

# Forest management accelerates aboveground biomass accumulation in a temperate forest of Central Mexico

## El manejo forestal acelera la acumulación de biomasa aérea en un bosque templado del centro de México

Griselda Chávez-Aguilar<sup>1,2</sup>; Marlín Pérez-Suárez<sup>3</sup>; Odilón Gayosso-Barragán<sup>2</sup>; Miguel Á. López-López<sup>1</sup>; Gregorio Ángeles-Pérez<sup>1\*</sup>

<sup>1</sup> Colegio de Postgraduados, Postgrado en Ciencias Forestales. km 36.5 carretera México- Texcoco. C. P. 56264. Montecillo, Texcoco, Estado de México, México.

<sup>2</sup> Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP), Centro Nacional de Investigación Disciplinaria Agricultura Familiar. km 8.5 carretera Ojuelos de Jalisco-Lagos de Moreno. C. P. 47540. Ojuelos de Jalisco, Jalisco, México.

<sup>3</sup> Universidad Autónoma del Estado de México, Instituto de Ciencias Agropecuarias y Rurales, campus El Cerrillo. Carretera Toluca-Ixtlahuaca km 15.5, El Cerrito, Piedras Blancas. C. P. 50200. Toluca, Estado de México, México.

\* Corresponding author: gangeles@colpos.mx; tel.: +52 595 952 0200, ext. 1473.

### Abstract

**Introduction:** Sustainable forest management focuses on securing environmental services while maintaining aboveground biomass (AGB) accumulation.

**Objective:** To evaluate the AGB along of a Chronosequence of temperate forest and to examine the role of forest management for timber production on patterns of AGB fixation, increment and allocation.

**Materials and methods:** A chronosequence of stands dominated by *Pinus patula* Schiede ex Schltdl. & Cham. was selected in a range from 7 to 30 years. AGB was estimated with allometric models and with parameterized models to infer the age at which the managed forest reaches its maximum production. AGB production, aboveground net aerial primary productivity (ANPP), increments in AGB and their allocation to tree structural components were calculated and compared with those of a natural forest (NMF).

**Results and discussion:** AGB and APPN increased with stand age throughout the chronosequence. The 30-year-old stand produced 79 % of the AGB observed in the NMF. These two sites had high AGB production, which corresponded to high ANPP with 87 % similarity. Stems were the tree structural component with the highest AGB allocation (70 %), mainly due to silvicultural practices such as thinning, which is part of the forest management program.

**Conclusions:** *P. patula* forests with forest management accelerated the accumulation of AGB in temperate forest stands along the chronosequence studied, reaching levels similar to those of a NMF in a shorter period.

**Keywords:** *Pinus patula*; ecosystem services; aboveground net primary productivity; biomass allocation; tree structure.

### Resumen

**Introducción:** El manejo forestal sustentable se enfoca en la obtención de servicios ambientales, a la par que se mantiene la acumulación de biomasa aérea (BA).

**Objetivo:** Estimar la BA a lo largo de una cronosecuencia de bosque templado y examinar el papel del manejo forestal para la producción maderable sobre los patrones de fijación, incremento y asignación de BA.

**Materiales y métodos:** Se seleccionó una cronosecuencia de rodales dominados por *Pinus patula* Schiede ex Schltdl. & Cham. en un rango de 7 a 30 años. La BA se estimó con modelos alométricos y parametrizados para inferir la edad a la cual el bosque manejado alcanza su producción máxima. Se calculó la producción de BA, la productividad primaria neta aérea (PPNA), los incrementos en BA y su asignación a los componentes estructurales de los árboles, los cuales se compararon con los de un área natural sin manejo forestal (BSM).

**Resultados y discusión:** La BA y PPNA aumentaron con la edad del rodal a lo largo de la cronosecuencia. El rodal de 30 años presentó 79 % de la BA contenida en el BSM. Estos dos sitios tuvieron una producción alta de BA, la cual correspondió a una PPNA elevada con 87 % de similitud. El fuste fue el componente estructural con mayor asignación de BA (70 %), debido principalmente a las prácticas silviculturales como el aclareo, que forma parte del programa de manejo forestal.

**Conclusion:** Los bosques de *P. patula* con manejo forestal aceleraron la acumulación de BA en rodales de bosques templados a lo largo de la cronosecuencia estudiada, alcanzando niveles similares a los de un BSM en un periodo más corto.

**Palabras clave:** *Pinus patula*; servicios ecosistémicos; productividad primaria neta aérea; asignación de biomasa; estructura del árbol.

## Introduction

Forest biomass accumulation leads to timber production, the main ecosystem provisioning service, supporting the existence of other ecosystem services (support, regulating and cultural services) (Brockerhoff et al., 2017). The main objective of forest management is to increase its aboveground biomass (AGB), particularly towards tree stems. However, sustainable forest management aims not only to guarantee timber production but also to maximize the other ecosystem services, which allow self-regulation and long-term permanence of forests (Duncker et al., 2012). Currently, one of the most important research challenges is to know how to manage forests for timber production while enhancing the other ecosystem services (habitat and biodiversity conservation, natural hazard protection, recreation, water cycle regulation and carbon sequestration) (Häyhä, Franzese, Paletto, & Fath, 2015). Studies are still needed to determine whether a managed forest could provide ecosystem services similar to those of a natural area and at what point after harvesting occurs.

Sustainable forest management stimulates soil cover through silvicultural treatments such as release cutting, weeding, thinning, pruning; until the forest reaches the cutting cycle (Vignote, Martínez, & Villasante, 2011). Meanwhile, nutrient and water supplementation continues because of the maintenance of biogeochemical and water cycles, without external inputs. In addition, intermediate silvicultural practices, applied to the stand favors the accumulation of new AGB (Porter-Bolland et al., 2012; Vignote et al., 2011). Silvicultural practices are focused on directing biomass to the tree stems, and next to the other structural tree's components (branches and foliage). However, this also depends on the stand density and age, species composition and site quality (Schulze, Körner, Law, Haberl, & Luysaert, 2000).

Biomass allocation to the stem is essential in timber production, while tree leaves, and branches are more important to water and nutrients dynamics. Leaves and branches actively participate in ecosystem processes such as photosynthesis, C sequestration, litter decomposition, water and nutrients uptake, and evapotranspiration. Therefore, accumulated biomass result in enhanced C capture (Penman et al., 2003), thus the rate of nutrients and organic matter incorporation to the soil through litter decomposition is more efficient and economical. However, decomposition rates depend on the structural tree components, presenting greater lability (easy decomposition) the green foliage that remains on the ground after harvesting, followed by more lignified branches (Pérez-Suárez, Arredondo-Moreno, & Huber-Sannwald, 2012). In managed forests, nutrient cycling and C sequestration remain active

## Introducción

La acumulación de biomasa forestal conlleva a la producción de madera, el principal servicio de aprovisionamiento que apoya la existencia de otros servicios del ecosistema (soporte, regulación y culturales) (Brockerhoff et al., 2017). El principal objetivo del manejo forestal es aumentar la biomasa aérea (BA), especialmente hacia el fuste de los árboles; sin embargo, el manejo forestal sostenible tiene como objetivo no solo garantizar la producción de madera, sino también maximizar los demás servicios ecosistémicos que permiten la autorregulación y permanencia de los bosques a largo plazo (Duncker et al., 2012). En la actualidad, uno de los retos más importantes de la investigación es saber cómo gestionar los bosques para la producción de madera al tiempo que se mejoran los demás servicios ecosistémicos (conservación del hábitat y la biodiversidad, protección de los riesgos naturales, recreación, regulación del ciclo hidrológico y captura de carbono) (Häyhä, Franzese, Paletto, & Fath, 2015). Aún se necesitan estudios para determinar si un bosque con manejo forestal podría proporcionar servicios ecosistémicos similares a los de un área natural y en qué momento después de la cosecha sucede.

El manejo forestal sostenible estimula la cobertura del suelo a través de la aplicación de tratamientos silvícolas como la corta de liberación, deshierbe, aclareo y poda, hasta que el bosque alcanza el turno (Vignote, Martínez, & Villasante, 2011). Mientras tanto, el suministro de nutrientes y agua continúa, debido al mantenimiento de los ciclos biogeoquímicos y del agua, sin aportes externos; además, las prácticas silvícolas intermedias aplicadas al rodal favorecen la acumulación de nueva BA (Porter-Bolland et al., 2012; Vignote et al., 2011). Estas se centran en dirigir la asignación de la biomasa hacia el fuste y enseguida hacia los otros componentes estructurales del árbol (ramas y follaje); sin embargo, esto también depende de la densidad del rodal y edad del bosque, composición de las especies y calidad de sitio (Schulze, Körner, Law, Haberl, & Luysaert, 2000).

En la producción de madera es esencial la asignación de biomasa al fuste, mientras que las hojas y las ramas de los árboles son más importantes para la dinámica del agua y los nutrientes. Estos componentes participan activamente en procesos del ecosistema como la fotosíntesis, captación de C, descomposición de hojarasca, absorción de agua y nutrientes y evapotranspiración. Por lo tanto, la biomasa acumulada da lugar a una mayor captura de C (Penman et al., 2003), por lo que la tasa de incorporación de nutrientes y materia orgánica al suelo, a través de la descomposición de la hojarasca, es más eficiente y económica. No obstante, las tasas de descomposición dependen de los componentes estructurales del árbol, presentando mayor labilidad (fácil descomposición)

because of the periodic inputs of cut residues to the forest floor (Mayer et al., 2020), hence contributing to the maintenance of soil fertility, and therefore the stand productivity. In this way, knowing and predicting the accumulation of tree biomass is one of the main ways to determine the forest management effect on C sequestration and its role in climate change mitigation (Montero, Ruiz-Peinado, & Muñoz, 2005). Deciding which silvicultural alternative enhances biomass accumulation to a particular structural tree component, based on growth models, is important to forest productivity (Barrero, Álvarez, Nepveu, García, & Guera, 2011).

*Pinus patula* Schiede ex Schltdl. & Cham. is endemic to Mexico and an important timber species in temperate forests. This species forms pure even-aged stands, as well as in mixed forest, where it is the dominant species (Ángeles-Pérez, 2009). *Pinus patula* is a fast-growing species found in highly productive sites where it can reach its maximum productive potential (Velázquez, Ángeles, Llanderal, Román, & Reyes, 2004). This species is used in forest recovery and conservation, with the aim of increasing C sequestration and storage in biomass through forest management programs (Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales [SEMARNAT], 2014). Quantifying AGB in *P. patula* managed stands and compared to natural stands under development allows observing the effect of forest management. This could enhance the benefits obtained from only timber production, by reversing environmental degradation, conserving natural resources, promoting participatory management, governance of natural resources, and promoting human development through sustainable development policies and programs. Based on above, the objective of the present study was to evaluate the AGB along a temperate forest chronosequence and to examine the role of forest management for timber production on patterns of AGB fixation, increment and allocation of stands dominated by *P. patula* in central Mexico.

## Materials and methods

### Study area

The study was conducted in a temperate forest dominated by *P. patula* in the ejido La Mojonera, in the Zacualtipán region of Hidalgo (Figure 1) in central part of Mexico (Sierra Alta Hidalguense) along the Trans-Mexican Volcanic Belt. The site belongs to the Network Intensive Carbon Monitoring Sites (MEX-SMIC network) (Ángeles-Pérez et al., 2012) that is part of the MexFlux network (Vargas et al., 2013). The topography of the site is characterized by a moderate slope with a mean altitude of 2 100 m. The dominant climate is humid temperate (C(fm)) with mean annual temperature of 13.5 °C and mean annual precipitation

del follaje verde que permanece en el suelo después de la cosecha, seguido de las ramas más lignificadas (Pérez-Suárez, Arredondo-Moreno, & Huber-Sannwald, 2012). En los bosques con manejo forestal, el ciclo de nutrientes y la captura de C permanecen activos debido a las aportaciones periódicas de residuos de la corta en el suelo forestal (Mayer et al., 2020), contribuyendo así al mantenimiento de la fertilidad del suelo y, por tanto, a la productividad del rodal. De este modo, el conocimiento y la predicción de la acumulación de BA es una de las principales vías para determinar el efecto del manejo forestal sobre la captura de C y su papel en la mitigación del cambio climático (Montero, Ruiz-Peinado, & Muñoz, 2005). Para la productividad forestal es importante decidir qué alternativa silvícola mejora la acumulación de biomasa en un determinado componente estructural, basándose en modelos de crecimiento (Barrero, Álvarez, Nepveu, García, & Guera, 2011).

*Pinus patula* Schiede ex Schltdl. & Cham., endémica de México, es una importante especie maderable de los bosques templados. Esta especie forma rodales puros y coetáneos, así como se observa en bosques mixtos, donde es la especie dominante (Ángeles-Pérez, 2009). *Pinus patula* es de crecimiento rápido y se encuentra en sitios altamente productivos donde puede alcanzar su máximo potencial (Velázquez, Ángeles, Llanderal, Román, & Reyes, 2004). La especie es utilizada en la recuperación y conservación de bosques con el objetivo de aumentar la captura y almacenamiento de C en la biomasa mediante programas de manejo forestal (Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales [SEMARNAT], 2014). La cuantificación de la BA en rodales manejados de *P. patula* y su comparación con rodales naturales en desarrollo permite observar el efecto del manejo forestal. De esta manera se podrían potenciar los beneficios obtenidos de la sola producción de madera al revertir la degradación ambiental, conservar los recursos naturales, así como promover el manejo participativo, la gobernanza de los recursos naturales y el desarrollo humano a través de políticas y programas de desarrollo sustentable. Con base en lo anterior, el objetivo del presente estudio fue evaluar la BA a lo largo de una cronosecuencia de un bosque templado y, examinar el papel del manejo forestal para la producción de madera en los patrones de fijación, incremento y asignación de BA de rodales dominados por *P. patula* en el centro de México.

## Materiales y métodos

### Área de estudio

El estudio se llevó a cabo en un bosque templado dominado por *P. patula* en el ejido La Mojonera, en la región de Zacualtipán del estado de Hidalgo (Figura 1) en el centro de México (Sierra Alta Hidalguense), a lo largo del Cinturón Volcánico Trans-Mexicano. El sitio



of 2 050 mm (García, 2004). The typical soil is phaeozem haplic, with high organic matter and nutrient content. The main vegetation cover types are oak forest, pine-oak, and mountain cloud forests (Ángeles-Pérez, 2009; Ponce-Vargas, Luna-Vega, Alcántara-Ayala, & Ruiz-Jiménez, 2006).

In this study a natural forest area (NMF: non managed) of mixed pine-oak forest was selected and it was used as reference to compare its productive growth to that of managed stands. The NMF is a more species diverse forest than the stands regenerated after the harvesting process, since in the latter, species of higher economic value, such as *P. patula* are favored. In the tree and shrub strata were identified approximately 15 species. The dominant species were *Quercus laurina* Bonpl., *P. patula*, *Cornus disciflora* Moc. & Sess. ex D.C., *Vaccinium leucanthum* Schtdl., *Ternstroemia sylvatica* Schtdl. & Cham., and *Clethra mexicana* D. C. In less proportion species such as *Rhamnus capraefolia* Schtdl., *Viburnum tiliaefolium* Oerst., *Q. excelsa* Liebm., *Crataegus pubescens* (Kunth) Steud, *Ilex discolor* Hemsl., *Prunus serotina* Ehrh., *Arbutus xalapensis* Kunth., and *Cleyera theaoides* Sw, were also recorded in smaller proportions. In the NMF we recorded 896 trees·ha<sup>-1</sup> (71 % of total density) with diameter at breast height (dbh) range of 5 to 20 cm,

pertenece a la Red de Sitios de Monitoreo Intensivo de Carbono (red MEX-SMIC) (Ángeles-Pérez et al., 2012) que forma parte de la red MexFlux (Vargas et al., 2013). La topografía del sitio se caracteriza por una pendiente moderada con altitud media de 2 100 m. El clima dominante es C(fm), templado húmedo con temperatura media anual de 13.5 °C y precipitación media anual de 2 050 mm (García, 2004). El suelo típico es Feozem háplico con alto contenido de materia orgánica y nutrientes. Los principales tipos de cobertura son bosque de encino, pino-encino y bosques mesófilo de montaña (Ángeles-Pérez, 2009; Ponce-Vargas, Luna-Vega, Alcántara-Ayala, & Ruiz-Jiménez, 2006).

En este estudio se seleccionó un área de bosque natural (BSM: bosque sin manejo) de bosque mixto de pino-encino que se utilizó como referencia, para comparar su crecimiento productivo con el de los rodales manejados. El BSM es un bosque más diverso en especies en comparación con los rodales regenerados después del proceso de aprovechamiento ya que en estas últimas, se favorecen las especies de mayor valor económico como *P. patula*. En los estratos arbóreo y arbustivo se identificaron aproximadamente 15 especies. Las especies dominantes fueron *Quercus laurina* Bonpl., *P. patula*, *Cornus disciflora* Moc. & Sess.

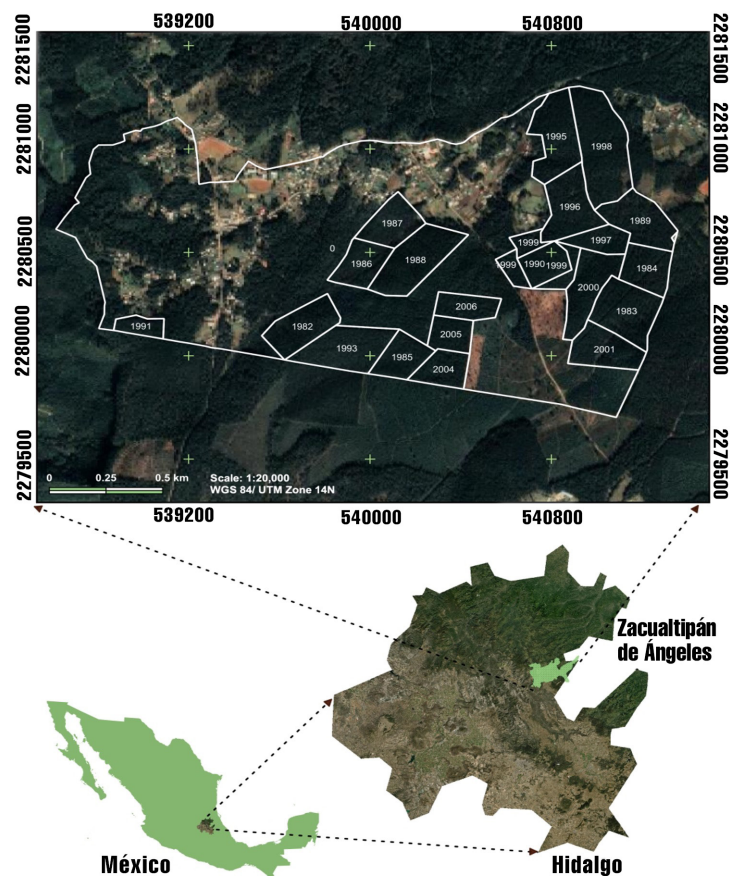


Figure 1. Stands area in the ejido La Mojonera, forest region of Zacualtipán, Hidalgo, central Mexico.

Figura 1. Área de rodales en el ejido La Mojonera, región forestal de Zacualtipán, Hidalgo, en el centro de México.

while 317 trees·ha<sup>-1</sup> had a dbh > 20 cm. The maximum DBH size observed was 61 cm. The average basal area in the NMF was 36 m<sup>2</sup>·ha<sup>-1</sup>, of which 63 % (22 m<sup>2</sup>·ha<sup>-1</sup>) corresponded to *P. patula*.

### Forest management history in Zacualtipán region

Forest management in the study area dates back to 1980 when landowners implemented programs for timber production and habitat conservation (Musálem, 2006). To generate even-aged stands of *P. patula*, the seed-tree method has been used based on natural regeneration (Castelán-Lorenzo & Arteaga-Martínez, 2009; Velázquez et al., 2004). When natural regeneration is insufficient, it is also combined with enrichment planting. All stands have the same forest management history because they receive the same silvicultural treatments such as site preparation, release cutting, weeding, thinning, pruning, improvement cuttings, and salvage cuttings. However, thinning is the most common silvicultural practice applied to produce commercial timber; moreover, it reduces competition among remaining trees, and helps to control tree species composition. These forests are part of a network of Measurement, Reporting and Verification (MRV) sites to evaluate the growth and mortality of stands under forest management supervised by the regional communities. The ejido La Mojonera have been recognized for its collective work in forest care, receiving the National Forestry Merit Award. Therefore, forest management and conservation projects contribute to the conservation and recovery of the country's vegetation cover, being an example of success in community forest management indicators.

### Field sampling

A seven-stand chronosequence corresponding to the harvesting years 1998, 1995, 1990, 1988, 1986, 1984, and 1982 were selected for this study (Figure 1). Each year corresponds to the application of the seed-tree regeneration method. The chronosequence was compared with the NMF of approximately 80-years old. Three permanent sampling units (PSUs) of 0.04 ha (20 × 20 m) were randomly established in stands and the NMF. All live trees with a DBH ≥ 5 cm, at 1.30 m above the ground level were tagged and the total height of all tree individuals was recorded. In the analyses, chronosequence measurements were compared in three subsequent years (2005, 2008 and 2012), while NMF measurements were only recorded in 2005 and 2012.

### Aboveground biomass, its increment and allocation

AGB was estimated with local allometric equations previously parameterized for the dominant tree species (conifer and broadleaved species) in the

ex D.C., *Vaccinium leucanthum* Schldl., *Ternstroemia sylvatica* Schldl. & Cham. y *Clethra mexicana* D. C. En menor proporción también se registraron *Rhamnus capraefolia* Schldl., *Viburnum tiliaefolium* Oerst., *Q. excelsa* Liebm., *Crataegus pubescens* (Kunth) Steud., *Ilex discolor* Hemsl., *Prunus serotina* Ehrh., *Arbutus xalapensis* Kunth. y *Cleyera theaoides* Sw. En el BSM se registraron 896 árboles·ha<sup>-1</sup> (71 % de la densidad total) con un rango de diámetro normal (DAP) de 5 a 20 cm, mientras que 317 árboles·ha<sup>-1</sup> presentaron DAP > 20 cm. El tamaño máximo en DAP observado fue de 61 cm. El área basal promedio en el BSM fue de 36 m<sup>2</sup>·ha<sup>-1</sup>, de los cuales 63 % (22 m<sup>2</sup>·ha<sup>-1</sup>) correspondió a *P. patula*.

### Historia del manejo forestal en la región de Zacualtipán

El manejo del bosque en el área de estudio data de 1980 desde que los propietarios implementaron programas para la producción de madera y conservación del hábitat (Musálem, 2006). Para generar rodales coetáneos de *P. patula* se ha utilizado el método de árboles-padres basado en la regeneración natural (Castelán-Lorenzo & Arteaga-Martínez, 2009; Velázquez et al., 2004); cuando esta es insuficiente, también se combina con plantaciones de enriquecimiento. Todos los rodales tienen el mismo historial de manejo forestal, ya que reciben los mismos tratamientos silvícolas como preparación del terreno, corta de liberación, deshierbe, aclareo, poda, cortas de mejora y de salvamento. No obstante, el aclareo es la práctica silvícola más común para producir madera comercial; además, reduce la competencia entre los árboles y ayuda a controlar la composición de las especies arbóreas. Los bosques forman parte de una red de sitios de Medición, Reporte y Verificación (MRV) para evaluar el crecimiento y la mortalidad de los rodales bajo manejo forestal, supervisado por las comunidades de la región. El ejido La Mojonera ha sido reconocido por su trabajo colectivo en el cuidado de los bosques, recibiendo el Premio Nacional al Mérito Forestal. Por lo tanto, los proyectos de manejo y conservación forestal contribuyen a la conservación y recuperación de la cubierta vegetal del país, siendo un ejemplo de éxito en los indicadores del manejo forestal comunitario.

### Muestreo de campo

Para este estudio se seleccionó una cronosecuencia de siete rodales correspondientes a los años de cosecha 1998, 1995, 1990, 1988, 1986, 1984 y 1982 (Figura 1). Cada año corresponde con la aplicación del método de regeneración de árboles-padres. La cronosecuencia se comparó con el BSM de aproximadamente 80 años. En los rodales y en el BSM se establecieron, aleatoriamente, tres unidades permanentes de muestreo (UPM) de 0.04 ha (20 × 20 m). Todos los árboles con DAP ≥ 5 cm, a 1.30 m sobre el nivel del

study site (Soriano-Luna, Ángeles-Pérez, Martínez-Trinidad, Plascencia-Escalante, & Razo-Zárate, 2015). First, AGB was calculated for individual tree and each tree structural component (stems, bark, branches, and foliage). The biomass from each tree was summed-up to estimate the biomass in the corresponding stand. The aboveground biomass increments (AGBI) were calculated as the difference between the AGB of trees in each stand of the chronosequence compared to measurements from later years (2008 or 2012), with the equation: "ABGI = ( $\sum$ AGBS +  $\sum$ AGBN)"; where, ABGI is the increment in AGB, AGBS is the biomass increment of the surviving trees during the recording period, and AGBN is the ingrowth biomass during the period. Stand density was calculated considering the number of trees with DBH  $\geq$  5 cm per unit area. Mortality (trees·ha<sup>-1</sup>) was calculated as the difference between the density of living trees (trees·ha<sup>-1</sup>) in each stand of the chronosequence concerning the first and second year of measurement. The mortality correction was performed according to Clark et al. (2001).

### Modeling aboveground biomass

The stands AGB production was analyzed with the parameterization of the following growth models: Chapman-Richards (Zhao-gang & Feng-ri, 2003), Holling type III, and Schumacher (Peng, Zhang, & Liu, 2001). AGB was estimated from the data collected in the stands of a chronosequence aged 2 to 30 years old, including all the tree species. The best model was selected according to the goodness of fit parameters, i.e., adjusted coefficient of determination ( $R^2$ ); mean square error (MSE); and sum of squares errors (SSE). Also, the current annual increment (CAI) and mean annual increment (MAI) were calculated in AGB with the model with the best goodness-of-fit parameters.

### Aboveground net primary productivity

The aboveground net primary productivity (ANPP) of each stand was estimated with the equation  $ANPP = \Delta B + M$ ; where  $\Delta B$  is the aboveground annual biomass increment and,  $M$  is the annual litterfall production (Clark et al., 2001). Herbivory was not considered in this calculation.

The percentage ANPP of each stand was calculated and compared to that of the NMF. To estimate annual litterfall production, four circular litter traps were installed in each PSUs (Rocha-Loredo & Ramírez-Marcial, 2009). The traps were equipped with a highly flexible nylon sheet (medium mesh size) with a surface area of 0.5 m<sup>2</sup>. The litterfall was collected each month from October 2005 to September 2008. On each sampling date, the litter was separated as follows: leaves, twigs, and other material, including bark and reproductive structures. Leaves were sorted according to tree species.

suelo, se marcaron y se registró la altura total de todos los individuos arbóreos. En los análisis, las mediciones de cronosecuencia se compararon en tres años posteriores (2005, 2008 y 2012), mientras que las mediciones del BSM solo se registraron en 2005 y 2012.

### Biomasa aérea, su incremento y asignación

La BA se estimó con ecuaciones alométricas locales previamente parametrizadas para las especies arbóreas dominantes (coníferas y latifoliadas) en el sitio de estudio (Soriano-Luna, Ángeles-Pérez, Martínez-Trinidad, Plascencia-Escalante, & Razo-Zárate, 2015). En primer lugar, se calculó la BA por árbol y para cada componente estructural del árbol (fustes, corteza, ramas y follaje). La biomasa de cada árbol se sumó para estimar la biomasa del rodal correspondiente. Los incrementos de biomasa aérea (IBA) se calcularon como la diferencia entre la BA de los árboles de cada rodal de la cronosecuencia respecto a las mediciones de años posteriores (2008 o 2012), con la ecuación: "IBA = ( $\sum$ IBAS +  $\sum$ BAN)"; donde, IBA es el incremento en BA, IBAS es el incremento de biomasa de los árboles supervivientes durante el periodo de registro, y BAN es el crecimiento de la biomasa por incorporación de árboles (nuevos) durante el periodo de registro. La densidad del rodal se calculó considerando el número de árboles con DAP  $\geq$  5 cm por unidad de superficie. La mortalidad (árboles·ha<sup>-1</sup>) se calculó como la diferencia entre la densidad de árboles vivos (árboles·ha<sup>-1</sup>) en cada rodal de la cronosecuencia respecto al primer y segundo año de medición. La corrección de la mortalidad se hizo según Clark et al. (2001).

### Parametrización de la biomasa aérea

La producción de BA de los rodales se analizó con la parametrización de los modelos de crecimiento de Chapman-Richards (Zhao-gang & Feng-ri, 2003), Holling type III y Schumacher (Peng, Zhang, & Liu, 2001). La BA se estimó a partir de los datos recolectados en los rodales de una cronosecuencia de 2 a 30 años, incluyendo todas las especies arbóreas. El mejor modelo se seleccionó de acuerdo con los parámetros de bondad de ajuste; es decir, el coeficiente de determinación ajustado ( $R^2$ ), error cuadrático medio (ECM) y la suma de cuadrados del error (SCE). Además, el incremento corriente anual (ICA) y el incremento medio anual (IMA) de la BA se calcularon con el modelo con los mejores parámetros de bondad de ajuste.

### Productividad primaria neta aérea

La productividad primaria neta aérea (PPNA) de cada rodal se estimó con la ecuación  $PPNA = \Delta B + M$ ; donde  $\Delta B$  es el incremento de BA anual y  $M$  es la producción



All vegetative components were oven-dried at 65 °C for 72 h and then weighed.

### Statistical analysis

AGB data were subjected to normality tests such as Shapiro-Wilk and Kolmogorov-Smirnov before further analysis. Then, one-way analysis of variance (ANOVA) was used to detect the effects of stand age on the evaluated variables: AGB production and its allocation to structural tree components, AGBI, ANPP, stand density, and tree mortality. Subsequently, a Tukey HSD test ( $\alpha \leq 0.05$ ) was applied for means comparison. All statistical analyses were performed in the SAS/ETS® SAS Inc. software (SAS Institute Inc., 2009).

### Results

#### AGB production, increment and allocation by stand age

AGB production showed statistically significant differences ( $P \leq 0.05$ ) among stands (Table 1), in all measurements. In 2005, the 1998 stand (7-years old) reached 32.27 Mg·ha<sup>-1</sup> of AGB, representing 16.6 % of the AGB recorded in the NMF (Table 1). In 2012, this same stand (now 14-years old) increased its AGB up to 71.10 Mg·ha<sup>-1</sup>, only three times lower than in the NMF (Table 1). In comparison the 1982 stand (30-years old) recorded in 2012 more than 78 % of the AGB reported in the NMF. Some stands showed a reduction in AGB as a result of silvicultural practices, specifically in the 1998 stand (Table 1). By 2012, in that stand, tree density decreased drastically (56 % in a seven-year period) as a consequence of a 50 % thinning intensity during the previous year (2011) (Table 2).

The AGB increment (AGBI), which represents the magnitude of AGB variation with respect to time, decreased as stand age increased, with statistically significant differences ( $P \leq 0.05$ ) among stands (Table 1), specifically in the measurement of 2005 to 2008. Thus, in a three-year period (2005-2008) AGBI were 2.1 times higher than those recorded in an overlapping four or seven-year period (2008-2012 and 2005-2012, respectively), in which not statistically significant differences ( $P > 0.05$ ) between stands were detected.

AGB of all structural components increased significantly with stand age (Figure 2). As expected, the highest proportion of AGB was allocated to stems, the main reservoir of trees in all stands. In particular, trees in the 1998 stand (7-years old) allocated 59.9 Mg·ha<sup>-1</sup> of AGB to stems and bark, three times more than the observed allocation to stems in the NMF. In contrast, AGB allocation to branches decreased as stand age increased. Thus, 18 % AGB was allocated to branches for the 1998 stand and by 14 % for the 1982 stand.

anual de hojarasca (Clark et al., 2001). La herbivoría no se consideró en este cálculo.

La PPNA el porcentaje de de cada rodal se calculó y comparó con la del BSM. Para estimar la producción anual de hojarasca se instalaron cuatro trampas circulares en cada UPM (Rocha-Loredo & Ramírez-Marcial, 2009). Las trampas se equiparon con una lámina de nailon altamente flexible (tamaño medio de malla) con 0.5 m<sup>2</sup> de superficie cada una. La hojarasca se recolectó cada mes desde octubre de 2005 hasta septiembre de 2008. En cada fecha de muestreo, la hojarasca se separó de la manera siguiente: hojas, ramas y otro material, incluyendo la corteza y las estructuras reproductivas. Las hojas se clasificaron según la especie de árbol. Todos los componentes vegetativos se secaron en el horno a 65 °C durante 72 h y luego se pesaron.

#### Análisis estadístico

Los datos de la BA se sometieron a pruebas de normalidad tales como: Shapiro-Wilk y Kolmogorov-Smirnov antes de proceder a su análisis. A continuación, se utilizó un análisis de varianza (ANOVA) de una vía para detectar los efectos de la edad del rodal sobre las variables evaluadas: producción de BA y su asignación a los componentes estructurales del árbol, IBA, PPNA, densidad del rodal y mortalidad de los árboles. Posteriormente, se aplicó una prueba de Tukey HSD ( $\alpha \leq 0.05$ ) para la comparación de medias. Todos los análisis estadísticos se realizaron con el software SAS/ETS® SAS Inc. (SAS Institute Inc., 2009).

### Resultados

#### Producción de biomasa aérea, incremento y asignación por edad del rodal

La producción de BA mostró diferencias estadísticamente significativas ( $P \leq 0.05$ ) entre rodales (Cuadro 1) en todas las mediciones. En 2005, el rodal de 1998 (7 años) alcanzó 32.27 Mg·ha<sup>-1</sup> de BA, lo que representa 16.6 % de la BA registrada en el BSM (Cuadro 1). En 2012, este mismo rodal (ahora con 14 años) aumentó su BA hasta 71.10 Mg·ha<sup>-1</sup>, tan solo tres veces menos que la observada en el BSM (Cuadro 1). En comparación, el rodal de 1982 (con 30 años) registró en 2012 más de 78 % de la BA registrada en el BSM. Algunos rodales redujeron su BA como resultado de las prácticas silvícolas, específicamente en el rodal de 1998 (Cuadro 1). Para 2012, en dicho rodal, la densidad de árboles disminuyó drásticamente (56 % en un periodo de siete años) como consecuencia de un aclareo con intensidad de 50 % durante el año anterior (2011) (Cuadro 2).

El IBA, que representa la magnitud de variación de la BA con respecto al tiempo, disminuyó a medida que la edad del rodal aumentó, con diferencias

AGB allocated to foliage corresponded to 4 to 9 % of the total and was higher in younger stands (7 to 17-years old, 1998 and 1995 stands, respectively).

### Aboveground biomass growth model

The Chapman-Richards model showed the best goodness-of-fit parameters for predicting AGB stand growth (Figure 3), where all parameters were significantly different from zero ( $P < 0.0001$ ) at the 95 % confidence level (Table 3). Specifically, this model had the highest  $R^2$  value (0.76), the lowest MSE (834.9) and SSE (85 990.9). According to the model, the maximum CAI occurred at 15-years and the maximum MAI at 5-years of stand age. CAI and MAI reached the same value of 5.9  $\text{Mg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{year}^{-1}$  after 12-years of stand regeneration (Figure 4).

estadísticamente significativas ( $P \leq 0.05$ ) entre rodales (Cuadro 1), concretamente en la medición de 2005 a 2008. Así, en un periodo de tres años (2005-2008), los IBA fueron 2.1 veces superiores a los registrados en un periodo coincidente de cuatro y siete años (2008-2012 y 2005-2012, respectivamente), en los que no se detectaron diferencias estadísticamente significativas ( $P > 0.05$ ) entre rodales.

La BA de todos los componentes estructurales, por su parte, aumentó significativamente con la edad del rodal (Figura 2). Como era de esperar, la mayor proporción de BA se asignó al fuste, el principal reservorio de los árboles en todos los rodales. En particular, los árboles del rodal de 1998 (7 años) reservaron 59.9  $\text{Mg}\cdot\text{ha}^{-1}$  de BA al fuste y corteza, tres veces más que la asignación

**Table 1. Aboveground biomass (AGB) and aboveground biomass increment (AGBI) of even-aged stands dominated by *Pinus patula* in a seven-year period (2005-2012) in a temperate forest Chronosequence in Zacualtipán, Hidalgo, Mexico.**

**Cuadro 1. Biomasa aérea (BA) e incremento en biomasa aérea (IBA) en rodales coetáneos dominados por *Pinus patula* en un periodo de siete años (2005-2012) en una cronosecuencia de bosque templado en Zacualtipán, Hidalgo, México.**

Stand (harvesting year)/ Rodal (año de cosecha)	Stand age (years)/ Edad (años)	AGB ( $\text{Mg}\cdot\text{ha}^{-1}$ )/BA ( $\text{Mg}\cdot\text{ha}^{-1}$ )			AGBI ( $\text{Mg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$ )/IBA ( $\text{Mg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$ )		
		2005	2008	2012	2005-2008	2008-2012	2005-2012
1998	7	32.27 ± 0.84 d	80.51 ± 1.25 cd	71.10 ± 4.27 d	16.12 ± 0.13 a	6.05 ± 0.94 a	7.68 ± 0.61 a
1995	10	30.31 ± 2.81 d	69.67 ± 3.00 d	99.95 ± 1.11 d	13.12 ± 0.19 ab	8.25 ± 0.39 a	10.17 ± 0.21 a
1990	15	69.38 ± 6.89 cd	91.57 ± 13.29 bcd	111.12 ± 19.51 cd	7.42 ± 2.04 c	5.76 ± 1.44 a	6.31 ± 1.73 a
1988	17	80.81 ± 7.73 bcd	110.71 ± 8.69 bcd	130.36 ± 6.52 bcd	10.10 ± 0.67 bc	8.73 ± 0.84 a	8.76 ± 0.68 a
1986	19	92.90 ± 7.81 bcd	129.41 ± 10.84 abc	125.92 ± 5.84 bcd	12.02 ± 1.01 abc	6.05 ± 0.88 a	7.49 ± 0.61 a
1984	21	129.13 ± 17.36 abc	141.13 ± 21.04 ab	166.74 ± 23.44 abc	10.97 ± 1.37 abc	6.34 ± 0.52 a	8.08 ± 0.85 a
1982	23	136.87 ± 2.81 ab	161.67 ± 0.92 a	173.96 ± 4.01 ab	9.42 ± 0.95 bc	5.64 ± 0.36 a	7.09 ± 0.32 a
NMF/BSM	80	194.36 ± 33.56 a		223.44 ± 10.88 a			10.53 ± 2.91 a

± Standard error of the mean. Different letters indicate statistically significant differences between stands (Tukey,  $P \leq 0.05$  significance level). Empty cells indicate that AGB was not measured during that year. Stand age corresponds to the age at the 2005 measurement. NMF: non-managed forest. /

± Error estándar de la media. Letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas entre rodales (Tukey,  $P \leq 0.05$ ). Las celdas vacías indican que no se midió la BA durante ese año. La edad del rodal corresponde a la que tenía en la medición 2005. BSM: bosque sin manejo.



**Table 2. Density and mortality of even-aged stands dominated by *Pinus patula* in a seven-year period (2005-2012) in a temperate forest chronosequence in Zacualtipán, Hidalgo, Mexico.**

**Cuadro 2. Densidad y mortalidad en rodales coetáneos dominados por *Pinus patula* en un periodo de siete años (2005-2012) en una cronosecuencia de bosque templado en Zacualtipán, Hidalgo, México.**

Stand (harvesting year)/ Rodal (año de cosecha)	Stand age (years)/ Edad (años)	Density (trees·ha <sup>-1</sup> )/ Densidad (árboles·ha <sup>-1</sup> )			Mortality (trees·ha <sup>-1</sup> )/ Mortalidad (árboles·ha <sup>-1</sup> )		
		2005	2008	2012	2005-2008	2008-2012	2005-2012
1998	7	3 917 ± 180.47 a	3 950 ± 212.62 a	1 708 ± 22.04 ab	-33 (0 %)	2242 (57 %)	2 209 (56 %)
1995	10	2 158 ± 209.33 b	2 167 ± 173.40 b	1 917 ± 152.97 ab	-9 (0 %)	250 (11 %)	241 (11 %)
1990	15	1 375 ± 156.12 c	1 400 ± 125.83 bc	1 292 ± 136.42 abc	-25 (0 %)	108 (8 %)	83 (6 %)
1988	17	1 117 ± 181.62 c	1 100 ± 175.00 c	867 ± 110.23 c	17 (2 %)	233 (21 %)	250 (22 %)
1986	19	1 000 ± 94.64 c	1 058 ± 283.70 c	775 ± 90.13 c	-58 (0 %)	283 (27 %)	225 (22 %)
1984	21	958 ± 174.60 c	1 058 ± 283.70 c	1 208 ± 284.80 bc	-100 (0 %)	-150 (0 %)	-250 (0 %)
1982	23	1 600 ± 150.00 bc	1 792 ± 134.11 bc	1 942 ± 79.49 a	-192 (0 %)	-180 (0 %)	-342 (0 %)
NMF/BSM	80	1 233 ± 22.04 c		1 300 ± 75.00 abc			-67 (0 %)

± Standard error of the mean. Different letters indicate statistically significant differences between stands (Tukey,  $P \leq 0.05$ ). For mortality, negative numbers indicate that no dead trees were reported during the measurement period. The percentage of dead trees are shown in parentheses. Empty cells indicate that density was not measured during that year. Stand age corresponds to the stand age at the 2005 measurement. NMF: non-managed forest./

± Error estándar de la media. Letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas entre rodales (Tukey,  $P \leq 0.05$ ). Para la mortalidad, los números negativos indican que no se reportaron árboles muertos en el periodo de medición. El porcentaje de árboles muertos se muestran entre paréntesis. Las celdas vacías indican que la densidad no se midió durante ese año. La edad del rodal corresponde a la que tenía en la medición 2005. BSM: bosque sin manejo.

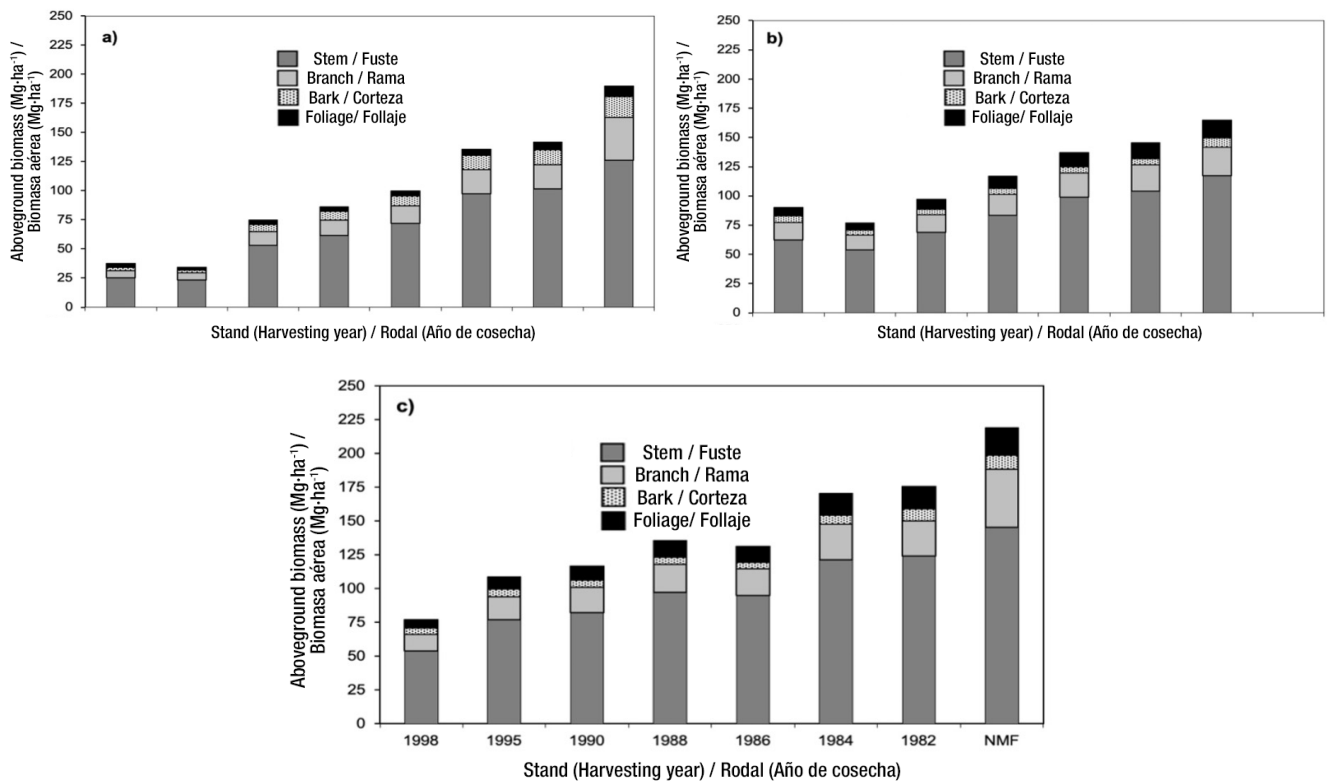
**Table 3. Goodness-of-fit statistics and mathematical model parameters for estimating aboveground biomass (AGB) production according to stand age (t) in a temperate forest chronosequence in Zacualtipán, Hidalgo, Mexico.**

**Cuadro 3. Estadísticos de bondad de ajuste y parámetros de modelos matemáticos para estimar la producción de biomasa aérea (BA) en función de la edad del rodal (t) en una cronosecuencia de bosque templado en Zacualtipán, Hidalgo, México.**

Model/ Modelo	Equation/ Ecuación	Estimate parameters/ Parámetros estimados			SSE/ SCE	MSE/ ECM	R <sup>2</sup> / R <sup>2</sup>
		$\beta_0$	$\beta_1$	$\beta_2$			
Chapman-Richards	AGB = $\beta_0 (1 - e^{-\beta_1 t})^{\beta_2}$ /	244.42	0.04	1.29	85 990.90	834.90	0.76
	BA = $\beta_0 (1 - e^{-\beta_1 t})^{\beta_2}$	(26.80)	(0.01)	(0.18)			
Holling type III	AGB = $\frac{\beta_0 t^2}{\beta_1^2 + t^2}$ /	213.12	17.53		93 506.50	899.10	0.74
	BA = $\frac{\beta_0 t^2}{\beta_1^2 + t^2}$	(15.52)	(1.59)				
Schumacher	AGB = $\beta_0 e^{-\frac{\beta_1}{t}}$ /	251.37	14.74		97 800.70	940.40	0.72
	BA = $\beta_0 e^{-\frac{\beta_1}{t}}$	(17.73)	(1.36)				

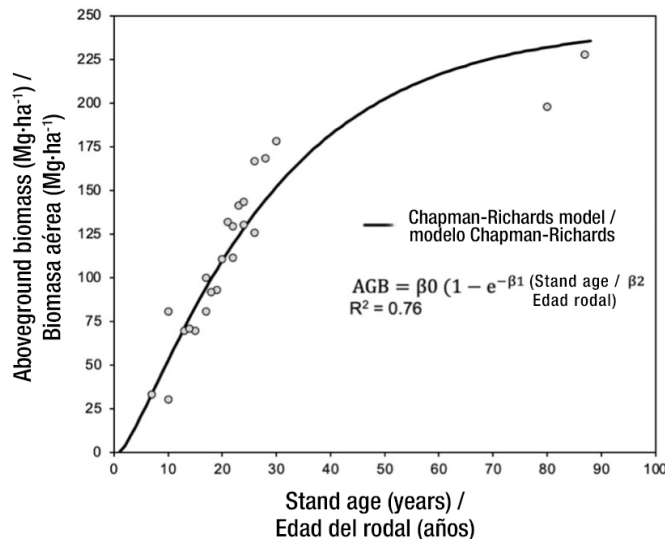
Standard error shown in brackets. SSE = sum of squares errors; MSE = mean square errors./

El error estándar se muestra entre paréntesis. SSE = suma de cuadrados del error; ECM = errores cuadráticos medios.



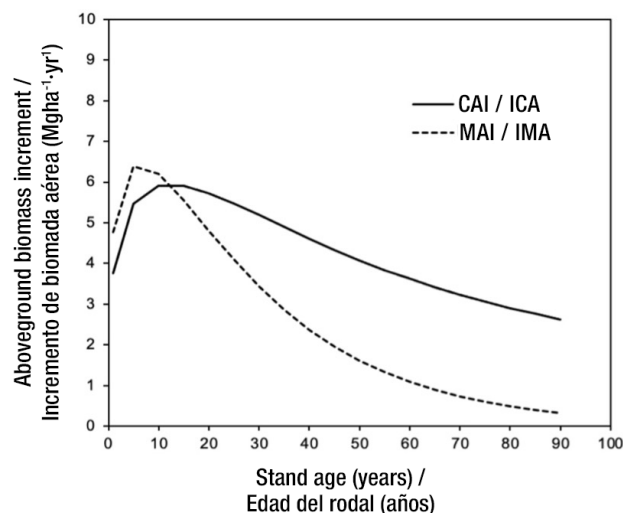
**Figure 2.** Allocation of aboveground biomass (AGB) to tree structural components in even-aged stands dominated by *Pinus patula* in a seven-year period: 2005 (a), 2008 (b), and 2012 (c) for a temperate forest chronosequence in Zacualtipán, Hidalgo, Mexico. In 2008 (b) the AGB was not measured in non-managed forest (NMF) stand.

**Figura 2.** Asignación de biomasa aérea (BA) a los componentes estructurales de los árboles en rodales coetáneos dominados por *Pinus patula* en un periodo de siete años: 2005 (a), 2008 (b) y 2012 (c) para una cronosecuencia de bosque templado en Zacualtipán, Hidalgo, México. En el 2008 (b) la BA no se midió en el bosque sin manejo (BSM).



**Figure 3.** Relationship between observed and predicted aboveground biomass (AGB) production accumulation according to the stand age in a temperate forest chronosequence in Zacualtipán, Hidalgo, Mexico.

**Figura 3.** Relación entre la acumulación de producción de biomasa aérea (BA) observada y pronosticada en función de la edad del rodal en una cronosecuencia de bosque templado en Zacualtipán, Hidalgo, México.



**Figure 4. Current annual increment (CAI) and mean annual increment (MAI) in aboveground biomass (AGB) production according to the stand age in a temperate forest chronosequence in Zacualtipán, Hidalgo, Mexico.**

**Figura 4. Incremento corriente anual (ICA) e incremento medio anual (IMA) en la producción de biomasa aérea (BA) en función de la edad del rodal en una cronosecuencia de bosque templado en Zacualtipán, Hidalgo, México.**

### Aboveground net primary productivity

As observed for AGB, ANPP increased as stand age increased (Table 4). ANPP in the oldest stand after harvesting (30-years old) was 23 % lower than that observed in the NMF. The highest ANPP was recorded in the 1982 stand (30-years old) and was similar to the 1995 stand (17-years old). The same pattern was recorded in the 1998 and 1986 stands, which had an ANPP of 14.7 and 14.3 Mg·ha<sup>-1</sup>·year<sup>-1</sup>, respectively. Even though the 1998 stand had the highest tree mortality (Table 2) as a result of thinning, ANPP was not affected. Overall, the ANPP of the managed stands was only 27 % lower than that observed in the NMF.

### Discussion

#### Production, increment and AGB allocation by stand age

Sustainable forest management aims to promote timber production while maintaining other ecological services. In this research we evaluated the role of forest management on increasing AGB production along a *P. patula* chronosequence. We found that a managed forest reached the maximum AGB accumulation in a shorter time than a natural forest. The AGB allocation and AGBI allowed estimating time in which a stand, as a result of forest management, may function similar to a natural unmanaged forest.

The results on AGB were similar to findings in other studies carried out in the same region (Chávez-Aguilar et al., 2016; Figueroa-Navarro, Ángeles-Pérez, Velázquez-Martínez, & de los Santos-Posadas, 2010; Soriano-Luna et al., 2018). Even with studies in other

observada al fuste en el BSM. Por el contrario, la asignación de BA a las ramas disminuyó a medida que la edad del rodal aumentaba. Así, se asignó 18 % de BA a las ramas para el rodal de 1998 y 14 % para el de 1982. La BA asignada al follaje correspondió al 4-9 % del total y fue mayor en los rodales más jóvenes (de 7 a 17 años, rodales de 1998 y 1995, respectivamente).

#### Modelo de crecimiento de biomasa aérea

El modelo de Chapman-Richards tuvo los mejores parámetros de bondad de ajuste para predecir el crecimiento en BA del rodal (Figura 3), donde todos los parámetros fueron significativamente diferentes de cero ( $P < 0.0001$ ) al nivel de confianza de 95 % (Cuadro 3). En concreto, dicho modelo tuvo el valor  $R^2$  (0.76) más alto y, el ECM (834.9) y SCE (85 990.9) más bajos. De acuerdo con el modelo, el ICA máximo se alcanzó a los 15 años y el IMA máximo a los cinco años del rodal. ICA e IMA alcanzaron el mismo valor de 5.9 Mg·ha<sup>-1</sup>·año<sup>-1</sup> después de 12 años de regeneración del rodal (Figura 4).

#### Productividad primaria neta aérea

Como se observó en el caso de la BA, la PPNA también aumentó a medida que la edad del rodal fue mayor (Cuadro 4). La PPNA en el rodal más viejo después de la cosecha (30 años) fue 23 % menor que la observada en el BSM. La mayor PPNA se registró en el rodal de 1982 (30 años) y fue similar a la del rodal de 1995 (17 años). El mismo patrón se registró en los rodales de 1998 y 1986 que tuvieron una PPNA de 14.7 y 14.3 Mg·ha<sup>-1</sup>·año<sup>-1</sup>, respectivamente. A pesar de que el rodal de 1998 tuvo la mayor mortalidad de árboles (Cuadro 2) como resultado del aclareo, la PPNA no se vio afectada.



sites and species, for example, Peichl and Arain (2006) studied *Pinus strobus* L. stands of different ages (2, 15, 30, and 65-years old) and reported significant increments in AGB as stand age increased. In the same way, Jagodziński, Dyderski, Gęsikiewicz, and Horodecki (2019) reported that total AGB in 3- to 117-year-old *Pinus sylvestris* L. even-aged stands increased with increasing stand age. On the other hand, Mendoza-Ponce and Galicia (2010) found AGB production of 74.0 and 127.0 Mg·ha<sup>-1</sup> in 28- and 30-year-old *Pinus* stands, respectively, in a temperate forest landscape in central Mexico; these amounts are lower than those recorded for even-aged stands in the present study (Table 1). However, these differences in AGB storage capacity and production depend on stand characteristics (species composition, stage of development, land use, and stand density) and forest regeneration. The AGB results in the present study are higher (Table 1) compared to those reported in other studies with even-aged stands, which could be a good indicator that the forest management scheme applied in the study site contributes significantly to the increase in AGB.

The most applied silvicultural practice to promote tree growth in the study site is thinning, which serves to decrease tree competition and promote the importance of the forest harvest by increasing the volume, size and commercial quality of the timber. Thinning changes tree growth and increases AGB at both the individual tree and stand levels. Several studies have indicated that thinning is able to increase AGB in stands (Porter-Bolland et al., 2012; Rodríguez-Ortiz et al., 2011; Wang, Chang, Lee, Yang, & Lin, 2005) and have demonstrated the impact of such a practice on stand structure, especially regarding the C cycle, soil biodiversity, and improved ecological

En general, la PPNA de los rodales con manejo forestal fue 27 % inferior a la observada en el BSM.

## Discusión

### Producción, incremento y asignación de BA

El manejo forestal sostenible tiene como objetivo promover la producción de madera manteniendo otros servicios ecológicos, por lo que en esta investigación se evaluó el papel del manejo forestal en el incremento de la producción de BA a lo largo de una cronosecuencia de *P. patula*. Se encontró que el bosque con manejo forestal alcanzó la máxima acumulación de BA en un tiempo más corto que el BSM. La asignación de BA e IBA permitieron estimar el tiempo en el que un rodal, resultado del manejo forestal, puede funcionar de forma similar a un bosque natural sin manejo forestal.

Los resultados sobre la BA fueron similares a los de otros estudios realizados en la misma región (Chávez-Aguilar et al., 2016; Figueroa-Navarro, Ángeles-Pérez, Velázquez-Martínez, & de los Santos-Posadas, 2010; Soriano-Luna et al., 2018), incluso con estudios en otros sitios y especies; por ejemplo, Peichl y Arain (2006) estudiaron rodales de *Pinus strobus* L. de varias edades (2, 15, 30 y 65 años) y reportaron incrementos significativos de la BA a medida que la edad del rodal aumentaba. De la misma manera, Jagodziński, Dyderski, Gęsikiewicz, y Horodecki (2019) reportaron que la BA total en rodales coetáneos de *Pinus sylvestris* L. de 3 a 117 años aumentó con el incremento de la edad del rodal. Por otra parte, Mendoza-Ponce y Galicia (2010) encontraron una producción de BA de 74.0 y 127.0 Mg·ha<sup>-1</sup> en rodales del género *Pinus* de 28 y 30 años, respectivamente, en un paisaje de bosque

**Table 4. Aboveground net primary productivity (ANPP) in even-aged stands dominated by *Pinus patula* in a temperate forest chronosequence in Zacualtipán, Hidalgo, Mexico.**

**Cuadro 4. Productividad primaria neta aérea (PPNA) en rodales coetáneos dominados por *Pinus patula* en una cronosecuencia de bosque templado en Zacualtipán, Hidalgo, México.**

Stand / Rodal	Age in 2012 (years) / Edad del rodal en 2012 (años)	ANPP (Mg·ha <sup>-1</sup> ·year <sup>-1</sup> ) / PPNA (Mg·ha <sup>-1</sup> ·year <sup>-1</sup> )	ANPP (%) / PPNA (%)
1998	14	14.7	77
1995	17	16.1	84
1990	22	13.9	73
1986	26	14.3	75
1982	30	16.5	87
Non-managed forest / Bosque sin manejo	87	19.1	100

dynamics (Marchi, Paletto, Cantiani, Bianchetto, & De Meo, 2018).

The AGB production also depends on the allocation to the structural components of the tree, such as stems, branches, and leaves. In the present study, the highest AGB production was allocated to stems, which represented 70 % of total mean tree biomass, favored by the thinning practices. Rodríguez-Ortíz et al. (2011) reported in *P. patula* forest that AGB allocation is directed toward stems regardless of thinning intensity. The implementation of thinning has also been recommended as one of the main tools to promote AGB allocation into stems, since the removal of a fraction of the population in the stands changes the AGB allocation. Moreover, a higher AGB allocation to stems in a shorter period than that observed in the NMF, generates stand stability and high-quality timber production (Marchi et al., 2018), in this way, the economic profitability of forests with forest management increases at the same time that some provision ecosystem services (timber, through forest biomass accumulation) are recover. In this study, AGB allocation to trees structural components varied with stand age and was similar to a natural forest. Therefore, AGB allocation may decline as managed stands aged because net primary productivity (NPP) and biomass accumulation rates decrease as respiration rates increase (Ryan, Binkley, Fownes, Giardina, & Senock, 2004). Forest management is based on the general productivity theory that predicts that forest NPP steadily increases to a maximum as forests age and then gradually declines (Chávez-Aguilar et al., 2016; Rodríguez-Ortíz et al., 2011).

In this research, ANPP as result of the harvesting process did not show a behavior according to stand age (unlike AGB), because trees in early age use their resources to increase dimensions and their efficiency in nutrient assimilation, which is higher compared to older trees. Therefore, this study showed that the 1995 stand (the youngest stand) had an ANPP only 2.5 % lower than that observed in the oldest stand (1982), which had an ANPP only 12 % lower than the NMF ( $19.1 \text{ Mg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{year}^{-1}$ ) having the highest ANPP (Table 4). Older stands did not undergo thinning during the study period, although similar thinning schedules are prescribed for all stands during the rotation period. Some studies have shown that thinning initially reduces stand NPP while increasing the NPP of residual trees (Law, Riitters, & Ohmann, 1992). Hu, Lehtonen, Minunno, and Mäkelä (2020) estimated the AGB allocation in *P. sylvestris* and *Picea abies* (L.) H. Karst forests of various ages and found that AGB allocation in all components increased with age in both forest species; furthermore, they observed that AGB allocation stabilized after trees reached the age of maturity (67 to 100 years). In this research, AGB and ANPP were

templado en el centro de México; cantidades que fueron menores que las registradas para rodales coetáneos de *P. patula* en el presente estudio (Cuadro 1). No obstante, estas diferencias en la capacidad de almacenamiento y producción de BA dependen de las características del rodal (composición de especies, estado de desarrollo, uso de suelo y densidad) y de la regeneración forestal. Los resultados de BA en el presente estudio son más altos (Cuadro 1) en comparación con los reportados en otros estudios con rodales coetáneos, lo que podría ser un buen indicador de que el esquema de manejo forestal aplicado en el sitio de estudio contribuye significativamente al incremento de la BA.

La práctica silvícola más aplicada para promover el crecimiento de los árboles en el sitio de estudio es el aclareo, que sirve para disminuir la competencia de los árboles y promover la importancia de la cosecha forestal a través del aumento del volumen, el tamaño y la calidad comercial de la madera. El aclareo modifica el crecimiento de los árboles y aumenta la BA tanto de forma individual como a nivel de rodal. Varios estudios han señalado que el aclareo es capaz de aumentar la BA en los rodales (Porter-Bolland et al., 2012; Rodríguez-Ortíz et al., 2011; Wang, Chang, Lee, Yang, & Lin, 2005) y han demostrado el impacto de tal práctica sobre la estructura del rodal, especialmente en lo que respecta al ciclo de C, la biodiversidad del suelo y la mejora de la dinámica ecológica (Marchi, Paletto, Cantiani, Bianchetto, & De Meo, 2018).

La producción de BA también depende de su asignación hacia los componentes estructurales del árbol, como fustes, ramas y hojas. En el presente estudio, la mayor producción de BA se asignó a los fustes, que constituyeron 70 % de la biomasa media total del árbol, favorecida por las prácticas de aclareos. En este sentido, Rodríguez-Ortíz et al. (2011) reportaron que la distribución de BA en el bosque de *P. patula* se dirige hacia los fustes, independientemente de la intensidad del aclareo. La aplicación de aclareos en bosques manejados ha sido recomendada como una de las principales herramientas para promover la asignación de BA hacia los fustes, ya que la eliminación de una fracción de la población forestal en los rodales cambia la distribución de la BA. Además, una mayor asignación de BA hacia el fuste, en un periodo más corto que la observada en el BSM, genera estabilidad y producción de madera de alta calidad en el rodal (Marchi et al., 2018); de esta forma, la rentabilidad económica de los bosques con manejo forestal aumenta a la par que se recuperan algunos servicios ecosistémicos de provisión (madera, a través de acumulación de biomasa forestal). En este estudio, la asignación de BA a los componentes estructurales varió con la edad del rodal y fue similar a la del BSM. Por lo tanto, la asignación de BA puede disminuir a medida que los rodales con manejo forestal envejecen porque la productividad primaria neta (PPN)

higher in older stands than in younger stands, confirming that age influences the distribution not only of AGB, but also of ANPP.

### Aboveground biomass growth model

Growth models applied in managed forest are a useful tool to anticipate (modeling) stand development and predict yields, which is essential for decision making in the application of timely silvicultural practices that direct forest health and growth (Schöngart, 2008).

The Chapman-Richards model predicted that a 30-years old stand reaches 85 % of the AGB observed in the NMF, reflecting high timber production in a younger stand compared to a natural forest, where natural succession occurs, but with the same quality and quantity of timber produced. Several studies have described the growth patterns in managed forests; however, most were parameterized in terms of diameter growth, basal area, height, and volume (Calvillo García, Cornejo Oviedo, Valencia Mazo, & Flores López, 2005) without considering AGB production. Méndez-González, Luckie-Navarrete, Capó-Arteaga, and Nájera-Luna (2011) reported that maximum AGB production ( $79.2 \text{ Mg}\cdot\text{ha}^{-1}$ ) occurred at 20-years old, with a CAI-MAI intersection point of  $3.96 \text{ Mg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{year}^{-1}$  in a *Pinus* plantation. Although the predicted AGB production was similar in both studies, the managed forest studied herein reached its maximum AGB at a lower age (12-years old; Figure 3). The AGBI reached in managed stands (Table 1) showed that *P. patula* is a highly productive species (Table 4). *Pinus patula* is a fast-growing species with biological characteristics that enable its establishment in highly productive sites, where it can reach its maximum productive potential in a short time (Velázquez et al., 2004). However, it is important to consider the biological and economic rotations of stands, since a technical biomass rotation of 12 years (Figure 3) could be insufficient for the self-regulation and recovery of ecosystem functions after the harvesting process (Restrepo & Alviar, 2010), in order to make it sustainable. The rotation period that has been used in *P. patula* forests with forest management in Mexico is between 30 (Guillespie, 1992) and 40 years (Castelán-Lorenzo & Arteaga-Martínez, 2009).

It is important to know the pattern of biomass production during the ontogenetic development of the forest, because it not only provides information on the amount of wood produced, but also on the ecosystem services that can be recovered, such as the sequestration of  $\text{CO}_2$  implicit in the construction of forest biomass, which in parallel allows the regulation of climate, water cycle and nutrients. To some extent, these services may be governed by the intermediate silvicultural treatments applied in the stands, which also define whether the forest could be a potential

y las tasas de acumulación de biomasa disminuyen a medida que las tasas de respiración aumentan (Ryan, Binkley, Fownes, Giardina, & Senock, 2004). El manejo forestal se basa en la teoría general de la productividad que predice que la PPN de los bosques aumenta de forma constante hasta alcanzar un máximo a medida que los bosques envejecen para luego disminuir gradualmente (Chávez-Aguilar et al., 2016; Rodríguez-Ortiz et al., 2011).

En esta investigación, la PPNA como resultado del proceso de cosecha no tuvo un comportamiento en función de la edad del rodal (a diferencia de la BA), debido a que los árboles en edad temprana utilizan sus recursos para aumentar las dimensiones y su eficiencia en la asimilación de nutrientes, que es mayor en comparación con los árboles más viejos. Por lo tanto, este estudio demostró que el rodal de 1995 (el más joven) tuvo una PPNA 2.5 % inferior a la observada en el rodal más viejo (1982), que a su vez tuvo una PPNA 12 % inferior a la del BSM ( $19.1 \text{ Mg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$ ) con la mayor PPNA (Cuadro 4). Los rodales más viejos no se sometieron a aclareos durante el periodo de estudio, aunque se prescriben programas de aclareos similares para todos los rodales durante el periodo de rotación. Algunos estudios han demostrado que el aclareo reduce inicialmente la PPN del rodal, mientras que aumenta la PPN de los árboles residuales (Law, Riitters, & Ohmann, 1992). Hu, Lehtonen, Minunno, y Mäkelä (2020) estimaron la asignación de BA en bosques de *P. sylvestris* y *Picea abies* (L.) H. Karst de varias edades y encontraron que la asignación de BA en todos los componentes aumentó con la edad en ambas especies forestales; además, observaron que dicha asignación se estabilizó después de que los árboles alcanzaron la edad de maduración (67 a 100 años). En esta investigación, la BA y PPNA fueron mayores en los rodales más viejos que en los más jóvenes, confirmando que la edad influye sobre la distribución no solo de la BA, sino también de la PPNA.

### Modelo de crecimiento de biomasa aérea

Los modelos de crecimiento utilizados en bosques con manejo forestal son una herramienta útil para anticipar (modelar) el desarrollo de la masa forestal y predecir los rendimientos, lo cual es esencial para la toma de decisiones en la aplicación de prácticas silvícolas oportunas que dirijan el buen estado y crecimiento del bosque (Schöngart, 2008).

El modelo de Chapman-Richards predijo que un rodal de 30 años alcanza 85 % de BA observada en el BSM, lo que refleja una alta producción de madera en un rodal más joven en comparación con el BSM, donde ocurre la sucesión natural; pero con la misma calidad y cantidad de madera producida. Varios estudios han descrito los patrones de crecimiento en bosques con manejo forestal; sin embargo, la mayoría fueron parametrizados en términos de crecimiento diamétrico, área basal, altura



C sink. Some studies have evaluated AGB in several temperate forests with forest harvesting in Europe (Kowalski et al., 2004; Valentini et al., 2000) and have revealed that the application of silvicultural treatments can change the forest from a C sink to a source after harvesting. However, this process is temporary and as soon as the vegetation of the stand is established, the process is reversed, although the time in which this process occurs has not been documented. The results of this study affirmed that a stand at the age of 7 years (1998 stand) stores approximately 8 % of C in its biomass (Table 2), considering that 50 % of the biomass respect to that stores NMF to the C fixed by photosynthesis (Penman et al., 2003). On this matter, Strukelj, Brais, and Paré (2015) reported that nine years after harvesting *Populus tremuloides* Michx. stands, clear-cut areas were a net C source, while those partially harvested were a net C sink, which demonstrates that a well-managed secondary forest can have higher production than primary forests and, therefore, sequester more atmospheric CO<sub>2</sub>. Active forest management in the forests of the study region allows for better control of AGB production, C stocks and diversification of harvesting prescriptions could favor C sequestration at the ecosystem and landscape levels (Mayer et al., 2020). In this way, both AGB production and ANPP could be considered as indicators of the managed forest capacity to C storage, as well as the intermediate and complementary silvicultural treatments can ensure timber productivity and C fixation by vegetation.

## Conclusions

*P. patula* forests under forest management accelerate aboveground biomass (AGB) accumulation in temperate forest stands throughout the chronosequence, reaching similar levels to a non-managed forest (NMF) in a shorter period. The oldest stand (30-years old) after harvesting showed an AGB only 22 % lower than that in NMF. Silvicultural practices strongly influenced AGB production and allocation, which increased with stand age. These accumulated more than 70 % of AGB in stems, as a result of thinning, which aims to produce stems with characteristics suitable for long-lived wood products. As AGB, ANNP (aboveground net primary productivity) increased with stand age; however, the highest values were observed in NMF. Based on the results, it can be considered that sustainable forest management represents an alternative for climate change mitigation, through the conservation and increase of C reserves in forest ecosystems.

## Acknowledgments

We thank Ejido La Mojonera for allowing us access to their forests. Funding for this research was provided by the Sustainable Landscapes Program of the U.S. Agency for International Development, through the

y volumen (Calvillo García, Cornejo Oviedo, Valencia Mazo, & Flores López, 2005) sin considerar la producción de BA. Méndez-González, Luckie-Navarrete, Capó-Arteaga, y Nájera-Luna (2011) reportaron que la máxima producción de BA (79.2 Mg·ha<sup>-1</sup>) ocurrió a los 20 años, con un punto de intersección ICA-IMA de 3.96 Mg·ha<sup>-1</sup>·año<sup>-1</sup> en una plantación de *Pinus* sp. Aunque la producción de BA predicha fue similar en ambos estudios, el bosque con manejo forestal de la presente investigación alcanzó su máximo producción de BA a una edad más baja (12 años; Figura 3). Los IBA alcanzados en los rodales manejados (Cuadro 1) demostraron que *P. patula* es una especie altamente productiva (Cuadro 4). *Pinus patula* es una especie de rápido crecimiento con características biológicas que permiten su establecimiento en sitios altamente productivos, donde puede alcanzar su máximo potencial en poco tiempo (Velázquez et al., 2004). No obstante, es importante considerar los turnos biológicos y económicos de los rodales, ya que un turno técnico de biomasa de 12 años (Figura 3) podría ser insuficiente para la autorregulación y recuperación de las funciones del ecosistema después del proceso de aprovechamiento forestal (Restrepo & Alviar, 2010), con el fin de que este sea sostenible. El turno que se ha utilizado en los bosques de *P. patula* con manejo forestal en México está entre 30 (Guillespie, 1992) y 40 años (Castelán-Lorenzo & Arteaga-Martínez, 2009).

Es importante conocer el patrón de producción de biomasa durante el desarrollo ontogénico del bosque, ya que no solo aporta información sobre la cantidad de madera producida, sino también sobre los servicios ecosistémicos que se pueden recuperar como la captura de CO<sub>2</sub> implícito en la construcción de biomasa forestal que, paralelamente, permite la regulación del clima, ciclo del agua y nutrientes. En cierta medida, estos servicios pueden estar gobernados por los tratamientos silvícolas intermedios aplicados en los rodales, que también definen si el bosque puede ser un potencial sumidero de C. En este sentido, algunos estudios han evaluado la BA en varios bosques templados con aprovechamiento forestal en Europa (Kowalski et al., 2004; Valentini et al., 2000) y han revelado que la aplicación de tratamientos silvícolas puede hacer que el bosque pase de ser un sumidero de C a una fuente tras el aprovechamiento. No obstante, este proceso es temporal y tan pronto como la vegetación del rodal se establece, el proceso se invierte; sin embargo, el tiempo en el que esto sucede no ha sido documentado. Los resultados del presente estudio afirmaron que un rodal a la edad de siete años (rodal de 1998) ya almacena alrededor de 8 % de C en su biomasa respecto al BSM (Cuadro 2), considerando que 50 % de la biomasa corresponde al C fijado mediante fotosíntesis (Penman et al., 2003). Al respecto, Strukelj, Brais, y Paré (2015) reportaron que nueve años después de la cosecha de rodales de

USDA Forest Service Office of International Programs and the Northern Research Station (agreement no. 12-IJ-11242306-033). We also thank the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) for the funding received through the Project “El papel de los bosques bajo gestión forestal comunitaria en la mitigación del cambio climático” (PN 2017-6231).

*Populus tremuloides* Michx., las áreas cortadas a matarrasa fueron una fuente neta de C, mientras que las cosechadas parcialmente fueron un sumidero neto de C, lo que demuestra que un bosque secundario bien manejado puede tener mayor producción que los bosques primarios y, por lo tanto, capturar más CO<sub>2</sub> atmosférico. El manejo forestal activo en los bosques de la región de estudio permite un mejor control de la producción de BA, de las reservas de C y la diversificación de las prescripciones de cosecha, que podrían favorecer la captura de C a nivel de ecosistema y paisaje (Mayer et al., 2020). De este modo, tanto la producción de BA como PPNA podrían considerarse como indicadores de la capacidad de los bosques manejados para el almacenamiento de C; del mismo modo, los tratamientos silvícolas intermedios y complementarios pueden asegurar la productividad de madera y, la fijación de C por parte de la vegetación.

### Conclusiones

Los bosques de *P. patula* con manejo forestal aceleraron la acumulación de biomasa aérea (BA) en rodales de bosques templados a lo largo de la cronosecuencia, alcanzando niveles similares a los de un bosque sin manejo (BSM) en un periodo más corto. El rodal más antiguo (30 años) después de la cosecha tuvo una BA 22 % inferior a la del BSM. Las prácticas silvícolas influenciaron fuertemente la producción de BA y su asignación en los rodales manejados, la cual aumentó con la edad. Estos acumularon más de 70 % de BA en fustes, debido probablemente al aclareo, que tiene el objetivo de producir troncos con características adecuadas para productos maderables de larga duración. Al igual que la BA, la PPNA (productividad primaria neta aérea) aumentó con la edad del rodal; sin embargo, los valores más altos se observaron en el BSM. A partir de los resultados, se puede considerar que el manejo forestal sostenible representa una alternativa para la mitigación del cambio climático, a través de la conservación y aumento de las reservas de C en los ecosistemas forestales.

### Agradecimientos

Agradecemos al ejido La Mojonera por permitirnos el acceso a sus bosques. El financiamiento para realizar esta investigación fue proporcionado por el Programa de Paisajes Sustentables de la Agencia para el Desarrollo Internacional de los Estados Unidos de América, a través de la Oficina de Programas Internacionales del Servicio Forestal del USDA y la Estación de Investigación del Norte (acuerdo núm. 12-IJ-11242306-033). Agradecemos también al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por el financiamiento recibido a través del proyecto “El papel de los bosques bajo gestión forestal comunitaria en la mitigación del cambio climático” (PN 2017-6231).

End of English version

Fin de la versión en español

## References / Referencias

- Ángeles-Pérez, G. (2009). El bosque mesófilo de montaña en el estado de Hidalgo. In A. I. Monterroso-Rivas (Ed.), *El bosque mesófilo de montaña en el estado de Hidalgo: perspectiva ecológica ante el cambio climático* (pp. 39–53). Estado de México, México: Editorial Universidad Autónoma Chapingo.
- Ángeles-Pérez, G., Wayson, C., Birdsey, R., Valdez-Lazalde, J. R., De los Santos-Posadas, H. M., & Plascencia-Escalante, F. O. (2012). Sitio intensivo de monitoreo de flujos de CO<sub>2</sub> a largo plazo en bosques bajo manejo en el centro de México. In F. Paz & Cuevas, R. M. (Eds.), *Estado actual del conocimiento del ciclo del carbono y sus interacciones en México: Síntesis a 2011* (pp. 793–797). Toluca, México: Programa Mexicano del Carbono, Universidad Autónoma del Estado de México e Instituto Nacional de Ecología.
- Barrero, M. H., Álvarez, L. D., Nepveu, I. G., García, C., & Guera, M. (2011). Turno de corta para *Pinus caribaea* Morelet var. *caribaea* Barret y Golfari en la empresa forestal integral “Macurije”. *Revista Científica Avances*, 13(2), 1–10. Retrieved from [http://www.ciget.pinar.cu/Revista/No.2011-2/articulos/Turnodecorta\\_Pinus\\_Caribaea.pdf](http://www.ciget.pinar.cu/Revista/No.2011-2/articulos/Turnodecorta_Pinus_Caribaea.pdf)
- Brockhoff, E. G., Barbaro, L., Castagneyrol, B., Forrester, D. I., Gardiner, B., González-Olabarria, J. R., Lyver, P. O., ...Jactel, H. (2017). *Forest biodiversity, ecosystem functioning and the provision of ecosystem services. Biodiversity and Conservation*, 26, 3005–3035. doi: 10.1007/s10531-017-1453-2
- Calvillo García, J. C., Cornejo Oviedo, H. E., Valencia Mazo, S., & Flores López, C. (2005). Estudio epidémico para *Pinus herrerae* Martínez en la región de Cd. Hidalgo, Michoacán, México. *Foresta Veracruzana*, 7(1), 5–10. Retrieved from <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=49770102>
- Castelán-Lorenzo, M., & Arteaga-Martínez, B. (2009). Establecimiento de regeneración de *Pinus patula* Schl. et Cham. en cortas bajo el método de árboles padres. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 15(1), 49–57. Retrieved from <https://revistas.chapingo.mx/forestales/?section=articles&subsec=issues&numero=39&articulo=506>
- Chávez-Aguilar, G., Ángeles-Pérez, G., Pérez-Suárez, M., López-López, M. Á., García-Moya, E., & Wayson, C. (2016). Distribución de biomasa aérea en un bosque de *Pinus patula* bajo gestión forestal en Zacualtipán, Hidalgo, México. *Madera y Bosques*, 22(3), 23–36. doi: 10.21829/myb.2016.2231454
- Clark, D., Brown, S., Kicklighter, D. W., Chambers, J. Q., Thomlinson, J. R., & Ni, J. (2001). Measuring net primary production in forests: Concepts and field methods. *Ecological Applications*, 2(11), 356–370. doi:10.1890/1051-0761(2001)011[0356:MNPPIF]2.0.CO;2
- Duncker, P. S., Raulund-Rasmussen, K., Gundersen, P., Katzensteiner, K., De Jong, J., Ravn, H. P., Smith, M., ...Spiecker, H. (2012). How forest management affects ecosystem services, including timber production and economic return: Synergies and trade-offs. *Ecology and Society*, 17(4), 50. doi: 10.5751/ES-05066-170450
- Figueroa-Navarro, C. M., Ángeles-Pérez, G., Velázquez-Martínez, A., & de los Santos-Posadas, H. (2010). Estimación de la biomasa en un bosque bajo manejo de *Pinus patula* Schlttdl. et Cham. en Zacualtipán, Hidalgo. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales*, 1(1), 147–157. Retrieved from [http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci\\_arttext&pid=S2007-11322010000100012](http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S2007-11322010000100012)
- García, E. (2004). *Modificaciones al sistema de clasificación climática Köppen*. Ciudad de México: IG, UNAM.
- Guillespie, A. J. R. (1992). *Pinus patula* Schiede and Deepe. Retrieved from <http://www.bio-nica.info/biblioteca/Gillespie1992PinusPatula.pdf>
- Häyhä, T., Franzese, P. P., Paletto, A., & Fath, B. D. (2015). Assessing, valuing, and mapping ecosystem services in Alpine forests. *Ecosystem Services*, 14, 12–23. doi: 10.1016/j.ecoser.2015.03.001
- Hu, M., Lehtonen, A., Minunno, F., & Mäkelä, A. (2020). Age effect on tree structure and biomass allocation in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.). *Annals of Forest Science*, 77(90), 1–15. doi: 10.1007/s13595-020-00988-4
- Jagodziński, A. M., Dyderski, M. K., Gęsikiewicz, K., & Horodecki, P. (2019). Effects of stand features on aboveground biomass and biomass conversion and expansion factors based on a *Pinus sylvestris* L. chronosequence in Western Poland. *European Journal of Forest Research*, 138(4), 673–683. doi: 10.1007/s10342-019-01197-z
- Kowalski, A. S., Loustau, D., Berbigier, P., Manca, G., Tedeschi, V., Borghetti, M., Valentini, R., ...Grace, J. (2004). Paired comparisons of carbon exchange between undisturbed and regenerating stands in four managed forests in Europe. *Global Change Biology*, 10(10), 1707–1723. doi: 10.1111/j.1365-2486.2004.00846.x
- Law, B. E., Riitters, K. H., & Ohmann, L. F. (1992). Growth in relation to canopy light interception in a red pine (*Pinus resinosa*) thinning study. *Forest Science*, 38(1), 199–202. Retrieved from <https://www.fs.usda.gov/treearch/pubs/26074>
- Marchi, M., Paletto, A., Cantiani, P., Bianchetto, E., & De Meo, I. (2018). Comparing thinning system effects on ecosystem services provision in artificial black pine (*Pinus nigra* J. F. Arnold) forests. *Forests*, 9(4), 188. doi: 10.3390/f9040188
- Mayer, M., Prescott, C. E., Abaker, W. E. A., Augusto, L., Cécillon, L., Ferreira, G. W. D., James, J., ...Vesterdal, L. (2020). Tamm review: Influence of forest management activities on soil organic carbon stocks: A knowledge synthesis. *Forest Ecology and Management*, 466, 118127. doi: 10.1016/j.foreco.2020.118127
- Méndez-González, J., Luckie-Navarrete, S. L., Capó-Arteaga, M. Á., & Nájera-Luna, J. A. (2011). Ecuaciones alométricas y estimación de incrementos en biomasa aérea y carbono en una plantación mixta de *Pinus devoniana*



- Lindl. y *Pinus pseudostrobus* Lindl., en Guanajuato, México. *Agrociencia*, 45(4), 479–491. Retrieved from <https://agrociencia-colpos.mx/index.php/agrociencia/article/view/894>
- Mendoza-Ponce, A., & Galicia, L. (2010). Aboveground and belowground biomass and carbon pools in highland temperate forest landscape in Central Mexico. *Forestry*, 83(5), 497–506. doi: 10.1093/forestry/cpq032
- Montero, G., Ruiz-Peinado, R., & Muñoz, M. (2005). *Producción de biomasa y fijación de CO<sub>2</sub> por los bosques españoles*. Madrid, España: Instituto Nacional de Investigación y Tecnología Agraria y Alimentaria Ministerio de Educación y Ciencia. Retrieved from <https://www.researchgate.net/publication/235639682>
- Musálem, M. A. (2006). *Silvicultura de plantaciones forestales comerciales*. Estado de México, México: Universidad Autónoma Chapingo. Retrieved from [http://dicifo.chapingo.mx/pdf/publicaciones/silvicultura\\_plantaciones\\_forestales\\_comerciales\\_2006.pdf](http://dicifo.chapingo.mx/pdf/publicaciones/silvicultura_plantaciones_forestales_comerciales_2006.pdf)
- Peichl, M., & Arain, M. A. (2006). Above- and belowground ecosystem biomass and carbon pools in an age-sequence of temperate pine plantation forests. *Agricultural and Forest Meteorology*, 140(1-4), 51–63. doi: 10.1016/j.agrformet.2006.08.004
- Peng, C., Zhang, L., & Liu, J. (2001). Developing and validating nonlinear height-diameter models for major tree species of Ontario's Boreal forests. *Northern Journal of Applied Forestry*, 18(3), 87–94. doi: 10.1093/njaf/18.3.87
- Penman, J., Gytarsky, M., Hiraishi, T., Krug, T., Kruger, D., Pipatti, R., ...Wagner, F. (2003). *Good practice guidance for land use, land-use change and forestry*. Japan: Institute for Global Environmental Strategies (IGES) for the IPCC. Retrieved from <https://www.ipcc.ch/publication/good-practice-guidance-for-land-use-land-use-change-and-forestry/>
- Pérez-Suárez, M., Arredondo-Moreno, J. T., & Huber-Sannwald, E. (2012). Early stage of single and mixed leaf-litter decomposition in semiarid forest pine-oak: the role of rainfall and microsite. *Biogeochemistry*, 108, 245–258. doi: 10.1007/s10533-011-9594-y
- Pérez-Suárez, M., Arredondo-Moreno, J. T., Huber-Sannwald, E., & Vargas-Hernández, J. J. (2009). Production and quality of senesced and green litterfall in a pine-oak forest in central northwest Mexico. *Forest Ecology and Management*, 258(7), 307–1315. doi: 10.1016/j.foreco.2009.06.031
- Ponce-Vargas, A., Luna-Vega, I., Alcántara-Ayala, O., & Ruiz-Jiménez, C. A. (2006). Florística del bosque mesófilo de montaña de Monte Grande, Lolotla, Hidalgo, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 77(2), 177–190. Retrieved from [http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci\\_arttext&pid=S1870-34532006000200004](http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1870-34532006000200004)
- Porter-Bolland, L., Ellis, E. A., Guariguata, M. R., Ruiz-Mallén, I., Negrete-Yankelevich, S., & Reyes-García, V. (2012). Community managed forests and forests protected areas: An assessment of their conservation effectiveness across the tropics. *Forest Ecology and Management*, 268, 6–17. doi: 10.1016/j.foreco.2011.05.034
- Restrepo, C., & Alviar, M. (2010). Tasa de descuento y rotación forestal: el caso del *Eucalyptus saligna*. *Lecturas de Economía*, (73), 146–144. Retrieved from [http://www.scielo.org.co/scielo.php?script=sci\\_arttext&pid=S0120-25962010000200006&lng=en&tln g=es](http://www.scielo.org.co/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0120-25962010000200006&lng=en&tln g=es)
- Rocha-Loredo, A. G., & Ramírez-Marcial, N. (2009). Producción y descomposición de hojarasca en diferentes condiciones sucesionales del bosque de pino-encino en Chiapas, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, (84), 1–12. Retrieved from [http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci\\_arttext&pid=S0366-21282009000100001](http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0366-21282009000100001)
- Rodríguez-Ortiz, G., Aldrete, A., González-Hernández, V. A., De los Santos-Posadas, H. M., Gómez-Guerrero, A., & Fierros-González, A. M. (2011). ¿Afecta los aclareos la acumulación de biomasa aérea en una plantación de *Pinus patula*? *Agrociencia*, 45(6), 719–732. Retrieved from [http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci\\_arttext&pid=S1405-31952011000600007](http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1405-31952011000600007)
- Ryan, M. G., Binkley, D., Fownes, J. H., Giardina, C., & Senock, R. S. (2004). An experimental test of the causes of forest growth decline with stand age. *Ecological Monographs*, 74(3), 393–414. Retrieved from <https://www.fs.usda.gov/treesearch/pubs/12397>
- SAS Institute Inc. (2009). SAS® web report studio 4.2; User's guide. Cary, NC: Author
- Schöngart, J. (2008). Growth-Oriented Logging (GOL): A new concept towards sustainable forest management in Central Amazonian várzea floodplains. *Forest Ecology and Management*, 256(1-2), 46–58. doi: 10.1016/j.foreco.2008.03.037
- Schulze, E. D., Körner, C., Law, B. E., Haberl, H., & Luysaert, S. (2000). Large-scale bioenergy from additional harvest of forest biomass is neither sustainable nor greenhouse gas neutral. *GCB Bioenergy*, 4(6), 611–616. doi: 10.1111/j.1757-1707.2012.01169.x
- Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT). (2014). Programa Nacional Forestal 2014-2018. Retrieved from [https://www.ccmss.org.mx/wp-content/uploads/2014/10/Programa\\_Nacional\\_Forestal\\_2014-2018.pdf](https://www.ccmss.org.mx/wp-content/uploads/2014/10/Programa_Nacional_Forestal_2014-2018.pdf)
- Soriano-Luna, M. Á., Ángeles-Pérez, G., Guevara, M., Birdsey, R., Pan, Y., Vaquera-Huerta, H., Valdez-Lazalde, J. R., ...Vargas, R. (2018). Determinants of above-ground biomass and its spatial variability in a temperate forest managed for timber production. *Forests*, 9(490), 1–20. doi: 10.3390/f9080490
- Soriano-Luna, M. A., Ángeles-Pérez, G., Martínez-Trinidad, T., Plascencia-Escalante, F. O., & Razo-Zárate, R. (2015). Estimación de biomasa aérea por componente estructural en Zacualtipán, Hidalgo, México. *Agrociencia*, 49(4), 423–438. Retrieved from [http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci\\_arttext&pid=S1405-31952015000400006](http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1405-31952015000400006)

- Strukelj, M., Brais, S., & Paré, D. (2015). Nine-year changes in carbon dynamics following different intensities of harvesting in boreal aspen stands. *European Journal of Forest Research*, 134(5), 737–754. doi: 10.1007/s10342-015-0880-4
- Valentini, R., Matteucci, G., Dolman, A. J., Schulze, E. D., Rebmann, C., Moors, E. J., Granier, A., ...Jarvis, P. G. (2000). Respiration as the main determinant of carbon balance in European Forests. *Nature*, 404(6780), 861–865. doi:10.1038/35009084
- Vargas, R., Yépez, E. A., Andrade, J. L., Ángeles, G., Arredondo, T., Castellanos, A. E., Delgado, B. J., ...Watts, C. (2013). Progress and opportunities for monitoring greenhouse gases fluxes in Mexican ecosystems: The MexFlux network. *Atmósfera*, 26(3), 325–336. Retrieved from <https://www.revistascca.unam.mx/atm/index.php/atm/article/view/30690>
- Velázquez, M. A., Ángeles, P. G., Llanderal, O. T., Román, J. A. R., & Reyes, H. V. (2004). Monografía de *Pinus patula*. México: Colegio de Postgraduados, Comisión Nacional Forestal.
- Vignote, P. S., Martínez, R. I., & Villasante, P. A. (2011). La silvicultura como primera operación de transformación de la madera. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales*, 2(4), 5–12. Retrieved from [http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci\\_arttext&pid=S2007-11322011000200002&lng=es&nrm=iso](http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S2007-11322011000200002&lng=es&nrm=iso)
- Wang, S. Y., Chang, F. C., Lee, I. C., Yang, S. L., & Lin, F. C. (2005). The study on the effective utilization of Japanese cedar thinned logs. *Journal of the Experimental Forest of National Taiwan University*, 19(4), 293–300. doi: 10.1038/s41598-018-21510-x
- Zhao-gang, L., & Feng-ri, L. I. (2003). The generalized Chapman-Richard function and applications to tree and stand growth. *Journal of Forestry Research*, 14(1), 19–26. doi: 10.1007/BF02856757

