 86 pp.
- Baskin, C. and J. Baskin. 1998. Germination Ecophysiology of Herbaceous Plant Species in a Temperate Region. *American Journal of Botany* 75(2): 286-305.
- 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(6): 994-998. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2011.01.012>.
- Bonilla-Valencia, L., S. Castillo-Argüero and Y. Martínez-Orea. 2017a. Reproductive phenology of *Sambucus nigra* subsp. *canadensis* (L.) Bolli in the *Abies religiosa* temperate forest of the Magdalena river basin, Mexico City. *Botanical Sciences* 95(1): 1-13. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.626>.
- Bonilla-Valencia, L., Y. Martínez-Orea, S. Castillo-Argüero, G. Barajas-Guzmán, M. A. Romero-Romero and E. Díaz-López. 2017b. Reproductive phenology of understory species in an *Abies religiosa* (Pinaceae) forest in the Magdalena River Basin, Mexico City. *Journal of the Torrey Botanical Society* 144(3): 313-327. DOI: <https://doi.org/10.3159/TORREY-D-16-00024.1>.
- Calderón, G. and J. Rzedowski. 2005. Flora fanerogámica del Valle de México. Instituto de Ecología, A.C. (INECOL)-Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). Pátzcuaro, México. 1406 pp.
- Castro, J., R. Zamora, J. Hódar and J. Gómez. 2002. Use of Shrubs as Nurse Plants: a new technique for reforestation in Mediterranean mountains. *Restoration Ecology* 10(2): 297-305. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1526-100X.2002.01022.x>.
- Chaneton, E., N. Mazía and T. Kitzberger. 2010. Facilitation vs apparent competition: insect herbivory alters tree seedling recruitment under nurse shrubs in a steppe-woodland ecotone. *Journal of Ecology* 98(2): 488-497. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01631.x>.
- Cornett, M., P. Reich, K. Puettmann and L. Frelich. 2000. Seedbed and moisture availability determine safe sites for early *Thuja occidentalis* (Cupressaceae) regeneration. *American Journal of Botany* 87(12): 1807-1814. DOI: <https://doi.org/10.2307/2656833>.
- Crawley, M. J. 2012. *The R book*. John Wiley & Sons. West Sussex, UK. 939 pp.

- Delgadillo-Durán, E. 2011. Productividad primaria neta de los bosques templados de la Cuenca del río Magdalena. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Cd. Mx., México. 82 pp.
- Delta-T. 1998. Hemiview ver. 2.1. Delta-T Devices. Cambridge, UK.
- Denslow, J. S. 1987. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 431-451.
- Dobler-Morales, C. E. 2010. Caracterización del clima y su relación con la distribución de la vegetación en el suroeste del D.F., México. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Cd. Mx., México. 50 pp.
- Endler, J. A. 1993. The color of light in forests and its implications. *Ecological Monographs* 63(1): 1-27. DOI: <https://doi.org/10.2307/2937121>.
- Fan, H. B. and Y. H. Wang. 2000. Effects of simulated acid rain on germination, foliar damage, chlorophyll contents and seedling growth of five hardwood species growing in China. *Forest Ecology and Management* 126(3): 321-329. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(99\)00103-6](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(99)00103-6).
- Fowler, N. 1988. What is a Safe Site?: Neighbor, Litter, Germination Date, and Patch Effects. *Ecology* 69(4): 947-961. DOI: <https://doi.org/10.2307/1941250>
- Gallardo-Cruz, J. A., E. A. Pérez-García and J. A. Meave. 2009. β -Diversity and vegetation structure as influenced by slope aspect and altitude in a seasonally dry tropical landscape. *Landscape Ecology* 24(4): 473-482. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10980-009-9332-1>.
- García, E. 2004. Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana, 6th ed. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., México. 90 pp.
- Grubb, P. 1977. The maintenance of species richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Reviews* 52: 107-145.
- Harper, J. L. 1977. *Population Biology of Plants*. Academic Press. London, UK. 892 pp.
- Harris, L. D. 1984. The fragmented forest; Island biogeography theory and the preservation of biotic diversity. University of Chicago Press. Chicago, USA. 211 pp.
- Hernández, G. and D. A. Rodríguez. 2008. Radiación solar y supervivencia en una plantación de vara de perilla (*Symphoricarpos microphyllus* H.B.K.). *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* 14(1): 27-31.
- Hidayati, S., J. Baskin and C. Baskin. 2001. Dormancy-breaking and germination requirements for seeds of *Symphoricarpos orbiculatus* (Caprifoliaceae). *American Journal of Botany* 88(8): 1444-1451. DOI: <https://doi.org/10.2307/3558452>
- Jiao-Jun, Z., T. Matsuzaki, L. Feng-Gin and Y. Gonda. 2003. Effect of gap size created by thinning on seedling emergency, survival and establishment in a coastal pine forest. *Forest Ecology and Management* 182(1-3): 339-354. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(03\)00094-X](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(03)00094-X)
- Keeley, J. E. and C. J. Fotheringham. 1998. Mechanism of smoke induced seed germination in a post fire chaparral annual. *Journal of Ecology* 86(1): 27-36. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.1998.00230.x>
- Martínez-Arévalo, J. 2015. Características *in situ* y de propagación de seis especies arbustivas utilizadas como plantas nodrizas en la región occidental de Guatemala. *Ciencia, Tecnología y Salud* 2(2): 105-117.
- Martínez-Camacho, Y. D., S. Castillo-Argüero, Y. Martínez-Orea and M. E. Sánchez-Coronado. 2018. Ecofisiología de la germinación de *Acaena elongata* (Rosaceae), una especie indicadora de perturbación de un bosque templado, al sur de la Ciudad de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 89(3): 806-814. DOI: <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2018.3.2306>
- Martínez-Camacho, Y. D. 2015. Ecofisiología de la germinación de *Acaena elongata* del bosque de *Abies religiosa* de la cuenca del río Magdalena, México D.F. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Cd. Mx., México. 67 pp.
- Matlack, G. 1993. Microenvironment variation within and among forest edge sites in the Eastern United States. *Biological Conservation* 66(3): 185-194. DOI: [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(93\)90004-K](https://doi.org/10.1016/0006-3207(93)90004-K)
- Mazari-Hiriart, M. and M. Mazari-Menzer. 2008. Efectos ambientales relacionados con la extracción de agua en la Megaciudad de México. *Agua Latinoamericana* 8(2): 24-34.
- McCune, B. and M. J. Mefford. 2006. PC-ORD, Multivariate Analysis of Ecological Data, Version 5.1. MjM Software Design. Gleneden Beach, USA.
- Méndez-Toribio, M., J. A. Meave, I. Zermeño-Hernández and G. Ibarra-Manríquez. 2016. Effects of slope aspect and topo-

- graphic position on environmental variables, disturbance regime and tree community attributes in a seasonal tropical dry forest. *Journal of Vegetation Science* 27(6): 1094-1103. DOI: <https://doi.org/10.1111/jvs.12455>.
- Mendoza-Bautista, C., F. García-Moreno, D. A. Rodríguez-Trejo and S. Castro-Zavala. 2011. Radiación solar y calidad de planta en una plantación de vara de perilla (*Symphoricarpos microphyllus* H.B.K.). *Agrociencia* 45: 235-243.
- Messier, C. and P. Puttonen. 1995. Spatial and temporal variations in the light environment of developing Scots pine stands: the basis for a quick and efficient method of characterizing light. *Canadian Journal of Forest Restoration* 25: 343-354. DOI: <https://doi.org/10.1139/x95-038>
- Monroy, R., G. Castillo and H. Colín. 2007. La perlita o perilla, *Symphoricarpos microphyllus* H.B.K. (Caprifoliaceae), especie no maderable utilizada en una comunidad del corredor biológico Chichinautzin, Morelos, México. *Polibotánica* 23: 23-26.
- Nikolaeva, M. G. 1977. Factors controlling the seed dormancy pattern. In: Khan, A. A. (ed.). *The physiology and biochemistry of seed dormancy and germination*. North-Holland Publishing. Amsterdam, The Netherlands. Pp. 54-74.
- Pelton, J. 1953. Studies on Life-History of *Symphoricarpos occidentalis* Hook. in Minnesota. *Ecological Monographs* 23(1): 17-39. DOI: <https://doi.org/10.2307/1943518>.
- Pons, T. 2000. Seed Responses to light. In: Fenner, M. (ed.). *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. 2nd edition. CABI Publishing. London, UK. 415 pp.
- PUEC-UNAM. 2008. Propuesta de diagnóstico integrado de la cuenca del río Magdalena. In: González-Reynoso, A., L. Hernández-Muñoz, M. Perló-Cohen and I. Zamora-Saenz (eds.). *Plan Maestro de Manejo Integral y Aprovechamiento Sustentable de la Cuenca del río Magdalena*. Secretaría del Medio Ambiente (SMA)-Gobierno del Distrito Federal (GDF), Programa Universitario de Estudios sobre la Ciudad (PUEC)-Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). Cd. Mx., México. 111 pp.
- Quintero, S., D. A. Rodríguez, E. Guízar and R. Bonilla. 2008. Propagación vegetativa de la vara de perilla (*Symphoricarpos microphyllus* H.B.K.). *Revista Chapingo, serie Ciencias Forestales y del Ambiente* 14(1): 21-26.
- R Core Team. 2015. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria.
- Raulund-Rasmussen, K., I. Stupak, N. Clarke, I. Callesen, H. Helmissaari, E. Karlton and I. Varnagiryte-Kabasinskiene. 2008. Effects of very intensive forest biomass harvesting on short and long term site productivity. In: Gadow, K., T. Pukkala and M. Tomé (eds.). *Sustainable use of forest biomass for energy: A synthesis with focus on the Baltic and Nordic Region*. Springer. Dordrecht, The Netherlands. 273 pp.
- Raynor, G. 1971. Wind and temperature structure in a coniferous forest and a contiguous field. *Forest Science* 17(3): 351-363. DOI: <https://doi.org/10.1093/forestscience/17.3.351>
- Santibáñez-Andrade, G., S. Castillo-Argüero and Y. Martínez-Orea. 2015. Evaluación del estado de conservación de la vegetación de los bosques de una cuenca heterogénea del Valle de México. *BOSQUE* 36(2): 299-313. DOI: <http://dx.doi.org/10.4067/S0717-92002015000200015>
- Stat Soft. 2007. STATISTICA, data analysis software System, version 8.0. Tulsa, USA.
- Tergas, L. and H. Popenoe. 1971. Young secondary vegetation and soil interactions in Izabal, Guatemala. *Plant and Soil* 34: 675-690.
- Vázquez-Yanes, C., A. Orozco-Segovia, E. Rincón, M. E. Sánchez-Coronado, P. Huante, J. R. Toledo and V. L. Barradas. 1990. Light Beneath the Litter in a Tropical Forest: Effect on Seed Germination. *Ecology* 71(5): 1952-1958. DOI: <https://doi.org/10.2307/1937603>
- Warren, S. L., T. J. Monaco and K. B. Skroch. 1987. Effect of vegetation management on soil nutrients and nutrient content of herbaceous vegetation. *Journal of The American Society for Horticultural Science* 112: 962-968.
- Weber, D. and J. Lee. 1979. The Effect of Simulated Acid Rain on Seedling Emergence and Growth of Eleven Woody Species. *Forest Science*. 25(3): 393-398. DOI: <https://doi.org/10.1093/forestscience/25.3.393>
- Williams, J. T. and J. L. Harper. 1965. The influence of nitrates and low temperatures on the germination of *Chenopodium album*. *Weed research* 5(2): 141-150. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-3180.1965.tb00337.x>.
- Zar, J. H. 1974. *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall. Englewood Cliffs, USA. 620 pp.

Supplementary material: GLMM (Generalized Linear Mixed Models) analysis for the GSF (Global Site Factor) values in different microsite types in the fir forest of the MRB, Mexico City. Disturbance, Orientation, *** significant differences ($p < 0.005$). Coef: estimated coefficient; SE: standard error; Z: value.

	Coef	SE	Z	p
GSF values				
Disturbance	-0.43	0.40	-1.09	>0.005
Orientation	1.08	0.40	2.72	<0.005***
Disturbance: Orientation	-1.48	0.57	-2.59	<0.005***

Artículo aceptado

GERMINATION RESPONSE OF TWO SHRUB SPECIES UNDER CONTROLLED CONDITIONS AND TO SECONDARY VEGETATION REMOVAL (WEEDING) IN THE MAGDALENA RIVER BASIN, MEXICO

RESPUESTA GERMINATIVA DE DOS ESPECIES DE ARBUSTOS BAJO CONDICIONES CONTROLADAS Y A LA REMOCIÓN DE LA VEGETACIÓN SECUNDARIA (CHAPONEO) EN LA CUENCA DEL RÍO MAGDALENA, MÉXICO

Martínez-Orea, Y.; A. Orozco-Segovia, L. Bonilla-Valencia, J.A. Zavala-Hurtado, E. Vega-Peña, and S. Castillo-Argüero.

GERMINATION RESPONSE OF TWO SHRUB SPECIES UNDER CONTROLLED CONDITIONS AND TO SECONDARY VEGETATION REMOVAL (WEEDING) IN THE MAGDALENA RIVER BASIN, MEXICO.

RESPUESTA GERMINATIVA DE DOS ESPECIES DE ARBUSTOS BAJO CONDICIONES CONTROLADAS Y A LA REMOCIÓN DE LA VEGETACIÓN SECUNDARIA (CHAPONEO) EN LA CUENCA DEL RÍO MAGDALENA, MÉXICO.

GERMINATION RESPONSE OF TWO SHRUB SPECIES UNDER CONTROLLED CONDITIONS AND TO SECONDARY VEGETATION REMOVAL (WEEDING) IN THE MAGDALENA RIVER BASIN, MEXICO

RESPUESTA GERMINATIVA DE DOS ESPECIES DE ARBUSTOS BAJO CONDICIONES CONTROLADAS Y A LA REMOCIÓN DE LA VEGETACIÓN SECUNDARIA (CHAPONEO) EN LA CUENCA DEL RÍO MAGDALENA, MÉXICO

Martínez-Orea, Y., A. Orozco-Segovia, L. Bonilla-Valencia, J.A. Zavala-Hurtado, E. Vega-Peña, and S. Castillo-Argüero

GERMINATION RESPONSE OF TWO SHRUB SPECIES UNDER CONTROLLED CONDITIONS AND TO SECONDARY VEGETATION REMOVAL (WEEDING) IN THE MAGDALENA RIVER BASIN, MEXICO

RESPUESTA GERMINATIVA DE DOS ESPECIES DE ARBUSTOS BAJO CONDICIONES CONTROLADAS Y A LA REMOCIÓN DE LA VEGETACIÓN SECUNDARIA (CHAPONEO) EN LA CUENCA DEL RÍO MAGDALENA, MÉXICO

POLIBOTÁNICA
Instituto Politécnico Nacional

Núm. 48: 135-150. Julio 2019

DOI:
10.18387/polibotanica.48.11

Y. Martínez-Orea

*Departamento de Ecología y Recursos Naturales,
Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.*

A. Orozco-Segovia

*Departamento de Ecología Funcional, Instituto de Ecología,
Universidad Nacional Autónoma de México.*

L. Bonilla-Valencia

*Departamento de Ecología y Recursos Naturales, Facultad de Ciencias,
Universidad Nacional Autónoma de México.*

J.A. Zavala-Hurtado

Departamento de Biología, Universidad Autónoma Metropolitana, Iztapalapa.

E. Vega-Peña

*Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad IIES,
Universidad Nacional Autónoma de México
Morelia, Michoacán*

S. Castillo-Argüero / silcas@ciencias.unam.mx

*Departamento de Ecología y Recursos Naturales,
Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.*

ABSTRACT: Temperate forests are heterogeneous because of their variable topography which causes that environmental variables are different between slopes. The availability of microsites for seed germination is crucial for natural regeneration. Secondary vegetation removal (weeding) is practiced in Central Mexico's forests as part of silvicultural practices. To evaluate its effects on germination we performed an experiment with microsite types of different orientations South/North (S/N) and with/without secondary vegetation (Undisturbed/Perturbed) (US, UN, PS, PN). Light (global site factor [GSF] and red/far-red [R/FR] ratio), soil temperature, moisture, pH, nitrogen (Ni) and germination of two shrub species were measured at 24 microsites. Results were analyzed with generalized linear models, variation coefficients and Kruskal-Wallis tests. Light values exhibited higher values at US because South-facing sites receive higher solar radiation than North-facing ones and because canopy gaps were larger. R/FR ratios were significantly different between U and P, and N and S microsites; the highest values were registered at PS microsites because of their orientation and because of the absence of understory vegetation, which filters light. Soil temperature was the highest at PS and PN. Soil moisture was the highest at UN and US because secondary vegetation avoids soil moisture loss. Germination percentages of both species were the highest at US because secondary

species have high light and soil moisture requirements. pH, soil moisture and GSF had a significant effect on *Ageratina glabrata*, while pH, Ni, soil temperature and moisture were significant for *Senecio angulifolius*. This practice can have negative effects on shrubs species germination. We do not recommend weeding, because it can have negative effects on shrub species germination.

Key words: Microsite; light and moisture; forest management; slope orientation.

RESUMEN: Los bosques templados son heterogéneos por su topografía variable lo que causa que las variables ambientales sean diferentes entre laderas. La disponibilidad de micrositios para la germinación es crucial para la regeneración natural. La remoción de vegetación secundaria (chaponeo, deshierbe) se practica en bosques del centro de México como parte de las prácticas silvícolas. Para evaluar sus efectos en la germinación establecimos micrositios de diferente orientación (Sur/Norte), con/sin vegetación secundaria (Sin Disturbio U/Perturbado P) (US, UN, PS, PN). La luz (factor de sitio global [GSF], tasa de luz rojo/rojo lejano), temperatura, humedad, pH, Nitrógeno (Ni) del suelo y germinación de dos arbustos fueron medidos en 24 micrositios. Se utilizaron modelos lineales generalizados, coeficientes de variación, pruebas de Kruskal-Wallis para el análisis. La luz fue mayor en US porque los sitios orientados al Sur reciben mayor radiación solar que aquellos al Norte y porque los claros del dosel fueron mayores. R/FR varió significativamente entre micrositios U y P, y entre N y S; los mayores valores se registraron en PS por su orientación y ausencia de vegetación secundaria, que filtra la luz. La temperatura fue mayor en PS y PN. La humedad fue mayor en UN y US porque la vegetación secundaria evita su pérdida. La germinación de ambas especies fue mayor en US porque estas especies tienen requerimientos altos de luz y humedad del suelo. El GSF, pH, y humedad tuvieron un efecto significativo para *Ageratina glabrata*. La temperatura, humedad, pH y Ni lo tuvieron para *Senecio angulifolius*. No recomendamos el chaponeo porque puede tener efectos negativos en la germinación de semillas de arbustos.

Palabras clave: Micrositio; luz y humedad; manejo forestal; orientación de la ladera.

INTRODUCTION

Fir forests are very heterogeneous (Canham *et al.*, 1990), one reason is that they are usually located in mountainous landscapes. For example, south-facing slopes are warmer in the northern hemisphere (Stuart *et al.*, 1988), because of the higher incidence of solar radiation than in north-facing slopes, which makes microsites facing south warmer and less humid (Méndez-Toribio *et al.*, 2016). According to Méndez-Toribio *et al.* (2016), information on how this topographic asymmetry affects microclimate has been examined for temperate forests, but it has not been studied in terms of germination of secondary species. Secondary species such as shrubs have been recognized as very important in ecological succession because they contribute to maintaining soil moisture (Chaneton *et al.*, 2010) and serve as nurse species for protecting conifer seedlings (Castro *et al.*, 2002; Rodríguez-Trejo, 2006). Germination and establishment of secondary species are crucial for forest regeneration and will respond to environmental variables, such as the light that reaches the forest floor through canopy gaps, soil temperature, moisture (Matlack, 1993) as well as the structure and texture of forest floor that often represents an obstacle for seeds for reaching the soil (Benvenuti and Mazzoncini, 2019). Although secondary species have been reported as abundant or common under some perturbation regimes (Calderón and Rzedowski, 2005); the characterization of safe microsites for their germination might be important for conservation plans (Evans and Young, 1984; Martínez-Orea *et al.*, 2019). Not only slope orientation but also some disturbances can influence microsites causing differences in moisture, temperature, and light compared to conserved sites (Linding and Zedler, 2002; Martínez-Orea *et al.*, 2019). For example, Chen *et al.* (1999) found differences in air temperature of up to 6 °C between conserved sites and forest edges in a *Pseudotsuga menziesii* forest in North America (Washington).

Seed germination of angiosperms occurs under different light regimes; part of the response to these regimes depends on phytochrome A, which absorbs light of different wavelengths according to its configuration and to light in microsites, and this interaction will affect germination (Orozco-Segovia and Sánchez-Coronado, 2013). Anthropogenic disturbances, in particular some forest management practices (Fowler, 1988), such as control and suppression of understory vegetation, might affect the degree of suitability of microsites for germination (Martínez-Orea *et al.*, 2019). Secondary vegetation control (weeding) is a silvicultural practice aimed to reduce or minimize competition between shrubs or grasses with conifer seedlings, although it has been suggested that the presence of some shrubs and herbs in the understory could ameliorate the microsite environment for tree regeneration of some species such as *Pinus palustris* (Rodríguez-Trejo, 2006). Some secondary species of pine-oak mountainous areas in Mexico have been reported to germinate in high percentages after fire, especially those with a physiological dormancy, as a consequence of being exposed to fire products such as smoke (Zuloaga-Aguilar *et al.*, 2011). According to González *et al.* (2013) gradual cutting of trees has been related to regeneration in some forests, because soil is prepared for seed germination of several species, but not specifically shrub species. However, weeding as a silvicultural practice has been reported to cause a decrease in the germination of shrubs such as *Symphoricarpos microphyllus* in fir forests in central Mexico mainly due to low soil moisture contents (Martínez-Orea *et al.*, 2019). Nevertheless, microsite suitability has not been measured for shrub germination by comparing microsites on north and south-facing slopes, with and without secondary vegetation (as part of forest management) in fir forests of Central Mexico. *Ageratina glabrata* and *Senecio angulifolius* are important shrub species in fir forests of this region (Ávila-Akerberg, 2002). They belong to the most diverse group of flowering plants in Mexico (Asteraceae) (Villaseñor, 2003) and are associated with montane systems (Cabrera-Rodríguez and Villaseñor, 1987); they have been recognized as crucial in forest regeneration after disturbance (Bonilla-Valencia *et al.*, 2017a).

Objectives

The objectives of this work are (1) to measure the germination response of two shrub species: *Ageratina glabrata* and *Senecio angulifolius* in different microsites that differ according to their location at different slope orientations (South, North, S, N) and under a forest silvicultural practice that consists in eliminating understory vegetation (weeding) (Undisturbed, Perturbed, U, P) and (2) to measure their germination response to different light qualities in growth chambers, and seed viability over one year of storage.

MATERIAL AND METHODS

Study area

The Magdalena River Basin (MRB) is located southwest of the valley of Mexico at an altitude ranging from 2,570 to 3,870 m. This basin is part of the remnant natural vegetation and soil conservation area of Mexico City (Ávila-Akerberg *et al.*, 2018), covering an area of 3,100 ha. It includes three vegetation types: oak forest (2,700-2,900 m a.s.l., 166.8 ha of which 90% corresponds to tree and 60% shrub covers); *Abies religiosa* (Kunth) Schldtl. and Cham. (fir) forest, the greatest in extension in this site (2,900–3,650 m a.s.l., 1,071 ha of which 90% is covered with trees); and pine forest (3,650 m a.s.l., 1018 ha of which 60% corresponds to tree cover) (Ávila-Akerberg *et al.*, 2018). The MRB is located at 19°13'53"/19°18'12" N and 99°14'50"/99°20'30" W. The fir forest is dense, with its canopy reaching 40 m, and herbaceous and shrub layers are also present, exhibiting a height between 2 and 3 m, with shrub species such as *Acaena elongata* L., *Ageratina glabrata* (Kunth) King & Rob., *Senecio angulifolius* DC., *S. barba-johannis* (DC.) H. Rob. and Brettell (Ávila-Akerberg, 2002; Calderón and Rzedowski, 2005). The soil type is humic andosol at most of the forest sites (Santibáñez-Andrade *et al.*, 2015).

The climate is temperate subhumid, with a summer rainy season and winter rains. The mean annual temperature is 14°C (minimum 6°C, maximum 20°C), and the annual precipitation is between 950 and 1,300 mm (Álvarez-Román, 2000; García, 2004). November to January are the coldest period of the year, with temperatures of 6°C, and the warmest period is from March to September at 18°C (Dobler-Morales, 2010).

This fir forest has a structure with herbaceous, shrub and tree layers and it is permanently affected by human disturbances, such as deforestation, farming, cattle raising, tourism and induced fires (Ávila-Akerberg *et al.*, 2018). In addition, as a forest silvicultural practice, the forest's owners eliminate understory vegetation (weeding), an activity that might represent another important anthropogenic disturbance factor. They cut all shrubs and herbs, usually some roots remain, especially of those shrubs that have deep roots or many stems (such as *Ribes ciliatum* and *Senecio barbo_johannis*).

Study species

The studied species were the shrubs *Ageratina glabrata* (H.B.K.) King & Rob. and *Senecio angulifolius* (DC) (Asteraceae); their fruiting is synchronic during the dry season (Bonilla-Valencia *et al.*, 2017b), and they produce anemochorous dry fruits (Martínez-Orea *et al.*, 2014). Both shrubs are among the most abundant shrub species in the studied area (Ávila-Akerberg, 2002), and they colonize successional sites in fir forests in Central Mexico (Calderón and Rzedowski, 2005).

Microsite characterization

In the *Abies religiosa* forest of the MRB we selected a directed sampling: we established microsites according to silvicultural practice and slope orientation. Microsites were representative and comparable (because community people had just practiced silvicultural practices there). Twelve microsites (1 m²) were set on south-facing slopes, half of them (six) were undisturbed (US- non weeded), and the other six were perturbed (PS-weeded) due to silvicultural practices (removal of secondary vegetation, weeding). On north-facing slopes, twelve microsites were established, six were undisturbed (UN-non weeded) and other six were perturbed (PN-weeded). This sets up a design of 24 microsites established at an altitude between 2,932 and 3,170 m.

We characterized microsites in terms of environmental variables such as light, soil temperature and moisture, nitrogen (Ni) and pH, since these variables can influence species germination and they can be modified by slope orientation and forest management. Light availability at the microsites was quantified from nine hemispherical photographs at each microsite taken 1 m above the ground (NIKON D80 equipped with an EX SIGMA 4.5 fisheye lens, 1.28 DC DSM) free of sun glare following Messier and Puttonen (1995) methodology. These photos were analyzed using the Hemiview canopy analysis software (ver. 2.1), which estimates the global site factor (GSF, MJm⁻²yr⁻¹). In addition, in order to describe light quality, red/far-red (R/FR) light ratios were registered with a radiometer (Skye Instruments, SKR 100, United Kingdom) at five random spots of each microsite at the soil level. Light data were measured during one day after the sowing of seeds (at all microsites) from 10:00 to 17:00 local time, according to Vázquez-Yanes *et al.* (1990) methodology. Means of the five measurements of the R/FR ratio were calculated and plotted for different hours during the day. At each microsite, one data logger (easy LogUSB-ONSET) was set to register the soil moisture content and temperature every day, and at each hour during April 2016. The soil pH and nitrogen contents were analyzed from a mixed sample (200 g) from three soil samples collected in April from each microsite.

Germination tests in microsites

Mature fruits (achenes, from now on named seeds) of *A. glabrata* (2 ± 0.02 mm long) and *S. angulifolius* (3.3 ± 0.023 mm long) were collected from 30 individuals per species on March 27, 2016 (dispersal season). Five days after collection, three cloth bags (8 cm × 8 cm; 0.3 mm ×

0.3 mm mesh) were filled with 50 seeds each (150 seeds/microsite/species), and they were sown randomly at microsites (2 cm depth). Three extra bags of 10 seeds were sown at each microsite; one of them was exhumed after one week and the other two after two weeks to check germination, but these seeds were not included in the analysis. Once germination was registered (two weeks after sowing), all bags were exhumed, and the germinated seeds (emerged radicles) were counted.

Tests in growth chambers

One day after seeds were collected in the field they were sown in growth chambers, for this, six hundred seeds were disinfected in sodium hypochlorite (1%) for three minutes. They were subjected to different light qualities (darkness, white, red far, and red light) in Petri dishes in a germination chamber (controlled conditions as experimental design) (Nuaire model I-36LL, EUA) at 22°C/20°C, 16/8 photoperiod. Dishes were sealed with a plastic film (Egapack, Mexico) to maintain humidity. Three Petri dishes (replicates, of 9 cm diameter each) with humid absorbent paper (previously sterilized, as a substrate) per light treatment and with 50 seeds each were set in a growth chamber under: (1) white light (WL; photon flux density (PFD) = 33.21 $\mu\text{moles m}^{-2}\text{s}^{-1}$, R/FR = 1.73); (2), red light (RL; PFF = 5.18 $\mu\text{moles m}^{-2}\text{s}^{-1}$, R/FR = 3.39), (3) far-red light (FRL; PFF = 1.2 $\mu\text{moles m}^{-2}\text{s}^{-1}$, R/FR= 0.05), and (4) darkness (D). PFD between 400 and 700 nm was measured with a quantummeter (Apogee, model MQ-200, Apogee Instruments, Inc., Logan, UT, USA), and the R/FR ratio (R = 640 - 670 y RL = 690 - 748 nm) was measured with a radiometer SKR-100 (Skye Instruments, Scotland). For the treatment with RL Petri dishes were set inside a red plexiglass box (3 mm thick, 48 × 32 × 8 cm, Series 2424 Rohm and Hass, Mexico). For the FRL treatment, Petri dishes were set in a red plexiglass box with a cover of blue plexiglass (same dimensions of the red box, Series 2423). For the treatment in darkness, Petri dishes were covered with aluminum foil. All Petri dishes and plexiglass boxes were set in the mentioned germination chamber equipped with fluorescent lamps (OSRAM de 17 watts and 60% RH). For 30 days, every third day we registered germination under WL, and one month after being sown, we registered germination in the other light treatments.

Viability tests

The fraction of the seeds that was not used in growth chambers or planted in microsites was subjected to a tetrazolium test in 2016, following the method proposed by Moreno-Martínez (1996), immediately after collection and one year after storage (2017). Storage was carried out in paper bags in boxes kept in dark conditions and a mean temperature of 16°C to evaluate seed viability one year later.

Data analysis

Microsite characterization was performed using the values of the environmental variables: light, soil temperature and moisture, nitrogen (Ni) and pH; microsites were grouped in microsite types for their analysis: US (undisturbed -non weeded-, south oriented), PS (perturbed -weeded, south oriented), UN (undisturbed -non weeded-, north oriented), PN (perturbed -weeded-, north oriented). In order to find differences in microsites according to their values of environmental variables and their significant effect on the study species germination, we carried out a generalized linear model (GLM) (performed with package glm2), where the response variable was the number of germinated/not germinated seeds (Marschner, 2018); the type of distribution applied was binomial (error: binomial, link function: logit) for R software (Crawley, 2012; R Core Team, 2015). Variation coefficient values [VC] were calculated for each microsite type; these values were then compared through a Z test (Zar, 1999) for the R/FR ratios. A Kruskal-Wallis test was performed to determine whether the microsite had an effect on the germination values per species (Stat Soft STATISTICA 8.0 2007). For the germination tests in growth chambers, germination percentages were calculated. These germination percentages were transformed with the arcsin of the square root (Zar, 1999) and were related to time using a sigmoid exponential function: $y = a/(1+(b*xc))$ for an adjustment to the curves with Table Curve 2D 5.01 (AISN, Chicago IL, EUA) software, in order to calculate lag time and germination rate for each species.

RESULTS

Germination responses of shrub species at microsites

In general, (considering all microsites) *Ageratina glabrata* exhibited a slightly higher germination percentage ($\bar{X} = 16.32 \pm \text{Standard Error} = 0.72$) than *Senecio angulifolius* ($\bar{X} = 14.26 \pm \text{S.E.} = 1.09$). In microsites both species showed the highest germination percentages at US ($19.83 \pm \text{S.E.} = 0.85$, $19.11 \pm \text{S.E.} = 1.4$ respectively, table 1). The Kruskal-Wallis test revealed significant differences due to the effect of the microsite on the germination percentages of *A. glabrata* ($H = 40.42$, $p = 0.013$). In contrast, no effect of the microsite was found for *S. angulifolius* ($H = 28.75$, $p = 0.18$). However, the GLM analysis showed differences in microsite variables such as soil Ni, pH, temperature, and moisture and FSG for *S. angulifolius* and in pH, soil moisture and FSG for *A. glabrata* at different microsite types.

Soil pH and nitrogen (Ni)

The microsites with the highest soil pH ($\bar{X} = 6.06 \pm \text{S.E.} = 0.1$) were the US, whereas the PN microsites exhibited the lowest values ($\bar{X} = 5.79 \pm \text{S.E.} = 0.08$). The highest soil Ni mean values corresponded to PN microsites ($\bar{X} = 0.63 \pm \text{S.E.} = 0.07\%$), whereas the lowest values corresponded to UN microsites ($\bar{X} = 0.5 \pm \text{S.E.} = 0.07\%$), (table 1). The effects of pH and Ni at UN microsites and of pH at PN microsites were significant for the germination of *S. angulifolius*. For *A. glabrata*, the effects of pH at UN microsites were also significant (table 2).

Table 1. Values (means \pm Standard Error) of environmental variables and germination percentages of *Ageratina glabrata* and *Senecio angulifolius* at four microsite types in the *Abies religiosa* forest in the Magdalena river basin, Mexico City.

Microsite type	pH	Ni	Temp	Moist	GSF	R/FR	G %	
							<i>A. glabrata</i>	<i>S. angulifolius</i>
US	6.06 \pm 0.01	0.58\pm0.02	11.41\pm0.16	66.51\pm0.16	450 \pm 12	1.72 \pm 0.14	19.83 \pm 0.85	19.11 \pm 1.4
UN	5.92\pm0.02	0.5\pm0.07	9.99\pm0.04	68.07 \pm 0.17	236\pm9.6	1.28\pm0.06	15.11\pm0.57	11.05\pm0.77
PS	6.03\pm0.14	0.55\pm0.02	12.24 \pm 0.03	57.52\pm0.15	134\pm9.1	1.30\pm0.14	16.43\pm0.62	15\pm0.78
PN	5.79\pm0.07	0.63 \pm 0.07	11.46\pm0.16	64.64\pm0.16	143\pm4	0.72\pm0.05	13.91\pm0.85	11.9\pm1.4

Ni (soil nitrogen, %), Temp (soil temperature, °C), Moist (soil moisture, %), GSF (global site factor MJm⁻²y⁻¹), R/FR (red/far red ratio), G% (germination percentage) at four microsite types: US (undisturbed -non weeded-, south oriented), PS (perturbed -weeded-, south oriented), UN (undisturbed -non weeded-, north oriented), PN (perturbed -weeded-, north oriented).

Light in microsites

For the GSF and the R/FR ratios, the highest values were registered at US microsites ($\bar{X} = 450 \pm \text{S.E.} = 12$ and $\bar{X} = 1.72 \pm \text{S.E.} = 0.14$, respectively, table 1). The effects of the GSF variable at UN were significant for the germination of *A. glabrata* (table 2).

At all microsites, the R/FR values varied statistically throughout the day ($H = 26.8$, $p < 0.0001$) (fig. 1). The greatest VC value was found at the PS microsites [VC = 1.02], whereas for the other microsites, the variations were smaller: UN [VC = 0.85], US [VC = 0.82], PN [VC = 0.67]. Between microsites statistical differences in the VC values were also found: UN and PN ($Z = 2.1 > 0.73$, $p < 0.05$), UN and PS ($Z = 1.3 > 0.95$, $p < 0.05$), PS and US ($Z = 2.4 > 0.95$, $p = 0.03$), PS and PN ($Z = 1.17 > 0.48$, $p < 0.05$), and US and PN ($1.30 > 0.48$, $p = 0.01$). The exception was the comparison between the UN and US microsites ($Z = 0.85 < 1.24$, $p = 0.31$).

According to the GLM analysis, R/FR ratios at microsities did not show significant effects on the germination of the studied species.

Table 2. Results of the GLM (Generalized linear model) analysis for environmental variables for *Ageratina glabrata* and *Senecio angulifolius* at four microsite types in the *Abies religiosa* forest in the Magdalena river basin, Mexico City.

Species	Microsite type	pH	Ni	Temp	Moist	GSF
<i>A. glabrata</i>	US					
	UN	-2.63(0.7)**			-2.42(0.01)*	2.7(0.7)**
	PS					
	PN					
<i>S. angulifolius</i>	US	-2.14(4.38)*	1.9(4.94),p= 0.05			
	UN			-2.25(0.05)*	3.94(0.018)***	
	PS					
	PN	-2.4(2.15e+00)*		2.3(1.41e+02)*	2.3(1e+02)*	

Ni (soil nitrogen, %), Temp (soil temperature, °C), Moist (soil moisture, %), GSF (global site factor MJm⁻²y⁻¹), and for G% (germination percentage) of *Ageratina glabrata* and *Senecio angulifolius* at four microsite types: US (undisturbed -non weeded-, south oriented), PS (perturbed -weeded-, south oriented), UN (undisturbed -non weeded-, north oriented), PN (perturbed -weeded-, north oriented). Asterisks indicate significant differences at p≤0.05 (*), p≤0.005 (**). Only values of variables that had a significant effect are shown.

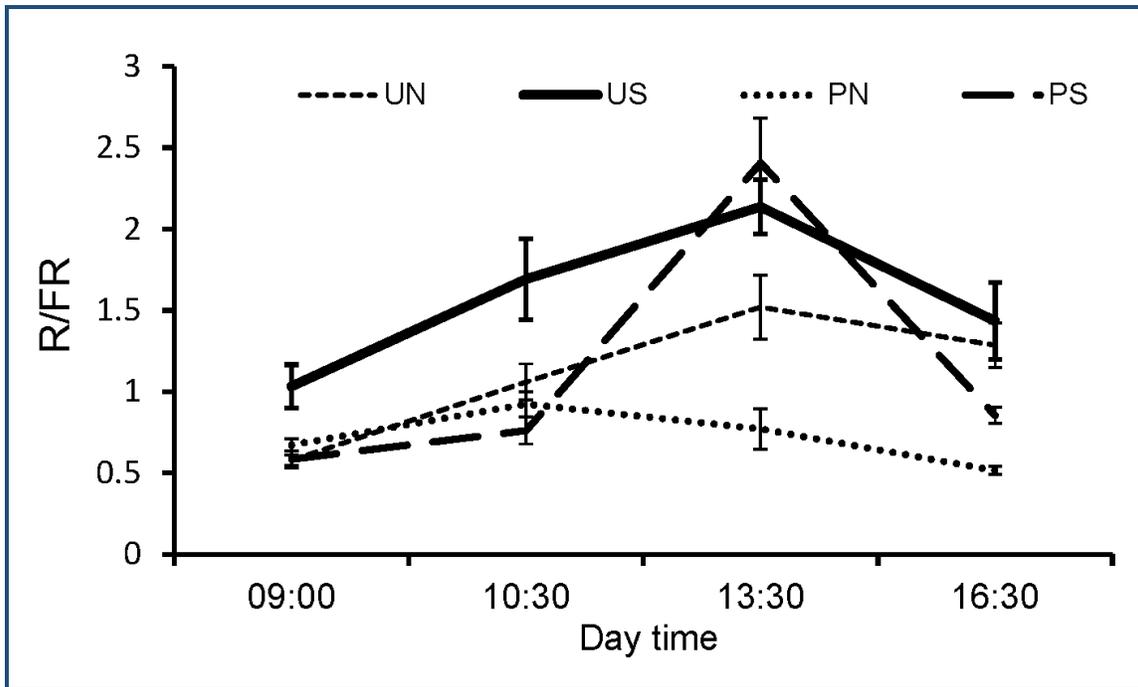


Fig. 1. Mean±Standard Error values of R/FR ratios at four microsite types in the *Abies religiosa* forest in the Magdalena river basin:US (undisturbed -non weeded-, south oriented), PS (perturbed -weeded-, south oriented), UN (undisturbed -non weeded-, north oriented), PN (perturbed -weeded-, north oriented), SE bars are shown.

Soil temperature and moisture at microsities

All microsities differed in their soil temperature and moisture mean values. PS exhibited the highest temperature ($\bar{x} = 12.2 \pm \text{S.E.} = 0.03^\circ\text{C}$) and the lowest soil moisture value ($\bar{x} = 57.5 \pm \text{S.E.} = 0.15\%$). The UN microsities had the lowest mean temperature ($\bar{x} = 9.9 \pm \text{S.E.} = 0.04^\circ\text{C}$) and the highest mean value for soil moisture ($\bar{x} = 68 \pm \text{S.E.} = 0.17\%$), (table 1). The effects of the variables of temperature and moisture at PN and UN microsities, were significant for the germination of *S. angulifolius*, while at UN moisture had a significant effect on the germination of *A. glabrata* (table 2).

Germination responses to different light qualities in growth chambers

Ageratina glabrata showed the highest percentages of germination under white light (WL), while *S. angulifolius* showed the highest percentages under far-red light (FRL) (table 3). Viability percentages decreased from 85% to 75% from 2016 to 2017 for *A. glabrata* and from 80% to 75% for *S. angulifolius*.

Table 3. Mean values \pm Standard Error of germination percentages, lag time and germination rate of the two shrub species from the *Abies religiosa* forest in Magdalena river basin, under different light qualities in germination chambers. WL (White light), RL (Red light), FRL (Far red light), D (Darkness). Values of Lag time (Days), Germination rate and viability percentages are included for 2016 and 2017.

Species/light quality	<i>Ageratina glabrata</i>	<i>Senecio angulifolius</i>
WL	58.7 \pm 1.2	27.3 \pm 3.6
RL	24.8 \pm 1.3	10.1 \pm 1.3
FRL	32.7 \pm 3.2	39.7 \pm 3.7
D	38.7 \pm 1.8	19.4 \pm 1.6
Lag time	3.5 \pm 0.46	4.01 \pm 0.15
Germination rate	6.8 \pm 0.81	5.31 \pm 3.07
Viability (%) 2016 (a) and 2017 (b)	(a)85, (b)75	(a)80, (b)75

DISCUSSION

The environment surrounding seeds in the soil partially determines seed fate. According to some authors, in small seed species (~3 mm long, such as the studied species), a microsite may be no more than a few centimeters in diameter (Fowler, 1988). Microsites do not form a continuum in a forest, and differences in micro environmental variables will arise due to forest complexity at different scales, which can occur naturally but also, they can be influenced by some silvicultural practices and disturbances (Caviedes and Ibarra, 2017; Martínez-Orea *et al.*, 2019).

Light in microsities is a signal for seed germination and is a highly variable environmental factor (Messier and Puttonen, 1995). At the soil level, light in microsities can be modulated by three factors: canopy gap size, slope orientation (Ritter *et al.*, 2005), and by the presence/absence of secondary vegetation as observed in this study. Despite its removal by silvicultural practices, P microsities exhibited the smallest values of the GSF and R/FR ratio; therefore, weeding did not increase their values. This is related to the fact that gaps were larger at U than at P microsities, which was measured not only through the GSF, but through the visible sky fraction value ($U_{\square} = 0.21 > P_{\square} = 0.088$), and also because in the former, the trees grow separately due to previous selective tree cutting due to management plans and also due to illegal deforestation (Cantoral *et al.*, 2009). It was evident that S microsities were the highest in light. This concurs broadly with Stuart *et al.* (1988) and Ackerly *et al.* (2002) who also reported higher values of diurnal insolation at S than at N sites in a Californian chaparral, as occurs in

the Northern Hemisphere. For a tropical dry forest in Mexico, Méndez-Toribio *et al.* (2016) also reported higher light levels (16% more) in slopes south-facing. As R/FR ratio values were the smallest at PN microsites, the amount of FR light there was higher; despite these differences, R/FR ratios did not have statistical effects for any species. However, GSF did show significant effects for *A. glabrata* meaning that as most secondary species, it is highly responsive to gap openings (Redwood *et al.*, 2016), where all types of light are present, besides in UN microsites the intermediate values of FSG are significantly related to intermediate values of germination of this species.

In terms of the light requirements for the germination of both species, *S. angulifolius* showed the highest germination percentages in FR light conditions in growth chambers. Other shrub species in this study area have been reported to germinate in high percentages in FR light as well (Martínez-Camacho *et al.*, 2018; Martínez-Orea *et al.*, 2019). In field conditions, germination was the highest for both species at US microsites, where RL values were higher than FRL. This result was related to the fact that conditions in nature are obviously more heterogeneous than those in controlled environments and the R/FR ratios vary not only along day as our results pointed out, but also depending on the gap size and the understory species composition (Vázquez-Yanes *et al.*, 1990; Pearson *et al.*, 2003). We assume that there was a broader gradient in the intensity and in the spectral quality of the light at US microsites caused by the higher heterogeneity in foliage (provided by the secondary vegetation species), litter and on the soil surface where seeds were. This photoblastic response is observed particularly in small seeds (Jankowska and Daws, 2007), such as the seeds of our study species, in the order of 0.032-0.23 mg, fresh weight (Millberg *et al.*, 2000).

There is a wide variety of R/FR values among forests and under different gap sizes. For example, according to Endler (1993), R/FR values close to 1.15 correspond to small gaps in temperate forests of North America and are similar to those in our study, specifically at the P microsites. According to Martínez-Camacho (2015) and Endler (1993) R/FR values between 0.99–1.13 correspond to small gaps. According to Pearson *et al.* (2003), large gaps are between 1.18 and 1.5, and small gaps are around 0.92. Based on these authors, all our microsites correspond to large gaps, which is understandable if we consider that this is a forest constantly affected by anthropogenic disturbances mainly illegal and sometimes planned wood harvesting (Ávila-Akerberg *et al.*, 2018). It is interesting to note that the maximum of RL peak was reached in PS microsites close to midday. This result might be due to the absence of herbs and shrubs; therefore, light is only filtered by the canopy.

For light availability at the soil level, canopy gaps and slope orientation are the main factors, but for light quality, the absence of understory vegetation may play an important role because it filters light and may buffer drastic light changes (Vázquez-Yanes *et al.*, 1990). Our results are consistent with those of Messier and Puttonen (1995), who found significant effects of understory species on light dynamics at the soil level. Nevertheless, it is difficult to understand the threshold of the R/FR ratio values required for maximum germination in field conditions (Pearson *et al.*, 2003).

Another environmental variable that affects germination is temperature. According to Pearson *et al.* (2003), fluctuations in temperature of 1 to 2°C, such as those observed at our US microsites, can act together with low R/FR ratios to stimulate germination. Therefore, the highest germination percentages of both species at US can be explained because it was at these microsites, where variations in mean temperature were observed (the second lowest and the highest mean temperatures) during the study month, intermediate mean temperatures. Finch and Leubner (2006) mention that seeds of some species can turn their sensitivity to a determined light quality depending on temperature. If we also consider that US microsites were the highest in soil moisture (required for seed imbibition), the mentioned conditions of light, moisture and temperature must have been related with the highest percentages of germination for both species at US.

Forest gaps, slope orientation and silvicultural practices have a strong effect on microsite soil temperature and moisture. Microsites north-facing receive less input of solar energy than south-facing ones, which is why they are generally cooler and moister (Martínez-Orea *et al.*, 2019) in the northern hemisphere, where the study forest is located. This result has also been reported before by Méndez-Toribio *et al.* (2016) who found that south-facing sites are 2°C warmer than north-facing sites in a seasonally dry forest in Mexico, and by Haase (1970) and Chen *et al.* (1999), who reported higher temperatures and lower values for soil moisture on south-facing slopes in the mountains of Arizona.

In our study, the differences in these variables were also associated with disturbance because the PS microsites were the highest in temperature and the lowest in soil moisture, while UN were the highest in soil moisture and the lowest in soil temperature. In general north-facing microsites showed smaller values of temperature (1.08°C less than S microsites) and higher values of moisture (4% more humid than S microsites), and this was significantly related to seed germination, for the case of *S. angulifolius* this was particularly important because lowest values of soil temperature and the highest of moisture seem to have negatively affected its germination, which occurred at UN microsites. Luna-Bautista *et al.* (2015) indicate that logging modifies richness, diversity and composition of the tree strata (shrub and herbaceous) and since understory is the largest contributor to diversity it is important to assess it, because it helps giving a better explanation of the total plant diversity of the forest ecosystem.

Our study site has been reported as highly variable in terms of soil moisture conditions, exhibiting 15% more soil moisture at sites under small gaps than at sites under larger gaps (Bonilla-Valencia *et al.*, 2017a, 2017b). There was 9% more soil moisture under larger gaps, corresponding to the U microsites, because secondary vegetation exerts a protective effect against the loss of humidity (Chaneton *et al.*, 2010). It seems that this disturbance together with slope orientation has stronger effects on soil moisture and temperature than the size of canopy gaps as has been observed by other studies in this site (Martínez-Orea *et al.*, 2019).

After weeding, an increase in the availability of some nutrients in the soil may occur. Nitrogen (Ni) contents can increase, and lower values of pH can be observed after a sudden deposition of plant material (Raulund-Rasmussen *et al.*, 2008), especially at humid microsites (Brown *et al.*, 1996). Our results showed these patterns slightly, as the highest Ni was registered at PS microsites, but the pH values and germination percentages of both species were intermediate. Low values of pH and high values of Ni (in the form of nitrites and nitrates) have been reported to lixiviate seed coats and cause seed germination in some species (Pons, 2000). This has been observed in annual species in a Californian chaparral (Keeley and Fotheringham, 1997), as well as in some weeds (Peishi *et al.* 1999). Nevertheless, pH values were the lowest at PN microsites, but Ni values were intermediate, with intermediate germination values for *S. angulifolius* and the smallest for *A. glabrata*. Germination seemed to respond to the variation of these variables and not necessarily to their highest or lowest values according to the GLM. For some species, Bell *et al.* (1999) reported inhibition of germination by high concentrations of soil nitrates on *Oenothera stricta* (Onagraceae), while for some Asteraceae such as *Leucochrysum fitzgibbonii* and *Crasipedia sp* nitrates influenced germination positively in Western Australia. The highest values of germination for both species occurred at US microsites, where high values of pH and intermediate of Ni were found and it was in US microsites where pH and Ni had significant effects on *S. angulifolius* germination. It is important to consider that more than one variable has an effect on germination; it is the result of several variables and their interaction at microsites.

The clearest trend in our data indicates that since the study species are secondary, their germination is highly determined by light availability, high soil moisture and temperature variations (Baskin and Baskin, 1998; Milberg *et al.*, 2000) due to gap size, slope orientation, and the availability of secondary vegetation as seen in other shrubs of temperate forests

(Martínez-Orea *et al.*, 2019). And the effect of this silvicultural practice on soil pH and Ni and how these variables affect seed germination needs further research.

The germination percentages of both species in the microsites were under 20%. The temperatures at the time of the experiment were in the range of 9.99-12.4°C, and both species have been shown to reach 80-100% of germination under 20-25°C (Walck *et al.*, 1997; Royal Botanic Gardens Kew, 2019). Although seeds were sown when mature and right after collection and during dispersal times, the best temperatures for germination are most likely reached in June, when temperatures of 20-25°C have been recorded (Vázquez-Santos *et al.*, 2019 in press) at this study site and when soil moisture values reach 100%, during the onset of the rainy season, therefore seed germination can vary between seasons independently from seed maturity (Baskin and Baskin, 1998). Although seeds of many species will germinate at constant temperatures, the germination of many shrub species increases due to temperature fluctuations (Zambino, 2010; Martínez-Orea *et al.*, 2019). Another factor that could explain the low germination percentages registered could be the presence of primary seed dormancy. These species are orthodox (Royal Botanic Gardens Kew, 2019), so their seeds can be stored in a soil seed bank, this is why it is important to maintain organic matter on the forest floor (Mackenzie and Naeth, 2010). These seeds may remain viable for some time on the forest soil, according to Radford and Cousens (2000). Although rapid germination (in the first 15 days after sowing) has been registered for some *Senecio* species (as in our study), some are known to remain viable in the soil for up to eight years, especially in disturbed habitats with good light availability. Perhaps approximately 20% of our seeds were quiescent because they germinated in two weeks after sowing, and the remainder was most likely dormant. Kadereit (1984) and Ren and Abbott (1991) found that some *Senecio* species produce a greater proportion of seeds that are dormant, although at least 30% of them can germinate within 28 days after sowing.

CONCLUSIONS

Based on our results we do not recommend weeding and consider this silvicultural practice as a disturbance because it can negatively affect the availability of safe microsites for the germination of some shrubs, like the study species. This practice should not be carried out especially in south-facing slopes, because they are naturally warmer and less humid than north-facing slopes and after weeding a loss of soil moisture and an increase in temperature can arise. We recommend a planning on weeding, and if it is done, it should not be frequent in sites where it has already been practiced. Although the germination percentages were low at all microsites, the loss of soil moisture can be a post disturbance variable that might risk the germination of these species. *A. glabrata* germination in north-facing microsites seemed to be affected negatively by this disturbance, which was probably related to the lowest pH values registered there. *S. angulifolius* germination seemed to be less successful in north-facing microsites; however, if weeding is implemented frequently, then the changes in the microsite might affect germination negatively. More studies regarding microsite suitability for secondary species germination are required in terms of specific disturbances, since environmental variables can respond uniquely to particular forest management, and so may biological processes, such as germination. The seeds of these species can be stored for at least one year because they can maintain their viability in good percentages.

ACKNOWLEDGEMENTS

Special thanks to M. in Sc. Ma. Esther Sánchez-Coronado and M. in Sc. Beatriz Zúñiga-Ruíz for their assistance in germination tests. We acknowledge Biol. Marco A. Romero-Romero for figure edition. To Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM.

LITERATURE CITED

- Ackerly, D., S. Knight, P. Weiss, P. Barton & K. Starmer. (2002). Leaf size, specific leaf area and microhabitat distribution of chaparral woody plants: contrasting patterns in species level and community level analyses. *Oecologia*, 130(3), 449-457. DOI 10.1007/s004420100805
- Álvarez-Román, K.E. (2000). Geografía de la educación ambiental: algunas propuestas de trabajo en el bosque de los Dinamos, área de conservación ecológica de la Delegación Magdalena Contreras. Tesis de Licenciatura. Facultad de Filosofía y Letras, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Ávila-Akerberg V., M. Nava-López, V. Aguilar-Zamora y L. Almeida-Leñero. (2018). La Vegetación boscosa y el uso del suelo de la cuenca del río Magdalena. En: Historia natural y cultural de la cuenca del río Magdalena. Almeida-Leñero L., J. Carmona Jiménez, E.A. Cantoral-Uriza Eds. Universidad Nacional Autónoma de México. 452 p.
- Ávila-Akerberg, V. (2002). La vegetación en la cuenca alta del río Magdalena: Un enfoque florístico, fitosociológico y estructural. México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Baskin, C., & J. Baskin. (1998). Germination Ecophysiology of Herbaceous Plant Species in a Temperate Region. *Am J Bot*, 75(2), 286-305.
- Bell, D.T., L.A. King, & J.A. Plummer. (1999). Ecophysiological effects of light quality and nitrate on seed germination in species from Western Australia. *Aust J Ecol*, 24(1), 2-10. <https://doi.org/10.1046/j.1442-9993.1999.00940.x>
- Benvenuti, S. & M. Mazzoncini. (2019). Soil Physics Involvement in the Germination Ecology of Buried Weed Seeds. *Plants*, 8(7). doi:10.3390/plants8010007
- Bonilla-Valencia, L., S. Castillo-Argüero, & Y. Martínez-Orea. (2017a). Reproductive phenology of *Sambucus nigra subsp. canadensis* (L.) Bolli in the *Abies religiosa* temperate forest of the Magdalena river basin, Mexico City. *Bot Sci*, 95(1), 1-13. DOI: 10.17129/botsci.626
- Bonilla-Valencia, L., Y. Martínez-Orea, S. Castillo-Argüero, G. Barajas-Guzmán, M.A. Romero-Romero, & E. Díaz-López. (2017b). Reproductive phenology of understory species in an *Abies religiosa* (Pinaceae) forest in the Magdalena River Basin, Mexico City. *J Torrey Bot Soc*, 144(3), 313-327. <https://doi.org/10.3159/TORREY-D-16-00024.1>
- Brown, S., J. Mo, J. McPherson, & D. Bell. (1996). Decomposition of woody debris in Western Australian forests. *Can J Forest Res*, 26(6), 954-966. DOI: 10.1139/x26-105
- Cabrera-Rodríguez, L. y J.L. Villaseñor. (1987). Revisión bibliográfica sobre el conocimiento de la familia Compositae en México. *Biótica*, 12, 131-147.
- Calderón, G., y J. Rzedowski. (2005). Flora fanerogámica del Valle de México. México. Instituto de Ecología A.C. (INECOL) y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). 1406 p.
- Canham, D., J. Denslow, W. Platt, J. Runkle, T. Spies, & P. White. (1990). Light regimes beneath closed canopies and tree-fall gaps in temperate and tropical forests. *Can J Forest Res*, 20(5), 620-631. <https://doi.org/10.1139/x90-084>
- Cantoral, E., L. Almeida, J. Cifuentes, L. León, A. Martínez, y Nieto, A. (2009). La biodiversidad de una cuenca en la ciudad de México. *Ciencias*, 94(094).
- Castro, J., R. Zamora, J. Hódar, & J. Gómez. (2002). Use of Shrubs as Nurse Plants: a new technique for reforestation in mediterranean mountains. *Restor Ecol*, 10(2), 297-305. <https://doi.org/10.1046/j.1526-100X.2002.01022.x>
- Caviedes, J., & J.T. Ibarra. (2017). Influence of anthropogenic disturbances on stand structural complexity in Andean temperate forests: implications for managing key habitat for biodiversity. *PloS one*, 12(1), e0169450.
- Chaneton, E., N. Mazía, & T. Kitzberger. (2010). Facilitation vs apparent competition: insect herbivory alters tree seedling recruitment under nurse shrubs in a steppe-woodland ecotone. *J Ecol*, 98(2), 488-497. doi: 10.1111/j.1365-2745.2009.01631.x

- Chen, J., S. Saunders, T. Crow, R. Naiman, K. Brososke, G. Mroz, B. Brookshire, & J. Franklin. (1999). Microclimate in Forest Ecosystem and Landscape Ecology Variations in local climate can be used to monitor and compare the effects of different management regimes. *BioScience*, 49(4), 288-297. <https://doi.org/10.2307/1313612>
- Crawley, M. J. (2012). The R book. John Wiley & Sons. West Sussex, UK. 939 pp.
- Dobler-Morales, C.E. (2010). Caracterización del clima y su relación con la distribución de la vegetación en el suroeste del D.F., México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Endler, J.A. (1993). The color of light in forests and its implications. *Ecol Monogr*, 63(1), 1-27. <https://doi.org/10.2307/2937121>
- Evans, R.A., & J.A. Young. (1984). Microsite requirements for downy brome (*Bromus tectorum*) infestation and control on sagebrush rangelands. *Weed Science*, 32(S1), 13-17.
- Finch-Savage, W.E., & G. Leubner-Metzger. (2006). Seed dormancy and the control of germination. *New phytologist*, 171(3), 501-523.
- Fowler, N. (1988). What is a Safe Site?: Neighbor, Litter, Germination Date, and Patch Effects. *Ecology*, 69(4), 947-961.
- García, E. (2004). Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen para Adaptarlo a las Condiciones de la República Mexicana, 6th ed. Instituto de Geografía, UNAM, Ciudad de México. 90 p.
- González, J.M., A.Z. Lupercio y H.D. López. (2013). Dasonomía Urbana. Ingeniería Forestal. Memoria de Prácticas Silvícolas. Universidad Autónoma de Chapingo. 314p.
- Haase, E.F. (1970). Environmental Fluctuations on South-Facing Slopes in the Santa Catalina Mountains of Arizona. *Ecology*, 51(6), 959-974. <https://doi.org/10.2307/1933623>
- Jankowska-Blaszczuk, M., & M.I. Daws. (2007). Impact of red: far red ratios on germination of temperate forest herbs in relation to shade tolerance, seed mass and persistence in the soil. *Functional Ecology*, 21(6), 1055-1062. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2007.01328.x>
- Kadereit, J. (1984). Studies on the biology of *Senecio vulgaris* L. ssp. *denticulatus* (O. F. Muell). P. D. Sell. *New Phytol*, 97(4), 681-689. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1984.tb03631.x>
- Keeley, J.E., & C. Fotheringham. (1997). Trace gas emissions and smoke-induced seed germination. *Science*, 276(5316), 1248-1250. DOI: 10.1126/science.276.5316.1248
- Lindig-Cisneros, R., & Zedler, J. B. (2002). Relationships between canopy complexity and germination microsites for *Phalaris arundinacea* L. *Oecologia*, 133(2), 159-167.
- Luna-Bautista, L., P. Hernández-de la Rosa, A. Velázquez-Martínez, A. Gómez-Guerrero, y M. Acosta-Mireles. (2015). Understory in the composition and diversity of managed forest areas in Santa Catarina Ixtepeji, Oaxaca. *Revista Chapingo. Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 21(1).
- Mackenzie, D.D., & M.A. Naeth. (2010). The role of the forest soil propagule bank in assisted natural recovery after oil sands mining. *Restor Ecol*, 18(4), 418-427.
- Marschner, I.C. (2015). Relative risk regression for binary outcomes: Methods and recommendations. *Aust N Z J Stat*, 57(4), 437-462.
- Martínez-Camacho, Y.D. (2015). Ecofisiología de la germinación de *Acaena elongata* del bosque de *Abies religiosa* de la cuenca del río Magdalena, México D.F. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Martínez-Camacho, Y. D., S. Castillo-Argüero, Y. Martínez-Orea, y M.E. Sánchez-Coronado. (2018). Ecofisiología de la germinación de *Acaena elongata* (Rosaceae), una especie indicadora de perturbación de un bosque templado, al sur de la Ciudad de México. *REV MEX BIODIVERS*, 89(3), 806-814.
- Martínez-Orea, Y., A. Orozco-Segovia, S. Castillo-Argüero, M. Collazo-Ortega, & J.A. Zavala-Hurtado. (2014). Seed rain as a source of propagules for natural regeneration in a temperate forest in Mexico City. *J Torrey Bot Soc*, 141(2), 135-150. <https://doi.org/10.3159/TORREY-D-13-00032.1>

- Martínez-Orea, Y., S. Castillo-Argüero, A. Orozco-Segovia, A. Zavala-Hurtado, J. A., y L. Bonilla-Valencia. (2019). Micrositios seguros para la germinación de *Symphoricarpos microphyllus* (Caprifoliaceae), una especie arbustiva con latencia. *ACTA BOT MEX*, (126), 1-15. <https://doi.org/10.21829/abm126.2019.1458>
- Matlack, G. (1993). Microenvironment variation within and among forest edge sites in the Eastern United States. *Biol Conserv*, 66(3), 185-194. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(93\)90004-K](https://doi.org/10.1016/0006-3207(93)90004-K)
- Méndez-Toribio, M., J.A. Meave, I. Zermeño-Hernández and G. Ibarra-Manríquez. (2016). Effects of slope aspect and topographic position on environmental variables, disturbance regime and tree community attributes in a seasonal tropical dry forest. *Journal of Vegetation Science* 27(6), 1094-1103. DOI: <https://doi.org/10.1111/jvs.12455>.
- Messier, C., & P. Puttonen. (1995). Spatial and temporal variations in the light environment of developing Scots pine stands: the basis for a quick and efficient method of characterizing light. *Can J Forest Res*, 25(2), 343-354. <https://doi.org/10.1139/x95-038>
- Milberg, P., L. Anderson, & K. Thompson. (2000). Large-seeded species are less dependent on light for germination than small-seeded ones. *Seed Sci Res*, 10(1), 99-104.
- Moreno-Martínez, E. (1996). Análisis físico y biológico de semillas agrícolas. 3ª. Edición. Universidad Nacional Autónoma de México. 313 p.
- Orozco-Segovia, A., y M.E. Sánchez-Coronado (2013). Germinación. In: Biología de angiospermas. Eds. Márquez-Guzmán J, M. Collazo-Ortega, M. Martínez-Gordillo, A. Orozco-Segovia, S. Vázquez-Santana. Universidad Nacional Autónoma de México. Las prensas de Ciencias.
- Pearson, T.R., D.F. Burslem, C.E. Mullins, & J.W. Dalling. (2003). Functional significance of photoblastic germination in neotropical pioneer trees: a seed's eye view. *Funct Ecol*, 17(3), 394-402. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2003.00747.x>
- Peishi, Z., J. Plummer, D. Bell, D. Turner, & D. Choengsaat. (1999). Low-and high-temperature storage effects on viability and germinability of seeds of three Australian Asteraceae. *Aust J Bot*, 47(2), 265-275. <https://doi.org/10.1071/BT97105>
- Pons, T. (2000). Seed Responses to light. In *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. 2nd edition. 385 p.
- R Core Team. 2015. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria.
- Radford, I., & R. Cousens. (2000). Invasiveness and Comparative Life-History Traits of Exotic and Indigenous *Senecio* Species in Australia. *Oecologia*, 125(4), 531-542. <https://doi.org/10.1007/s004420000474>
- Raulund-Rasmussen, K., I. Stupak, N. Clarke, I. Callesen, H. Helmisaari, E. Karlton, & I. Varnagiryte-Kabasinskiene. (2008). Effects of very intensive forest biomass harvesting on short and long term site productivity. In: D. Röser et al. Eds. (2008). Sustainable Use of Forest Biomass for Energy: A Synthesis with Focus on the Baltic and Nordic Region, 29-78 pp. Springer Science and Business Media B.V.
- Redwood, M.E., G.R. Matlack & C.D. Huebner. (2016). Seed longevity and dormancy state in a disturbance-dependent forest herb, *Ageratina altissima*. *Seed Sci Res*, 26(2), 148-152. <https://doi.org/10.1017/S0960258516000052>
- Ren, Z., & R. Abbott. (1991). Seed dormancy in Mediterranean *Senecio vulgaris* L. *New Phytol*, 117(4), 673-678. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1991.tb00972.x>
- Ritter, E., L. Dalsgaard, & K. Einhorn. (2005). Light, temperature and soil moisture regimes following gap formation in a semi-natural beech-dominated forest in Denmark. *For Ecol Manage*, 206(1-3), 15-33. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.08.011>
- Rodríguez-Trejo, D. (2006). Notas sobre el diseño de plantaciones de restauración. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 12(2), 111-123.
- Royal Botanic Gardens Kew. (2019) Seed Information Database (SID). Version 7.1. Available from: <http://data.kew.org/sid/> (June 2019).

Recibido:
14/marzo/2019

Aceptado:
28/junio/2019

- Santibáñez-Andrade, G., S. Castillo-Argüero, y Y. Martínez-Orea. (2015). Evaluación del estado de conservación de la vegetación de los bosques de una cuenca heterogénea del Valle de México. *BOSQUE*, 36(2), 299-313. <http://dx.doi.org/10.4067/S0717-92002015000200015>
- Stat Soft. 2007. STATISTICA, data analysis software System, version 8.0. Tulsa, USA.
- Stuart, W., D. Murphy & R. Raymond. (1988). Sun, Slope, and Butterflies: Topographic Determinants of Habitat Quality for *Euphydryas* edita. *Ecology*, 69(5), 1486-1496. <https://doi.org/10.2307/1941646>
- Vázquez-Santos Y., S. Castillo-Argüero, Y. Martínez-Orea, I. Sánchez-Gallén, R. Vega-Frutis, S.L. Camargo-Ricalde, L.V. Hernández-Cuevas. (2019). The reproductive phenology of *Acaena elongata* and its relation with arbuscular mycorrhizal fungi. *Symbiosis*. In press.
- Vázquez-Yanes, C., A. Orozco-Segovia, E.A. Rincón, M.E. Sanchez-Coronado, P. Huante, J. Toledo, & V.L. Barradas. (1990). Light beneath the litter in a tropical forest: effect on seed germination. *Ecology*, 71(5), 1952-1958. <https://doi.org/10.2307/1937603>
- Villaseñor, J.L. (2003). Diversidad y distribución de las Magnoliophyta de México. *Interciencia*, 28(3), 160-167.
- Walck, J., C. Baskin & J. Baskin. (1997). Comparative Achene Germination Requirements of the Rockhouse Endemic *Ageratina luciae-brauniae* and its Widespread Close Relative *A. altissima* (Asteraceae). *Am Midl Nat*, 137(1), 1-12.
- Zambino, P.J. (2010). Biology and pathology of *Ribes* and their implications for management of white pine blister rust. *Forest Pathology*, 40(3-4), 264-291.
- Zar, J.H. (1999). *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall. Englewood Cliffs, NJ, EEUU. 620 p.
- Zuloaga-Aguilar, S., Briones, O., & Orozco-Segovia, A. (2011). Seed germination of montane forest species in response to ash, smoke and heat shock in Mexico. *Acta Oecologica*, 37(3), 256-262.