



## La copa como indicador fotosintético relevante en el manejo forestal de bosques templados

### The crown as a relevant photosynthetic agent over forest management in temperate forests

Jonathan Hernández-Ramos<sup>1</sup>, Valentín José Reyes-Hernández<sup>2\*</sup>, Leonardo Beltrán-Rodríguez<sup>3</sup>

Fecha de recepción/Reception date: 28 de marzo de 2022

Fecha de aceptación/Acceptance date: 28 de septiembre de 2022

<sup>1</sup> Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP). Centro de Investigación Regional Sureste (CIRSE). Campo Experimental Chetumal.

<sup>2</sup> Colegio de Posgraduados (COLPOS). Campus Montecillo.

<sup>3</sup> Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). Laboratorio de Etnobotánica Ecológica, Jardín Botánico, Instituto de Biología.

\*Autor de correspondencia: [vreyes@colpos.mx](mailto:vreyes@colpos.mx)

#### Resumen

Las características de copa de un árbol o del dosel en un rodal están influenciadas por la exposición a la luz, la competencia por nutrimentos, la densidad de árboles, la estructura de la vegetación y por la especie. El dosel es un indicador fotosintético determinante en la productividad forestal y pauta en la silvicultura. El objetivo de esta revisión fue documentar de manera general, en una primera versión, el efecto de los procesos fisiológicos en la arquitectura de copa y su importancia para el manejo silvícola de los bosques templados. La dinámica de crecimiento y desarrollo de la copa están en función de la interacción entre los individuos en el rodal, la edad del arbolado, la etapa fenológica, las condiciones climáticas, la humedad y la temperatura; además de las características topográficas y de suelo. Los valores del Índice de Área Foliar, la productividad primaria neta aérea, las tasas de crecimiento e incremento y la respuesta en el rendimiento expresado en volumen, biomasa o carbono son parámetros indirectos que miden la eficiencia de los procesos fisiológicos en las especies. Conocer y comprenderlos en la arquitectura y dinámica de copa contribuyen a planear y ejecutar actividades silvícolas acordes a las necesidades particulares de cada especie o rodal. La aplicación de estos conocimientos se enfoca en el mejoramiento de las tasas de crecimiento e incremento de los bosques.

**Palabras clave:** aprovechamiento forestal, biomasa aérea, fisiología forestal, interacción árbol-suelo-atmósfera, manejo forestal, bosque de coníferas.

#### Abstract

Tree crown or canopy characteristics in a stand are influenced by light exposure, nutrient competition, tree density, vegetation structure and species. The canopy is a determining photosynthetic indicator in forest productivity and guideline in forestry. The objective of this review is to document in a general way in a first version the effect of physiological processes on crown architecture and its importance for forestry management of temperate forests. The dynamics of crown growth and development is a function of the interaction between individuals in the stand, tree age, phenological stage, climatic conditions, humidity and temperature, in addition to topographic and soil characteristics. The values of the leaf area index, aerial net primary productivity, growth and increment rates and the response in yield expressed in volume, biomass or carbon are indirect parameters that measure the efficiency of the physiological processes in the species. Knowing and understanding these

processes in the architecture and dynamics of the crown contributes to planning and applying forestry activities according to the particular needs of each species or stand. The application of this knowledge is focused on improving the growth rates and increase of forests.

**Key words:** forest exploitation, aboveground biomass, forest physiology, tree-soil-atmosphere interaction, forest management, coniferous forest.

## Introducción

El área de proyección de la copa de un árbol o del dosel de un rodal es la cobertura en el suelo del follaje expresada en m<sup>2</sup> o porcentaje por unidad de superficie (Nakamura *et al.*, 2017). La cobertura está determinada por los hábitos de crecimiento de las especies (tolerante e intolerante), el tipo de follaje (coníferas y latifoliadas) y la posición de cada individuo con respecto a la exposición a la luz (norte, este, sur y oeste), la forma de la copa (circular, simétrica, asimétrica, rala, degradada, suprimida o dañada), a la densidad de individuos dentro del rodal (subpoblada, sin competencia o sobrepoblada), o la estructura de la vegetación con uno o varios estratos (Gómez, 2010; Vogel, 2018; Givnish, 2020).

Las características de copa son particulares para cada taxón, varían con la edad y posición social del individuo dentro del rodal, además de estar influenciadas por el espacio de crecimiento y expansión de los individuos dentro del sitio (Parker, 1995). Por ejemplo, Hess *et al.* (2016) estimaron densidades de 124, 177 y 500 individuos por ha<sup>-1</sup>, al utilizar valores promedio de área de proyección de copa de 80.6, 56.4 y 20.2 m<sup>2</sup>, respectivamente para tres sitios de crecimiento con condiciones distintas en Brasil, para *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze. Costa *et al.* (2016) determinaron porcentajes de proporción de copa (Pc, %) diferenciados para *Prosopis alba* Griseb. en Argentina, de 74 y 65 % en árboles dominantes y suprimidos por su posición dentro del rodal, respectivamente.

Al evaluar la condición de salud de los bosques en México, Alvarado-Rosales *et al.* (2021) calcularon para los géneros *Pinus* y *Quercus*, los cuales son los más abundantes dentro de los bosques templados, porcentajes de copa viva (Pcv, %), densidad de copa (DenC, %), transparencia de follaje (TraF, %) y muerte regresiva de copa (Mreg, %) de 47.52, 46.27, 51.19 y 1.24 %, respectivamente, para el primer género; para *Quercus* estimaron 32.75, 44.29, 50.51 y 2.73 %, respectivamente; es decir, las cifras cambian por género y especie, así como por la región geográfica donde se desarrollan los individuos (Vogel, 2018).

Además, sobre las copas también repercute la interacción dinámica de las condiciones topográficas en las que se desarrolla el arbolado, el porcentaje de luz difusa que entra al sitio, la disponibilidad de nutrientes en el suelo y la hojarasca, así como la cambiante tasa de regeneración bajo el dosel (Saldaña y Lusk, 2003). De igual manera, la copa de un árbol en su morfología tiende a aplanarse conforme el individuo se hace más longevo, tiene una demanda de luz media o el estatus de la especie en la sucesión vegetal es de tipo persistente en el ecosistema (Vargas-Silva, 2019).

En gimnospermas intolerantes, las ramas de las partes bajas son más propensas a morir por estar expuestas a la sombra y presentar una pérdida de eficiencia fotosintética; así, el árbol trata de eliminar esas ramas e incrementar su crecimiento en altura, lo que favorece su esbeltez y forma cónica a densidades altas (Nakamura *et al.*, 2017). Esta dinámica explica por qué los árboles interceptan alrededor de 98 % de la luz dentro del bosque y mantienen el follaje de las partes bajas para capturar el porcentaje restante (2 %), lo que no resulta económicamente viable para el individuo y propicia la autopoda; dicha energía se destina a otras funciones fisiológicas (Vogel, 2018).

En este sentido, las condiciones heterogéneas de luz y sombra dentro de los rodales tienden a maximizar las tasas fotosintéticas, los procesos de transpiración y

mejoran el balance hídrico de los árboles (Pearcy *et al.*, 2005); sin embargo, disminuyen invariablemente con su longevidad (Thomas y Winner, 2002). Por ejemplo, la asimilación fotosintética máxima ( $A_{max}$   $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) de *Alnus acuminata* Kunth decrece  $2.89 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  en un árbol adulto, con dimensiones de 6-15 m de altura total ( $At$ ) y 20-30 cm de diámetro normal ( $d$ ) ( $14.04 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ); en comparación con un individuo joven de entre 10 y 12 m de  $At$  y de 20-25 cm de  $d$  ( $11.15 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), situación que ocasiona la eliminación de ramas inferiores, aun cuando la especie es tolerante a la sombra (González *et al.*, 2017).

La copa permite caracterizar y cuantificar las condiciones de crecimiento de cada individuo, rodal, bosque o plantación (Allen, 2009; Aguirre-Salado *et al.*, 2011; Castaño *et al.*, 2013; Givnish, 2020). Incide en la comprensión de la dinámica forestal (densodependencia) y en la influencia de los factores ambientales como el estrés hídrico, la plasticidad arquitectónica y la variación genética (Barthélémy y Caraglio, 2007; Vargas-Silva, 2019). La copa del árbol es una interface dinámica entre la vegetación y las condiciones atmosféricas, su función es regular la variabilidad térmica y los niveles disponibles de  $\text{CO}_2$  que crean hábitats óptimos, con microclimas específicos para el adecuado desarrollo de las especies (Penman *et al.*, 2003; Schomaker *et al.*, 2007).

La dinámica referida influye de manera positiva o negativa en la velocidad de los procesos fisiológicos y en los servicios ecosistémicos, ya que determina el porcentaje de radiación fotosintéticamente activa que alcanza o incide en algún punto particular bajo el dosel, intervalos de temperatura dentro del ecosistema y presión de vapor de agua; que en conjunto influyen en los procesos bioquímicos de los árboles y en los biogeográficos del suelo (Parker, 1995; Anhuf y Rollenbeck, 2001; Fauset *et al.*, 2017; Nakamura *et al.*, 2017).

En este contexto, bajo condiciones de sequía se produce un estrés hídrico en el arbolado, lo cual altera de manera negativa los diversos procesos ecofisiológicos y funcionales del dosel; en consecuencia, disminuye el crecimiento de las especies

(Valladares, 2004), o bien en rodales con intensidades de luz menor a 2 %, el rendimiento neto se inactiva y la competencia en el sotobosque se suprime, lo que también afecta negativamente al sitio (Vogel, 2018).

La arquitectura de copa y la estructura del dosel son la respuesta morfológica visible de los árboles a la interacción dinámica con las características biogeográficas del sitio y la carga genética de cada taxón (Rodríguez *et al.*, 2008; Givnish, 2020). El diseño morfológico de la copa y la distribución del dosel definen las distintas velocidades en los procesos de crecimiento y rendimiento del rodal, la producción de biomasa y la captura de carbono (Vidal *et al.*, 2004; Ruiz-Díaz *et al.*, 2014), la aclimatación a la variación térmica o las condiciones extremas de un déficit hídrico y la adaptabilidad a los fenómenos hidrometeorológicos (Castelli i Puig, 2002; Nunes *et al.*, 2019).

En términos de manejo silvícola, en los bosques de especies de clima templado se deben de tomar en cuenta las dimensiones de diámetro y longitud de copa, además de características como la superficie de proyección, la extensión, la forma, la proporción y los índices de amplitud y saliente (Costa *et al.*, 2016; Hess *et al.*, 2016). Lo anterior, porque la edad y los factores ambientales influyen en la morfometría arbórea y en las tasas de asimilación de nutrientes (capacidad productiva) (da Cunha y Finger, 2013). Por lo tanto, comprender la interacción de los procesos fisiológicos dentro de los árboles propicia una mejor aplicación de las actividades de monitoreo, manejo técnico y aprovechamiento de los recursos forestales, ya que las prácticas silviculturales se programarían acorde a las necesidades de la masa forestal (Leite *et al.*, 2012; Hess *et al.*, 2016).

En este contexto, entender que la actividad vegetativa (AVeg) de un árbol es determinada por la cantidad de Nitrógeno (N) en el suelo y la producción de savia (PS) por los carbohidratos elaborados en el follaje, implica que las podas se apliquen cuando  $PS < AVeg$ , si el crecimiento es vigoroso y el individuo es joven (2-7 años, o bien 2-3 m) (Basantes, 2016). En bosques de clima templado, se debe

realizar la apertura de espacios del rodal para propiciar que la intensidad lumínica que entra al sitio sea mayor a 1 % para los taxones más tolerantes, ya que ese es el valor mínimo necesario para que las especies fotosinteticen y la dinámica del suelo no se detenga (Basantes, 2016; Vogel, 2018). En actividades de monitoreo, la evaluación indirecta de la respuesta fisiológica del follaje puede observarse a través de imágenes digitales, lo que permite una pronta detección de los árboles dañados por plaga o enfermedad, la planeación de su control y a darle un manejo oportuno al bosque afectado (Leautaud y López-García, 2017).

La longitud, extensión, diámetro y volumen de copa en un árbol son indicadores indirectos de la tasa de respiración fotosintética y de la capacidad de transpiración (Sprinz y Burkhart, 1987; Hess *et al.*, 2016; Givnish, 2020). Por ejemplo, en especies con arquitectura de copa de tipo monocapa, como la existente en *Pinus* spp., *Cupressus* spp. o *Abies* spp., tienen un rendimiento fotosintético por unidad de área para un óptimo consumo de carbono menor a  $<0.75 \mu\text{mol CO}_2 \text{ s}^{-1}$ ; mientras que, las multicapa, como en *Quercus* spp., *Alnus* spp. o *Tilia* spp., presentan rendimientos entre  $1-2 \mu\text{mol CO}_2 \text{ s}^{-1}$ , pero las primeras con una mayor tasa de absorción de carbono ( $>0.5- <0.8 \mu\text{mol CO}_2 \text{ s}^{-1}$  costo de follaje<sup>-1</sup>) que los taxones multicapa ( $<0.35 \mu\text{mol CO}_2 \text{ s}^{-1}$  costo de follaje<sup>-1</sup>) (Givnish, 2020).

La incidencia y velocidad de asimilación de luz que se traduce en la capacidad fotosintética del arbolado varían entre especies, condición del sitio o hábitos de crecimiento (Vogel, 2018; Givnish, 2020); pueden estimarse de manera indirecta mediante el Índice de Área Foliar (IAF), el cual expresa, en gran medida, el crecimiento y la productividad de las masas forestales (Lang *et al.*, 2010; Leite *et al.*, 2012; McIntosh *et al.*, 2012); adicionalmente, estos indicadores ayudan a programar las actividades silvícolas que deben formar parte de un programa de manejo forestal (Hess *et al.*, 2016).

Dada la importancia de la copa en la regulación de los mecanismos e interacciones biológicas de las masas forestales, el objetivo de esta contribución es documentar,

de manera general y en una primera aproximación, el efecto de los procesos fisiológicos de fotosíntesis, respiración y transpiración del árbol en la arquitectura de copa y su relevancia para el manejo de los bosques templados.

## **Desarrollo y Discusión**

La alometría es la relación funcional entre el tamaño de partes de los organismos o la de estas con la velocidad de los procesos bioquímicos, mismos que pueden representarse matemáticamente entre partes o ser referida a un individuo o proceso fisiológico completo (Niklas, 1994; Gutiérrez y Sánchez, 2017).

Por ejemplo, copas grandes, densas e índices de área foliar altos son un indicador indirecto de tasas de fotosíntesis eficientes y crecimiento acelerado (Salas e Infante, 2006); mientras que, en general, copas pequeñas y con poco follaje refieren productividad baja, mayor susceptibilidad a daños por tormentas, vientos, variaciones de temperaturas por su baja resistencia mecánica, y hasta cierto nivel a tolerar el ataque de plagas o enfermedades por desarrollarse en una condición desfavorable para la especie (Zaragoza *et al.*, 2014); en ambos casos, como consecuencia de las condiciones climáticas y de suelo (Li *et al.*, 2014).

La relación alométrica entre el diámetro normal, diámetro de tocón o la altura total de un árbol con su cantidad de biomasa aérea (fuste, ramas y follaje), productividad y capacidad de absorción de carbono (C) permite estimar el rendimiento en los bosques (Castañeda-Mendoza *et al.*, 2012; Hernández-Ramos *et al.*, 2017). Con ese propósito, se evalúa la biomasa (B) que incorporan y fijan los árboles a través del tiempo, al considerar las pérdidas energéticas por respiración estimada como

productividad primaria neta aérea (PPNA), sin considerar la captura de CO<sub>2</sub> y producción de oxígeno o productividad primaria bruta (PPB) (Clark *et al.*, 2001; Li *et al.*, 2014).

La PPB y PPNA son el producto de las actividades fisiológicas de la copa, presentan cambios por variaciones en el follaje y se modifican por efecto del clima (Li *et al.*, 2014; Hernández-Ramos *et al.*, 2017). Al respecto, rodales jóvenes tienen mayor productividad primaria neta aérea, pero esta tiende a disminuir con la edad (Turner *et al.*, 2009). En regiones templadas, la producción de follaje es estimulada por la temperatura (producción de hojas en periodos cálidos y caída de follaje en temporada fría). De hecho, ambas dinámicas son influenciadas por la edad, disponibilidad de agua en el suelo, fotoperiodo y cantidad de radiación solar (Manzo-Delgado y Meave, 2003).

Las respuestas de la arquitectura y dimensión de la copa son el resultado de procesos metabólicos que involucran la relación planta-suelo-atmósfera (fotosíntesis y transpiración), estado fenológico de la vegetación, contenido de humedad del suelo y densidad de cobertura que, de manera integral, con la edad de cada individuo, determinan las tasas de crecimiento y rendimiento del ecosistema (Manzo-Delgado y Meave, 2003). Las relaciones entre parámetros biofísicos e índices de vegetación; por ejemplo, el Índice de Vegetación de Diferencia Normalizada (*IVDN*) o el Índice de Reflectancia Fotoquímica (*IRF*) fisiológicamente son sensibles al contenido en clorofila y al estado de epoxidación de los pigmentos del ciclo de las xantofilas y la eficiencia fotosintética (Hernández-Clemente *et al.*, 2011). Por ello, se pueden utilizar para evaluar la estructura de bosques nativos o de plantaciones a través del comportamiento espectral en distintas comunidades vegetales y regiones climáticas o bien en la determinación del nivel de productividad en un rodal o plantación forestal (Manzo-Delgado y Meave, 2003; Garrido *et al.*, 2017; Hernández-Ramos *et al.*, 2017); así como en su proceso de declinación forestal (Granados-Sánchez y López-Ríos, 2001; Allen, 2009).

La declinación forestal es el deterioro gradual de los árboles evidenciada por la pérdida de vigor, color, malformación y disminución del follaje (Granados-Sánchez y López-Ríos, 2001), lo cual impacta negativamente en los ciclos del agua, C y nutrientes; afecta de forma directa a la dinámica ecofisiológica y a la regulación de los procesos bioquímicos de las masas forestales (Nakamura *et al.*, 2017). Este fenómeno fisiológico se evita, hasta cierto punto, por medio de prácticas silviculturales apropiadas y diferenciadas para cada especie, condición de crecimiento o región climática de la comunidad vegetal; así como, mediante la ejecución de actividades de monitoreo en las que se evalúe de manera continua el estado de salud del arbolado, y así mitigar de forma oportuna la presencia de plagas, enfermedades o conatos de incendio. Lo anterior bajo la premisa de que el clima es el motor del crecimiento y el principal responsable de la mortalidad en los bosques (Allen, 2009).

A través de la reflectancia fotoquímica del color del dosel, es posible evaluar en bosques o plantaciones forestales el estrés hídrico de los árboles con una precisión aceptable ( $>0.40$ - $<0.60$ ), a bajo costo y en corto tiempo; este estrés es resultado del cierre estomático, la reducción en la tasa de transpiración y el incremento de la temperatura en la hoja (Hernández-Clemente *et al.*, 2011). La combinación de los sistemas de información geográfica (SIG) con la visualización del dosel *in situ* pueden aplicarse en el manejo forestal para la detección temprana y mitigación de los efectos causados por la declinación forestal, por estrés hídrico (Granados-Sánchez y López-Ríos, 2001; Navarro *et al.*, 2004), presencia de plagas y enfermedades (Otaya *et al.*, 2006; Leautaud y López-García, 2017) o daños por incendios forestales (Madrigal *et al.*, 2009).

La caída de hojas de los árboles es la respuesta fisiológica al estrés hídrico determinado por el clima (Di Stefano y Fournier, 2005), es fundamental para la circulación de nutrientes que mantiene la fertilidad del suelo en los ecosistemas

(Marmolejo *et al.*, 2013) y puede causar una disminución en la productividad forestal (Allen, 2009). Por lo tanto, es fundamental comprender la interacción suelo-planta-atmósfera para proponer actividades silviculturales orientadas a incrementar la productividad de los bosques o plantaciones forestales.

El manejo de la densidad (número de árboles por unidad de superficie) mediante la manipulación de la estructura de las copas es fundamental para mantener el crecimiento constante y aumentar el rendimiento. Es posible afirmar que la fertilización de rodales y la distribución homogénea del arbolado, que genera 100 % de ocupación, propicia que el Nitrógeno (N) volatilizado permanezca en el sitio y no disminuya su productividad (Penman *et al.*, 2003). Este aspecto es fundamental, ya que incide positivamente en la cantidad de luz difusa que entra al sitio, en la disponibilidad de nutrientes en el suelo y la hojarasca, así como en la regeneración del rodal (Saldaña y Lusk, 2003). Mientras que, en una etapa joven de la vegetación, en función de la especie o especies dentro de los rodales, se tiene mayor captura y asimilación de C, lo cual se refleja en una tasa fotosintética superior y un crecimiento acelerado (Turner *et al.*, 2009); siempre y cuando, el rodal no tenga una sobrepoblación que conduzca a una muerte inminente del arbolado.

La arquitectura de copa es fundamental en la dinámica de crecimiento y productividad forestal, ya que es una respuesta a los procesos fisiológicos e interacción con el ambiente, por lo que se debe considerar para la planeación, ejecución y administración de las actividades silviculturales en bosques o plantaciones forestales.

Hess *et al.* (2016) señalan que el área de proyección de copa es un indicador confiable de la respuesta de los árboles a las intervenciones silvícolas y que, dentro del rodal, las áreas de proyección pequeñas que resultan de la arquitectura del largo, ancho y amplitud de copa del arbolado que conforma el dosel, y que son consecuencia del autoclareo, constituyen una característica de menor crecimiento y una reducción de la

tasa fotosintética debido a la falta de luz, espacio de expansión y competencia por nutrimentos.

Los factores bióticos y abióticos del sitio son determinantes en la amplitud y longitud de copa; su morfometría es dinámica con la edad y está en constante cambio con la densidad (Condé *et al.*, 2013). En árboles jóvenes, el crecimiento en altura es mayor al crecimiento lateral, lo cual induce la forma cónica del dosel que se traduce en menor asimilación fotosintética y productividad (Lang *et al.*, 2010; Condé *et al.*, 2013). Por esta razón, el control del número de árboles por unidad de superficie mediante aclareos es fundamental en las actividades del manejo técnico y en las proyecciones de rendimiento (Basantes, 2016).

La morfometría de copa es flexible a las condiciones de crecimiento (Lang *et al.*, 2010). Por ejemplo, en *Alnus acuminata* Kunth el cociente entre la energía luminosa transmitida hasta una profundidad del dosel y la energía luminosa en su parte superior decrece exponencialmente de 0.7 lumen (lm) a 0.3 lm, a medida que se incrementa el valor de *IAF*; además, los ángulos de inserción foliar cambian de un estrato inferior (39.6°) a un árbol que crece en un estrato medio (37.8°), como resultado de la competencia intraespecífica en el sitio (Castaño *et al.*, 2013). Castelli i Puig (2002) describe como en *Quercus ilex* L., el porcentaje de copa seca (%*C<sub>seca</sub>*) se incrementa a medida que aumenta el volumen por hectárea dentro del bosque de encino, pasa de un %*C<sub>seca</sub>* < 40 con 51 m<sup>3</sup> ha<sup>-1</sup> en el rodal a 70 % de *C<sub>seca</sub>*, cuando se tienen cerca de 160 m<sup>3</sup> ha<sup>-1</sup> por efecto de sequía y un déficit hídrico del arbolado. Costa *et al.* (2016) describen como la altura de fuste limpio (*Afl*) y la dimensión promedio de la copa cambian en *Araucaria angustifolia* (Bert.) Kuntze con respecto a la dominancia vertical que tiene el árbol dentro del sitio, con valores *Afl* de 19.1 m en individuos dominantes y de 15.9 m en árboles suprimidos, mientras que la dimensión promedio de la copa para los primeros es de 22.3 m y para los árboles dominados de 13.0 m. En cualquiera de los casos descritos, se ha

observado de manera consistente que el diámetro es la primera variable dendrométrica afectada por la competencia, y la que influye de manera indirecta en sus dimensiones, en la disminución de la eficiencia fotosintética del follaje, la tasa de incremento corriente, velocidad de crecimiento y el nivel de productividad (Sanquetta *et al.*, 2014; Rodríguez-Catón y Villalba, 2018).

Debido a la importancia de la morfometría de copa en la biología del crecimiento forestal, se plantea que en el manejo silvícola se considere a las características de forma (circular, simétrica, asimétrica, rala, degradada, suprimida o dañada), de dimensión (diámetro, longitud, área de proyección, proporción de copa y cobertura) e índices (saliente o de amplitud) para establecer las primeras intervenciones silviculturales, como los aclareos (Basantes, 2016; Costa *et al.*, 2016; Hess *et al.*, 2016).

La relación forma-dimensión expresada como la proporción de copa en porcentaje ( $pc\%$ );  $pc\% = (ec/At)100$ , en la que  $ec$  se refiere a la extensión de copa determinada por la diferencia de la  $At$  – *altura de inserción de la copa (Aic)*, es un indicador que refleja la capacidad de carga del sitio y la competencia intra e interespecífica por luz, espacio y nutrimentos; aspectos que pueden sugerir pautas en el manejo de la masa forestal para la aplicación de los tratamientos silvícolas que regulen la densidad o evalúen la respuesta de las actividades silviculturales realizadas (Lang *et al.*, 2010; Hess *et al.*, 2016). Sin embargo, aún en la actualidad, las características de copa mencionadas permanecen poco exploradas y utilizadas para hacer el manejo silvícola de bosques naturales (Hess *et al.*, 2016), plantaciones forestales (Leite *et al.*, 2012) y parques urbanos (Zaragoza *et al.*, 2014).

Para aplicar el conocimiento sobre los atributos de la copa, en términos de manejo técnico a rodales, es indispensable entender la dinámica de sus dimensiones: radio ( $rd$ ), diámetro ( $dc$ ), área de proyección ( $Apc$ ) y extensión de copa ( $ec$ ), además de, su forma expresada con el Índice de Amplitud:  $ia = dc/At$  o Índice Saliente:  $is = \frac{dc}{d}$ ,

así como las características que se correlacionan con su funcionalidad foliar por estrato, representada por Pc%. Todos estos son criterios que definen la arquitectura de copa, y contribuyen a entender la influencia en los procesos de absorción de la radiación solar, temperatura en el árbol y la concentración de vapor de agua y CO<sub>2</sub> en la cámara subestomática del follaje (Ross, 1981; Castaño *et al.*, 2013).

No obstante, la aplicación de los atributos referidos es todavía difícil y poco práctica, ya que para la mayoría de los gestores forestales es irrelevante o compleja la comprensión de cómo la fisiología del árbol y las interacciones con el ambiente determinan las tasas de transpiración en los individuos y el alargamiento celular de las estructuras vegetales en follaje, ramas, fuste y raíz. En consecuencia, tienen poca claridad en cómo impactan la dinámica de crecimiento e incremento, con respecto a la edad y la competencia de los árboles.

Se han generado herramientas silvícolas cuantitativas de apoyo para el manejo técnico de rodales naturales o plantaciones de algunas especies forestales. Por ejemplo, se proponen índices morfométricos que cuantifican el efecto significativo entre la edad y el estrato donde crecen los árboles de *Alnus acuminata* con el ángulo de inserción foliar, lo cual señala que a medida que las inserciones son más horizontales, la tasa de crecimiento se reduce (Castaño *et al.*, 2013), lo anterior puede considerarse como referencia en la aplicación de aclareos. Otro ejemplo son las ecuaciones propuestas para cuantificar la relación altura a la base de copa en función del diámetro normal, o bien las expresiones para estimar la máxima anchura de la copa y la altura sobre el fuste del punto máximo de anchura del diámetro de la copa, en función de la altura total y la relación de copa (longitud de copa/altura total) para *Pinus sylvestris* L.; relaciones que se utilizan para desarrollar índices estructurales y de competencia para un árbol individual (Domínguez *et al.*, 2006).

De modo similar, se proponen modelos que cuantifican mediante las dimensiones de la copa, la influencia del lugar de plantación, la edad del rodal y los elementos meteorológicos en la dimensión del diámetro normal para *Acacia mearnsii* De Wild. con la finalidad de evaluar la captura de carbono (Sanquetta *et al.*, 2014), así como para seleccionar lugares óptimos para el establecimiento de plantaciones forestales. También, se han desarrollado expresiones que simulan la competencia entre individuos de *Araucaria angustifolia*; en las cuales, las dimensiones de la copa pueden ser la pauta para la aplicación de aclareos (Costa *et al.*, 2016).

En otros enfoques, se consideran como referencia las dimensiones de la copa para la selección de material genético con fines de restauración de ecosistemas, o para el establecimiento de plantaciones, de acuerdo con su crecimiento y adaptabilidad, de procedencias de *Pinus greggii* Engelm. ex Parl. (Rodríguez *et al.*, 2008), o para evaluar rodales fragmentados de *Araucaria angustifolia*, en donde se propone un manejo técnico diferenciado con base en las características morfométricas específicas del arbolado (Hess *et al.*, 2016).

Las proyecciones de Índice de Área Foliar y de cobertura arbórea sirven para estimar las existencias maderables por hectárea y para clasificar por nivel de productividad los rodales manejados. Aguirre-Salado *et al.* (2011) lo trabajaron con *Pinus patula* Schltdl. & Cham.; McIntosh *et al.* (2012) con *Acer macrophyllum* Pursh, *Alnus rubra* Bong., *Fraxinus latifolia* Benth., *Pinus contorta* Douglas ex Loudon, *P. ponderosa* Lawson & C. Lawson., *P. monticola* Douglas ex D. Don, *Populus* spp., *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco, *Quercus* spp., *Sequoia sempervirens* (D. Don) Endl. y *Tsuga heterophylla* (Raf.) Sarg. con la finalidad de evaluar los tratamientos silviculturales aplicados, y adecuar los programas de manejo forestal acordes a la respuesta particular de cada rodal.

Con otro enfoque, se han desarrollado y ajustado modelos de perfil de copa (Poudel *et al.*, 2021) susceptibles de utilizarse como índices de competencia dependientes del tamaño de la copa, o bien considerarse como referencia en la aplicación de

aclareos con la finalidad de optimizar la ocupación del rodal e incrementar el crecimiento de cada individuo. Esto lo proponen Crecente-Campo *et al.* (2007) para *Pinus radiata* D. Don y Soto-Cervantes *et al.* (2016) para *Pinus cooperi* C. E. Blanco. En México y Latinoamérica, el desarrollo de este tipo de herramientas aún es parcial. Además, los profesionales encargados del manejo y aprovechamiento de los recursos forestales tienen un área de oportunidad para lograr una plena comprensión de la dinámica de la copa para su aplicación práctica en el manejo técnico de rodales.

Para entender el aspecto dinámico e integral del crecimiento vegetal y las formas de sus estructuras en bosques de clima templado, es indispensable conocer: i) los tipos de crecimiento fustal por especie (indefinido, definido, monopódico o simpódico); ii) el tipo de ramificación de la copa, cuando son bosques mezclados o de especies latifoliadas (silépticas o catalépticas); y iii) la dirección del crecimiento en conjunto del fuste y ramas como la respuesta de cada estructura vegetal a condiciones no favorables y hábitos de desarrollo (ortótropos o plagiotropos), y tipos de filotaxia de cada especie (alterna, opuesta, verticilada o fasciculada) (Perreta y Vegetti, 2005).

El control de la intensidad de luz en los rodales por la manipulación de las copas mediante podas o aclareos, debe ejecutarse en etapas tempranas de formación y agregación de tejido basal del fuste (Corvalán, 2017). Por ejemplo, para coníferas intolerantes como *Pinus*, aplicar esos tratamientos silvícolas en las etapas de monte bravo, vardascal o latizal tendrá un efecto positivo en la calidad de la madera y en el área basal del rodal; en consecuencia, se reflejará en un mayor ingreso económico al momento de realizar la cosecha maderable (Larson *et al.*, 2001).

Schoelzke (2003) demostró cómo en plantaciones de *Pinus elliottii* Engelm. de cinco años, en las que se aplicaron aclareos y podas tuvieron 30 % más de incremento en el diámetro normal, con respecto a plantaciones no aclaradas ni podadas. Además,

indicó que el árbol no se debe podar en más de 30 % de la altura total, ya que el incremento disminuye.

Ferrere *et al.* (2015) registraron para plantaciones de *Pinus radiata* de 13 años de edad, a las cuales se les practicó un aclareo con intensidad de corta de 50 % y sin poda, que el volumen es mayor (74.4 m<sup>3</sup>) que al aplicar la misma intensidad de corta, pero con podas (64.6 m<sup>3</sup>); sin embargo, para el primer caso, solo 46 % de este volumen corresponde a los árboles dominantes. López y Caballero (2018) mostraron que la programación de una corta de aclareo en plantaciones de *Pinus patula* basada en la productividad primaria neta (PPN) fue fundamental para la apertura de espacios de crecimiento, a fin de obtener un rendimiento en volumen de 120.14 m<sup>3</sup> ha<sup>-1</sup>, y con ello se propició un incremento en volumen de 38.9 m<sup>3</sup> ha<sup>-1</sup>año<sup>-1</sup>. No obstante, la respuesta a estos factores varía en función del gradiente altitudinal, ontogenia de la especie y características topográficas y edáficas del sitio (Puntieri *et al.*, 2013), o de la adecuada aplicación de los tratamientos.

La eliminación natural de ramas reduce las dimensiones del dosel, en general forma fustes limpios (lo que es una característica variable en cada especie), favorece la entrada de luz para plantas de estratos inferiores y permite reducir costos en la aplicación de labores culturales (Mäkelä y Valentine, 2006). Dicho mecanismo se debe a que las ramas son estructuras de soporte y conductividad hidráulica entre raíz, fuste y follaje activo; pero cuando este último reduce la tasa fotosintética, el árbol tiende a deshacerse de hojas y ramas en conjunto, lo que tiene incidencia sobre el rendimiento maderable, el cual es limitado por el tamaño, ángulo de inserción y edad ontogénica de ramas y follaje de acuerdo con su posición vertical dentro de la copa (Garber y Maguire, 2005; Lowell *et al.*, 2014; Corvalán, 2017).

En especies intolerantes a la sombra, como la mayoría de los pinos (Gil y Aránzazu, 1993; Smith *et al.*, 1997; Rubio-Camacho *et al.*, 2017), en las etapas de brinzal a latizal el dosel es más angosto que en la fase de desarrollo fustal, y la orientación de las ramas de primer orden, con respecto al fuste, es ascendente en ángulos

menores de 45°; ello ocasiona un rápido crecimiento en altura para posteriormente expandir la copa y disipar el exceso calórico que se absorbe por la exposición directa a la radiación solar (Roeh y Maguire, 1997; Castaño *et al.*, 2013; Nelson *et al.*, 2014; Vogel, 2018). En estratos medios, la copa tiene ramas con ángulos superiores a 45° para mejorar la captación de luz y propiciar que los procesos fotosintéticos del follaje sean más eficientes (Poorter *et al.*, 2006; Interián-Ku *et al.*, 2009).

Con base en lo expuesto, en virtud de que la dinámica y arquitectura de la copa son un reflejo de la constitución genética y de los procesos fisiológicos en las especies a lo largo del tiempo, e indirectamente de los factores ambientales, edáficos, topográficos y de competencia de cada condición de crecimiento, las características de la copa como diámetro, longitud, forma, densidad foliar, ángulo de inserción de las ramas o la edad ontogénica de cada nivel en el follaje se deberían tomar en consideración para la elección de las especies, la planeación, el establecimiento y manejo silvícola de los bosques, plantaciones, sistemas agroforestales o silvopastoriles, así como para propiciar una mayor eficiencia de las actividades silvícolas.

Además, es deseable no perder de vista que la actualización constante de estos conocimientos y su aplicabilidad dentro del manejo técnico forestal son indispensables, ya que los paradigmas se siguen rediseñando con los descubrimientos sobre la dinámica del dosel y las interacciones intra e interespecíficas en los ecosistemas (Givnish, 2020).

## **Conclusiones**

La dinámica y arquitectura de la copa con respecto a la edad en los bosques templados son fenómenos complejos que varían en función de la especie, clima de cada región, condiciones de suelo, humedad y características del sitio en donde se desarrollan las masas forestales. No obstante, su comprensión es vital para el manejo silvícola debido a que determinan las tasas fotosintéticas, velocidad de asimilación de CO<sub>2</sub>, dinámica de crecimiento y, en general, la productividad en las especies o ecosistemas forestales.

Es fundamental comprender el papel de los procesos fisiológicos en la arquitectura y dinámica de la copa para planear y aplicar correctamente las actividades de manejo técnico acordes a las necesidades particulares de cada especie, etapa de desarrollo o condición de crecimiento, tanto de bosques naturales como de plantaciones forestales. Esto representa un componente esencial de la base biológica para evaluar y cuantificar el incremento del crecimiento y productividad de los rodales.

Aun cuando existe información particular para comprender las interacciones del dosel con la atmósfera y suelo, se tiene la necesidad de cuantificar mediante relaciones alométricas, generación de ecuaciones o descripciones de procesos la interacción suelo-planta-atmósfera. Con base en los resultados que se generen proponer pautas, intervalos o intensidades para aplicar prácticas silviculturales específicas como podas, aclareos o cortas de aprovechamiento por taxón de interés comercial. Lo anterior contribuirá a mejorar la eficiencia de los procesos fisiológicos de las especies manejadas en los bosques templados, así como a que se reduzca la susceptibilidad a plagas y enfermedades, todo ello para incrementar la productividad forestal y generar un mayor rendimiento financiero con la reducción de tiempos de rotación en los aprovechamientos forestales de rodales naturales, plantaciones y de sistemas agroforestales o silvopastoriles.

## **Agradecimientos**

Al Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP) por otorgar el apoyo a capacitación y formación de personal investigador y al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (Conacyt) por la beca 733112 otorgada al primer autor.

### **Conflicto de intereses**

Los autores manifiestan que no existen conflictos de interés.

### **Contribución por autor**

Jonathan Hernández Ramos: revisión de literatura, estructura del documento y redacción; Valentín José Reyes Hernández: revisión y complemento del documento; Leonardo Beltrán Rodríguez: revisión y complemento del documento.

### **Referencias**

Aguirre-Salado, C. A., J. R. Valdez-Lazalde, G. Ángeles-Pérez, H. M. de los Santos-Posadas y A. I. Aguirre-Salado. 2011. Mapeo del índice de área foliar y cobertura arbórea mediante fotografía hemisférica y datos SPOT 5 HRG: regresión y k-nn. *Agrociencia* 45(1):105-119. <https://agrociencia-colpos.org/index.php/agrociencia/article/view/863>. (15 de enero de 2022).

Allen, C. D. 2009. Muerte regresiva del bosque inducida por el clima: ¿un fenómeno mundial en aumento? *Unasylva: Revista Internacional de Silvicultura e Industrias Forestales* 60(231-232):43-49. <https://www.fao.org/3/i0670s/i0670s10.pdf>. (20 de noviembre de 2021).

Alvarado-Rosales, D., L. L. Saavedra-Romero, Y. Franco-Islas, J. Villa-Castillo y D. A. Quiroz-Reygadas. 2021. Condición de copa de bosques y selvas de México: Análisis 2014. *Madera y Bosques* 27(1):e2712114. Doi: 10.21829/myb.2021.2712114.

Anhuf, D. and R. Rollenbeck. 2001. Canopy structure of the Rio Surumoni rain forest (Venezuela) and its influence on microclimate. *Ecotropica* 7(1-2):21-32. [https://www.soctropecol.eu/publications/pdf/7-1-2/Anhuf%20D,%20Rollenbeck%20R%202001,%20Ecotropica%207\\_21-32.pdf](https://www.soctropecol.eu/publications/pdf/7-1-2/Anhuf%20D,%20Rollenbeck%20R%202001,%20Ecotropica%207_21-32.pdf). (5 de marzo de 2022).

Barthélémy, D. and Y. Caraglio. 2007. Plant architecture: A dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. *Annals of Botany* 99(3):375-407. Doi: 10.1093/aob/mcl260.

Basantés M., E. R. 2016. *Silvicultura y fisiología vegetal aplicada*. Universidad de las Fuerzas Armadas ESPE. Sangolquí, P, Ecuador. 439 p.

Castañeda-Mendoza, A., J. J. Vargas-Hernández and A. Gómez-Guerrero. 2012. Components of net aerial primary production in a *Bambusa aldamii* plantation. *Agrociencia* 46(1):63-74. <https://www.scielo.org.mx/pdf/agro/v46n1/v46n1a6.pdf>. (19 de enero de 2022).

Castaño M., A. M., H. A. Chica R., D. Obando B. y N. M. Riaño H. 2013. Arquitectura del dosel e interceptación de la radiación solar por tres especies forestales nativas en Colombia. *Cenicafé* 64(1):19-30. [https://biblioteca.cenicafe.org/bitstream/10778/523/1/arc064\(01\)19-30.pdf](https://biblioteca.cenicafe.org/bitstream/10778/523/1/arc064(01)19-30.pdf). (19 de enero de 2022).

Castelli i Puig, C. 2002. Efectos de la sequía en encinares del Parque Natural de Sant Llorenç del Munt i l'Obac (Barcelona). Monografies 35:75-81. <https://parcs.diba.cat/documents/215256/f6b6c839-31d0-4ce7-a46f-aba51ba89b91>. (19 de enero de 2022).

Clark, D. A., S. Brown, D. W. Kicklighter, J. Q. Chambers, J. R. Thomlinson and J. Ni. 2001. Measuring net primary production in forests: Concepts and field methods. *Ecological Applications* 11(2):356-370. Doi: 10.1890/1051-0761(2001)011[0356:MNPPIF]2.0.CO;2.

Condé, T. M., M. L. Martins de L., E. M. de Lima N. e H. Tonini. 2013. Morfometria de quatro espécies florestais em sistemas agroflorestais no município de Porto Velho, Rondônia. *Revista Agro@mbiente On-line* 7(1):18-27. Doi: 10.18227/1982-8470ragro.v7i1.932.

Corvalán V., P. 2017. Caracterización del diámetro, ángulo de inserción y longevidad de ramas vivas axiales de *Nothofagus obliqua*. *Revista Cubana de Ciencias Forestales* 5(2):127-139. [https://www.researchgate.net/publication/319490835\\_Caracterizacion\\_del\\_diametro\\_angulo\\_de\\_insercion\\_y\\_longevidad\\_de\\_ramas\\_vivas\\_axiales\\_de\\_Nothofagus\\_obliqua](https://www.researchgate.net/publication/319490835_Caracterizacion_del_diametro_angulo_de_insercion_y_longevidad_de_ramas_vivas_axiales_de_Nothofagus_obliqua). (19 de enero de 2022).

Costa, E. A., C. A. Guimarães F. and F. D. Fleig. 2016. Influência da posição social nas relações morfométricas de *Araucaria angustifolia*. *Ciência Florestal* 26(1):225-234. Doi: 10.5902/1980509821116.

Crecente-Campo, F., F. Amigo-López, J. G. Álvarez-González y U. Diéguez-Aranda. 2007. Elaboración de un modelo de perfil de copa para *Pinus radiata* D. Don en Galicia. *Cuadernos de la Sociedad Española de Ciencias Forestales* (23):159-165. Doi: 10.31167/csef.v0i23.9619.

da Cunha, T. A. y C. A. G. Finger. 2013. Competição assimétrica e o incremento diamétrico de árvores individuais de *Cedrela odorata* L. na Amazônia Ocidental. *Acta Amazonica* 43(1):9-18. Doi: 10.1590/S0044-59672013000100002.

Di Stefano, J. F. y L. A. Fournier. 2005. Caída de hojarasca y tasas de descomposición de las hojas de *Vochysia guatemalensis* en una plantación de 10 años, Tabarcia de Mora, Costa Rica. *Agronomía Costarricense* 29(1):9-16. [https://www.mag.go.cr/rev\\_agr/v29n01\\_009.pdf](https://www.mag.go.cr/rev_agr/v29n01_009.pdf). (19 de enero de 2022).

Domínguez D., M., F. Bravo y M. del Río. 2006. Modelos del tamaño de copa de *Pinus sylvestris* L. en bosques del centro de España. *Interciencia* 31(3):168-175. [https://www.researchgate.net/publication/46416866\\_Modelos\\_del\\_tamano\\_de\\_copa\\_de\\_pinus\\_sylvestris\\_l\\_en\\_bosques\\_del\\_centro\\_de\\_Espana](https://www.researchgate.net/publication/46416866_Modelos_del_tamano_de_copa_de_pinus_sylvestris_l_en_bosques_del_centro_de_Espana). (19 de enero de 2022).

Fauset, S., M. U. Gloor, M. P. M. Aidar, H. C. Freitas, ... and C. A. Joly. 2017. Tropical forest light regimes in a human-modified landscape. *Ecosphere* 8(11):e02002. Doi: 10.1002/ecs2.2002.

Ferrere, P., A. M. Lupi y T. Boca. 2015. Crecimiento del *Pinus radiata* sometido a diferentes tratamientos de raleo y poda en el sudeste de la provincia de Buenos Aires, Argentina. *Bosque* 36(3):423-434. Doi: 10.4067/S0717-92002015000300009.

Garber, S. M. and D. A. Maguire. 2005. Vertical trends in maximum branch diameter in two mixed-species spacing trials in the central Oregon Cascades. *Canadian Journal of Forest Research* 35(2):295-307. Doi: 10.1139/x04-164.

Garrido V., J., J. Hernández B. y M. J. Montero P. 2017. Estudio de la cobertura del dosel del castaño. *Revista Científica Monfragüe, Desarrollo Resiliente* 9(1):113-130. [https://www.eweb.unex.es/eweb/monfragueresiliente/numero17/Art9\\_F.pdf](https://www.eweb.unex.es/eweb/monfragueresiliente/numero17/Art9_F.pdf) (19 de enero de 2022).

Gil, L. y M. Aránzazu P. 1993. Los pinos como especies básicas de la restauración forestal en el medio mediterráneo. *Ecología* 7:113-125.

- [https://www.miteco.gob.es/es/parques-nacionales-oapn/publicaciones/ecologia\\_07\\_09\\_tcm30-100786.pdf](https://www.miteco.gob.es/es/parques-nacionales-oapn/publicaciones/ecologia_07_09_tcm30-100786.pdf). (07 de junio de 2022).
- Givnish, T. J. 2020. The adaptive geometry of trees. *The American Naturalist* 195(6):935-947. Doi: 10.1086/708498.
- Gómez C., C. 2010. Instalación de parcelas permanentes de muestreo, ppm, en los bosques tropicales del Darién en Panamá [Comarca Embera-Wounaan]. Organización Internacional de las Maderas Tropicales ITTO, Fondo Mundial para la Naturaleza WWF, Comarca Embera-Wounaan y Autoridad Nacional del Ambiente. Comarca Embera-Wounaan, EM, Panamá. 10 p.  
[https://www.itto.int/files/itto\\_project\\_db\\_input/2890/Technical/GU%C3%8DA%20PARA%20LA%20INSTALACI%C3%93N%20DE%20LAS%20PPM.pdf](https://www.itto.int/files/itto_project_db_input/2890/Technical/GU%C3%8DA%20PARA%20LA%20INSTALACI%C3%93N%20DE%20LAS%20PPM.pdf). (19 de enero de 2022).
- González, J. A., S. E. Buedo y F. E. Prado. 2017. Caracterización fotosintética en plantas jóvenes y adultas de *Alnus acuminata* ("aliso del cerro") en las Yungas (Tucumán, Argentina). *Lilloa* 54(1):41-57.  
<http://www.lillo.org.ar/journals/index.php/lilloa/article/view/80>. (19 de enero de 2022).
- Granados-Sánchez, D. y G. F. López-Ríos. 2001. Declinación forestal. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* 7(1):5-13.  
<https://www.redalyc.org/pdf/629/62970102.pdf>. (19 de enero de 2022).
- Gutiérrez S., J. L. y F. Sánchez G. 2017. *Matemática del crecimiento orgánico: De la alometría al crecimiento estacional*. Las prensas de Ciencias. Coyoacán, Cd. Mx., México. 321 p.
- Hernández-Clemente, R., R. M. Navarro-Cerrillo, L. Suárez, F. Morales and P. J. Zarco-Tejeda. 2011. Assessing structural effects on PRI for stress detection in conifer forests. *Remote Sensing of Environment* 115(9):2360-2375. Doi: 10.1016/j.rse.2011.04.036.

Hernández-Ramos, A., J. R. Valdez-Lazalde, G. Ángeles-Pérez, H. M. de los Santos-Posadas, ... y O. Carrero. 2017. Productividad primaria neta aérea en plantaciones comerciales de *Eucalyptus urophylla* S. T. Blake en Huimanguillo, Tabasco, México. *Agrociencia* 51(3):343-358. <https://www.scielo.org.mx/pdf/agro/v51n3/1405-3195-agro-51-03-00343.pdf>. (3 de marzo de 2022).

Hess, A. F., T. Loiola, S. Arruda de Souza y B. Nascimento. 2016. Morfometría de la copa de *Araucaria angustifolia* en sitios naturales en el sur de Brasil. *Bosque* 37(3):603-611. Doi: 10.4067/S0717-92002016000300017.

Interián-Ku, V. M., J. I. Valdez-Hernández, E. García-Moya, A. Romero-Manzanares, M. A. Borja-de la Rosa y H. Vaquera-Huerta. 2009. Arquitectura y morfometría de dos especies arbóreas en una selva baja caducifolia del sur de Yucatán, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 85: 17-29. Doi: 10.17129/botsoci.2300.

Lang, A. C., W. Härdtle, H. Bruelheide, C. Geißler, ... and G. von Oheimb. 2010. Tree morphology responds to neighbourhood competition and slope in species-rich forests of subtropical China. *Forest Ecology and Management* 260(10):1708-1715. Doi: 10.1016/j.foreco.2010.08.015.

Larson, P. R., D. E. Kretschmann, A. Clark III and J. G. Isebrands. 2001. Formation and properties of juvenile wood in southern pines: A synopsis. United States Department of Agriculture, Forest Service, Forest Products Laboratory. Madison, WI, USA. 42 p.

Leautaud V., P. y J. López-García. 2017. Detección de árboles dañados por plaga en bosques de *Abies religiosa* en la Reserva de la Biosfera Mariposa Monarca, mediante fotografías aéreas infrarroja. *Investigaciones Geográficas* 92:1-12. Doi: 10.14350/rig.50249.

Leite, L. P., A. Zubizarreta-Gerendiain and A. P. Robinson. 2012. Modeling mensurational relationships of plantation-growth loblolly pine (*Pinus taeda* L.) in Uruguay. *Forest Ecology and Management* 289:455-462. Doi: 10.1016/j.foreco.2012.10.016.

Li, S., S. Lyu, Y. Zhang, Y. Liu, Y. Gao and Y. Ao. 2014. The change of global terrestrial ecosystem net primary productivity (NPP) and its response to climate change in CMIP5. *Theoretical and Applied Climatology* 121(1-2):319-335. Doi: 10.1007/s00704-014-1242-8.

López L., M. Á. y M. Caballero D. 2018. Análisis financiero de una plantación de *Pinus patula* Schiede ex Schltdl. et Cham. de pequeña escala. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales* 9(46):186-206. Doi: 10.29298/rmcf.v9i46.116.

Lowell, E. C., D. A. Maguire, D. G. Briggs, E. C. Turnblom, K. J. S. Jayawickrama and J. Bryce. 2014. Effects of silviculture and genetics on branch/knot attributes of Coastal Pacific Northwest Douglas-Fir and Implications for wood quality—A synthesis. *Forests* 5(7):1717-1736. Doi: 10.3390/f5071717.

Madrigal O., J., C. Hernando L. y M. Guijarro G. 2009. El uso de los sistemas de información geográfica en los modelos de regeneración post-incendio. *Cuadernos de la Sociedad Española de Ciencias Forestales* (29):49-57. Doi: 10.31167/csef.v0i29.9816.

Mäkelä, A. and H. T. Valentine. 2006. Crown ratio influence allometric scaling in trees. *Ecology* 87(12):2967-2972. Doi: 10.1890/0012-9658(2006)87[2967:CRISI]2.0.CO;2.

Manzo-Delgado, L. y J. A. Meave. 2003. La vegetación vista desde el espacio: la fenología foliar a través de la percepción remota. *Ciencia* 54(3):18-28. [https://www.revistaciencia.amc.edu.mx/images/revista/54\\_3/vegetacion\\_vista\\_espacio.pdf](https://www.revistaciencia.amc.edu.mx/images/revista/54_3/vegetacion_vista_espacio.pdf). (7 de enero de 2022).

Marmolejo M., J. G., C. M. Cantú A. y M. A. Gutiérrez S. 2013. Degradación de la hojarasca en sitios con vegetación primaria y secundaria del matorral espinoso Tamaulipeco. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales* 4(17):174-181. Doi: 10.29298/rmcf.v4i17.430.

- McIntosh, A. C. S., A. N. Gray and S. L. Garman. 2012. Estimating canopy cover from standard forest inventory measurements in Western Oregon. *Forest Science* 58(2):154-167. Doi: 10.5849/forsci.09-127.
- Nakamura, A., R. L. Kitching, M. Cao, T. J. Creedy, ... and L. A. Ashton. 2017. Forests and their canopies: Achievements and horizons in canopy science. *Trends in Ecology and Evolution* 32(6): 438-451. Doi: 10.1016/j.tree.2017.02.020.
- Navarro C., R. M., R. Maldonado-Rodríguez y D. Ariza M. 2004. Fluorescencia de la clorofila en cinco procedencias de *Pinus halepensis* Mill y su respuesta a estrés hídrico. *Cuadernos de la Sociedad Española de Ciencias Forestales* (17):69-74. Doi: 10.31167/csef.v0i17.9401.
- Nelson, A. S., A. R. Weiskittel and R. G. Wagner. 2014. Development of branch, crown, and vertical distribution leaf area models for contrasting hardwood species in Maine, USA. *Trees* 28(1):17-30. Doi: 10.1007/s00468-013-0926-5.
- Niklas, K. J. 1994. *Plant allometry: The scaling of form and process*. University Chicago Press. Chicago, IL, USA. 395 p.
- Nunes, M. H., S. Both, B. Bongalov, C. Brelsford, ... and M. E. J. Cutler. 2019. Changes in leaf functional traits of rainforest canopy trees associated with an El Niño event in Borneo. *Environmental Research Letters* 14(8):1-13. Doi: 10.1088/1748-9326/ab2eae.
- Otaya B., L. A., R. J. Sánchez Z., L. Morales S. y V. Botero F. 2006. Los sistemas de información geográfica (SIG), una gran herramienta para la silvicultura urbana. *Revista Facultad Nacional de Agronomía Medellín* 59(1):3201-3216. <http://www.scielo.org.co/pdf/rfnam/v59n1/a08v59n1.pdf>. (3 de marzo de 2022).
- Parker, G. G. 1995. Structure and microclimate of forest canopies. In: Lowman, M. D. and N. M. Nadkarni (eds.). *Forest Canopies*. Academic Press. San Diego, CA, USA. pp. 73-106.

Pearcy, R. W., H. Muraoka and F. Valladares. 2005. Crown architecture in sun and shade environments: Assessing function and trade-offs with a three-dimensional simulation model. *New Phytologist* 166(3):791-800. Doi: 10.1111/j.1469-8137.2005.01328.x.

Penman, J., M. Gytarsky, T. Hiraishi, T. Krug, ... and F. Wagner. 2003. Good practice guidance for land use, land-use change and forestry. Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC). Hayama, JP, Japan. 590 p.

Perreta, M. G. y A. C. Vegetti. 2005. Patrones estructurales en las plantas vasculares: una revisión. *Gayana Botánica* 62(1):9-19. Doi: 10.4067/S0717-66432005000100003.

Poorter, L., L. Bongers and F. Bongers. 2006. Architecture of 54 moist-forest tree species: traits, trade-offs, and functional groups. *Ecology* 87(5):1289-1301. Doi: 10.1890/0012-9658(2006)87[1289:AOMTST]2.0.CO;2.

Poudel, K. P., S. C. Avery and J. J. Granger. 2021. Live crown ratio models for Loblolly Pine (*Pinus taeda*) with beta regression. *Forests* 12(10):1409-1419. Doi: 10.3390/f12101409.

Puntieri, J., C. Torres y S. Ghirardi. 2013. Crecimiento y ramificación de *Nothofagus alpina* y *Nothofagus obliqua* (Nothofagaceae) bajo diferentes condiciones lumínicas. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 48(2):277-293. Doi: 10.31055/1851.2372.v48.n2.6262.

Rodríguez L., R., S. Valencia M., J. Meza R., M. A. Capó A. y A. Reynoso P. 2008. Crecimiento y características de la copa de procedencias de *Pinus greggii* Engelm. en Galeana, Nuevo León. *Revista Fitotecnia Mexicana* 31(1):19-26. [https://www.uaeh.edu.mx/investigacion/icap/LI\\_IntGenAmb/Rodri\\_Laguna/4.pdf](https://www.uaeh.edu.mx/investigacion/icap/LI_IntGenAmb/Rodri_Laguna/4.pdf) (5 de noviembre de 2021).

Rodríguez-Catón, M. y R. Villalba. 2018. Indicadores del decaimiento en bosques de *Nothofagus pumilio* en el norte de la Patagonia, Argentina. *Madera y Bosques* 24(2):e2421588. Doi: 10.21829/myb.2018.2421588.

Roeh, R. L. and D. A. Maguire. 1997. Crown profile models based on branch attributes in coastal Douglas-fir. *Forest Ecology and Management* 96(1-2):77-100. Doi: 10.1016/S0378-1127(97)00033-9.

Ross, J. 1981. The radiation regime and architecture of plant stands. *Tasks for vegetation sciences* 3. Junk publishers. La Haya, DH, Netherlands. 391 p.

Rubio-Camacho, E. A., M. A. González-Tagle, W. Himmelsbach, D. Y. Ávila-Flores, E. Alanís-Rodríguez and J. Jiménez-Pérez. 2017. Patrones de distribución espacial del arbolado en un bosque mixto de pino-encino del noreste de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 88(1):113-121. Doi: 10.1016/j.rmb.2017.01.015.

Ruiz-Díaz, C., G. Rodríguez-Ortíz, J. C. Leyva-Lopez y J. R. Enríquez-del Valle. 2014. Metodologías para estimar biomasa y carbono en especies forestales de México. *Naturaleza y Desarrollo* 12(1):28-45. <https://web.ciidiroaxaca.ipn.mx/revista/?q=node/38>. (12 de octubre de 2021).

Salas R., J. y A. Infante C. 2006. Producción primaria neta aérea en algunos ecosistemas y estimación de biomasa en plantaciones forestales. *Revista Forestal Latinoamericana* (40):47-70. <https://go.gale.com/ps/i.do?id=GALE%7CA178754609&sid=googleScholar&v=2.1&it=r&linkaccess=abs&issn=07982437&p=IFME&sw=w&userGroupName=anon%7Ec6e7db8d>. (3 de octubre de 2021).

Saldaña, A. y C. H. Lusk. 2003. Influencia de las especies del dosel en la disponibilidad de recursos y regeneración avanzada en un bosque templado lluvioso del sur de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 76(4):639-650. Doi: 10.4067/S0716-078X2003000400008.

Sanquetta, C. R., A. Behling, A. P. D. Corte, A. C. Fernandes, S. M. Beckert e A. A. Simon. 2014. Equações para estimativa do diâmetro de copa para Acácia-negra. *Floresta e Ambiente* 21(2):192-205. Doi: 10.4322/floram.2014.018.

Schoelzke, D. 2003. La poda en una plantación de *Pinus elliottii*. *Quebracho* 10:26-38. <https://fcf.unse.edu.ar/archivos/quebracho/q10-03-schoelske.pdf>. (12 de octubre de 2021).

Schomaker, M. E., S. J. Zarnoch, W. A. Bechtold, D. J. Latelle, W. G. Burkman and S. M. Cox. 2007. *Crown-Condition Classification: A Guide to Data Collection and Analysis*. United States Department of Agriculture, Forest Service. Asheville, NC, USA. 92 p.

Smith, D. M., B. C. Larson, M. J. Kelty and P. M. S. Ashton. 1997. *The practice of silviculture: applied forest ecology*. John Wiley and Sons, Inc. New York, NY, USA. 537 p.

Soto-Cervantes, J. A., C. A. López-Sánchez, J. J. Corral-Rivas, C. Wehenkel, J. G. Álvarez-González and F. Crecente-Campo. 2016. Development of crown profile model for *Pinus cooperi* Blanco in the UMAFOR 1008, Durango, Mexico. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* 22(2):179-192. Doi: 10.5154/r.rchscfa.2015.09.040.

Sprinz, P. T. and H. E. Burkhart. 1987. Relationships between tree crown, stem, and stand characteristics in unthinned loblolly pine plantations. *Canadian Journal of Forest Research* 17(6):534-538. Doi: 10.1139/x87-089.

Thomas, S. C. and W. E. Winner. 2002. Photosynthetic differences between saplings and adult trees: an integration of field results by meta-analysis. *Tree Physiology* 22(2-3):117-127. Doi: 10.1093/treephys/22.2-3.117.

Turner, M. G., E. A. H. Smithwick, D. B. Tinker and W. H. Romme. 2009. Variation in foliar nitrogen and aboveground net primary production in young postfire

lodgepole pine. *Canadian Journal of Forest Research* 39(5):1024-1035. Doi: 10.1139/X09-029.

Valladares, F. 2004. *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. Ministerio para la Transición Ecológica y el Reto Demográfico, Ministerio de Medio Ambiente y Organismo Autónomo Parques Nacionales. Madrid, Md, España. 248 p.

Vargas-Silva, G. 2019. *Biomecánica de los árboles: crecimiento, anatomía y morfología*. *Madera y Bosques* 25(3):e2531712. Doi: 10.21829/myb.2019.2531712.

Vidal, A., J. Y. Benítez, J. Rodríguez, R. Carlos y H. Gra. 2004. Estimación de la biomasa de copa para árboles en pie de *Pinus caribaea* var. *caribaea* en la E.F.I. La Palma de la provincia de Pinar del Río, Cuba. *Quebracho-Revista de Ciencias Forestales* 11:60-66. <https://fcf.unse.edu.ar/archivos/quebracho/06-vidal-benitez-q11.pdf>. (5 de febrero de 2022).

Vogel, S. 2018. *La vida secreta de una hoja*. Fondo de Cultura Económica e Instituto Politécnico Nacional. Tlalpan, Cd. Mx., México. 325 p.

Zaragoza H., A. Y., V. M. Cetina A., M. A. López L., A. Chacalo H., M. L. de la Isla de B. y H. González R. 2014. Indicador condición de copa y su aplicación en tres parques del Distrito Federal. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales* 5(25):34-51. Doi: 10.29298/rmcf.v5i25.302.



Todos los textos publicados por la **Revista Mexicana de Ciencias Forestales** –sin excepción– se distribuyen amparados bajo la licencia *Creative Commons 4.0 Atribución-No Comercial (CC BY-NC 4.0 Internacional)*, que permite a terceros utilizar lo publicado siempre que mencionen la autoría del trabajo y a la primera publicación en esta revista.