



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD (IIES)
MANEJO INTEGRAL DE ECOSISTEMAS

RECONSTRUCCIÓN DENDROCRONOLÓGICA DE LA HISTORIA DE
ESTABLECIMIENTO DE *Pinus pseudostrobus* y *Abies religiosa* EN LA RESERVA DE
LA BIOSFERA MARIPOSA MONARCA

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

JESÚS EDUARDO SÁENZ CEJA

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. DIEGO RAFAEL PÉREZ SALICRUP
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y
SUSTENTABILIDAD (IIES), UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. MIGUEL MARTÍNEZ RAMOS
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y
SUSTENTABILIDAD (IIES), UNAM
DRA. MARÍA TERESA VALVERDE VALDÉS
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

MÉXICO, D.F. OCTUBRE, 2015



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD (IIES)
MANEJO INTEGRAL DE ECOSISTEMAS

RECONSTRUCCIÓN DENDROCRONOLÓGICA DE LA HISTORIA DE
ESTABLECIMIENTO DE *Pinus pseudostrobus* y *Abies religiosa* EN LA RESERVA DE
LA BIOSFERA MARIPOSA MONARCA

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

JESÚS EDUARDO SÁENZ CEJA

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. DIEGO RAFAEL PÉREZ SALICRUP
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y
SUSTENTABILIDAD (IIES), UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. MIGUEL MARTÍNEZ RAMOS
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y
SUSTENTABILIDAD (IIES), UNAM
DRA. MARÍA TERESA VALVERDE VALDÉS
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

MÉXICO, D.F. OCTUBRE, 2015

Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente.-

Por medio de la presente, me permito informar a usted, que en reunión ordinaria del Subcomité por Campo de Conocimiento de (Ecología y Manejo Integral de Ecosistemas) del Posgrado en Ciencias Biológicas, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **Maestro en Ciencias Biológicas** del alumno **Jesús Eduardo Sáenz Ceja** con número de cuenta **411073066** con la tesis titulada: **"Reconstrucción dendrocronológica de la historia de establecimiento de Pinus pseudostrobus y Abies religiosa en la Reserva de la Biósfera Mariposa Monarca"** bajo la dirección de : **Dr. Diego Rafael Pérez Salicrup**, Tutor principal.

Presidente:	Dr. José Manuel Maass Moreno
Vocal:	Dra. María Isabel Ramírez Ramírez
Secretario:	Dr. Miguel Martínez Ramos
Suplente:	Dr. Manuel Eduardo Mendoza Cantú
Suplente:	Dra. María Teresa Valverde Valdés

Sin otro particular, quedo de usted.

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 20 de julio de 2015

M. del Coro Arizmendi Arriaga

Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga
Coordinadora del Programa



AGRADECIMIENTOS

Al Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM

Al CONACYT por el apoyo económico otorgado a través de la “Beca de Inversión en el Conocimiento”, que me fue proporcionada para realizar mis estudios de maestría.

Al proyecto SEP-CONACYT 2010-154434 titulado “Efecto de disturbios naturales y humanas en bosques de coníferas de la Reserva de la Biósfera Mariposa Monarca: Implicaciones para el manejo del fuego” por su apoyo económico durante el muestreo en campo.

A mi tutor principal, el Dr. Diego Rafael Pérez Salicrup, y a los miembros de mi comité tutorial, el Dr. Miguel Martínez Ramos y la Dra. María Teresa Valverde Valdés, por su orientación, disposición, tiempo, comentarios y sugerencias durante el desarrollo del proyecto de maestría.

AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL

Al Ing. J. Trinidad Sáenz, a la C. Blanca Ceja y a la C. Lizeth Sáenz por su apoyo en el muestreo y procesamiento de las muestras dendrocronológicas, y por su invaluable apoyo durante mis estudios, desde Preescolar hasta la Maestría. Gracias por su compañía en el camino de la vida y por haberme dado la mejor educación posible. Sin duda, su mejor legado.

A los CC. Álvaro González, Diego González, Javier Colín, Luis Lara, al Lic. Anastasio Sarmiento y al Lic. Gerardo Segundo, por su valioso apoyo durante el contacto con las autoridades ejidales y comunales, así como en el muestreo en campo.

A los Comisariados Ejidales y Comunales de Chincua, Jesús Nazareno, Hervidero y Plancha, Las Trojes, El Asoleadero, El Paso, Carpinteros, San Juan Zitácuaro y Vare Chiquichuca, así como a la Dirección de la Reserva de la Biósfera Mariposa Monarca, por su autorización y apoyo para realizar el muestreo en campo.

A los miembros del Jurado de Examen, Dr. José Manuel Maass Moreno, Dr. Miguel Martínez Ramos, Dra. María Isabel Ramírez Ramírez, Dr. Manuel Eduardo Mendoza Cantú y Dra. María Teresa Valverde Valdés, por sus aportaciones, comentarios y correcciones durante la revisión de la presente tesis.

Al Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad (IIES), por su apoyo durante mis estudios de maestría. A los profesores y compañeros con los cuales compartí clases y experiencias. Especialmente a los integrantes del Laboratorio de Ecología del Manejo de Recursos Forestales, por sus comentarios y observaciones durante el desarrollo del proyecto.

Al H. Consejo Técnico de la Escuela Nacional de Estudios Superiores (ENES) Unidad Morelia, por aprobar mi solicitud de titulación de la Licenciatura en Ciencias Ambientales mediante estudios de posgrado. Al Lic. Alejandro Rebollar y a la Lic. Dolores Rodríguez por su apoyo administrativo durante el tránsito de Licenciatura a Maestría.

Al Mtro. Eduardo Ríos Patrón, al Ing. J. Trinidad Sáenz Reyes y a la Ing. Atzimba López Maldonado, por su valioso apoyo durante mis estudios de Licenciatura, en particular, durante el servicio social, meritorio del Premio al Servicio Social “Gustavo Baz Prada 2014” de la UNAM.

A los compañeros de la generación 2010-2013 de la Licenciatura en Ciencias Ambientales, con los cuales compartí logros, experiencias, dificultades y lo más importante, la amistad. Me animaron a conseguir mis objetivos académicos y a mantener el deseo de mejorar la situación ambiental. Admiro su trabajo, perseverancia, creatividad y espíritu de servicio a los demás.

A la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) por brindarme la mejor educación durante mis estudios de Licenciatura y Maestría, a través de sus investigadores, profesores, personal administrativos, trabajadores y su infraestructura física y digital. Por las herramientas, metodologías, y conocimientos aprendidos, los cuales, me permitirán desempeñar mi vida profesional de manera óptima. Y por haberme otorgado la Medalla “Gabino Barreda 2014”, máxima distinción que concede a sus alumnos, lo cual representa un gran estímulo para continuar esforzándome durante mi vida futura.

A Dios, por ser mi guía en el camino de la vida, mi soporte en los momentos difíciles, mi gran apoyo para lograr mis metas personales, y lo más importante, por ser mi amigo.

DEDICATORIA

Al Ing. J. Trinidad Sáenz Reyes, agrónomo forestal mexicano, graduado de la Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro (UAAAN), quien durante 30 años de vida profesional en el Instituto Nacional de Investigaciones Forestales Agrícolas y Pecuarias (INIFAP), ha generado conocimiento y tecnología para aprovechar, de manera sustentable, los recursos forestales de México. Además de ser un excelente profesionalista, es una excelente persona, un modelo a seguir.

ÍNDICE

Resumen.....	1
Abstract	2
1 Introducción	3
1.1 Reconstrucción del establecimiento de rodales	5
1.2 Establecimiento y regímenes de disturbio en poblaciones de coníferas.....	7
1.3 Planteamiento del problema	9
2 Objetivos	11
2.1 General.....	11
2.2 Particulares	11
3 Hipótesis.....	11
4 Antecedentes	12
4.1 Características biológicas de las especies de estudio	12
5 Métodos.....	15
5.1 Descripción del sitio de estudio.....	15
5.2 Diseño de muestreo	16
5.2.1 Selección de los sitios de muestreo	16
5.2.2 Muestreo dendrocronológico.....	20
5.3 Análisis de los datos	22
5.3.1 Análisis de las características de las muestras dendrocronológicas	22
5.3.2 Análisis de las frecuencias de pino y oyamel.....	22
5.3.3 Estimación de la edad.....	23
5.3.4 Distribución de edades y diámetros	24
5.3.5 Determinación del modo de establecimiento de rodales.....	24

6	Resultados	25
6.1	Características de las muestras	25
6.2	Frecuencia de <i>P. pseudostrobus</i> y <i>A. religiosa</i>	26
6.3	Distribución de diámetros.....	29
6.4	Distribución de edades.....	30
6.5	Establecimiento de rodales de <i>A. religiosa</i> y <i>P. pseudostrobus</i>	33
6.5.1	Establecimiento según la altitud y la zona de la RBMM	33
6.5.2	Establecimiento según la altitud y orientación de ladera	38
7	Discusión.....	42
8	Conclusiones	48
9	Bibliografía.....	49

LISTA DE FIGURAS Y TABLAS

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Modos de establecimiento de las especies forestales a través del tiempo..	6
Figura 2. Individuos adultos de <i>Pinus pseudostrobus</i> y <i>Abies religiosa</i>	13
Figura 3. Mapa de localización de la Reserva de la Biosfera Mariposa Monarca (RBMM).	15
Figura 4. Imágenes de satélite de la RBMM y de las tres zonas de la RBMM (norte, centro, sur), del año 2013.	17
Figura 5. Localización geográfica de los sitios de muestreo y de los bosques de coníferas en 2011.	19
Figura 6. Extracción de los núcleos de crecimiento y vista de un núcleo de crecimiento recién extraído.	21
Figura 7. Sección transversal de un tronco de pino.....	22
Figura 8. Comparación del <i>skeleton plot</i> de una muestra, con una cronología maestra desarrollada para la RBMM.....	23
Figura 9. Características de las muestras dendrocronológicas en <i>Abies religiosa</i> y <i>Pinus pseudostrobus</i> en términos de la proporción de diferentes tipos de características	25
Figura 10. Proporción de <i>P. pseudostrobus</i> y <i>A. religiosa</i> según la altitud en las zonas norte, centro y sur de la RBMM.....	27
Figura 11. Mapa de distribución potencial de las dos especies de estudio, con base en la altitud, de los rodales dominados por <i>P. pseudostrobus</i> , <i>A. religiosa</i> , o codominantes.....	28
Figura 12. Distribución de los diámetros en <i>A. religiosa</i> y <i>P. pseudostrobus</i>	29
Figura 13. Distribución de las edades en <i>A. religiosa</i> y <i>P. pseudostrobus</i>	30
Figura 14. Edades promedio de los rodales de <i>A. religiosa</i>	31
Figura 15. Edades promedio de los rodales de <i>P. pseudostrobus</i>	32
Figura 16. Establecimiento de <i>A. religiosa</i> según la altitud y la zona de la RBMM, en rodales dominantes y codominantes.	35
Figura 17. Establecimiento de <i>P. pseudostrobus</i> según la altitud y la zona de la RBMM en rodales codominantes.	36

Figura 18. Establecimiento de <i>P. pseudostrabus</i> según la altitud y la zona de la RBMM, en rodales dominantes.....	37
Figura 19. Establecimiento de <i>A. religiosa</i> según la orientación de ladera y la altitud, en rodales dominantes y rodales codominantes.....	39
Figura 20. Establecimiento de <i>P. pseudostrabus</i> en rodales codominantes.....	40
Figura 21. Establecimiento de <i>P. pseudostrabus</i> según la orientación de ladera y la altitud, en rodales dominantes.....	41

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Superficie calculada (hectáreas) según la cota de elevación (msnm) en el corredor Chincua-Campanario-Cerro Pelón de la RBMM.....	18
Tabla 2. Características de los transectos altitudinales en los cuales se establecieron los sitios para el muestreo de edades de establecimiento de los árboles en la RBMM.....	20
Tabla 3. Distribución de la dominancia de los rodales según la altitud, zona y orientación de ladera.....	26
Tabla 4. Superficie calculada de los rodales dominados por <i>P. pseudostrabus</i> , <i>A. religiosa</i> y ambas especies en la RBMM.....	27
Tabla 5. Intervalo de edades en los rodales donde se colectaron muestras de <i>A. religiosa</i>	30
Tabla 6. Intervalo de edades en los rodales donde se colectaron muestras de <i>P. pseudostrabus</i> ..	32

RESUMEN

La reconstrucción de la historia de establecimiento de las poblaciones forestales permite entender su dinámica demográfica, su adaptación a regímenes de disturbios, su capacidad de regeneración y proyectarla en escenarios distintos. En bosques de coníferas, se ha propuesto que el establecimiento de rodales dominados por *Pinus spp.* ocurre de forma continua en el tiempo, y se asocia a disturbios frecuentes y poco severos, mientras que en *Abies spp.* el establecimiento ocurre por pulsos sincrónicos, asociados a disturbios poco frecuentes y de alta severidad. En México, la información sobre el establecimiento de poblaciones de coníferas es escasa, en particular, cuando las especies forman rodales codominantes. Los objetivos de este estudio fueron determinar los intervalos altitudinales que ocupan los rodales dominados y codominados por *Pinus pseudostrobus* Lindl. y *Abies religiosa* (H.B.K.) Schl. et Cham., en la Reserva de la Biosfera Mariposa Monarca (RBMM); comprobar si en rodales monodominantes el establecimiento de *P. pseudostrobus* ha sido continuo y el de *A. religiosa* ha sido por pulsos, y determinar el modo de establecimiento de ambas especies en rodales codominantes. Se establecieron 32 sitios de muestreo a lo largo de seis transectos, ubicados sobre un gradiente altitudinal entre 2,400-3,300 m. Cada sitio se ubicó con una diferencia de 150 m de altitud. Tres transectos se ubicaron en laderas con orientación norte, y tres en laderas con orientación sur. Para cada combinación de factores (altitud y orientación), dos transectos se ubicaron en la región norte, dos en la región central y dos en la región sur. En cada sitio, se seleccionaron 25 árboles con un diámetro normal mayor de 25 cm y se determinó su edad mediante el método dendrocronológico. El tamaño total de muestra fue de 800 árboles. Los resultados indican que los rodales dominados por *A. religiosa* se localizan en altitudes mayores de 3,150 msnm, los rodales codominantes se encuentran entre 2,850-3,150 msnm, mientras que los rodales dominados por *P. pseudostrobus* se localizan por debajo de 2,850 msnm. Los rangos de edades encontrados fueron 10-120 años para *P. pseudostrobus* y 12-106 años para *A. religiosa*. El establecimiento de las poblaciones en ambas especies aparentemente ha sido continuo, tanto en rodales dominantes como codominantes, lo cual sugiere que los regímenes de disturbios podrían haber sido severamente modificados por las actividades humanas, aunque hay pocas referencias sobre los regímenes naturales de disturbios en la RBMM. Aparentemente estas poblaciones no requieren disturbios de gran magnitud para detonar su regeneración. Se requiere realizar un manejo de los disturbios que imite los regímenes de disturbios naturales en rodales dominantes y codominantes.

ABSTRACT

The reconstruction of the establishment history of populations allows us to understand their demographic dynamic, their adaptation to disturbance regimes and their capacity to regenerate in normal conditions or under distinct scenarios. In coniferous forests, it has been proposed that the establishment in stands dominated by *Pinus spp.* is continuous in time, and is associated to frequent and few severe disturbances, while the establishment in stands dominated by *Abies spp.* occurs in synchronic pulses, and is associated to infrequent and moderately severe disturbances. In Mexico, the information about the establishment of conifer populations is scarce, particularly in codominant stands. The objectives of this study were: 1) to determine the altitudinal ranges occupied by monodominant and codominant stands of *Pinus pseudostrabus* Lindl. and *Abies religiosa* (H.B.K.) Schl. et Cham., two species widely distributed in Mexico; 2) to determine whether, in monodominant stands the establishment of *P. pseudostrabus* has been continuous, while in monodominant stands of *A. religiosa*, it has been by pulses; 3) to identify the establishment frequency of both species in codominant stands. The study area was the Monarch Butterfly Biosphere Reserve (MBBR). We established 32 sample points along the MBBR, in hillsides with northern and southern slopes, located on six transects that represented an altitudinal gradient between 2,400-3,300 meters above sea level. The points were located with an altitudinal difference of 150 masl. In each site, we selected 25 trees with diameter at breast height > 25 cm. For each tree, its age was estimated through the dendrochronology method. We sampled a total of 800 trees. The results indicate that the stands dominated by *A. religiosa* are located in elevations higher 3,150 m, the codominant stands are located between 2,850-3,150 m, and the stands dominated by *P. pseudostrabus* are located below 2,850 m. The age ranges were 10-120 years old for *P. pseudostrabus* and 12-106 years old for *A. religiosa* individuals. In both species, the establishment has been continuous in time, in both monodominant and codominant stands. This suggests that the disturbance regimes in this forest have been severely modified by human activities; that the populations do not regenerate depending on disturbances that cause their replacement, and that both species have been developed under the same disturbance regimes. It is necessary to manage the disturbance regime to simulate the natural dynamics in the monodominant and the codominant stands.

1 INTRODUCCIÓN

Los estudios sobre la historia de establecimiento de poblaciones permiten entender la dinámica demográfica y la potencial adaptación de las especies a condiciones ambientales y a distintos regímenes de disturbios (Korb *et al.*, 2013). Asimismo, pueden aportar información muy relevante para evaluar su capacidad de regeneración y su respuesta tanto a disturbios humanos, tales como los ciclos de extracción asociados a métodos silvícolas, como a disturbios naturales, como fuegos y plagas (Daniel *et al.*, 1982; Gadow *et al.*, 2004). Además, en el contexto de los impactos asociados al cambio global, entender la historia de establecimiento de las poblaciones de organismos longevos, como los árboles, permitiría proyectar su regeneración en contextos y escenarios distintos (Chauchard *et al.*, 2010; Yocom *et al.*, 2010). Por último, el conocimiento de la historia de establecimiento de las poblaciones podría guiar estrategias de aprovechamiento y restauración (Kaufmann *et al.*, 2003).

Las coníferas constituyen un grupo con alta importancia ecológica y económica, por lo que es necesario realizar estudios sobre la historia de establecimiento de sus poblaciones. Las coníferas se originaron durante el periodo Devónico (hace 400 millones de años) y algunos géneros como *Pinus*, *Abies* y *Pseudotsuga* migraron hacia México y Centroamérica apenas hace dos millones de años, en donde las coníferas crearon centros de diversificación genética (Rzedowski *et al.*, 1973). Actualmente, conforman bosques relictos en las zonas montañosas de México, en los cuales se ha documentado que tienen una alta diversidad genética (Gugger *et al.*, 2011; Cruz *et al.*, 2011), a pesar de que la mayor extensión superficial de estos géneros ocurre en zonas boreales (Sánchez, 2008).

En México, el 80% de la producción forestal proviene del aprovechamiento de bosques de coníferas, en particular, de los géneros *Pinus* y *Abies* (Lara, 2010; Caballero, 2010). Además, son importantes reservorios de biodiversidad (Cornejo *et al.*, 2003), y se consideran como comunidades muy sensibles a los disturbios, muchos de ellos asociados al cambio climático global, al aprovechamiento ilegal, al cambio en los regímenes de disturbios, como el fuego, y a técnicas de extracción silvícolas inadecuadas (Jardel, 1995; Sáenz *et al.*, 2012). De allí la necesidad de realizar estudios que proporcionen información ecológica bien documentada, que

permita la elaboración de planes de manejo cuyo propósito sea asegurar la continuidad de las poblaciones naturales de coníferas en el tiempo (Chapin *et al.*, 2013).

Existen pocos estudios sobre el establecimiento de rodales en bosques templados de México. La mayor parte de ellos han evaluado los efectos de métodos silvícolas en la regeneración natural de algunas coníferas (Ávila, 2000). Por ello, se requiere mayor información demográfica sobre el establecimiento de rodales en el centro y sur de México, particularmente, en la Faja Volcánica Transmexicana y Sierra Madre del Sur, pues la mayoría de los estudios de establecimiento de coníferas se han desarrollado en rodales del norte del país (Fulé y Covington, 1998; Heyerdahl y Alvarado, 2003; González *et al.*, 2007; Ávila *et al.*, 2013, Poulos *et al.*, 2013).

Asimismo, se requiere conocer los intervalos altitudinales en los cuales se distribuyen los rodales dominantes y codominantes de los bosques de coníferas, pues potencialmente podrían representar condiciones ambientales y regímenes de disturbios contrastantes (Mast *et al.*, 1998). Además, podría dar información sobre el efecto que ejerce el cambio climático global sobre la distribución de las especies de coníferas, las cuales se consideran como un grupo vulnerable, ya que un aumento de la temperatura y menor precipitación disminuiría su vigor, y podría causar su desaparición en hábitat de alta montaña (Villers y Trejo, 2004). Mediante una reconstrucción de la edad de establecimiento de las coníferas, se podría conocer si hay indicios de una migración de las coníferas hacia altitudes mayores (Sáenz *et al.*, 2010).

En el contexto del manejo forestal, se requiere mayor información demográfica, a través de datos que permitan desarrollar recomendaciones silvícolas que guíen estrategias de restauración ecológica (Kaufmann *et al.*, 2003). La regeneración de las poblaciones forestales es una de las preocupaciones más importantes para el abastecimiento de la industria forestal y para la provisión de servicios ecosistémicos (Daniel *et al.*, 1982). Dicha regeneración depende de la interacción de las técnicas de aprovechamiento, los regímenes de disturbio naturales y la alteración de los mismos por las actividades humanas, y del efecto de disturbios a gran escala, como el cambio climático (Johnston *et al.*, 2009; Doyon y Bouffard, 2009).

1.1 Reconstrucción del establecimiento de rodales

El establecimiento se define como el periodo requerido por una planta para desarrollar un sistema radicular normal, es decir, cuando las raíces pueden absorber nutrientes y agua de una manera óptima (Watson, 1997). Es el periodo más crítico en la vida de una planta, pues está sometido a un estrés extremo, y refleja su capacidad de aclimatación a las condiciones ambientales e interacciones bióticas que pueden limitar su supervivencia. Entre la etapa de germinación y el establecimiento, la tasa de mortalidad en las poblaciones es muy alta (Barnes *et al.*, 1998). El éxito del establecimiento depende de cuatro factores: el ambiente radicular (propiedades del suelo, ecología del suelo), la ecofisiología del árbol (microclima, fenología, tolerancia al estrés), la calidad de planta y el manejo del terreno (Hirons y Percival, 2012).

La reconstrucción histórica de los eventos de establecimiento en rodales forestales permite identificar dinámicas de regeneración de las poblaciones, el origen de los cambios en su estructura demográfica en el tiempo, su relación con regímenes de disturbio, regímenes climáticos o eventos asociados con la historia del sitio, además de permitir el diagnóstico del estado de conservación de las poblaciones y detectar si existe una falta de regeneración (Mast *et al.*, 1998; Waring y Running 1998). Además, permite cuantificar los lapsos de establecimiento de los individuos a través de la estimación de sus edades (Mast *et al.*, 1998; Kaufmann *et al.*, 2003; Poulos *et al.*, 2013).

En el grupo de las coníferas, la regeneración de las poblaciones es un proceso que involucra la reproducción sexual como única vía de propagación en condiciones naturales (Nieto *et al.*, 2003). Las coníferas son organismos iteróparos, es decir, tienen varios eventos de reproducción a lo largo de su vida (Badii *et al.*, 2013). Se ha documentado que la frecuencia en los eventos de reproducción de las poblaciones de coníferas es de ciclos entre 2 y 10 años, aunque puede variar entre géneros. Generalmente se reconoce que *Picea* y *Abies* producen semillas cada 3 a 7 años, mientras que en *Pinus* ocurre entre 2 y 10 años (Arista y Talavera, 1995; Bonner *et al.*, 2008).

En poblaciones de árboles se reconocen dos principales modos de establecimiento con respecto a su distribución en el tiempo: continuo y por pulsos. El primero se refiere a la regeneración continua de las poblaciones a través del tiempo, por lo que se pueden encontrar individuos de

diferentes edades en un mismo rodal (de muchas cohortes mezcladas), resultando en rodales de lo que se conoce como estructura multietánea (Mast *et al.*, 1999; Brown y Cook, 2006). Este tipo de establecimiento generalmente se asocia a sitios con disturbios frecuentes y poco severos (Kaufmann *et al.*, 2003) y a una estructura de edades con una elevada proporción de individuos jóvenes (Poulos *et al.*, 2013) (Figura 1A).

El establecimiento por pulsos se refiere a la existencia de eventos discretos o sincrónicos de regeneración, lo que da a lugar a rodales con individuos de pocas cohortes, o con poca variación en su edad, lo que se conoce como rodales de estructura coetánea (Shawn *et al.*, 2008). Los eventos discretos de regeneración se asocian con grandes disturbios, como fuegos severos o con la extracción silvícola a matarrasa (Sensenig *et al.*, 2013). La estructura de edades generalmente presenta una baja proporción de individuos jóvenes (Mast *et al.*, 1999) (Figura 1B).

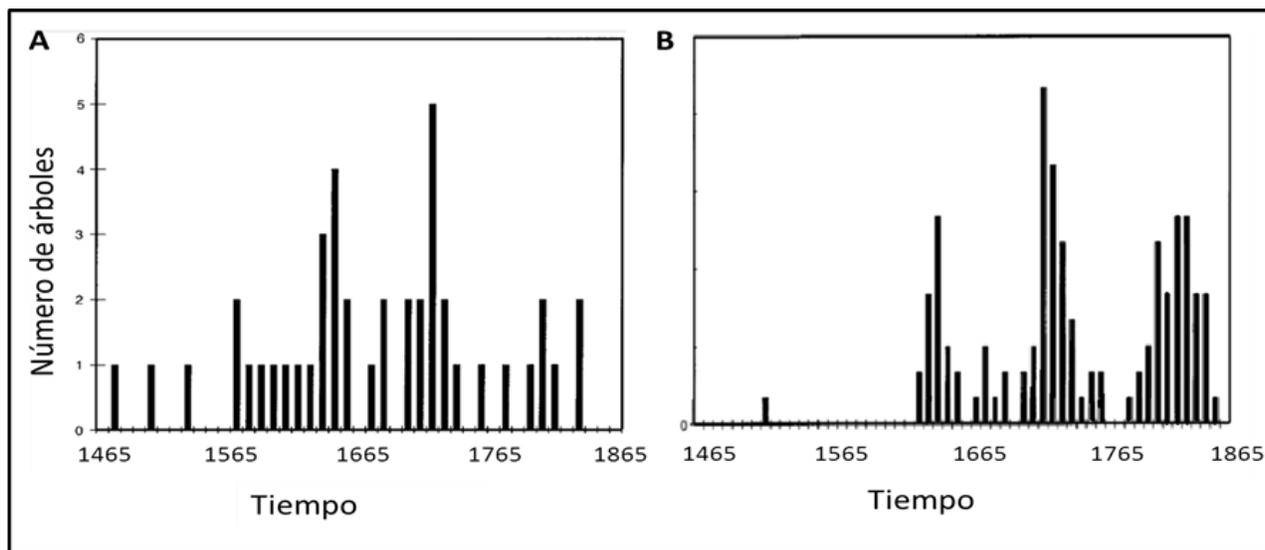


Figura 1. Modos de establecimiento de las especies forestales a través del tiempo: A) Continuo, B) Por pulsos. Modificado de Mast *et al.* (1999). La variable tiempo se refiere al año calculado de establecimiento de los individuos a partir de su edad al momento del muestreo.

1.2 Establecimiento y regímenes de disturbio en poblaciones de coníferas

El establecimiento de los nuevos individuos de una población implica la superación de condiciones estresantes y recursos limitados, además del efecto de disturbios (Barnes *et al.*, 1998). Los ecosistemas forestales son sistemas dinámicos afectados por procesos de disturbio y de sucesión (Tilman, 1993; Palmer *et al.*, 1997). Los disturbios son eventos discretos en el tiempo que restringen o promueven el reclutamiento de nuevos individuos en las poblaciones, lo cual, a su vez, influye en la dinámica demográfica de los rodales y en la dinámica funcional de las comunidades (Ribbens *et al.*, 1994; De Steven y Wright, 2002). El efecto de los disturbios, conocido como perturbación, puede desarrollarse a largo plazo, o bien, de forma inmediata, lo cual puede modificar la estructura de las poblaciones y comunidades, e incluso, aumentar o disminuir su capacidad para regenerarse (Attiwill, 1994; Martínez y García, 2007).

En los bosques de coníferas, el fuego es uno de los factores de disturbio más importantes, puesto que determina, en gran medida, la regeneración poblacional, y promueve la diversidad estructural y la heterogeneidad del ecosistema (González *et al.*, 2007). El régimen de fuegos puede variar según los géneros dominantes en cada bosque. Por ejemplo, para fomentar el establecimiento de nuevos individuos, se ha propuesto que los bosques dominados por el género *Pinus* presentan un régimen de fuegos superficiales, frecuentes y poco severos, mientras que los dominados por el género *Abies* se caracterizan por fuegos de copa moderados y poco frecuentes (Fulé y Covington, 1998; Jardel, 2006; Ángeles y López, 2009).

El régimen de fuegos está, a su vez, relacionado con el régimen de sequías, cuyo efecto sobre los bosques de coníferas se ha documentado, en mayor medida, en el norte de México y el sur de Estados Unidos (Brown, 2006; Fulé *et al.*, 2007; Yocom *et al.*, 2010). En particular, se ha proyectado que la sequía puede modificar el establecimiento de plántulas, de forma positiva, como en *P. ponderosa* Douglas ex Lawson (Mast *et al.*, 1998), o de forma negativa, como ocurre en *P. strobiformis* Engelmann (Looney, 2013). El efecto negativo de la sequía es mayor en géneros como *Picea*, *Abies* y *Pseudotsuga*, que habitan ambientes muy fríos y en altitudes elevadas (Adams *et al.*, 1985; Bigler *et al.*, 2007).

Particularmente en rodales de *Pinus*, la incidencia de plagas y enfermedades generalmente limita la regeneración de las poblaciones (Collins *et al.*, 2012). Por ejemplo, las plagas de descortezadores (*Dendroctonus sp.*) y hongos (*Fusarium sp.*) generan una alta mortalidad, y se ha documentado que, a largo plazo, este factor puede promover el cambio en la dominancia de *Pinus* a la dominancia de árboles de otros géneros como *Abies*, *Populus* o *Quercus* (Pelz y Smith, 2012; Martínez *et al.*, 2014).

Se ha documentado también el efecto sobre la regeneración de poblaciones con respecto a la caída de ramas o árboles, como resultado de fuertes vientos, y por el aprovechamiento forestal en géneros como *Abies*, *Picea* y *Pinus* (Shawn *et al.*, 2008; Zhang *et al.*, 2014). Por ejemplo, la caída de individuos puede causar la muerte de muchas plántulas (Ángeles y López, 2009), o bien, promover la regeneración en el rodal debido a la apertura de claros (Lara *et al.*, 2009). El aprovechamiento forestal modifica los patrones de sucesión forestal, ya que puede promover la dominancia de especies diferentes a las anteriores al disturbio. Un ejemplo, el caso en que rodales dominados por *Pinus spp.* son sustituidos por *Abies spp.*, o por latifoliadas como los géneros *Populus*, *Quercus*, *Arbutus* y otras (Stearns, 2002; Murillo, 2009; Brose y Waldrop, 2010; Looney, 2013). Otros disturbios que afectan el establecimiento de coníferas son la incidencia de heladas y nevadas (Viveros *et al.*, 2007; Brose y Waldrop, 2010), y la depredación de semilla por la fauna silvestre (Flores *et al.*, 2011; Looney, 2013) o por el ganado (Kerns *et al.*, 2011).

Los disturbios generalmente actúan en interacción o sinergia, como se ha documentado en el caso de la sequía y el fuego, o la sequía y el ataque de plagas (Brown, 2006; Fulé *et al.*, 2007; Bigler *et al.*, 2007). Por otro lado, entre las distintas especies de coníferas operan regímenes de disturbio bastante contrastantes (Rehfeldt *et al.*, 2014). Por ejemplo, en el caso de los bosques dominados por los géneros *Pinus* y *Juniperus*, se ha postulado que tienen un régimen de disturbios muy frecuentes, de poca severidad e intensidad, lo que en conjunto genera un patrón de regeneración continua, mientras que los bosques dominados por los géneros *Picea*, *Abies* y *Pseudotsuga*, se presentan disturbios poco frecuentes, de severidad media o alta, lo cual genera reclutamientos de forma sincrónica o por pulsos (Kaufmann *et al.*, 2003; Xin y Zhang 2012; Korb *et al.*, 2013).

En rodales codominantes de coníferas, el efecto de los disturbios puede ser contrastante entre géneros y especies codominantes (North *et al.*, 2005). Por ejemplo, para rodales codominantes de *Pinus-Abies*, el establecimiento de *Abies spp.* se ve favorecido por métodos silvícolas de bosque regular, en que se aprovechan hectáreas completas, es decir, con grandes disturbios, mientras que el establecimiento de *Pinus spp.* es más alto cuando se realizan quemas prescritas, es decir, con disturbios de menor magnitud (Desplanque *et al.*, 1998; Walker *et al.*, 2012).

El cambio en el régimen de disturbios, o la ocurrencia de grandes disturbios, como fuegos de alta magnitud, pueden cambiar el modo de establecimiento de las especies en rodales codominantes, tal como se ha documentado en rodales codominados por *Pinus spp.* y *Pseudotsuga spp.*, cuyo establecimiento se tornó por pulsos (Kaufmann *et al.*, 2003). O bien, los disturbios pueden favorecer a una de las especies codominantes, lo cual, a largo plazo, tiene efectos sobre la estructura y composición de los rodales y sobre las estrategias de manejo (Chokkalingam y White, 2000; Waring y O'Hara, 2009).

1.3 Planteamiento del problema

Los bosques de coníferas del trópico mexicano se han considerado como relictos de las glaciaciones del Pleistoceno, y su existencia se debe a que la altitud genera un gradiente de condiciones ambientales (temperatura y precipitación), de manera análoga al gradiente de condiciones que genera la latitud (Tranquilini, 1979; Sánchez, 2008). En las condiciones ambientales de las latitudes o altitudes bajas (con menor humedad relativa), se favorece el establecimiento de géneros como *Taxus*, *Taxodium* y *Pinus*, mientras que en latitudes o altitudes altas (condiciones más húmedas), se favorece el establecimiento de *Abies*, *Picea* y *Pseudotsuga* (Cox *et al.*, 1973; Villarreal, 2009). Sin embargo, el cambio climático podría generar modificaciones en la distribución de las especies, como el desplazamiento de especies hacia altitudes mayores (Sáenz *et al.*, 2010).

El segundo aspecto de los bosques de coníferas del trópico mexicano, es que no obstante condiciones ambientales análogas, podrían experimentar regímenes de disturbio distintos a los reportados en bosques boreales (Yocom y Fulé, 2012). Otra alternativa es que las diferencias en

dichos regímenes se deban al impacto de las actividades humanas sobre las comunidades forestales (Heyerdahl y Alvarado, 2003).

Existe muy poca información sobre la distribución altitudinal de los rodales dominados o codominados por las especies de coníferas del trópico mexicano, y no se tienen descripciones sobre las dinámicas de establecimiento de poblaciones, y si éstas responden a regímenes de disturbio. Éste es el caso de los bosques de pino (*Pinus pseudostrobus* Lindl) y oyamel (*Abies religiosa* (H. B. K.) Schl. et Cham.). Ambas especies tienen amplia distribución en la Faja Volcánica Transmexicana, Sierra Madre del Sur y en algunas porciones de la Sierras Madre Oriental y Occidental (Farjon, 1976), y pueden formar rodales monoespecíficos, o bien, rodales codominantes (Madrigal, 1994). Estas especies representan una fuente importante de servicios ecosistémicos para las regiones donde se distribuyen, como productos maderables y no maderables, provisión de agua, retención de suelos y recreación. En el caso de los bosques de oyamel, son el hábitat de hibernación de la mariposa monarca (Cornejo e Ibarra, 2003).

Algunas de las preguntas planteadas en este trabajo fueron: ¿cuáles son las cotas de elevación y la superficie que ocupan los rodales dominantes y codominantes de ambas especies?, ¿el establecimiento de *P. pseudostrobus* ha sido continuo en rodales los monodominantes?, ¿el establecimiento de *A. religiosa* ha sido por pulsos en los rodales monodominantes?, ¿el establecimiento ha sido continuo o por pulsos en los rodales codominantes?

El presente trabajo de investigación permitirá conocer la distribución altitudinal de los rodales dominados y codominados por ambas especies, y si hay indicios que sugieran efectos del cambio climático sobre su distribución. Además, la información generada sobre los patrones de establecimiento de las especies permitirá sugerir si éstos responden a regímenes de disturbio que detonen la regeneración de las poblaciones. Dicha información podría servir para planificar estrategias específicas de manejo de los bosques dominados y codominados por pino y oyamel, así como de los disturbios naturales y antropogénicos que suceden dentro de ellos.

2 OBJETIVOS

2.1 General

Conocer la historia de establecimiento de *Pinus pseudostrobus* y *Abies religiosa* en la Reserva de la Biósfera de la Mariposa Monarca.

2.2 Particulares

- Determinar los intervalos altitudinales y el efecto de la altitud, la zona de la RBMM (norte, centro, sur) y la orientación de ladera (norte, sur) sobre la estructura poblacional en rodales monodominados y codominados por las dos especies de estudio.
- Conocer si el establecimiento de *P. pseudostrobus* ha sido continuo en rodales monodominantes.
- Conocer si el establecimiento de *A. religiosa* ha sido por pulsos en rodales monodominantes
- Conocer la historia de establecimiento de las dos especies en rodales codominantes.

3 HIPÓTESIS

En el caso de las especies de *P. pseudostrobus* y *Abies religiosa*, se propone que existe un gradiente de elevación bien definido donde se distribuyen estas especies. En segundo lugar, se propone que tendrían historias de establecimiento contrastantes en rodales monodominantes, en respuesta a los regímenes de disturbios contrastantes mencionados anteriormente. En codominancia, el establecimiento probablemente ocurre por pulsos en ambos géneros, ya que el dosel cerrado de *Abies* probablemente limite el establecimiento de *Pinus*, que es menos tolerante a la sombra, y el aporte mayor de carga de combustible de *Abies* y su acumulación en el tiempo deriva en eventos de disturbios de gran magnitud, y por tanto, se vería favorecido el establecimiento por pulsos (Pérez-Salicrup *et al.*, 2012; May, 2001).

4 ANTECEDENTES

4.1 Características biológicas de las especies de estudio

Pinus pseudostrabus (pino lacio o caníz) es una especie arbórea que alcanza de 30 a 40 metros de altura, presenta diámetros entre 40 a 80 cm; forma una copa redondeada (Figura 2A); tiene acículas en fascículos de cinco, flexibles y ligeramente colgantes; conos ovoides, de 8 a 10 cm de largo, encorvados y poco asimétricos, con semillas aladas y vagamente triangulares (Perry, 1991). En Michoacán, esta especie es el principal recurso maderable (Sáenz *et al.*, 2011). Se encuentra ampliamente distribuida desde los límites con el Estado de México hasta la región occidental de Michoacán, y en algunas porciones de la Sierra Madre del Sur. Habita sobre pendientes montañosas, sitios expuestos y de alta insolación, en elevaciones entre 2,200 y 3,200 msnm, sobre suelos predominantemente de origen volcánico. Se asocia generalmente con especies arbóreas como *Abies religiosa*, *P. montezumae* Lamb, *P. douglasiana* Martínez, *P. devoniana* Lindley, *P. pringlei* Shaw y *Quercus spp.*, aunque se le puede encontrar en rodales monodominantes (Madrigal, 1982).

Abies religiosa (oyamel) es una especie arbórea que alcanza más de 40 m de altura, diámetros entre 60-150 cm; forma una copa cónica (Figura 2B); sus acículas son lineares, alternas, dispuestas en espiral; conos erguidos, cilíndricos y oblongos, resinosos, de color moreno violáceo; sus semillas son aladas, oblongas, de 9-10 mm de largo, color castaño brillante (Nieto *et al.*, 2003). Se distribuye a lo largo de la Faja Volcánica Transmexicana, desde Jalisco hasta Veracruz. En Michoacán se encuentra en la región Oriente, la Sierra de Madero, el Pico de Tancítaro, Cerro Burro y la Sierra de Coalcomán, en climas templados y fríos, entre 2,800-3,500 msnm, en pendientes montañosas y cañadas, en suelos luvisoles. Regularmente forma rodales monodominantes, o se le encuentra asociado a *P. pseudostrabus* y *Q. laurina* Humb. Et Bonpl. (Madrigal, 1982).

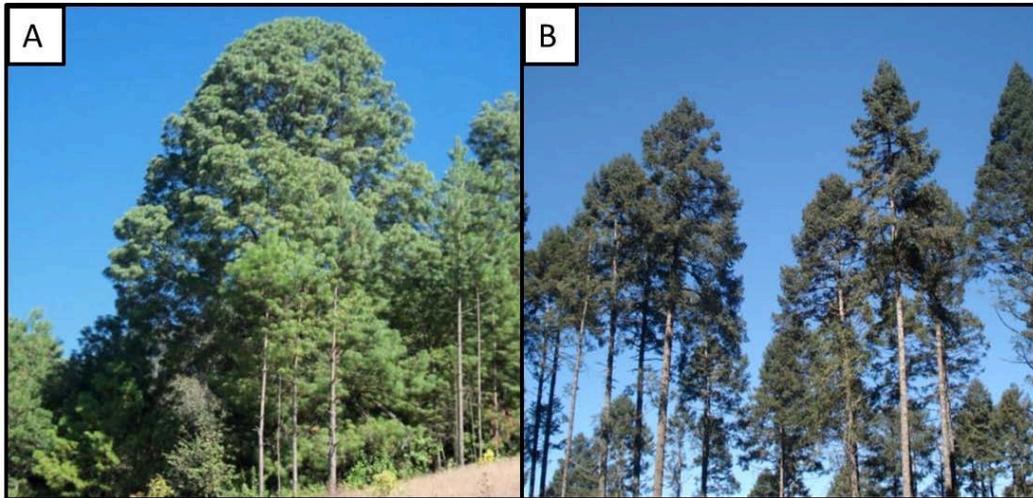


Figura 2. Individuos adultos de A) *Pinus pseudostrobus* y B) *Abies religiosa*

4.2 Estudios de establecimiento de *Pinus pseudostrobus* y *Abies religiosa*

Con respecto a *Pinus pseudostrobus*, Rodríguez y Fulé (2003) sugirieron que requiere de la incidencia de fuegos superficiales frecuentes para el establecimiento de nuevas plántulas, asociada con la apertura de claros que favorecen la germinación y la eliminación de la competencia en el sotobosque. En general, tiene una respuesta resiliente al fuego, pues presenta adaptaciones ecológicas como corteza gruesa, capacidad de autopoda y la recuperación de la copa cuando se queman total o parcialmente. Tiene una rápida germinación en campo, con una viabilidad que oscila entre 70 y 95% (Flores *et al.*, 2011).

Alanís *et al.* (2012) analizaron el establecimiento de *P. pseudostrobus* en un contexto de supresión del fuego en la Sierra Madre Oriental y confirmaron que la alteración del intervalo y de la severidad de los incendios, de ciclos anuales a intervalos de 9 años, han provocado su desaparición en varios sitios. Esta situación es similar a la de bosques de *P. ponderosa* en Estados Unidos, que a partir de la supresión del fuego, han cambiado su patrón de establecimiento, que era continuo, a uno por pulsos, con una alta proporción de individuos maduros en el presente (Fulé y Covington, 1997). Murillo (2009) encontró falta de regeneración y pocos individuos jóvenes en rodales conservados y aprovechados de esta especie en dos ejidos de la RBMM, lo cual probablemente ocurrió por la supresión del fuego y el desplazamiento de la especie por *Quercus spp.*, como consecuencia de la ausencia de grandes disturbios, debido a que el método

silvícola de selección empleado para el aprovechamiento forestal no ha permitido una apertura del dosel que facilite la regeneración de *Pinus spp.*, que es intolerante a la sombra.

En *Abies religiosa*, en cambio, su regeneración se favorece en respuesta a disturbios ocasionados por incendios de magnitud moderada (Ángeles y López, 2009). Esta especie aparentemente no forma bancos de semillas, los porcentajes de viabilidad son bajos y presenta un alto contenido de semillas vanas, bastante mortalidad y baja supervivencia de las plántulas en campo (Nieto *et al.*, 2003). Su regeneración es mayor en los claros que en el sotobosque (Lara *et al.*, 2009) y presenta una alta sincronía en cuanto a la producción de conos, en periodos muy cortos de tiempo (Ibarra y Cornejo, 2007).

Con respecto a la estructura demográfica de las poblaciones de oyamel, Cuevas *et al.* (2011) encontraron una alta proporción de individuos jóvenes en los bosques de *A. religiosa* en la Sierra de Manantlán, Jalisco, en sitios que sufrieron anteriormente grandes disturbios. Por otro lado, en la RBMM, Murillo (2009) encontró buena regeneración de plántulas pero una alta mortandad en juveniles, aparentemente por efecto de la competencia en el sotobosque, y una proporción baja de árboles adultos como consecuencia de la extracción de los árboles con mayor diámetro. Por último, Sáenz *et al.* (2012) proponen que el hábitat adecuado para el establecimiento de *A. religiosa* se reducirá, por efecto del cambio climático, pasando de una altitud de 2,900 msnm a 3,250 msnm, como el límite inferior de su distribución en la RBMM.

5 MÉTODOS

5.1 Descripción del sitio de estudio

La Reserva de la Biósfera Mariposa Monarca (RBMM) se localiza entre los límites del Estado de México y Michoacán (Figura 3). Cubre una superficie de 56,256 hectáreas, de las cuales el 24% corresponde a la Zona Núcleo, mientras que el resto pertenece la Zona de Amortiguamiento (Alonso *et al.*, 2009). Fisiográficamente, la RBMM pertenece a la Faja Volcánica Transmexicana (Sánchez *et al.*, 2005). El área se caracteriza por macizos montañosos, compuestos por sierras y lomeríos, en los cuales predominan suelos Andosoles, Acrisoles y Luvisoles, de origen volcánico (CONANP, 2001). La altitud varía entre 2,020 y 3,640 msnm. La temperatura media anual oscila, según la región de la RBMM, entre 8 y 22°C, y la precipitación media anual entre 700 y 1,250 mm, con climas semifríos subhúmedos y templados subhúmedos (Carranza *et al.*, 2010).

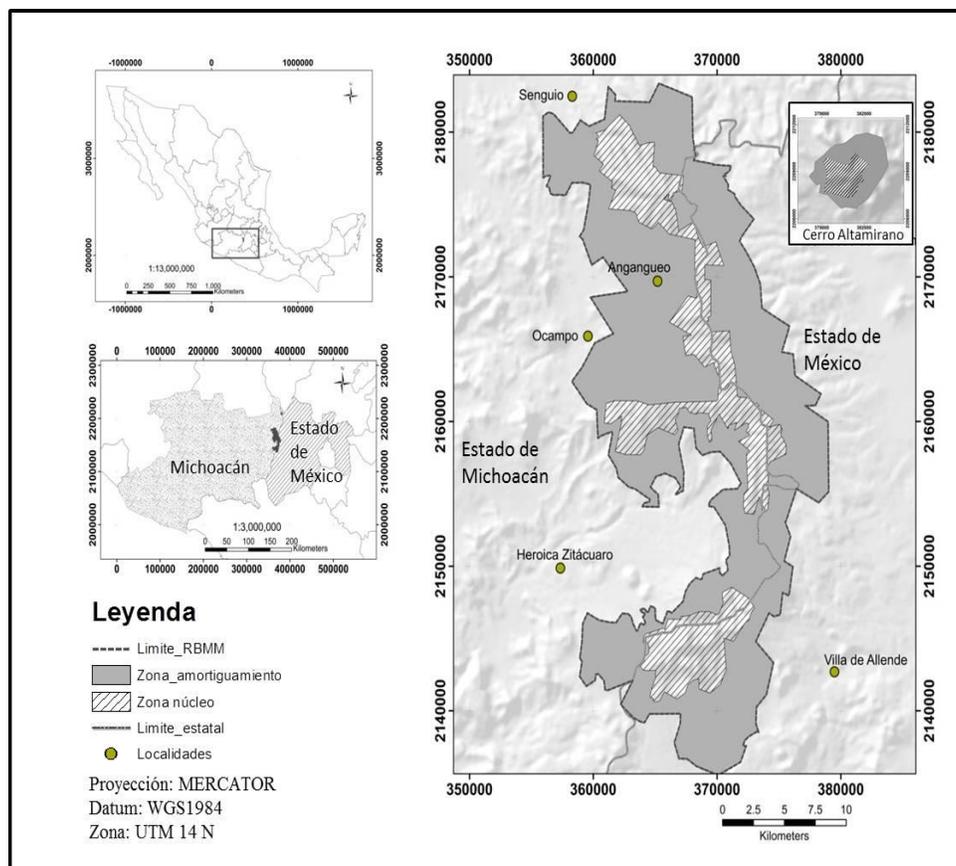


Figura 3. Mapa de localización de la Reserva de la Biosfera Mariposa Monarca (RBMM).

La superficie de la RBMM abarca distintos tipos de vegetación, entre los cuales destacan cuatro según el área que ocupan: bosque de coníferas, encinares, bosque mesófilo de montaña y pastizales (Cornejo y Manríquez, 2008). Entre ellos, el más representativo es el bosque de coníferas, que constituye el hábitat de hibernación para la Mariposa Monarca (*Danaus plexippus* Linnaeus), y que está compuesto principalmente por dos especies: *Pinus pseudostrobus* y *Abies religiosa*, las cuales pueden formar rodales monodominantes o codominantes, y frecuentemente están asociados con *Quercus laurina* Humb. et Bonpl., *Q. rugosa* Née y *Q. martinezii* C. H. Mull. (Cornejo *et al.*, 2003; Giménez *et al.*, 2003). En la RBMM, las poblaciones de *P. pseudostrobus* se han reportado en elevaciones comprendidas entre 2,200 y 3,200 msnm, mientras que los rodales de *A. religiosa* se han reportado en laderas comprendidas entre 2,800 y 3,500 msnm (Madrigal, 1982).

En la RBMM han ocurrido procesos de cambio de uso de suelo durante las últimas tres décadas, situación que ha reducido y degradado la cubierta forestal, principalmente de los bosques de coníferas (Murillo, 2009). En la Reserva se localizan 59 ejidos, 13 comunidades indígenas y 21 pequeñas propiedades, y habitan 17 mil personas, las cuales ejercen un impacto directo sobre los recursos naturales, manifestado fundamentalmente en tala ilegal, aprovechamiento autorizado extemporáneo, incendios forestales provocados y cambio de uso de suelo (Navarrete *et al.*, 2011; López y Alcántara, 2012). Es importante señalar que existen experiencias comunitarias de un manejo sustentable de los bosques, e incluso en algunas porciones de la reserva se ha minimizado la tasa de pérdida de la cubierta forestal (Vidal *et al.*, 2014).

5.2 Diseño de muestreo

5.2.1 Selección de los sitios de muestreo

Con el fin de caracterizar el gradiente de elevación en el cual las especies de estudio forman rodales monodominantes y codominantes, y conocer la edad de los árboles para determinar si los rodales han tenido un establecimiento continuo o por pulsos, se ubicaron, en primer lugar, las áreas con cobertura vegetal continua (no fragmentada) dentro de la RBMM, mediante el programa “Google Earth”, a escala 1:50,000. Se dividió la superficie de la reserva en tres porciones, con respecto a los macizos montañosos que la componen: Sierra de Chincua en el norte, Sierra Campanario-Chivati-Huacal en la porción central, y Sierra Cerro Pelón, en la parte

sur. Estas tres áreas presentan laderas con orientación norte y sur, así como un gradiente de elevación en el que se localizan rodales de *P. pseudostrobus* y *A. religiosa*, es decir, entre los 2,200 y 3,500 msnm (Figura 4). Se excluyó de este estudio el área de Cerro Altamirano, en la porción más norteña de la RBMM, pues apenas representa el 3% de la superficie de la RBMM, no tiene un gradiente altitudinal suficiente y presenta pocas áreas con cobertura forestal continua.

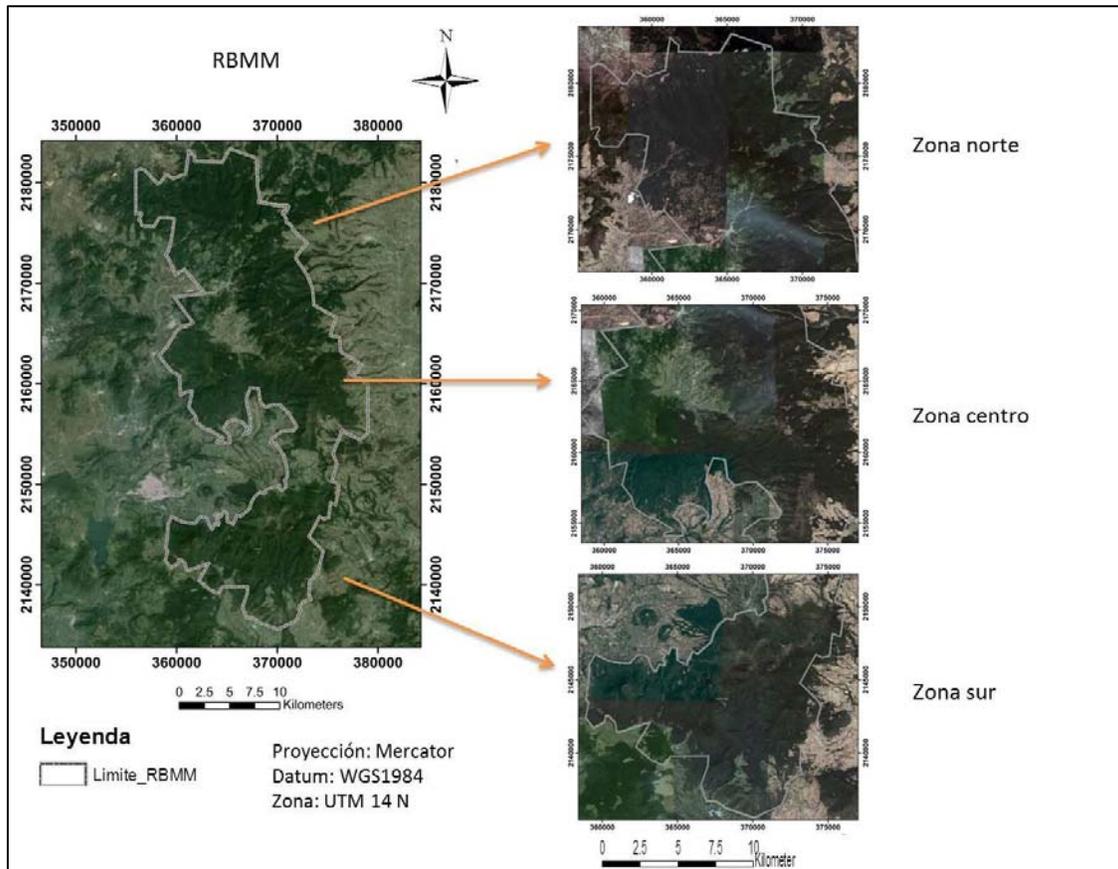


Figura 4. Imágenes de satélite de la RBMM y de las tres zonas de la RBMM (norte, centro, sur), del año 2013, obtenidas del programa “Google Earth”, a partir de las cuales se localizaron las zonas con cubierta forestal continua, mediante visualización a escala 1:50,000.

Una vez seleccionadas las áreas con cubierta vegetal continua a lo largo de dicho gradiente de elevación, se trazaron seis transectos altitudinales mediante el sistema de información geográfica “ArcGis v.9.3”, dos en cada una de las tres zonas en que se dividió la RBMM: norte, centro y sur. De los dos transectos por zona, se estableció uno en laderas con orientación norte y el otro en laderas con orientación sur. En cada transecto se definieron los sitios de muestreo cada 150 metros de elevación, desde los 2,250 a los 3,300 msnm. Entre la cota de 2,020-2,250 msnm, son

frecuentes las áreas con uso de suelo no forestal, mientras que las cimas por encima de los 3,300 msnm son muy escasas. Por ello, el trazo de los transectos y el establecimiento de sitios de muestreo sólo fueron posibles desde los 2,400 a los 3,300 msnm, lo cual abarca un gradiente de elevación que representa el 92% de la superficie de la RBMM (Tabla 1).

Tabla 1. Superficie calculada (hectáreas) según la cota de elevación (msnm) en el corredor Chincua-Campanario-Cerro Pelón de la RBMM. Elaboración propia a partir de capas topográficas de INEGI (2010).

Cotas de elevación (msnm)	Chincua-Campanario-Chivati- C. Pelón (ha)	Superficie de la RBMM (ha)	Proporción de la RBMM (%)
3,600-3,640	38	38	0.07
3,450-3,600	502	502	0.89
3,300-3,450	3014	3014	5.36
3,150-3,300	5395	5492	9.76
3,000-3,150	11150	11653	20.71
2,850-3,000	9472	9940	17.67
2,700-2,850	8229	8677	15.42
2,550-2,700	6282	6536	11.62
2,400-2,550	5872	5872	10.44
2,250-2,400	3480	3480	6.19
2,020-2250	1060	1060	1.88
Total	54486	56256	100

Posteriormente, se hizo una verificación en campo de los sitios de muestreo y se contactó a los propietarios de los terrenos, para solicitar autorización para hacer el muestreo en los predios, así como para corroborar que cumplieran con las características deseadas: rodales en un gradiente de elevación continuo, dominancia o codominancia de *P. pseudostrobus* o *A. religiosa*, que no correspondiesen a reforestaciones, que no atravesaran campos agrícolas, y con pocos indicios de disturbio (aprovechamiento forestal, plagas o fuegos recientes). Antes de la selección final de los transectos, fue necesario descartar dos de ellos y reubicarlos, al sur de la RBMM, ya que no tenían una cubierta forestal continua de bosque de coníferas, eran dominados por otras especies arbóreas, o presentaban un alto grado de disturbio, a pesar de que en la imagen de 2013 (Figura 4) se apreciaba lo contrario.

Como producto del análisis geográfico y la verificación en campo, se establecieron seis transectos altitudinales, tres con orientación norte y tres con orientación sur, que abarcaron 32 sitios de muestreo, en un gradiente altitudinal desde 2,400 a 3,300 msnm (Figura 5). Los sitios de muestreo se localizaron en los ejidos de Chincua y Jesús Nazareno (Mpio. Senguio, Mich.), Hervidero y Plancha (Mpio. Angangueo, Mich.), Las Trojes, El Asoleadero y El Paso (Mpio. Ocampo, Mich.), Vare Chiquichuca (Mpio. Villa de Allende, Edomex) y la comunidad indígena de Carpinteros (Mpio. Zitácuaro, Mich.).

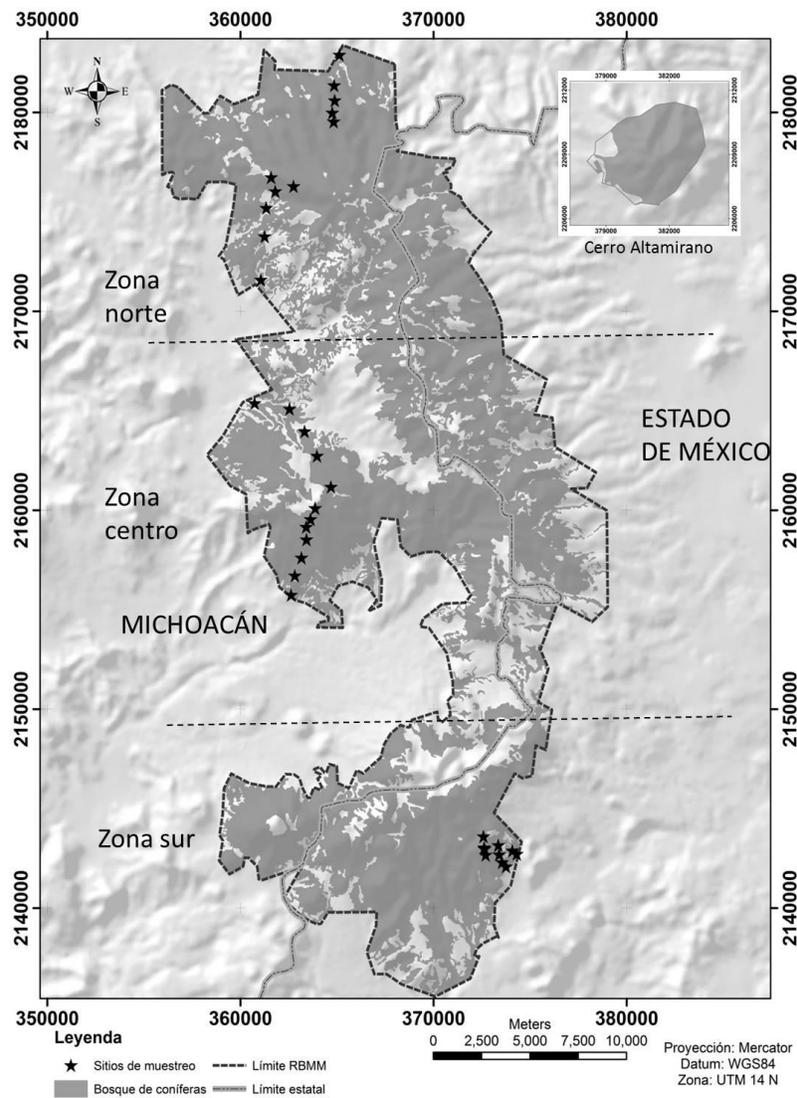


Figura 5. Localización geográfica de los sitios de muestreo y de los bosques de coníferas en 2011. Fuente de la capa de distribución de bosques de coníferas en la RBMM: Ramírez *et al.* (2008)

Cabe destacar que los transectos tuvieron un rango altitudinal variable, ya que en la zona norte y centro no existen rodales con altitudes superiores a 3,150 msnm, mientras que en la zona sur prácticamente no existen laderas con bosque continuo de coníferas por debajo de los 2,700 msnm, ya que debajo de dicha altitud predominan otros usos de suelo. Por ello, se lograron establecer cinco o seis sitios de muestreo en cada transecto (Tabla 2).

Tabla 2. Características de los transectos altitudinales en los cuales se establecieron los sitios para el muestreo de edades de establecimiento de los árboles en la RBMM.

Zona	Orientación	Gradiente (msnm)	No. Sitios	No. muestras
Norte	Norte	2,550-3,150	5	125
	Sur	2,400-3,150	6	150
Centro	Norte	2,400-3,000	5	125
	Sur	2,400-3,150	6	150
Sur	Norte	2,700-3,300	5	125
	Sur	2,700-3,300	5	125

Cada sitio fue identificado con una coordenada geográfica, la cual sirvió como punto de referencia para ubicar los árboles más cercanos a dicha coordenada. Se planteó un tamaño de muestra de 25 árboles por cada sitio con el objetivo de reconstruir su historia de establecimiento, a través del análisis de las frecuencias de las edades en cada rodal.

5.2.2 Muestreo dendrocronológico

Se estimó la edad de los individuos de *P. pseudostrobus* y *A. religiosa* mediante el cofchado y el conteo de los anillos de crecimiento del tronco. Se ha documentado que en especies de coníferas, el crecimiento de los anillos ocurre de forma anual, por lo que es posible determinar la edad, y por tanto, su año de establecimiento (Pezzo y Dorigatti, 1999). Los anillos de crecimiento se deben a las diferencias en la densidad de la madera que se desarrolló durante la primavera-verano y el otoño-invierno de cada año (Worbes, 2004).

En cada uno de los 32 sitios de muestreo, se ubicaron los 25 árboles con diámetro a la altura de pecho (DAP) > 25 cm de *A. religiosa* o *P. pseudostrobus* más cercanos a la coordenada geográfica propuesta para cada sitio (Kaufmann *et al*, 2003; Brown, 2006). Se tuvo especial

cuidado en que los árboles seleccionados no tuviesen daños por resinación, rayos, incendios o plagas. Se registró el número de árboles de cada especie dentro de los 25 árboles seleccionados y el diámetro a la altura del pecho (1.3 m de altura) de cada árbol.

Mediante el taladro de Pressler, se extrajeron uno o dos núcleos de crecimiento radial de cada individuo seleccionado (Figura 6), dependiendo si en la primera muestra se llegó al anillo de crecimiento central del tronco o si la muestra salió fragmentada (Villanueva *et al.*, 2011). La extracción se realizó en la base del árbol, ya que en esa porción permanecen los anillos desarrollados desde el establecimiento del individuo, a diferencia de los anillos que se pierden por efecto de la disminución del diámetro del tronco a medida que asciende en altura (Daniel, 1982; Villanueva *et al.*, 2004).



Figura 6. A) Extracción de los núcleos de crecimiento; B) Vista de un núcleo de crecimiento recién extraído.

En laderas pronunciadas, los árboles desarrollan madera de reacción (Figura 7). Para compensar el efecto de desnivel del terreno, en la base del árbol se genera tejido más ancho, y en consecuencia, los anillos de crecimiento son más grandes (Daniel, 1982). Esta propiedad de la madera de la base de los árboles permite que el conteo de los anillos de crecimiento de la base sea más fácil que en muestras obtenidas a otras alturas del tronco. Además, al estar cerca de la base, se puede considerar que la edad del árbol es la que se está registrando. A 1.3 m de altura (diámetro a la altura del pecho) no se mediría el primer anillo de edad de establecimiento. Por ello, se tomaron las muestras dendrocronológicas en esta parte de los árboles.



Figura 7. Sección transversal de un tronco de pino en el cual se observa la madera de reacción, porción en la cual se facilita el conteo de los anillos de crecimiento.

Para asegurar que se tuviera un suficiente tamaño de muestra por sitio ($n=25$), se extrajeron núcleos de crecimiento radial, también llamadas virutas, de 25 a 32 individuos, dependiendo si se había penetrado hasta al centro del árbol y que no se hubiesen extraído muestras fragmentadas. En total, se obtuvieron muestras de 951 individuos. Las muestras obtenidas fueron montadas, secadas y pulidas en el laboratorio. Una vez procesadas, 13 % de las muestras se desechó, porque sufrieron deterioro, y en consecuencia, no fue posible determinar su edad. El tamaño de muestra final fue 800 individuos.

5.3 Análisis de los datos

5.3.1 Análisis de las características de las muestras dendrocronológicas

Se realizaron pruebas de Chi-Cuadrada (χ^2) para evaluar si había diferencias significativas en las frecuencias de anillos claros, falsos, difusos, perdidos, microanillos y dañados por plaga, entre ambas especies.

5.3.2 Análisis de las frecuencias de pino y oyamel

A partir del número de individuos de *P. pseudostrobus* y *A. religiosa*, se determinó la dominancia de cada rodal. Se determinó que un rodal fue dominante cuando la proporción de una especie era mayor a 70%. Se realizó una regresión logística por pasos para determinar si hay una asociación entre la altitud, la zona, la orientación de ladera y la distribución de ambas especies. Para esto, se empleó el programa estadístico “R versión 3.0.2”.

Con base en la dominancia de las especies según el gradiente altitudinal, se realizó un mapa de distribución potencial de los rodales dominados por *Abies*, *Pinus* o *Pinus-Abies* y se estimó la superficie para cada tipo de rodal. El mapa fue elaborado en “Arc Gis versión 9.3”. Según las curvas de nivel de la RBMM proporcionadas por INEGI (2010), se realizó la intersección de la superficie ubicada entre las cotas de elevación de cada tipo de dominancia, con la superficie de las capas de bosque de pino-encino y bosque de oyamel, del mapa de uso de suelo de la RBMM, elaborado por Ramírez *et al.* (2008). Una vez obtenidas las áreas potenciales, se calculó la superficie de cada tipo de dominancia (pino, oyamel, pino-oyamel).

5.3.3 Estimación de la edad

Se realizó el conteo de los anillos de crecimiento de las muestras con la ayuda de un microscopio de disección. Se realizaron gráficos dendrocronológicos sobre la secuencia de anillos angostos de cada muestra con respecto al tiempo (*Skeleton plots*). El gráfico de cada muestra se comparó con una cronología maestra de la RBMM que abarca desde el año 1900 hasta el 2013 (Figura 8) (Carlón *et al.*, 2015).

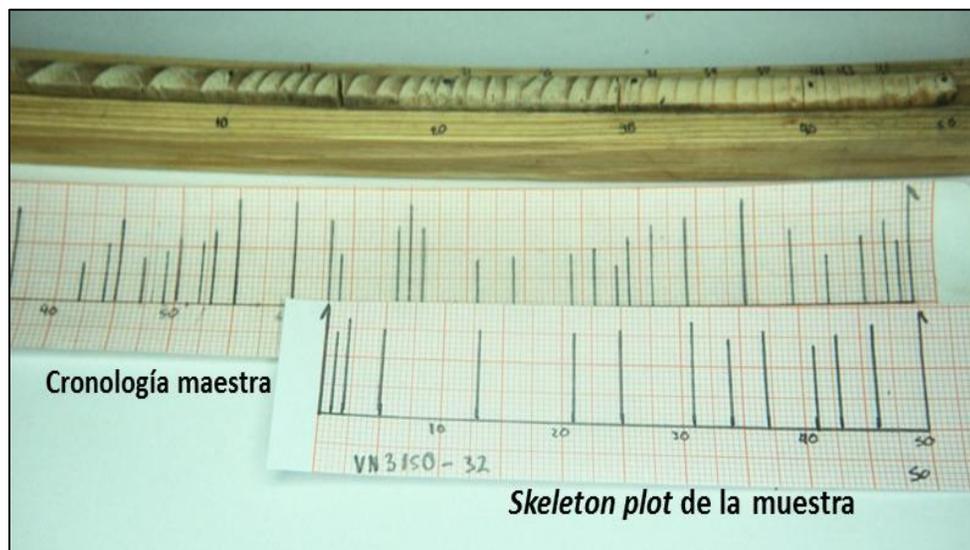


Figura 8. Comparación del *skeleton plot* de una muestra, con una cronología maestra desarrollada para la RBMM (Carlón *et al.*, 2014; enviado).

La cronología maestra es un documento que permite comparar las secuencias anuales de anillos angostos de una o varias poblaciones. La presencia de anillos angostos implica que en esos años hubo una menor disponibilidad de recursos, que limitó el crecimiento de los anillos de la mayor

parte de la población (Worbes, 2004). Cuando la secuencia de anillos de la muestra coincide con la secuencia de anillos de la cronología maestra, se tiene una mejor calidad en el fechado y se pueden detectar anillos falsos, perdidos y microanillos en cada muestra (Fontana *et al.*, 2003).

5.3.4 Distribución de edades y diámetros

Se evaluó la normalidad de la distribución de los diámetros y las edades, considerando todas las muestras obtenidas en la RBMM, mediante una prueba de Wilcoxon ($P < 0.05$).

5.3.5 Determinación del modo de establecimiento de rodales

Para cada especie, se agruparon los rodales pertenecientes a las zonas norte, centro y sur, de acuerdo con la altitud en la cual se localizaron. Asimismo, se hizo dicha agrupación de acuerdo con la altitud y la orientación de ladera norte o sur. Para cada uno de estos grupos de rodales, se graficó el histograma de frecuencias de las edades estimadas en periodos de 5 años, y se realizó el análisis visual para detectar periodos de establecimiento continuo o por pulsos.

6 RESULTADOS

6.1 Características de las muestras

La comparación de la secuencia de anillos de cada muestra con la cronología maestra fue bastante útil para obtener adecuadamente la edad de los individuos de las especies estudiadas. Hubo diferencias significativas en la proporción de anillos claros, difusos, falsos, microanillos y daños por plagas entre ambas especies ($P < 0.05$; $X^2 = 58.59$) (Figura 9).

En los árboles de *A. religiosa*, se registraron 73% de las muestras con anillos claros, 10% de anillos falsos, 10% de microanillos, 2% de anillos difusos, 0.8% de anillos perdidos y 0.4% de muestras con daño por plaga. En los árboles de *P. pseudostrobus*, el porcentaje fue de 48% de las muestras con anillos claros, 26% de anillos falsos, 13% de anillos difusos, 1% de anillos perdidos y 2% de muestras con daño por plaga.

Dado que la edad de los árboles de las especies de estudio pudo ser determinada satisfactoriamente, con ayuda de la cronología maestra, y que la mayoría de las muestras presentaron anillos claros, implica que estas dos especies son apropiadas para realizar estudios sobre establecimiento de poblaciones, con base en sus edades.

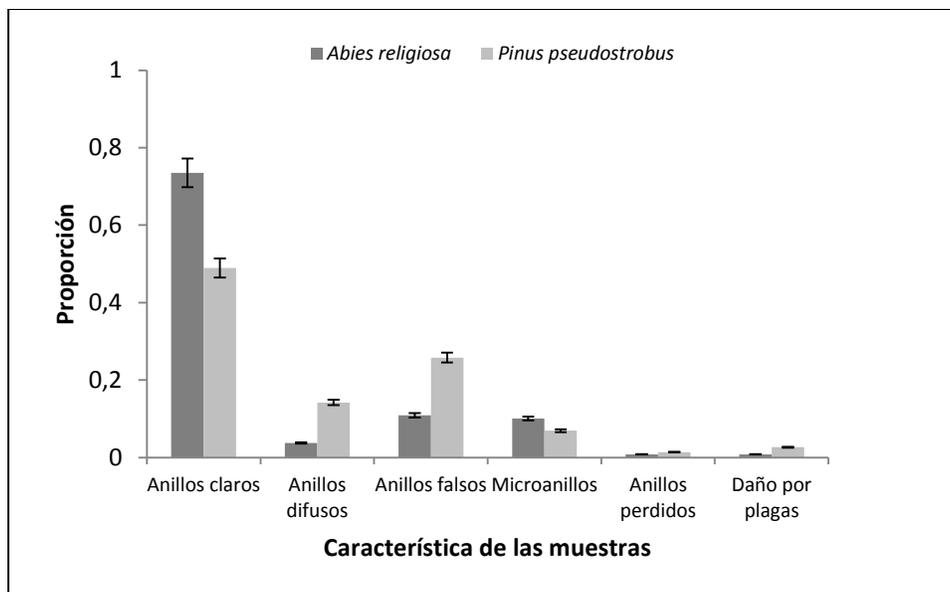


Figura 9. Características de las muestras dendrocronológicas en A) *Abies religiosa* y B) *Pinus pseudostrobus* en términos de la proporción de diferentes tipos de características

6.2 Frecuencia de *P. pseudostrobus* y *A. religiosa*

La proporción de las muestras colectadas fue de 71% correspondiente a *P. pseudostrobus* y 29% correspondiente a *A. religiosa*. De los 32 rodales muestreados, se registraron 18 rodales dominados por *P. pseudostrobus* (56%), 4 rodales dominados por *A. religiosa* (13 %) y 10 rodales codominados por ambas especies (31%) (Tabla 3).

Tabla 3. Distribución de la dominancia de los rodales según la altitud, zona y orientación de ladera

Altitud	Zona Norte		Zona Centro		Zona Sur	
	Ladera norte	Ladera sur	Ladera norte	Ladera sur	Ladera norte	Ladera sur
3,300					<i>Abies</i>	<i>Abies</i>
3,150	<i>Pinus-Abies</i>	<i>Pinus-Abies</i>		<i>Pinus-Abies</i>	<i>Abies</i>	<i>Abies</i>
3,000	<i>Pinus</i>	<i>Pinus-Abies</i>	<i>Pinus-Abies</i>	<i>Pinus-Abies</i>	<i>Pinus-Abies</i>	<i>Pinus-Abies</i>
2,850	<i>Pinus</i>	<i>Pinus</i>	<i>Pinus-Abies</i>	<i>Pinus-Abies</i>	<i>Pinus</i>	<i>Pinus</i>
2,700	<i>Pinus</i>	<i>Pinus</i>	<i>Pinus</i>	<i>Pinus</i>	<i>Pinus</i>	<i>Pinus</i>
2,550	<i>Pinus</i>	<i>Pinus</i>	<i>Pinus</i>	<i>Pinus</i>		
2,400		<i>Pinus</i>	<i>Pinus</i>	<i>Pinus</i>		

La regresión logística por pasos para conocer la relación entre las tres variables ambientales de interés y la frecuencia de ambas especies señaló que la altitud y la zona de la reserva se asocian significativamente con la frecuencia de ambas especies, mientras que la orientación de ladera no fue significativa ($P > 0.05$).

Respecto a la altitud, se observó que a partir de los 3,150 msnm y hacia arriba, predominan los rodales dominados por *A. religiosa*, mientras que desde los 2,850 a los 3,150 msnm se encuentran los rodales codominantes. Por debajo de 2,850 msnm, se localizan los rodales dominados por *P. pseudostrobus*. En la zona norte se detectó una mayor proporción de *P. pseudostrobus*, mientras que en la zona sur fueron más predominantes los rodales de *A. religiosa*. Además, la zona centro alberga las poblaciones de *A. religiosa*, que se desarrollan a menor altitud, pues se pueden encontrar a partir de los 2,700 msnm, aunque a esta altitud no son dominantes (Figura 10).

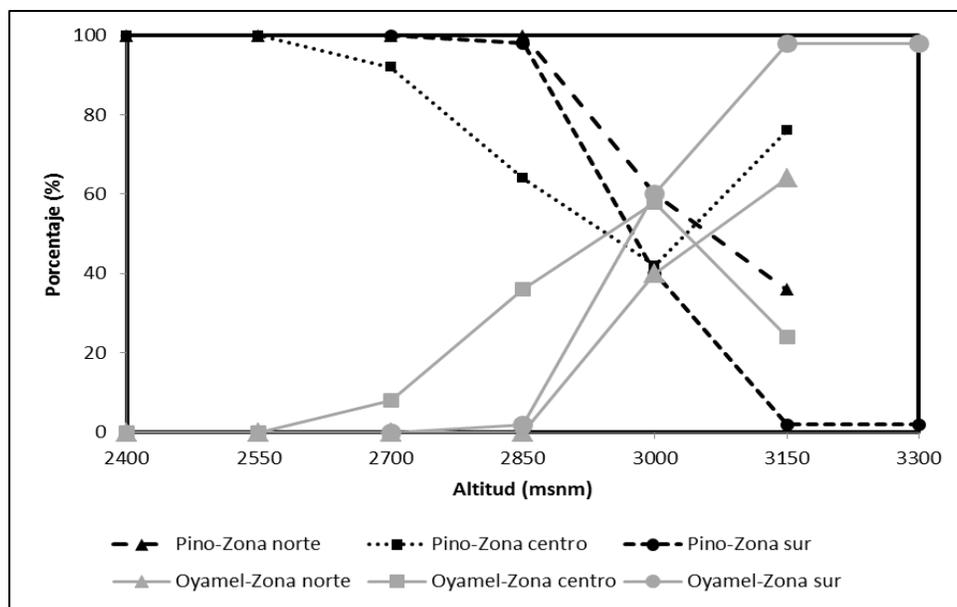


Figura 10. Diagrama que representa la proporción de *P. pseudostrobus* (líneas discontinuas) y *A. religiosa* (líneas continuas) según la altitud en las zonas norte (triángulos), centro (cuadros) y sur (círculos) de la RBMM

De acuerdo con el gradiente de elevación que ocupan las poblaciones de cada especie, los rodales dominados por *P. pseudostrobus* ocupan el 32.8% de la RBMM, los rodales codominantes representan el 26.8% de la RBMM, y los rodales dominados por *A. religiosa* ocupan el 12.7% de la RBMM (Tabla 4).

Tabla 4. Superficie calculada de los rodales dominados por *P. pseudostrobus*, *A. religiosa* y ambas especies en la RBMM

Especie dominante	Superficie (ha)	% bosque coníferas	% RBMM
<i>Pinus</i>	18462	45.3	32.8
<i>Pinus-Abies</i>	15078	37.5	26.8
<i>Abies</i>	7153	17.2	12.7

Por otro lado, existe un patrón espacial en la distribución de las poblaciones de *P. pseudostrobus* y *A. religiosa*. La altitud base de la RBMM en su sector oriental (perteneciente al Estado de México) es de 2,900 msnm. Esto significa que la incidencia de rodales dominados por *P. pseudostrobus* sería poco probable en esta región, mientras que se espera que allí predominen los rodales codominantes y los dominados por *A. religiosa* (Sierra Campanario-Chivati-Huacal). Esta

porción de la RBMM se localiza en los límites entre los estados de México y Michoacán (Figura 11). Otras porciones con rodales dominados por *A. religiosa* corresponden a las cimas de las sierras Chincua y Cerro Pelón, con laderas superiores a los 3,150 msnm.

Asimismo, la altitud base de la porción occidental y sur (2,020 msnm) es menor que en el sector oriental. Ello implica que existe una mayor superficie en la cual se localizarían los rodales dominados por *P. pseudostrobus* (Figura 11). La distribución observada de los tres tipos de rodales permite inferir que el gradiente altitudinal y las diferentes zonas de la RBMM presentan distintas condiciones ambientales que favorecen el desarrollo de una u otra de las dos especies.

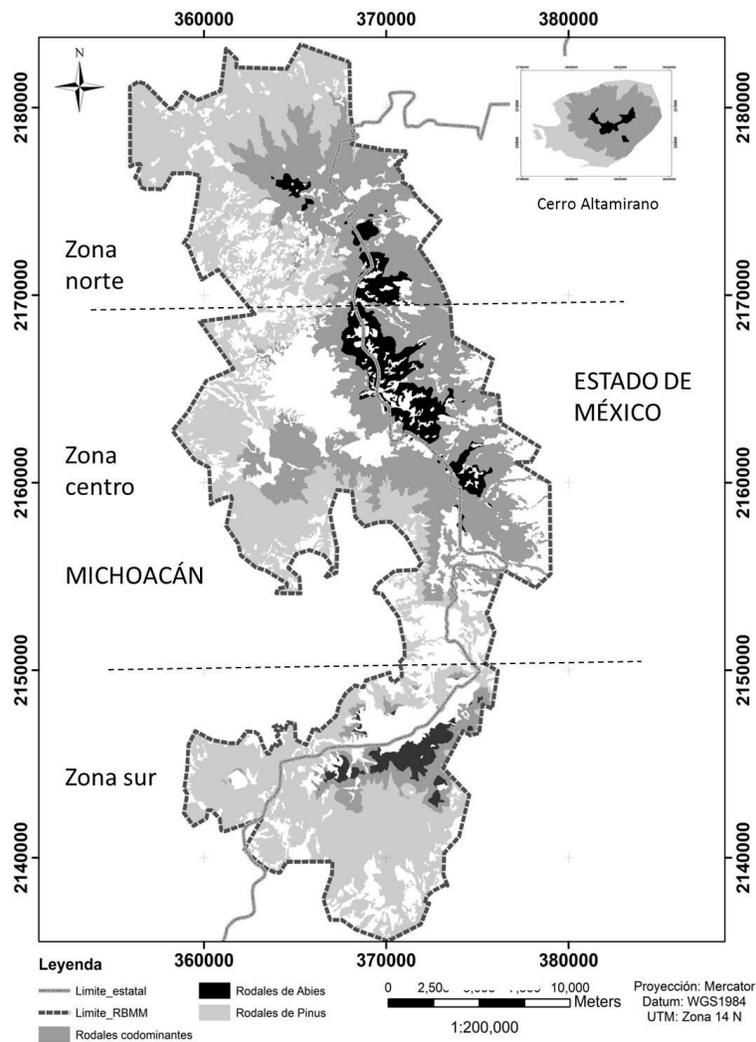


Figura 11. Mapa de distribución potencial de las dos especies de estudio, con base en la altitud, de los rodales dominados por *P. pseudostrobus*, *A. religiosa*, o codominantes. Elaboración propia con base en el mapa de uso de suelo de Ramírez *et al* (2008) y las curvas de nivel de INEGI (2010).

6.3 Distribución de diámetros

Para ambas especies, la frecuencia de individuos con diámetros grandes disminuyó conforme aumentó el valor del diámetro (Figura 12). Éstas representan distribuciones asimétricas cargadas a la izquierda, las cuales no se ajustan a una distribución normal según la prueba de Wilcoxon ($P < 0.05$). El diámetro mayor fue de 73 cm para *P. pseudostrobus*, mientras que para *A. religiosa* fue de 84 cm.

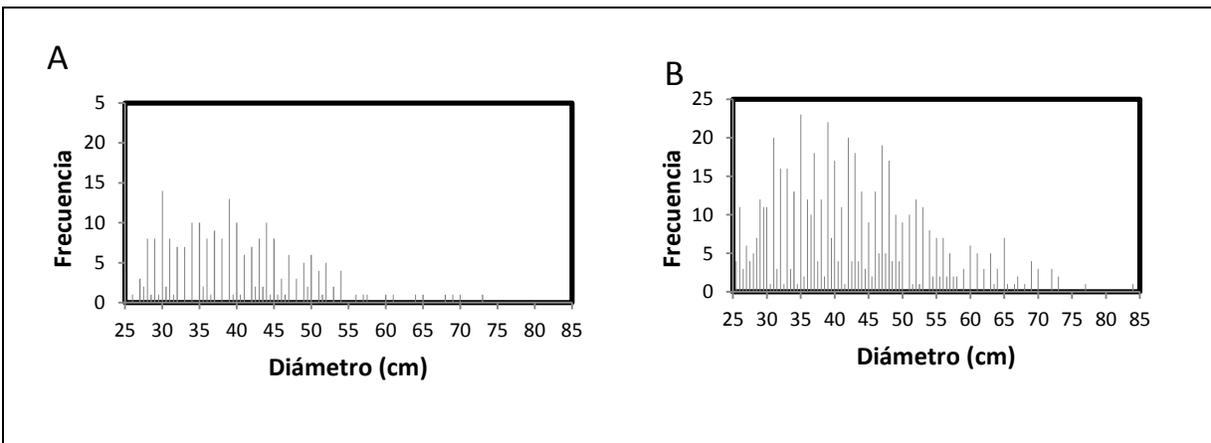


Figura 12. Distribución de los diámetros en A) *A. religiosa* y B) *P. pseudostrobus* en las muestras tomadas en la RBMM.

La regresión logística señaló que ni la altitud, la zona de la RBMM, ni la orientación de ladera, tuvieron un efecto significativo en la distribución de los diámetros ($P > 0.05$) en ambas especies. Esto significa que las distribuciones de diámetros para *A. religiosa* y *P. pseudostrobus* dependen de otros factores ambientales, o que simplemente no se ven afectadas por los factores analizados.

La escasez de individuos con diámetros mayores a 60 cm podría deberse a la extracción de árboles con diámetros grandes para el aprovechamiento maderable, lo cual se habría realizado indistintamente en rodales dominados por pino, oyamel o codominantes.

6.4 Distribución de edades

Para ambas especies, se encontró un patrón en el cual la frecuencia de individuos relativamente más jóvenes disminuye conforme aumenta la edad, lo cual sugiere una distribución asimétrica a la izquierda (Figura 13), no ajustada a una distribución normal, verificada por la prueba Wilcoxon ($P < 0.05$). Asimismo, los valores máximos de edad fueron 106 años para *A. religiosa*, y 120 años para *P. pseudostrobus*, lo cual permite inferir que se trata de rodales bastante jóvenes, en los cuales ha existido establecimiento reciente. La menor edad registrada en oyamel fue de 10 años, mientras que para pino fue de 11 años.

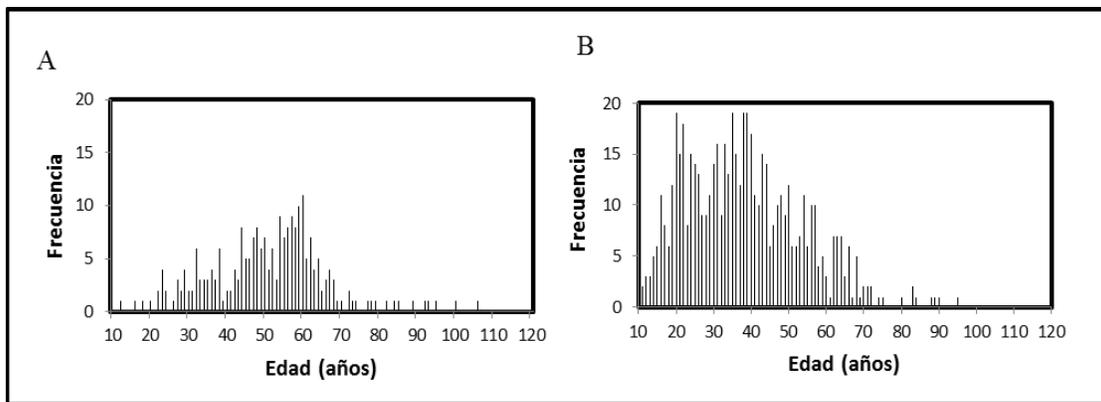


Figura 13. Distribución de la edad en A) *A. religiosa* y B) *P. pseudostrobus* en las muestras obtenidas en la RBMM.

Por otro lado, los árboles más longevos de *A. religiosa*, es decir, que superaron los 80 años de edad, se localizaron en rodales codominantes (2,850-3,150 msnm) y en rodales monodominantes (3,300 msnm), mientras que los individuos establecidos más recientemente se encontraron en rodales dominados por *Pinus* (2,700 msnm) (Tabla 5).

Tabla 5. Intervalo de edades en los rodales donde se colectaron muestras de *A. religiosa*

	Zona Norte		Zona Centro		Zona Sur	
Altitud	Ladera norte	Ladera sur	Ladera norte	Ladera sur	Ladera norte	Ladera sur
3,300					29-85	33-95
3,150	28-43	44-106		12-47	45-66	32-68
3,000	49	44-78	24-54	22-59	24-64	29-64
2,850			47-89	22-38	56	
2,700			18-23			

La regresión logística reveló que tanto la altitud como la zona de la RBMM y la orientación de ladera fueron factores que afectaron significativamente ($P < 0.05$) la distribución de edades en *A. religiosa* (Figura 14). En laderas con orientación sur, se observó que aumenta la edad del rodal a medida que aumenta la altitud. En laderas con orientación norte, se observó el mismo patrón, además de que la edad es ligeramente menor a la ladera sur, excepto en la altitud de 2,850 msnm, cuya edad del rodal supera los 60 años.

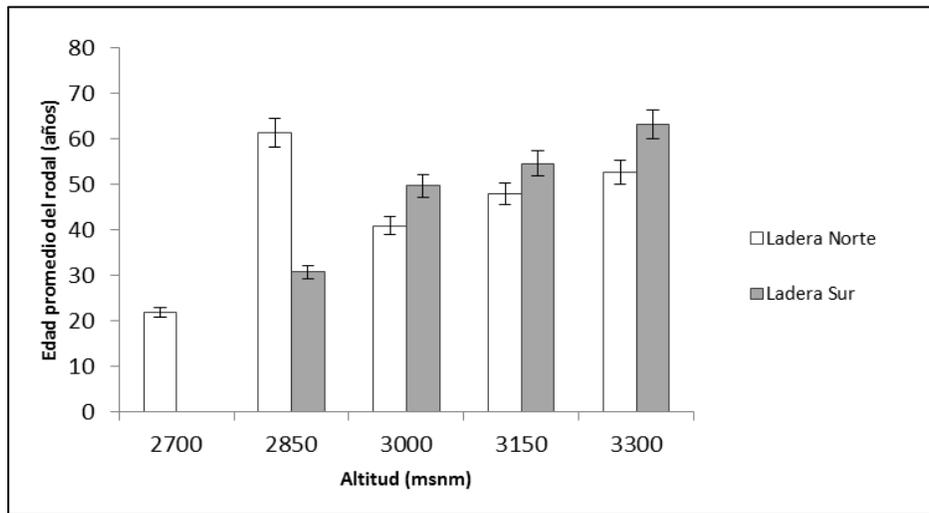


Figura 14. Edades promedio de los rodales de *A. religiosa*. Los factores altitud y orientación de ladera fueron significativos sobre la edad en los rodales ($P < 0.05$).

Con respecto a *P. pseudostrobus*, los individuos más longevos (edad > 80 años) se localizaron en un rodal codominante (120 años) a 2,850 msnm, en la zona sur, y en un rodal dominado por esta especie (88 años) a 2,550 msnm en la zona centro. Contrariamente, un rodal establecido recientemente estaba dominado por *Pinus* a 2,700 msnm en la zona centro, ladera norte, con un intervalo de edades de 12 a 22 años (Tabla 6).

Tabla 6. Intervalo de edades en los rodales donde se colectaron muestras de *P. pseudostrabus*

Altitud	Zona Norte		Zona Centro		Zona Sur	
	Ladera norte	Ladera sur	Ladera norte	Ladera sur	Ladera norte	Ladera sur
3,300						62
3,150	31-46	57-83		11-50		43
3,000	42-66	47-71	40-49	10-57	29-45	30-55
2,850	22-43	24-44	38-66	25-40	25-65	38-120
2,700	35-71	16-51	12-22	19-41	34-64	22-50
2,550	23-68	18-70	18-88	13-62		
2,400		17-48	10-49	17-50		

La regresión logística reveló que tanto la altitud como la zona de la RBMM tuvieron un efecto significativo ($P < 0.05$) sobre la distribución de las edades. En general, a medida que aumentó la altitud, aumentó la edad del rodal para la zona norte, mientras que la zona sur tiene su máxima edad promedio a los 2,850 msnm. Este patrón no fue muy claro para la orientación norte (Figura 15).

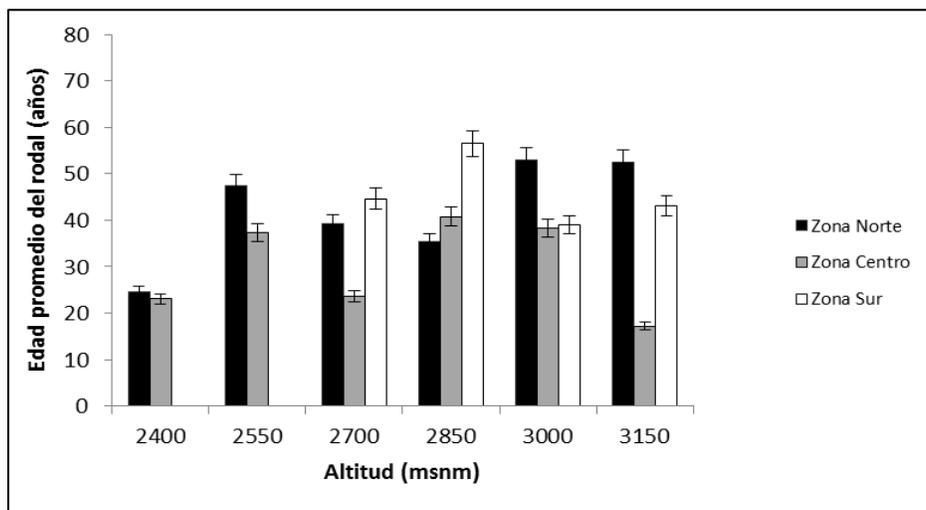


Figura 15. Edades promedio de los rodales de *P. pseudostrabus*. Los factores altitud y zona tuvieron un efecto significativo sobre la edad en los rodales ($P < 0.05$).

6.5 Establecimiento de rodales de *A. religiosa* y *P. pseudostrobus*

Con respecto al establecimiento de nuevos individuos de ambas especies, se encontró que tanto la altitud, como la zona de la RBMM y la orientación de ladera tuvieron un efecto significativo, y se encontraron diferencias en la distribución de las edades. Por tanto, para visualizar si los periodos de establecimiento fueron continuos o por pulsos, se graficaron las frecuencias de las edades encontradas agrupando según la altitud y la zona, así como según la altitud y la orientación de ladera.

6.5.1 Establecimiento según la altitud y la zona de la RBMM

Se observó que el establecimiento de *A. religiosa* en rodales dominantes ha ocurrido aparentemente de forma continua, es decir, que hubo reclutamiento de individuos en cada periodo de cinco años, sin que en alguno hubiese un evento masivo de establecimiento. En este caso, a los 3,300 msnm, se observó un grupo de rodales con un intervalo de edades largo (26-95 años), en los cuales no se registró más de un periodo de cinco años sin establecimiento (Figura 16A).

Para esta misma especie, en rodales codominantes (2,850-3,150 msnm), se observó en la mayoría de los casos, un patrón de establecimiento continuo, es decir, con pocos periodos de cinco años sin establecimiento (Figura 16). En general, hubo pocos individuos remanentes en cada periodo, excepto en el grupo de rodales localizados a 3,150 msnm, en la zona sur, en el cual hubo un periodo con alto establecimiento (Figura 16D) hace 56-60 años. Sin embargo, en este caso, antes de este periodo hubo reclutamiento, así como después del mismo, por lo que también se puede tratar de un patrón de establecimiento continuo.

Asimismo se observó que el establecimiento de *P. pseudostrobus* en rodales codominantes ha tenido un patrón continuo (Figura 17). En el intervalo altitudinal en donde se le encontró en codominancia se registraron rodales relativamente jóvenes, con individuos que pocas veces superaron los 60 años de edad. Dentro del intervalo de edad de cada grupo de rodales, no hubo más de un periodo sin establecimiento. Cabe destacar que las edades de *P. pseudostrobus* fueron las mismas que las edades de *A. religiosa*, es decir, ambas se traslaparon, lo que sugiere que algún evento de disturbio detonó la regeneración en ambas poblaciones.

En el caso de rodal localizado a 3,150 msnm, en la zona centro, se caracterizó por ser bastante joven, con un intervalo de edades entre 11 y 26 años, lo cual podría obedecer a alguna disturbio muy reciente que detonó la regeneración tanto de pino como de oyamel (Figura 17B). Otro caso en que se podría observar un pulso de establecimiento es el de un grupo de rodales a 2,850 msnm, en la zona norte, en el que hubo un periodo con un alto establecimiento entre 36 y 40 años atrás, aunque precedido y sucedido por periodos continuos de establecimiento (Figura 17F). Si este fenómeno se descompone en periodos anuales, se observaría establecimiento continuo, aunque de pocos individuos cada año.

Por último, se detectó que en los rodales dominados por *P. pseudostrobus*, en altitudes por debajo de 2,850 msnm, el patrón de establecimiento aparentemente ha sido continuo para la mayoría de los casos (Figura 18). En este grupo de rodales, se pudieron visualizar periodos con establecimiento sostenido, aunque de pocos individuos en cada periodo. No obstante, hubo tres casos relevantes con aparentes pulsos, los cuales se caracterizaron por ser rodales bastante jóvenes, y que tuvieron por lo menos un periodo de cinco años con un máximo de establecimiento. Éstos correspondieron al grupo de rodales a 2,700 msnm, en la zona centro (Figura 18B), y los grupos de rodales a 2,400 msnm, en las zonas norte y centro (Figura 18F, G). Estos rodales jóvenes probablemente correspondan a poblaciones con reciente regeneración, establecidas después de un disturbio. Sin embargo, antes y después de dichos picos de establecimiento han tenido periodos de reclutamiento de individuos, por lo que se trata también de un patrón continuo.

Así, de acuerdo con la agrupación de rodales que se realizó por altitud y por zona, se puede afirmar que el establecimiento de *A. religiosa* y *P. pseudostrobus* se ha dado de manera continua tanto en rodales monodominantes como codominantes, lo cual coincide con las hipótesis planteadas para *P. pseudostrobus*, pero no para *A. religiosa*. No obstante, en ambas especies, se registraron casos de rodales relativamente jóvenes, en particular, en la zona centro, lo cual podría deberse a algún factor de disturbio reciente.

Figura 16. Establecimiento de *A. religiosa* según la altitud y la zona de la RBMM, en rodales dominantes (3,300 msnm) (A) y codominantes (2,850-3,150 msnm) (B-H). Los intervalos de tiempo (cada 5 años) representan los años desde que se establecieron los árboles.

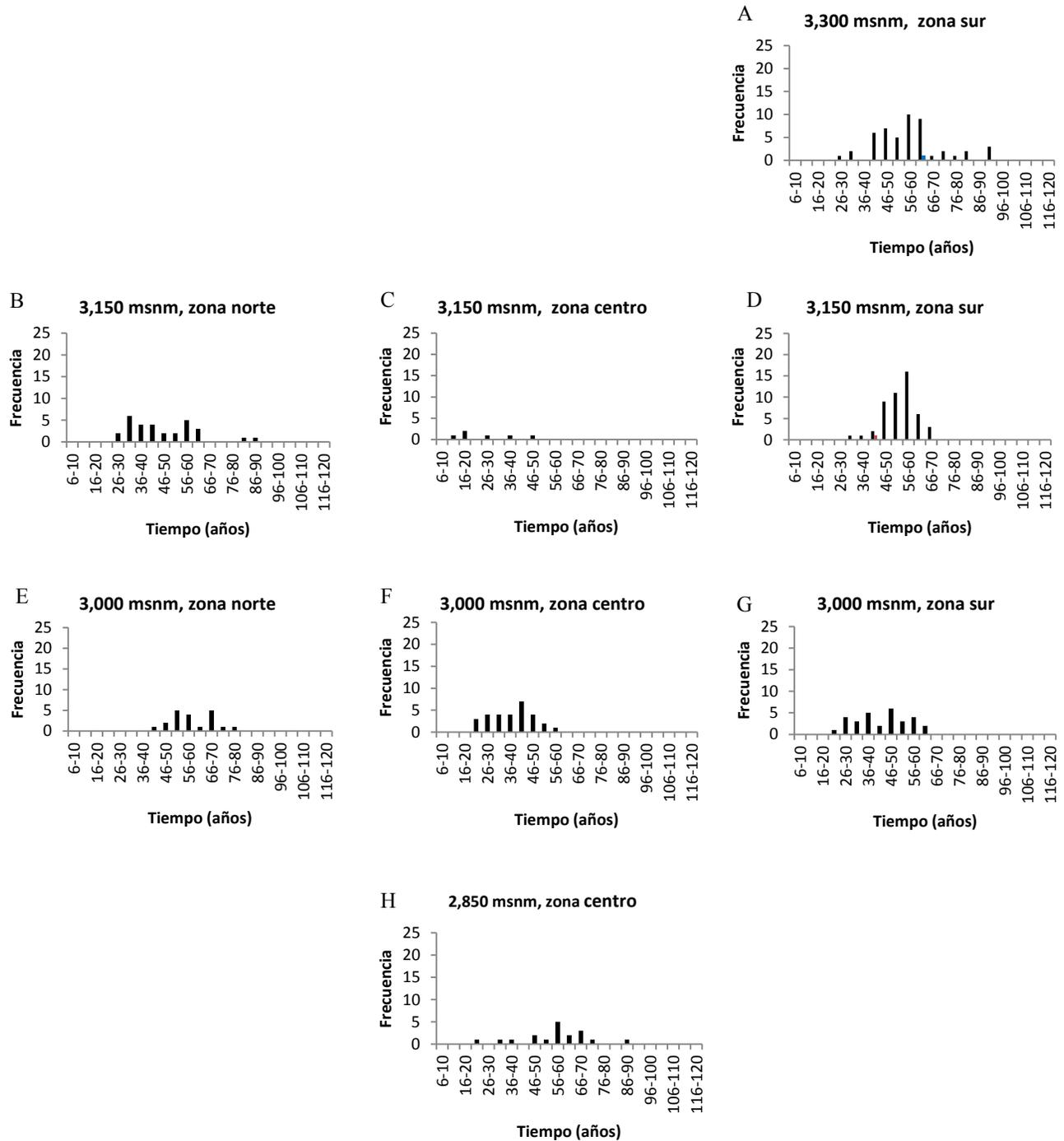


Figura 17. Establecimiento de *P. pseudostrobus* según la altitud y la zona de la RBMM en rodales codominantes (2,850-3,150 msnm). Los intervalos de tiempo (cada 5 años) representan los años desde que se establecieron los árboles.

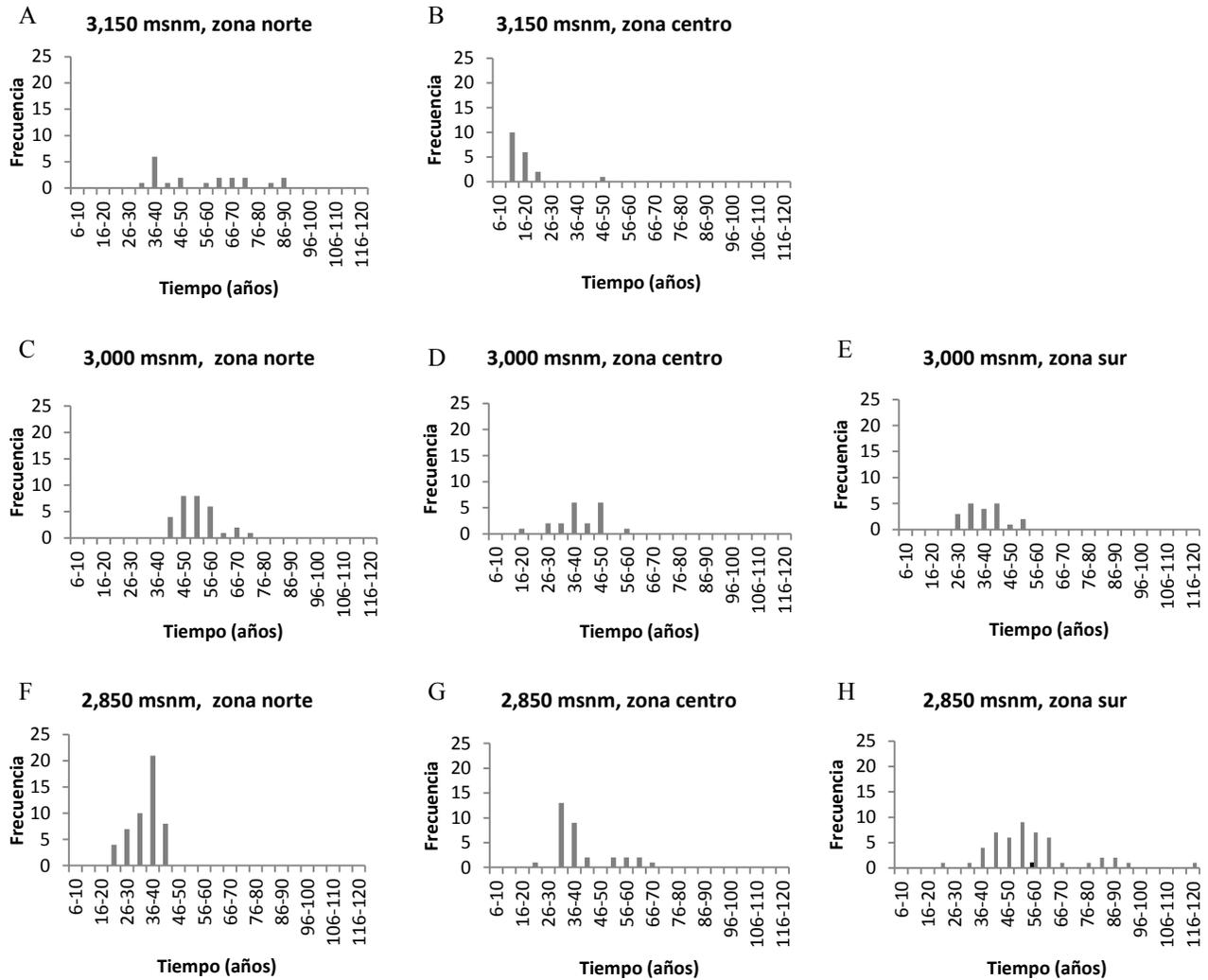
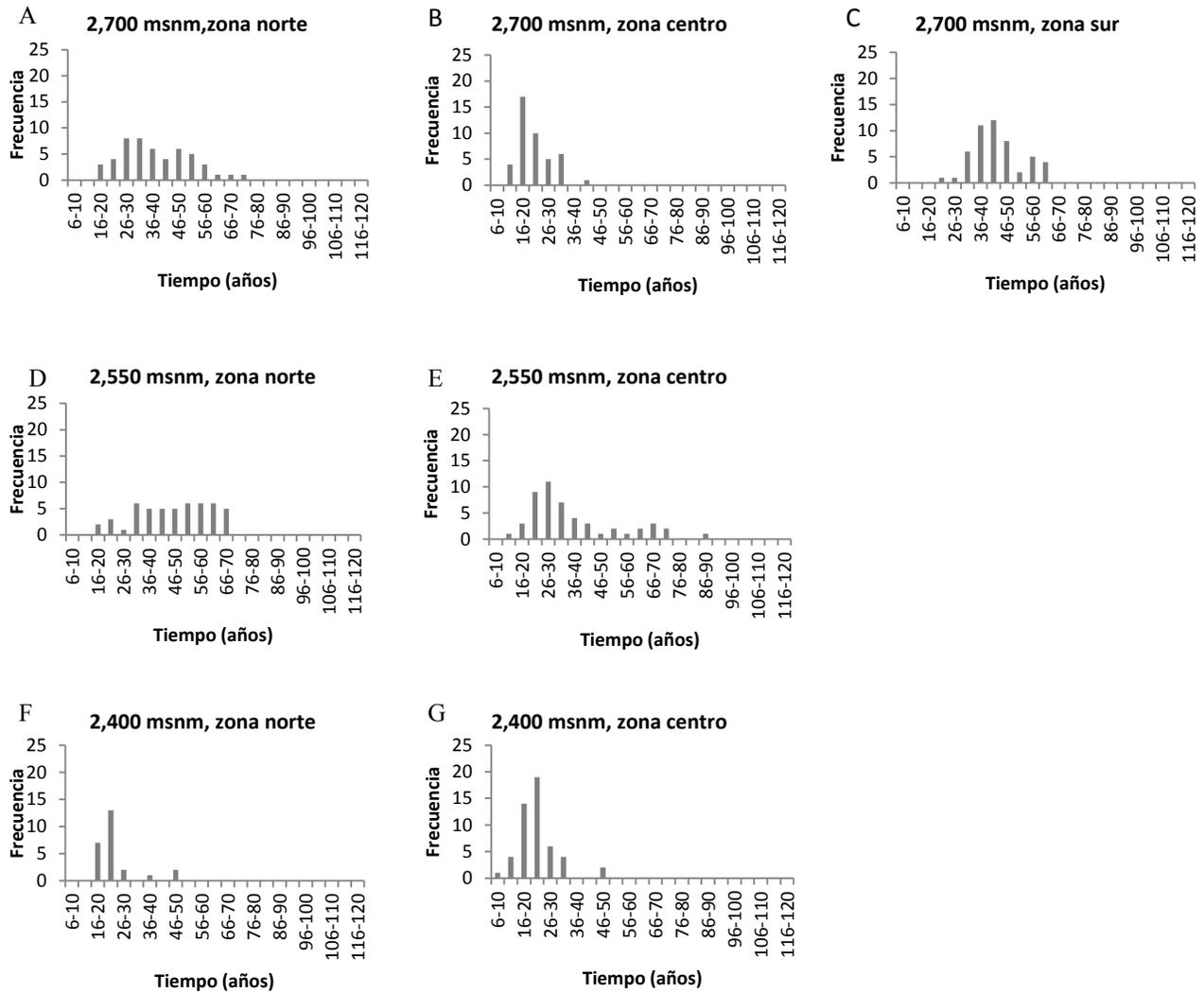


Figura 18. Establecimiento de *P. pseudostrubus* según la altitud y la zona de la RBMM, en rodales dominantes (2,400-2,700 msnm). Los intervalos de tiempo (cada 5 años) representan los años desde que se establecieron los árboles.



6.5.2 Establecimiento según la altitud y orientación de ladera

Se observó que el establecimiento de *A. religiosa* en rodales monodominantes (3,300 msnm) ha sido continuo, caracterizado por el reclutamiento de pocos individuos en cada periodo de cinco años, pero con menos de dos periodos sin establecimiento (Figura 19A, B). Este mismo patrón se observó en rodales codominantes, en los cuales también se observó que el intervalo de edad de los rodales es bastante amplio. Como se comentó antes, un caso interesante fue el de un grupo de rodales a 3,150 msnm, ladera sur (Figura 19D), con un periodo de cinco años con un máximo de establecimiento ocurrido hace 56-60 años, pero precedido y sucedido por periodos sostenidos de reclutamiento de nuevos individuos.

El establecimiento de *P. pseudostrabus* en rodales codominantes aparentemente ha sido continuo, e incluso poseen casi las mismas edades que los rodales de *A. religiosa* (Figura 20). Hubo dos casos particulares en pino que podrían asemejar pulsos: en el grupo de rodales de 3,150 msnm, ladera norte, al parecer hay un grupo de individuos relativamente jóvenes, y otro grupo establecido hace 56-75 años (Figura 20B). La ausencia de individuos entre estos dos intervalos de edades podría deberse a alguna disturbio, que habría eliminado dichos individuos. El otro caso fue en el grupo de rodales a 2,850 msnm, ladera sur, con dos periodos consecutivos de cinco años con establecimiento máximo, ocurrido hace 30-40 años, quizás por algún proceso que detonó dicha repoblación (Figura 20F). Sin embargo, en ambos casos, si se analiza el establecimiento anual, podría observarse una regeneración continua cada año, aunque de muy pocos individuos.

Por último, el establecimiento en rodales dominados por *P. pseudostrabus* también exhibió un comportamiento continuo, sin periodos de ausencia de establecimiento de individuos dentro del intervalo de edades de cada grupo de rodal (Figura 21). Sólo en la altitud 2,400, ladera sur, hubo un pulso de establecimiento hace 20-25 años, pero, dentro del intervalo de tiempo total, sólo hubo un periodo sin establecimiento de nuevos individuos (Figura 21F).

De este modo, se puede concluir que el establecimiento de *A. religiosa* y *P. pseudostrabus* ha sido continuo tanto en rodales monodominantes como codominantes, de acuerdo con la agrupación por altitud y orientación de ladera. Hubo pocos casos de eventos masivos de establecimiento.

Figura 19. Establecimiento de *A. religiosa* según la orientación de ladera y la altitud, en rodales dominantes (3,300 msnm) (A-B) y rodales codominantes (2,850-3,150 msnm) (C-H). Los intervalos de tiempo (cada 5 años) representan los años desde que se establecieron los árboles.

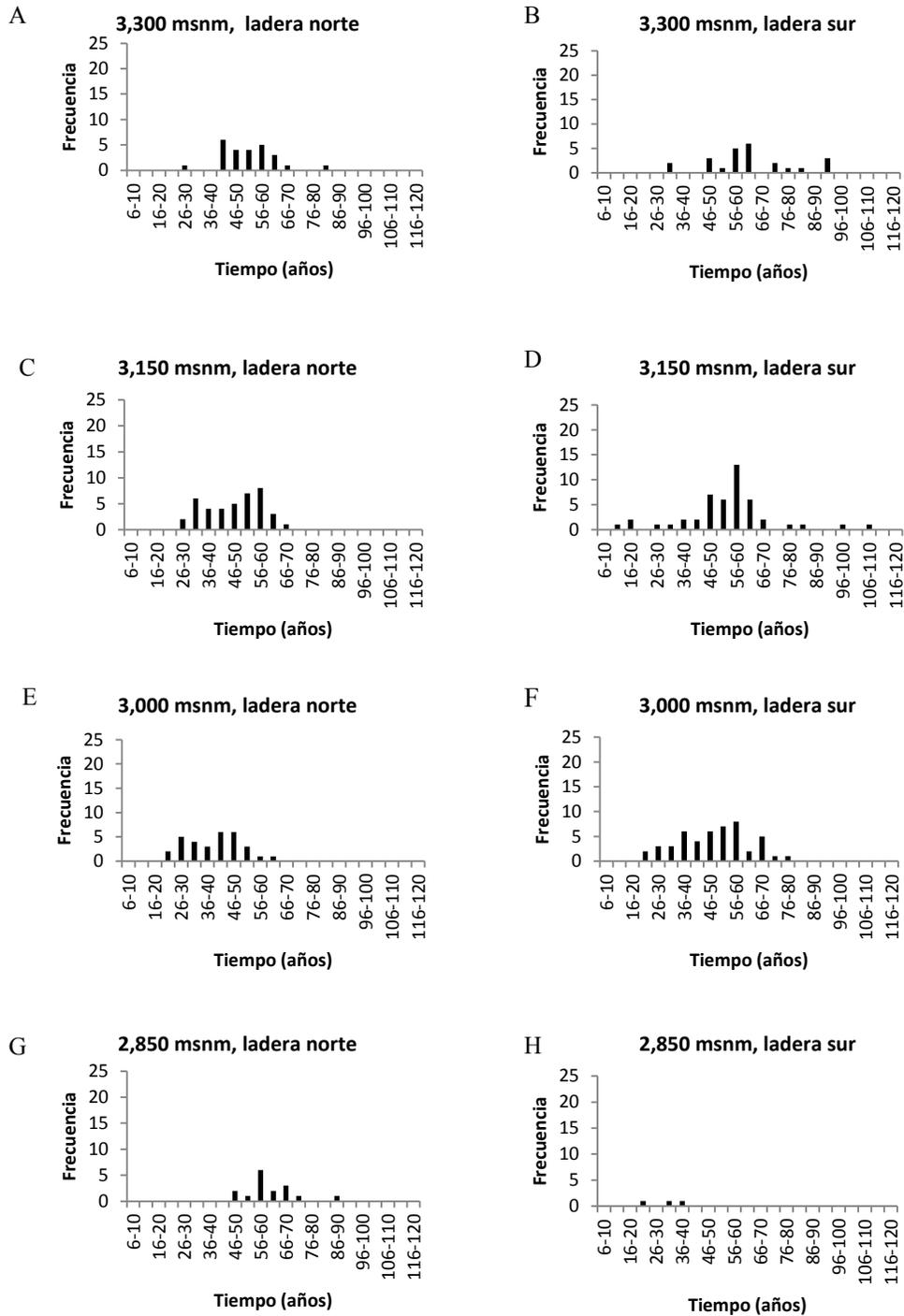


Figura 20. Establecimiento de *P. pseudostrubus* en rodales codominantes (2,850-3,150 msnm). Los intervalos de tiempo (cada 5 años) representan los años desde que se establecieron los árboles.

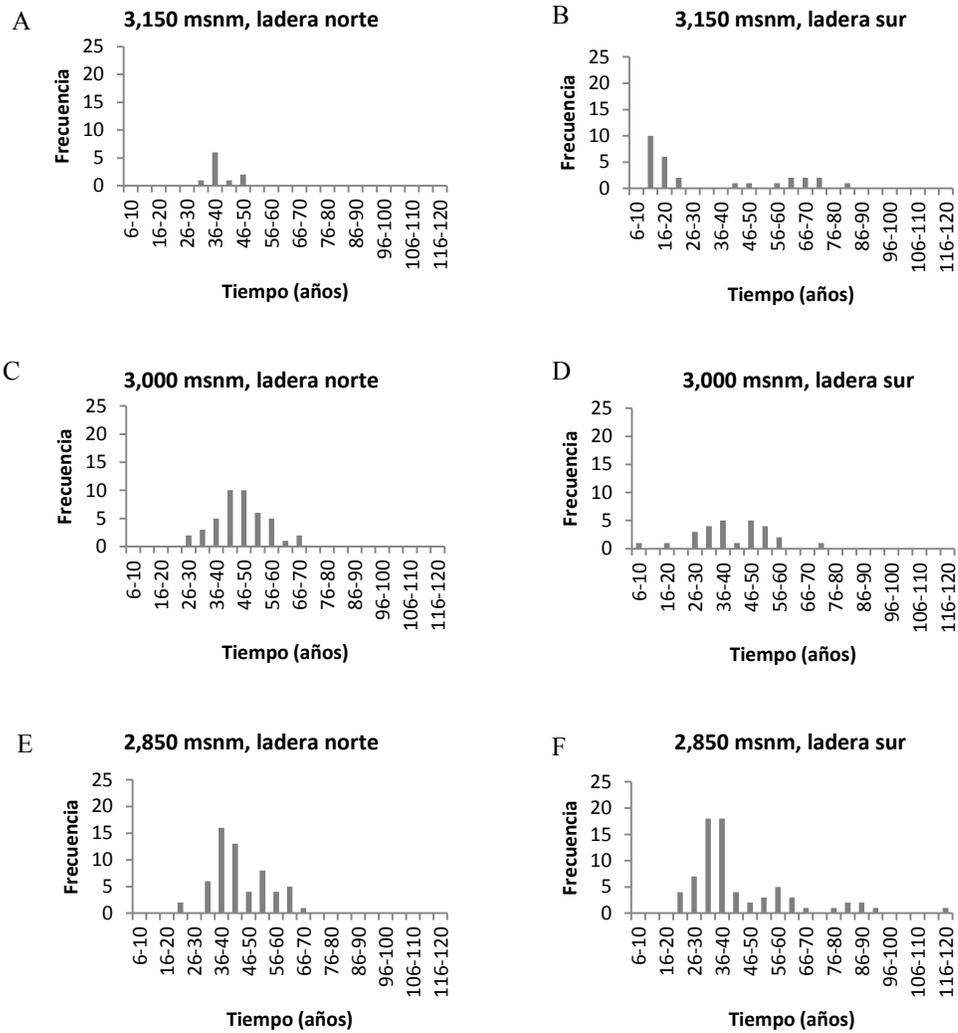
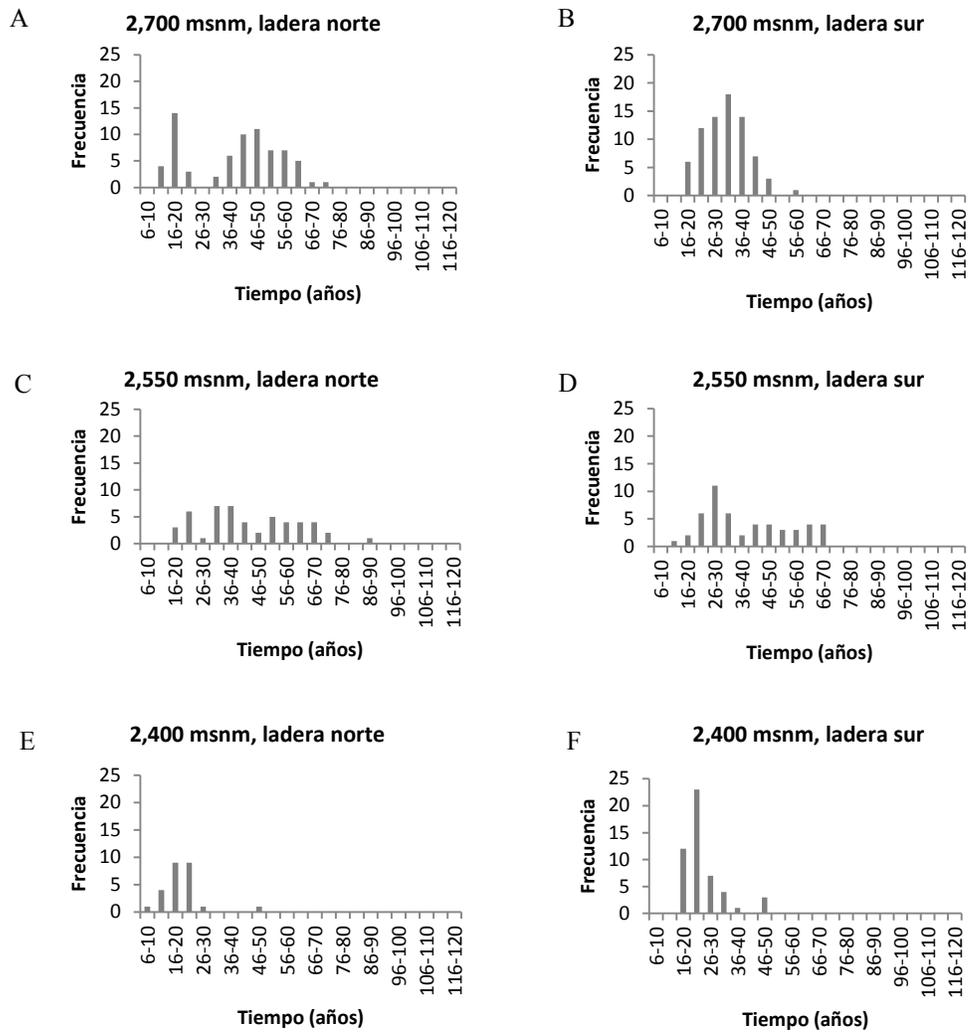


Figura 21. Establecimiento de *P. pseudostrobus* según la orientación de ladera y la altitud, en rodales dominantes (2,400-2,700msnm). Los intervalos de tiempo (cada 5 años) representan los años desde que se establecieron los árboles.



7 DISCUSIÓN

En la RBMM se pueden encontrar tres tipos de rodales dominados por las coníferas más representativas, siguiendo un gradiente altitudinal: en las elevaciones mayores a 3,150 msnm, predominan rodales dominados por *A. religiosa*; en la cota altitudinal entre 2,850 y 3,150 msnm, se localizan los rodales codominantes, mientras que por debajo de 2,850 msnm, se encuentran los rodales dominados por *P. pseudostrobus*. Aunque hay pocos estudios que reporten la distribución de ambas especies según su dominancia en el dosel, este patrón coincide con reportes de *A. religiosa* como especie dominante entre 3,150 y 3,600 en la RBMM (Giménez y Ramírez, 2004), así como otras especies, como *A. vejari*, dominante en altitudes superiores a los 3,000 msnm (Encina *et al.*, 2008) y *A. hickeli* entre 3,000-3,600 msnm (Ávila y López, 2001). Se han reportado rodales codominantes de *Abies-Pinus* entre 2,700-3,360 msnm (Cornejo, 1987), 2,900-3,300 msnm (Aguirre *et al.*, 2003), y 2,700-3,150 msnm en la RBMM (Giménez y Ramírez, 2004), mientras que se ha documentado la presencia de rodales dominados por *P. pseudostrobus* desde los 2,400 a los 2800 msnm en la RBMM (Madrigal, 1994; Sáenz *et al.*, 2011).

La altitud podría ser el factor principal que explique dicho patrón de distribución, asociada a un gradiente de precipitación y temperatura, en el que *A. religiosa* se establece preferentemente en sitios con humedad alta, mientras que *P. pseudostrobus* se presenta en sitios más secos (Sánchez *et al.*, 2005). Aparentemente en la RBMM la mayor precipitación se presenta entre 3,150 y 3,600 msnm, y ésta disminuye a medida que desciende la altitud, lo que da origen a la estructura y composición florística en los diferentes pisos altitudinales de la RBMM (Giménez *et al.*, 2003). En el caso de la orientación de ladera, *A. religiosa* y *P. pseudostrobus* no parecen tener preferencias, lo cual coincide con observaciones de Giménez y Ramírez (2003), así como Murillo (2009) y González (2014) en la RBMM.

Además de la altitud, la zona dentro de la RBMM (norte, centro y sur) resultó tener un efecto significativo sobre la distribución de los diferentes tipos de rodales. Específicamente, la zona sur difirió de las zonas norte y centro, probablemente porque en ella se localizaron los rodales a mayores altitudes (3,300 msnm). Otro aspecto interesante fue que en la zona centro, a 3,150 msnm, hubo un aumento en la frecuencia de pinos, incluso mayor a la proporción de oyameles,

aunque se trataba de un rodal codominante. Según el testimonio de las autoridades comunales, este sitio sufrió un incendio severo hace algunas décadas, lo cual podría haber detonado la regeneración de la población de pinos, los cuales presentaron edades muy jóvenes, al igual que algunos oyameles.

Por otro lado, la diferenciación en cuanto a la frecuencia de pino y oyamel según la zona, podría deberse a que existe una heterogeneidad climática, hidrológica, topográfica, e incluso una compleja historia biogeográfica que puede ocurrir entre sitios de una misma región, como sucede en los bosques de la Faja Volcánica Transmexicana (Sánchez *et al.*, 2005). Por otro lado, Merino (1997) destaca que entre las zonas norte y sur existen diferencias en el nivel de presión antrópica sobre los bosques. Mientras en el norte la vocación es eminentemente forestal, en la zona sur existe mayor cambio de uso de suelo. Ello explicaría que en la zona sur (Cerro Pelón) prácticamente no existen rodales naturales de coníferas por debajo de los 2,700 msnm.

Un fenómeno que se ha observado en bosques de coníferas es el reemplazo de especies por efecto del cambio climático. Se espera que las poblaciones de *A. religiosa* asciendan altitudinalmente, reemplazando a los rodales de *P. hartwegii* Lindley, localizados en la cota elevacional más alta, y que *A. religiosa* desaparezca en las altitudes más bajas de su distribución y sea reemplazado por *P. pseudostrobus* (Sáenz *et al.*, 2012; May, 2001). Aparentemente esto último no sucede en la RBMM, pues se esperaría que hubiesen rodales jóvenes de *P. pseudostrobus*, es decir, con individuos de corta edad en las elevaciones superiores a los 3,150 msnm. Sin embargo, se encontraron individuos con edades entre 50 y 83 años. Esto permite inferir que no se está dando el desplazamiento de *P. pseudostrobus* hacia altitudes mayores en la RBMM por efecto del cambio climático, por lo menos en las décadas recientes.

El segundo aspecto importante que se observó es que estas dos especies forman rodales relativamente jóvenes, que no superan los 120 y 127 años de edad. En México se han documentado edades máximas de 121 años en *A. religiosa* (Pineda *et al.*, 2013; Cerano *et al.*, 2014), 116 años en *A. vejari* (Gutiérrez, 2003), 106 años en *P. montezumae* (Gama, 2009), y 109 años en *P. douglasiana* (Llamas, 2013). Además, es importante el hallazgo de que los rodales codominantes tengan las mismas edades, lo cual sugiere que los disturbios, como eventos de

fuegos, han detonado la regeneración de ambas especies simultáneamente. Por otro lado, no hay evidencias que indiquen que la regeneración se da siguiendo la ruta sucesional en las que las comunidades inician dominadas por *Pinus*, y que éstas derivan con el tiempo en comunidades dominadas por *Abies* (Madrigal, 1994; Taylor *et al.*, 2011). Por otro lado, el patrón de establecimiento de los rodales de *A. religiosa* y *P. pseudostrobus* es continuo, tanto en rodales monodominantes como codominantes.

No se tiene certeza si los patrones anteriores obedecen a causas biogeográficas. Es decir, que el crecimiento rápido de los individuos, su lapso de vida corto, la sucesión de estas coníferas de manera simultánea y el establecimiento continuo de rodales, sean una característica de los bosques de coníferas en la zona intertropical (Daniel *et al.*, 1982). O bien, que esto sea consecuencia del cambio en el régimen de disturbios, que pueden modificar significativamente la dinámica y la estructura de edades de los rodales (Segura y Snook, 1992, Dang *et al.*, 2009).

Se sabe que la causa fundamental del establecimiento por pulsos es la incidencia de grandes disturbios, que en algunos casos actúan en sinergia, tales como: fuegos, cambio de uso de suelo, aprovechamiento forestal (corta a matarrasa o selectiva), ataque por plagas y sequías prolongadas (Chauchard *et al.*, 2010; Dang *et al.*, 2009; Xin y Zhang, 2012). Los grandes disturbios modifican la estructura de edades en los rodales, detonan procesos de sucesión forestal (Daniel *et al.*, 1982), y originan poblaciones coetáneas, con ciclos de reemplazo definidos por la incidencia sincrónica de dichos disturbios, como se ha evaluado en especies como *Abies concolor* Gordon & Glend., *A. balsamea* L. Miller, *Pinus durangensis* Ehren., *P. ponderosa* Douglas y *P. contorta* Douglas ex Luden (Fulé y Covington, 1998; Chokkalingam y White, 2000; Kaufmann *et al.*, 2003; Sensenig *et al.*, 2013). Según las edades de establecimiento, parece que no hay ciclos largos de reemplazo de las poblaciones en la RBMM, como se ha documentado en los bosques de coníferas en latitudes boreales (mayores a 50 años) (Doyon y Bouffard, 2009).

Con base en lo anterior, el establecimiento continuo en rodales de *A. religiosa* y *P. pseudostrobus* sugiere que los grandes disturbios están ausentes, han sido limitados o restringidos por las actividades humanas. Cuando los disturbios que determinan el establecimiento de poblaciones por pulsos son restringidos, se pueden generar periodos de establecimiento continuo (Poulos *et*

al., 2013). Por ejemplo, el aprovechamiento maderable y la introducción de ganado limitaron la presencia de fuegos en rodales dominantes y codominantes de coníferas en Estados Unidos. En consecuencia, se redujeron las cargas de combustible, por lo que cesaron los fuegos de alta severidad, la extracción maderable generó la abundancia de diámetros pequeños y se permitió la apertura de claros, por lo que la repoblación de coníferas se dio de modo continuo (Brown y Cook, 2006, Kaufmann *et al.*, 2003; Dang, 2009). Esta experiencia sugiere que los disturbios antropogénicos pueden limitar el efecto de los disturbios naturales sobre los ciclos de regeneración de los rodales, pero no modifican la capacidad de las poblaciones para regenerarse, y generan que éstas experimenten los mismos regímenes de disturbio (Xin y Zhang, 2012; Heyerdahl y Alvarado, 2003).

Lo anterior sugiere que es muy probable que los regímenes de disturbio naturales en la RBMM hayan sido alterados por las actividades humanas, y en consecuencia, han originado poblaciones de *P. pseudostrobus* y *A religiosa* relativamente jóvenes, y han generado los rodales dominados o codominados por dichas especies experimenten regímenes de disturbios semejantes. Se sabe que la RBMM es una región que históricamente ha sido manejada (Navarrete *et al.*, 2011). Entre los factores de disturbio antropogénicos más recurrentes en los bosques de coníferas de la RBMM se encuentran el aprovechamiento forestal, la ganadería, la recolección de leña, el saneamiento de plagas y el cambio de uso de suelo (Vázquez *et al.*, 2002; Cornejo *et al.*, 2003; Murillo, 2009).

El aprovechamiento forestal probablemente ha sido el disturbio más importante en la RBMM, ya que esta región abastecía de madera, principalmente de pino y oyamel, a la industria minera de Angangueo, al proceso de construcción de infraestructura ferroviaria y caminos, y a la fabricación de muebles para el centro del país (Ibarra, 2011). El máximo periodo de aprovechamiento maderable en la región ocurrió durante la década de 1930-1940, y tuvo su declive a finales de la década de 1990 (Merino, 1997; López y Alcántara, 2012). La extracción maderable en la región se vio acompañada de otros disturbios, como la apertura de caminos forestales, la introducción de ganado a los rodales, el cambio de uso de suelo, el saneamiento de plagas forestales y la supresión del fuego (Ramírez y Zubieta, 2005; Honey, 2009). Es necesario recalcar que este fenómeno no ha sido exclusivo de la RBMM, sino que también se ha presentado en otras regiones productoras de madera en el país (Heyerdahl y Alvarado, 2003).

El establecimiento continuo de las poblaciones de *P. pseudostrobus* y *A. religiosa* podría ser consecuencia del cambio en los regímenes de disturbio naturales. El establecimiento continuo de *A. religiosa* podría estar asociado con la producción de semillas cada dos años (Manzanilla, 1974; Santillán, 1991). Con respecto a *P. pseudostrobus*, se sabe que la producción de semilla se presenta cada tres o cuatro años (Sáenz *et al.*, 2011), de forma similar a *P. ayacahuite*, que produce semillas cada dos años, o *P. montezumae*, cada 3-5 años (Carrillo *et al.*, 2009). Si la producción de semilla es relativamente continua, entonces la regeneración de las poblaciones se vería favorecido por la apertura de claros, producto de las actividades de extracción maderable (Lara *et al.*, 2009; Pineda *et al.*, 2013) y por la eliminación de los grandes disturbios como los incendios de reemplazo (May, 2001). En el caso del pino, la apertura de claros favorece su establecimiento, pues se considera una especie pionera, que requiere de elevados niveles de radiación lumínica para establecerse (Rodríguez y Fulé, 2003). Por otro lado, la regeneración elevada de poblaciones de oyamel en sitios con aprovechamiento y conservación ha sido previamente documentada por Murillo (2009) en la RBMM.

Un aspecto importante, derivado de la alteración de los regímenes de disturbio en la RBMM, es que el establecimiento de *P. pseudostrobus* aparentemente no está asociado con eventos discretos de fuegos superficiales, además de que el establecimiento de *A. religiosa* tampoco estaría relacionado con fuegos severos y de ciclos de retorno largos, que originen el reemplazo de las poblaciones. Este resultado podría sugerir que el establecimiento de estas dos especies es independiente del régimen de fuego, a pesar que ha sido parte histórica de la dinámica funcional de los rodales de coníferas y del manejo agroforestal en la RBMM (Garduño, 2014; Martínez y Pérez, 2014). Sin embargo, el efecto del cambio en el régimen de fuegos podría manifestarse, a mediano plazo, en la alteración de procesos como la regeneración de las poblaciones, la estructura y la composición de la vegetación, la desaparición de rodales de especies dominantes, y haciéndolos más vulnerables a otros disturbios, como fuegos catastróficos (Brown y Cook, 2006; Brose y Waldrop, 2010; Alanís *et al.*, 2012).

Dado que el establecimiento de *A. religiosa* y *P. pseudostrobus* ha sido continuo, podemos sugerir que el régimen de disturbios ha sido modificado antes y después del primer decreto que estableció un área natural protegida en la RBMM, en el año 1986. Esta situación fue propuesta

anteriormente por Ramírez *et al.* (2003). Asimismo, los resultados de este estudio sugieren que las actividades humanas han alterado el régimen de disturbios en los rodales de *A. religiosa*, por encima de los 3,000 msnm, los cuales constituyen el hábitat de la mariposa monarca (Cornejo *et al.*, 2003). Por tanto, es necesario conocer, en estudios posteriores, el patrón histórico de disturbios naturales y antropogénicos en la RBMM, sus interacciones y su efecto sobre la regeneración natural de rodales de coníferas.

Es necesario que las actividades de manejo (aprovechamiento, conservación y restauración) en los rodales dominados o codominados por *A. religiosa* y *P. pseudostrobus* sean guiados según los regímenes de disturbios naturales (Mast *et al.*, 1999), para mantener la productividad forestal, restaurar los sitios degradados y conservar el hábitat de la mariposa monarca, la cual, además de su importancia biológica, genera una importante derrama económica para los habitantes de la RBMM (Brenner, 2006; Honey, 2009). Se ha reconocido que los disturbios, como el fuego, mantienen la dinámica funcional de los ecosistemas forestales (CCFM, 2005). Por tanto, es fundamental documentar el efecto de los disturbios sobre el establecimiento de poblaciones, en virtud de proponer recomendaciones de manejo forestal que sean consistentes con los regímenes naturales de disturbio, para evitar procesos que deriven en fenómenos como la ausencia de regeneración de las poblaciones, el cambio en la dominancia de los rodales, o fuegos catastróficos, por la alteración de dichos regímenes (Vaillancourt *et al.*, 2009)

Por último, el cambio en el régimen de disturbios claramente limita la habilidad para cuantificar patrones de establecimiento de árboles (Kaufmann *et al.*, 2003). Sin embargo, este estudio constituye una evidencia de procesos poblacionales y comunitarios en la RBMM de gran interés. Con base en lo anterior, es necesario promover la conservación de las cubiertas de bosque en todas las cotas altitudinales que comprenden la RBMM. La dificultad para encontrar sitios de muestreo, particularmente en altitudes bajas, pone de manifiesto que se están perdiendo grandes porciones de bosque. Este fenómeno, probablemente, está generando la desaparición de funciones y servicios ecosistémicos, como la provisión de agua, la retención de suelos, productos forestales maderables y no maderables, biodiversidad y sustento para las localidades aledañas.

8 CONCLUSIONES

Existe un gradiente altitudinal bien definido con respecto a la presencia de los rodales dominados y codominados por *A. religiosa* y *P. pseudostrobus* en la RBMM. Es necesario conocer si dicha distribución altitudinal coincide en bosques de coníferas en otras porciones de la Faja Volcánica Transmexicana, que comparten características fisonómicas con los bosques de coníferas la RBMM, por ejemplo, la dominancia y codominancia de los géneros *Pinus* y *Abies*.

Los rodales de *A. religiosa* y *P. pseudostrobus* de la RBMM exhiben edades relativamente jóvenes, lo cual, aunado a los patrones de establecimiento continuo de ambas especies tanto en rodales monodominantes como codominantes, sugiere que la dinámica de establecimiento probablemente ha sido bastante alterada como consecuencia de la actividad humana, aunque por disturbios que no limitaron la capacidad de regeneración de las poblaciones.

El modo continuo de establecimiento en ambas especies permite inferir que las poblaciones han estado sometidas a los mismos regímenes de disturbio, o bien, que éstos fueron alterados de modo que los grandes disturbios, que originan los pulsos de establecimiento, están ausentes o están limitados en la RBMM.

Se requiere evaluar el efecto del aprovechamiento forestal, los fuegos y otros disturbios sobre la regeneración de los bosques de coníferas de la RBMM. En el contexto del manejo forestal, esta información podría coadyuvar a generar estrategias de manejo de los disturbios, con el fin de mantener rodales viables para el aprovechamiento humano y promover la conservación de la biodiversidad, tanto en la RBMM como otros bosques de coníferas del país.

9 BIBLIOGRAFÍA

- Adams H., S. Stephenson, T. Blasing y D. Duvick .1985. Growth trend declines of spruce and fir in mid.appalachian subalpine forests. *Environmental and Experimental Botany* 25 (4): 315-325.
- Aguirre O., J. Jiménez, H. Kramer y A. Akca. 2003. Análisis estructural de ecosistemas forestales en el Cerro del Potosí, Nuevo León, México. *Ciencia-UANL* 6: 219-225.
- Alanís E, J. Jiménez, A. Valdecantos, M. González, O. Aguirre, E. Treviño. 2012. Composición y diversidad de la regeneración natural en comunidades de *Pinus-Quercus* sometidas a una alta recurrencia de incendios en el noreste de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 83: 1208-1214.
- Alonso A, E. Rendón, E. Montesinos. 2009. Realidades energéticas de la Mariposa Monarca. *Ciencias* 39: 46-48.
- Ángeles E. y L. López. 2009. Supervivencia de una cohorte de plántulas de *Abies religiosa* bajo diferentes condiciones post-incendio. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 84: 25-33.
- Arista M. y S. Talavera. 2005. Producción de piñas y ciclos de cosechas en *Abies pinsapo* Boiss. *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 53(1): 5-12.
- Attiwill P. 1994. The disturbance of forest ecosystems: the ecological basis for conservative management. *Forest Ecology and Management* 63: 247-300.
- Ávila C. 2000. Ecología poblacional de *Abies hickelii* en el Pico de Orizaba, Veracruz. Colegio de Postgraduados. Texcoco, Edomex.
- Ávila C. y L. López. 2001. Distribución y análisis estructural de *Abies hickelii* (Flous et Gausson) en México. *Interciencia* 26: 244-251.
- Ávila D., M. González, J. Jiménez, O. Aguirre, E. Treviño, B. Vargas. 2013. Dendrocronopirología: análisis de la evidencia morfológica de incendios forestales. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales* 5(21): 136-147
- Badii M. H., J. Landeros, J. Valenzuela, R. Rodríguez, Y. Ochoa y E. Cerna. 2013. Patrones reproductivos. *International Journal of Good Conscience* 8 (1): 55-63.
- Barnes B., D. Zak, C. Denton, S. Spurr .1998. *Forest ecology*. 4ª Edición. John Wiley and Sons. Estados Unidos de América. 59, 87, 95, 110
- Bigler C., D. Gavin, C. Gunning y T. Veblen. 2007. Drought induces lagged tree mortality in a subalpine forest in the Rocky Mountains. *Oikos* 116: 1983-1994.
- Bonner F., R. Karrfalt y P. Robert. 2008. *The woody plant seed manual*. Agricultural Handbook No. 727. Department of Agriculture, Forest Service. USA. 1223 pp.

- Brenner L. 2006. Áreas naturales protegidas y ecoturismo: el caso de la Reserva de la Biosfera Mariposa Monarca, México. *Relaciones* 23(105): 327-265.
- Brose P. y Waldrop T. 2010. A dendrochronological analysis of a disturbance-succession model for oak-pine forests of the Appalachian Mountains, USA. *Canadian Journal of Forest Restoration* 40: 1373-1385
- Brown P. 2006. Climate effects on fire regimes and tree recruitment in Black Hills ponderosa pine forests. *Ecology* 87 (10): 2500-2510.
- Brown P. y B. Cook. 2006. Early settlement forest structure in Black Hills ponderosa pine forests. *Forest Ecology and Management* 223: 284-290.
- Caballero M. 2010. La verdadera cosecha maderable en México. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales* 1 (1): 6-18.
- Carlón T., M. Mendoza, J. Villanueva, A. Lara. 2015. Climatic responses of *Pinus pseudostrobus* and *Abies religiosa* in the Monarch Butterfly Biosphere Reserve. *Journal of Biogeography*.
- Carranza J., I. Paniagua, K. Oseguera y L. Ruiz (2010) Análisis del impacto la quinta tormenta invernal del 2010 en la Reserva de la Biósfera Mariposa Monarca. Comisión Nacional de Áreas Protegidas. 35 pp.
- Carrillo F., G. Vera-, O. Magaña, J. Guldin, R. Guries. 2009. Seeds stored in the forest floor in a natural stand of *Pinus montezumae* Lamb. *Revista Ciencia Forestal en México* 34 (106): 41-60.
- CCMF. 2003. Stratégie canadienne en matière de feux de forêt: vision pour une approche innovatrice et intégrée pour la gestion des risques. Conseil Canadien des Ministres des Forêts. Canada. 18 pp.
- Cerano J., J. Villanueva, R. Cervantes, L. Vázquez, R. Trucios y V. Guerra. 2014. Reconstrucción de precipitación invierno-primavera para el Parque Nacional Pico de Tancitaro, Michoacán. *Investigaciones Geográficas* 83: 41-54.
- Collins B., C. Rhoades, R. Hubbard, M. Battaglia. 2012. Tree regeneration and future stand development after bark beetle infestation and harvesting in Colorado lodgepole pine stands. *Forest Ecology and Management* 261: 2168-2175.
- Cornejo G., A. Casas, B. Farfán, J. L. Villaseñor y G. Ibarra. 2003. Flora y vegetación de las zonas núcleo de la Reserva de la Biosfera Mariposa Monarca. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 73: 43-62
- Cornejo E. 1987. Aspectos ecológicos y dasonómicos del bosque de *Pseudotsuga-Pinus-Abies* en la Sierra La Marta, Arteaga, Coahuila. Tesis profesional. Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro. Buenavista, Saltillo, Coahuila. 196 pp.

- Cuevas R., E. Cisneros, E. Jardel, E. Sánchez, L. Guzmán-Hernández, N. Núñez-López, C. Rodríguez-Guerrero. 2011. Análisis estructural y de diversidad en los bosques de *Abies* de Jalisco, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 82: 1219-1233.
- Chapin S., P. Matson, H. Mooney. 2002. *Principles of terrestrial ecosystem ecology*. Springer. United States of America. 359.
- Chauchard S., F. Beithe, N. Denis, C. Carcaillet. 2010. Increase in the upper tree-limit of silver fir (*Abies alba* Mill) in Alps since the mid-20th century: A land use change phenomenon. *Forest Ecology and Management* 259: 1406-1415.
- Chokkalingam U. y A. White. 2000. Structure and spatial patterns of trees in old-growth northern hardwood and mixed forests of northern Maine. *Plant Ecology* 00: 1-22.
- Collins B., C. Rhoades, R. Hubbard, M. Battaglia. 2012. Tree regeneration and future stand development after bark beetle infestation and harvesting in Colorado lodgepole pine stands. *Forest Ecology and Management* 261: 2168-2175.
- CONANP (2001) Programa de manejo de la Reserva de la Biosfera Mariposa Monarca. Comisión Nacional de Áreas Protegidas-Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT). México. 138 pp.
- Cornejo G., A. Casas, B. Farfán, J. L. Villaseñor, G. Ibarra. 2003. Vegetación de las zonas núcleo de la Reserva de la Biosfera Mariposa Monarca, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 73: 43-62.
- Cornejo M. G. y Ibarra G. 2008. Flora ilustrada de la Reserva de la Biosfera Mariposa Monarca. Universidad Nacional Autónoma de México, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. 441 pp.
- Cox C, I. Healey, P. Moore. 1973. *Biogeography: an ecological and evolutionary approach*. Blacwell Scientific Publications. Gran Bretaña. 440 pp.
- Cruz J., J. Vargas, P. Ramírez y J. López. 2011. Diversidad genética y diferenciación de las poblaciones de *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco en México. *Revista Fitotecnia Mexicana* 34 (4): 233-240.
- Dang H., M. Jiang, Y. Zhang, G. Dang, Q. Zhang. 2009. Dendroecological study of a subalpine fir (*Abies fargesii*) in the Qinling Mountains, China. *Plant Ecology* 201: 67-75.
- Daniel P. W., U. E. Helms, F. S. Baker. 1982. *Principios de silvicultura*. Segunda edición. Mc Graw Hill. USA. 492 pp.
- Desplanque C., C. Rolland y R. Michalet. 1998. Dendroécologie comparée du sapin blanc (*Abies alba*) et de l'épicéa commun (*Picea abies*) dans une vallée alpine de France. *Canadian Journal of Forest Research* 28: 737-748.

- De Steven y J. Wright. 2002. Consequences of variable reproduction for seedling recruitment in three Neotropical tree species. *Ecology* 83 (8): 2135-2327.
- Doyon F. y D. Bouffard. 2009. Enjeux écologiques de la forêt feuillue tempérée québécoise. Ministère des Ressources naturelles et de la Faune, Direction de l'environnement et de la protection des forêts. Canada. 63 pp.
- Encina J., F. Encina, E. Mata, J. Valdés. 2008. Aspectos estructurales, composición florística y caracterización ecológica del bosque de oyamel en la Sierra de Zapalinamé, Coahuila, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 83: 13-24.
- Flores R., L. Sánchez, J. Galindo, J. Morales. 2011. Post-dispersed pine seeds removal and its effect on seedling establishment in a Mexican Temperate Forest. *Plant Ecology* 212: 1037-1046.
- Fontana G., P. Cherubini, D. Rigling, M. Dobbertin, P. Brang, J. L. Innes. 2003. Ricostruzione della storia di un popolamento di pino montano (*Pinus mugo* Turra) nel Parco nazionale Svizzero: gli anelli annuali testimoni di azioni di disturbo antropiche e naturali. *Monti e Boschi* 6: 34-40.
- Fulé P. y W. Covington. 1998. Fire regimes and forest structure in the Sierra Madre Occidental, Durango, Mexico. *Acta Botánica Mexicana* 41: 43-47.
- Fulé P., J. Villanueva, E. Cornejo, P. Brown y D. Falk. 2007. Incendios forestales y clima en el norte de México. *Memorias en Extenso. VIII Congreso Mexicano de Recursos Forestales* 28-31 octubre. Morelia, Michoacán, México.
- Gama J. 2009. Estructura y dinámica poblacional de *Pinus montezumae* en un bosque en la zona de Milpa Alta D. F. Tesis de Posgrado. Instituto Politécnico Nacional. México.
- Garduño E. 2014. Identificación de eventos excepcionales por medio de análisis de anillos de crecimiento en los árboles de Angangueo, Michoacán, México. Tesis de Maestría. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Morelia, Michoacán. 152 pp.
- Giménez J., M. I. Ramírez y M. Pinto. 2003. Las comunidades vegetales de la Sierra de Angangueo (estados de Michoacán y México, México): clasificación, composición y distribución. *Lazaroa* 24: 87-111.
- Giménez J. y M. I. Ramírez. 2004. Análisis fitosociológico de los bosques de oyamel *Abies religiosa* (H.B.K) Cham & Schlecht de la Sierra de Angangueo, región central de México. *Fitosociología* 41(1) supl. 1: 91-100.
- González M., L. Schwendenmann, J. Jiménez, R. Schulz. 2007. Forest structure and woody plant species composition along a fire chronosequence in mixed pine-oak forest in the Sierra Madre Oriental, Northeast México. *Forest Ecology and Management* 256: 161-167.

- González N. 2014. Estructura y diversidad de la flora leñosa en el área núcleo Cerro Altamirano, Reserva de la Biosfera Mariposa Monarca, México. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México. Morelia, Michoacán. 39 pp.
- Gugger P., A. González, H. Rodríguez, S. Sugita y J. Cavender (2013) Southward Pleistocene migration of Douglas-fir into Mexico: phylogeography, ecological niche modeling, and conservation of 'rear edge' populations. *New Phytologist* 189: 1185-1199.
- Gutiérrez G. 2003. Análisis dendrocronológico y económico de *Abies vejari*, *Pinus hartwegii*, *Pinus strobiformis* y *Pinus teocote* en la Sierra Peña Nevada, Nuevo León. Tesis profesional. Universidad Autónoma de Nuevo León. San Nicolás de los Garza, N. L. 105 pp.
- Heyerdahl E. y E. Alvarado. 2003. Influence of climate and land use on historical Surface fires in pine-oak forests, Sierra Madre Occidental, Mexico. En: Veblen T., W. Baker, G. Montenegro, T. Swetnam (Eds). *Fire and climatic change in temperate ecosystems of the Western Americas*. Springer. USA. 218-264.
- Hirons A. y G. C. Percival. 2012. Fundamentals of tree establishment: a review. En: Johnston M. y G. Percival (eds.) *Trees, people and the built environment*. Forestry Commission Research Report. Forestry Commission. Reino Unido. 51-62.
- Honey J. 2009. Disentangling the proximate factors of deforestation: the case of the Monarch Butterfly Biosphere Reserve in Mexico. *Land Degradation and Development* 20: 22-32.
- Ibarra M. V. 2011. Conformación del espacio social de los bosques del ejido del Rosario, Michoacán, 1938-2010. *Investigaciones Geográficas* 75: 75-87.
- Ibarra G. y G. Cornejo. 2007. Plant reproductive phenology in a temperate forest of the Monarch Butterfly Biosphere Reserve, Mexico. *Interciencia* 32 (7): 445-452.
- INEGI. 2010. Conjunto de datos vectoriales escala 1:50,000. Instituto Nacional de Estadística y Geografía.
- Jardel, E. 1995 Las áreas protegidas en la práctica: una discusión sobre conservación biológica y desarrollo sustentable. *Revista de la Universidad de Guadalajara*. 23-36.
- Jardel E., R. Ramírez, F. Castillo, S. García, O. Balcázar, J. Chacón, J. Morfín. 2006. Manejo del fuego y restauración de bosques en la Reserva de la Biósfera Sierra de Manantlán, México. En: Flores J. y Rodríguez D. (eds). *Incendios Forestales*. Mundi Prensa. México. 214-242.
- Johnston M., M. Campagna, P. Gray, H. Kope, J. Loo, A. Ogden, G. O'Neill, D. Price y T. Williamson. 2009. Vulnérabilité des arbres du Canada aux changements climatiques et propositions de mesures visant leur adaptation: un aperçu destiné aux décideurs et aux intervenants du monde forestier. *Conseil Canadien des Ministres des Forests (CCMF)*. Canada. 50 pp.

- Kaufmann M., L. Huckaby, P. Fornwalt, J. Stoker, W. Romme. 2003. Using tree recruitment patterns and fire history to guide restoration of an unlogged ponderosa pine/Douglas fir landscape in the southern Rocky Mountains after a century of fire suppression. *Forestry* 76 (2): 231-242.
- Kaufmann M. y L. Huckaby. 2000. Ponderosa pine in the Colorado Front Range: long historical fire and tree recruitment intervals and a case for landscape heterogeneity. *Memory of the Joint Fire Science Conference and Workshops*. United States of America.
- Kerns B., M. Buonopane, W. Thies y C. Niwa. 2011. Reintroducing fire into a ponderosa pine forest with and without cattle grazing: understory vegetation response. *Ecosphere* 2 (5): 1-23.
- Korb J, P. Fulé y R. Wu (2013) Variability of warm/dry mixed conifer forests in southwestern Colorado USA: implications for ecological restoration. *Forest Ecology and Management* 304: 182-191.
- Lara R., L. Sánchez, J. Corral. 2009. Regeneración de *Abies religiosa* en claros del dosel versus sotobosque, Parque Nacional Cofre de Perote, México. *Agrociencia* 43: 737-749.
- Lara R. 2010. Productos maderables certificados: catálogo 2010, México. CONAFOR. México. 44 pp.
- Llamas P. 2013. Régimen histórico de incendios en bosques de coníferas del sur occidente de Jalisco. Tesis de Maestría. Universidad de Guadalajara. Autlán de Navarro, Jal. 94 pp.
- López J. y I. Alcántara. 2012. Land use change and hillslope instability in the Monarch Butterfly Biosphere Reserve, México. *Land Degradation and Development* 23: 384-397.
- Looney C. y K. Waring. 2013. *Pinus strobiformis* (southwestern pine) stand dynamics, regeneration and disturbance ecology: a review. *Forest Ecology and Management* 287: 90-102.
- Madrigal X. 1982. Claves para la identificación de las coníferas silvestres del Estado de Michoacán. *Boletín divulgativo* No. 58. INIF. México. 100 pp.
- Madrigal X. 1994. Características ecológicas generales de la región forestal oriental del Edo. de Michoacán. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. México 120 pp.
- Manzanilla H. 1974. Investigaciones epidométricas y silvícolas en bosques mexicanos de *Abies religiosa*. INIF-SAG. México. 163 pp.
- Martinez P. V. Pando y J. Diez. 2014. Alternative species to replace Monterey Pine plantations affected by pitch cancer caused by *Fusarium cercenatum* in northern Spain. *Plant pathology* 63: 1083-1094.

- Martínez M. y X. García. 2007. Sucesión ecológica y restauración de las selvas húmedas. Boletín de la Sociedad Botánica de *México* 80: 69-84.
- Martínez H. y D. Pérez. 2014. Uses and management of fire by rural communities in coniferous forest in the Monarch Biosphere Reserve, Mexico. *The International Forestry Review* 16 (5): 59.
- Mast J., P. Fulé, M. Moore, W. Covington, A. Waltz. 1999. Restoration of presettlement age structure of an Arizona ponderosa pine forest. *Ecological Applications* 9.1.: 228-239.
- Mast J., T. Veblen y Y. Lindhaft. 1998. Disturbance and climatic influences on age-structure of ponderosa pine at the pine/grassland ecotone, Colorado Front Range. *Journal of Biogeography* 25: 743-755.
- May J. 2001. Dinámica de la regeneración de *Abies religiosa* y *Pinus hartwegii* en la Estación Forestal Experimental Zoquiapan, Estado de México. Tesis profesional. Universidad Autónoma de Chapingo. Texcoco, Edomex.
- Merino L. 1997. Reserva Especial de la Biosfera Mariposa Monarca: problemática general de la región. Memorias de la Reunión de América del Norte sobre la Mariposa Monarca, 1997. Comisión para la Cooperación Ambiental. 13 pp.
- Minckley T, Shriver R. y B. Shuman. 2012. Resilience and regime change in a southern Rocky Mountain ecosystem during the past 17 000 years. *Forest Ecology and Management* 82 (1): 40-68.
- Murillo A. 2009. El manejo forestal y sus implicaciones en la cubierta vegetal y en la estructura demográfica de especies comerciales: Reserva de la Biósfera de la Mariposa Monarca. Tesis de Posgrado en Geografía. Universidad Nacional Autónoma de México. Morelia, Mich. 108 pp.
- Navarrete J, I. Ramírez y Pérez-Salicrup. 2011. Logging within protected areas: spatial evaluation of the Monarch Butterfly Biosphere Reserve, Mexico. *Forest Ecology and Management* 262: 645-654.
- Nieto C., M. Musálem, J. Ortega. 2003. Estudio de algunas características de conos y semillas de *Abies religiosa* (HBK) Schl et Cham. *Agrociencia* 37 (5): 521-531.
- North M., M. Hurteau, R. Fiegenger y M. Barbour. 2005. Influence of fire and El Niño on tree recruitment varies by species in Sierran mixed conifer. *Forest Science* 51(3): 187-197.
- Palmer M, R. Ambrose y N. Poff. 1997. Ecological theory and community ecology. *Restoration Ecology* 5 (4): 291-300

- Pelz K. y F. Smith. 2012. Thirty year change in lodgepole and lodgepole/mixed conifer forest structure following 1980s mountain pine beetle outbreak in western Colorado, USA. *Forest Ecology and Management* 280: 93-102.
- Pérez-Salicrup D., Jardel E., E. Alvarado, J. E. Morfin, M. X. Cantú, J. E. Sáenz. Qualitative and quantitative assessment of fuel loads in the Monarch Butterfly Biosphere Reserve. *Proceedings of the Third Human Dimensions of Wildland Fire Conference*. Seattle, WA. USA.
- Perry J. 1991. *The pines of Mexico and Central America*. Timber Press. USA. 231 pp.
- Pezzo M. I. y S. Dorigatti (1999) Studi dendrocronologici in Italia: un aggiornamento. *Annali dei Musei Civici di Rovereto* 13(1997): 143-161.
- Pineda M. R., R. Ortega, L. R. Sánchez, G. Ortiz, G. Vázquez. 2013. Estructura poblacional de *Abies religiosa* (Kunth) Schltdl et Cham. en el ejido El Conejo del Parque Nacional Cofre de Perote, Veracruz, México. *Revista Chapingo. Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*. 19(3): 375-385.
- Poulos H., J. Villanueva-Díaz, J. Cerano-Paredes, A. Camp, R. Gatewood. 2013. Human influences on fire regimes and forest structure in the Chihuahuan Desert Borderlands. *Forest Ecology and Management* 298: 1-11.
- Ramírez M. I., J. Azcárate y L. Luna. 2003. Effects of human activities on monarch butterfly habitat in protected mountain forest, Mexico. *The Forestry Chronicle* 79(2): 242-246.
- Ramírez M. I. y R. Zubieta. 2005. Análisis regional y comparación metodológica del cambio en la cubierta forestal en la Región Mariposa Monarca. Informe técnico. WWF-Instituto de Geografía UNAM. 52 pp.
- Ramírez M, Miranda R. Zubieta R. 2008. Serie Cartográfica Monarca. Volumen I. Vegetación y cubiertas del suelo 2006. SEMARNAT-UNAM-MBF-INE-IG-CONANP. México. 1,2.
- Rehfeldt G, B. Jaquish, C. Sáenz, D. Joyce, L. Leites, B. St Clair, J. López. 2014. Comparative genetic responses to climate in varieties of *Pinus ponderosa* and *Pseudotsuga menziesii*: reforestation. *Forest Ecology and Management* 324: 147-157.
- Ribbens E., J. Silander, S. Pacala. 1994. Seedling recruitment in forests: calibrating models to predict patterns of tree seedling dispersion. *Ecology* 75.6.: 1794-1806.
- Rodríguez D. y Fulé P. 2003. Fire ecology of Mexican pines and a fire management proposal. *International Journal of Wildland Fire* 12: 23-37.
- Rzedowski J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa. México. 295 pp.
- Rzedowski J., L. Vela y X. Madrigal. 1973. Algunas consideraciones acerca de la dinámica de los bosques de coníferas en México. *Ciencia Forestal en México* 5 (2): 15-35.

- Sáenz C., G. Rehfeldt, P. Duval, R. Lindig. 2012. *Abies religiosa* habitat prediction in climatic change scenarios and implications for monarch butterfly conservation in México. *Forest Ecology and Management* 275: 98-106.
- Sáenz C., G. E. Rehfeldt, N. L. Crookston, P. Duval, R. S. Amant, J. Beaulieu, B. A. Richardson. 2010. Spline models of contemporary, 2030, 2060 and 2090 climates for Mexico and their use in understanding climate-change impacts on the vegetation. *Climatic Change* 102: 595-623.
- Sáenz J. T., A. Rueda y J. Muñoz. 2011. Especies promisorias de clima templado para plantaciones forestales comerciales en Michoacán. Libro Técnico No. 10. INIFAP-SAGARPA. Uruapan, Michoacán. 213 pp.
- Sánchez A., L. López y D. Granados. 2005. Semejanza florística entre los bosques de *Abies religiosa* (H.B. K.) Cham & Schltdl. de la Faja Volcánica Transmexicana. *Investigaciones Geográficas* 56: 62-76.
- Sánchez A. 2008. Una visión actual sobre la diversidad y distribución de los pinos en México. *Madera y Bosques* 14 (1): 107-120.
- Santillán, P.J. 1991. Silvicultura de las coníferas de la regional central. Tesis profesional. Universidad Autónoma de Chapingo. Chapingo, México. 305 p.
- Schoennagel T., R. Sheriff, T. Veblen. 2011. Fire history and tree recruitment in the Colorado Front Range upper montane zone: Implications for forest restoration. *Ecological Applications* 21 (6): 2210-2222.
- Segura G. y L. Snook. 1992. Stand dynamics and regeneration patterns of a pinyon pine forest in east central Mexico. *Forest Ecology and Management* 47: 175-194.
- Sensign T., J. Bailey, J. Taipener. 2013. Stand development, fire and growth of old-growth and young forest in southwestern Oregon, USA. *Forest Ecology and Management* 291: 96-109.
- Shawn F., J. Bengt, J. Mari, E. Per-Anders. 2008. Demographics and disturbance history of a boreal old growth *Picea abies* forest. *Journal of Vegetation Science* 19: 789-798.
- Stearns F. y G. Likens. 2002. One hundred years of recovery of a pine forest in Northern Wisconsin. *American Midland Naturalist* 148: 2-19.
- Taylor A. R. y H. Y. Chen. 2011. Multiple successional pathways of boreal forest stands in central Canada. *Ecography* 34: 208-219.
- Tilman D. 1993. Community diversity and succession: the roles of competition, dispersal and habitat modification. En: Schulze E. y H. Mooney .Eds. *Biodiversity and Ecosystem Functions*. Springer-Verlag. Berlin. 327-344.
- Tranquilini W. 1979. Physiological ecology of the alpine timberline. *Ecological studies* 31: 3-33.

- Vaillancourt M. A, S. Gauthier, D. Kneeshaw, Y. Bergeron. 2009. Mise en oeuvre de l'aménagement écosystémique en forêt boréale: exemples provenant de l'est du Canada. Réseau de gestion durable des forêts. Canada. 45 pp.
- Vázquez I., S. Madrigal, A. Pérez y J. García. 2002. Diagnóstico fitosanitario en Sierra de Chincua. *Ciencia Nicolaita* 30: 61-70.
- Vidal O., J. López y E. Rendón. 2014. Trends in deforestation and forest degradation after a decade of monitoring in the Monarch Butterfly Biosphere Reserve in Mexico. *Conservation Biology* 28 (1): 177-186.
- Villanueva J., J. Cerano, D. W. Stahle, M. D. Therrel, M. K. Cleaveland, I. Sánchez. 2004. Elementos básicos de la dendrocronología y sus aplicaciones en México. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias. Folleto técnico #2. Gómez Palacio, Dgo. 45 pp.
- Villanueva J., J. Cerano, D. W. Stahle, V. Constante, L. Vázquez, J. Estrada, J. Benavides. 2011. Árboles longevos de México. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales* 1 (2). 7-30.
- Villarreal J. A. 2009. Introducción a la Botánica Forestal. Trillas. México. 128 pp.
- Villaseñor J. y E. Ortiz. 2014. Biodiversidad de las plantas con flores (Division Magnoliophyta) en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, supl. 85: 134-142.
- Villers L. y I. Trejo. 2004. Evaluación de la vulnerabilidad en los ecosistemas forestales. En: Martínez J. y A. Martínez (coord.). Cambio climático: una visión desde México. Instituto Nacional de Ecología. México. 239-254.
- Viveros H., C. Sáenz C., J. López y J. Vargas. 2007. Growth and frost damage variation among *Pinus pseudostrobus*, *P. montezumae* and *P. hartwegii* tested in Michoacán, México. *Forest Ecology and Management* 253: 81-88.
- Walker R., R. Fecko, W. Frederick, D. Johnson y W. Miller. 2012. Seedling recruitment and sapling retention following thinning, chipping and prescribed fire in Mixed Sierra Nevada Conifer. *Journal of Sustainable Forestry* 31: 747-776.
- Waring K. y K. O'Hara. 2009. Stand development and tree growth response to sugar pine mortality in sierra mixed-conifer forests. *Northwest Science* 83(2): 89-100.
- Waring R. y S. Running. 1998. Forest ecosystems: analysis at multiple scales. 2ª edición. Academic Press. Estados Unidos de América. 161 pp.
- Watson G. 1997. Tree transplanting and establishment. En: Watson G. y E. B. Himelick (eds.) Principles and practice of planting trees and shrubs. International Society of Arboriculture. USA. 525 pp.

- Worbes M. 2004. Tree ring analysis. In: Burley, J. Evans, and J. A. Youngquist (Eds.) Encyclopedia of forest sciences. Elsevier. UK. 586-564.
- Xin L. y Q. Zhang. 2012. Asynchronous recruitment history of *Abies spectabilis* along an altitudinal gradient in the Mt. Everest region. Journal of Plant Ecology 5 (2): 147-156.
- Yocom L., P. Fulé, P. Brown, J. Cerano, J. Villanueva, D. Falk, E. Cornejo. 2010. El Niño-Southern Oscillation effect on a fire regime in northeastern Mexico has changed over time. Ecology. 91 (6): 1660-1671.
- Yocom L. y P. Fulé. 2012. Human and climate influences on frequent fire in a high-elevation tropical forest. Journal of Applied Ecology 4: 1356-1364.
- Zhang Y., I. Drobyshev, L. Ga, X. Zhao y Y. Bergeron. 2014. Disturbance and regeneration dynamics of a mixed Korean pine dominated forest on Changbai Mountain, North-Eastern China. Dendrochronologia 32: 21-31.