



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**

**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD**

**MANEJO INTEGRAL DE ECOSISTEMAS**

**REGENERACIÓN POST FUEGO EN BOSQUES DE CONÍFERAS EN LA RESERVA DE LA  
BIOSFERA MARIPOSA MONARCA**

**TESIS**

**QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:**

**DOCTOR EN CIENCIAS**

**PRESENTA:**

**JESÚS EDUARDO SÁENZ CEJA**

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

**COMITÉ TUTOR: DR. MIGUEL MARTÍNEZ RAMOS  
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM**

**DR. MANUEL EDUARDO MENDOZA CANTÚ  
CENTRO DE INVESTIGACIONES EN GEOGRAFÍA AMBIENTAL, UNAM**

**MORELIA, MICHOACÁN, NOVIEMBRE**

**2020**



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

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

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





**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**

**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD**

**MANEJO INTEGRAL DE ECOSISTEMAS**

**REGENERACIÓN POST FUEGO EN BOSQUES DE CONÍFERAS EN LA RESERVA DE LA  
BIOSFERA MARIPOSA MONARCA**

**TESIS**

**QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:**

**DOCTOR EN CIENCIAS**

**PRESENTA:**

**JESÚS EDUARDO SÁENZ CEJA**

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

**COMITÉ TUTOR: DR. MIGUEL MARTÍNEZ RAMOS  
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM**

**DR. MANUEL EDUARDO MENDOZA CANTÚ  
CENTRO DE INVESTIGACIONES EN GEOGRAFÍA AMBIENTAL, UNAM**

**MORELIA, MICHOACÁN.**

**2020**

COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

ENTIDAD IIES-M

OFICIO CPCB/547/2020

ASUNTO: Oficio de Jurado

**M. en C. Ivonne Ramírez Wence**  
Directora General de Administración Escolar, UNAM  
P r e s e n t e

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Subcomité de Ecología y Manejo Integral de Ecosistemas del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **24 de febrero de 2020**, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **DOCTOR EN CIENCIAS** del estudiante **SÁENZ CEJA JESÚS EDUARDO** con número de cuenta **411073066** con la tesis titulada, **“Regeneración post fuego en bosques de coníferas en la Reserva de la Biosfera Mariposa Monarca”**, realizada bajo la dirección del **DR. DIEGO RAFAEL PÉREZ SALICRUP**, quedando integrado de la siguiente manera:

Presidente: DR. JOSÉ MANUEL MAASS MORENO  
Vocal: DRA. MARÍA ISABEL RAMÍREZ RAMÍREZ  
Secretaria: DR. MANUEL EDUARDO MENDOZA CANTÚ  
Suplente: DR. ROBERTO ANTONIO LINDIG CISNEROS  
Suplente: DR. ERNESTO VICENTE VEGA PEÑA

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

**A T E N T A M E N T E**  
**“POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU”**  
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a 08 de septiembre de 2020

**COORDINADOR DEL PROGRAMA**



**DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA**



## **AGRADECIMIENTOS**

Al Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM, por su apoyo para la realización de los estudios de doctorado.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por el apoyo económico otorgado a través de la “Beca de Inversión en el Conocimiento”, número 305128, proporcionada para realizar los estudios de doctorado.

Al proyecto SEP-CONACYT 2010-154434 “Efecto de perturbaciones naturales y humanas en bosques de coníferas de la Reserva de la Biósfera Mariposa Monarca: Implicaciones para el manejo del fuego”, y al proyecto PAPIIT-UNAM IN209716 "Sinergias de disturbios naturales y humanos en bosques montanos del oriente de Michoacán”, por el apoyo para el muestreo en campo.

Al tutor principal, Dr. Diego Rafael Pérez Salicrup, y a los miembros del comité tutorial, Dr. Miguel Martínez Ramos y Dr. Manuel Eduardo Mendoza Cantú, por su orientación, comentarios y sugerencias durante el desarrollo de este estudio.

## **AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL**

Al Ing. J. Trinidad Sáenz, Sra. Blanca Ceja y Lic. Blanca Lizeth Sáenz por su invaluable amor, compañía, cuidado, orientación y la herencia más preciada: la educación. Gracias por haberme permitido estudiar en las mejores escuelas desde preescolar hasta doctorado, y por haberme inculcado el amor a Dios, cuya bondad y misericordia se ve reflejada en casa.

A los CC. Álvaro González, Diego González, Luis Lara e Ignacio Cabrera, por su valioso apoyo durante el exhaustivo muestreo en campo. A los Comisariados Ejidales y Comunales de Chincua, Santa Ana, Jesús Nazareno, El Paso, El Rosario, Carpinteros y Vare Chiquichuca, así como a la Dirección de la Reserva de la Biósfera Mariposa Monarca, por su autorización y apoyo en campo.

A los miembros del Comité Sinodal: Dr. Manuel Mendoza, Dr. Roberto Lindig, Dra. Isabel Ramírez, Dr. Ernesto Vega y Dr. Manuel Maass, por sus comentarios y sugerencias para esta tesis.

Al Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad (IIES), por su apoyo durante mis estudios de doctorado, y especialmente al Dr. Alejandro Casas por su carta de recomendación para obtener la Condecoración al Mérito Juvenil Morelia 2018 e ingresar al Sexto Parlamento Juvenil del Congreso del Estado de Michoacán 2018. Al Laboratorio de Ecología del Manejo de Recursos Forestales y al Eco-jardín, por las facilidades otorgadas para el procesamiento de las muestras.

A la Escuela Nacional de Estudios Superiores (ENES) Unidad Morelia, institución donde me formé como Licenciado en Ciencias Ambientales. A la Dra. Tamara Martínez, por su carta de apoyo para llegar a presidir el Tercer Cabildo Juvenil del Ayuntamiento de Morelia 2018. También por la excelente formación recibida, la cual fue bastante útil durante mi participación en el Parlamento Juvenil 2020, organizado por la LXIV Legislatura de la Cámara de Diputados Federal.

A la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), mi Alma Máter desde la licenciatura hasta el doctorado. Al ingresar a la UNAM en 2010, como miembro de la generación centenario, quise escribir mi nombre en letras de oro, dejar huella en mi universidad, lo cual logré al merecer el Premio al Servicio Social Gustavo Baz Prada y la Medalla Gabino Barreda. Ahora que egreso, compruebo que fue la mejor decisión haber optado por la UNAM, institución que a su vez me brindó una formación académica de excelencia, de oro.

## **DEDICATORIA**

Al Ing. J. Trinidad Sáenz, agrónomo forestal mexicano, quien durante 36 años de vida profesional ha generado conocimiento y tecnología para aprovechar, de manera sustentable, los recursos forestales de México. Además de ser un gran profesionalista, es una excelente persona y un modelo a seguir. Agradezco todo su amor, consejos y sabiduría. Que Dios le conceda larga vida y salud.

A la Sra. Blanca Ceja, quien, aunque ha pasado momentos muy complicados, ha sacado fuerzas hasta por debajo de las piedras, brindándonos su amor incondicional, ternura y amor. No hay palabras que alcancen para mostrar mi más profundo agradecimiento por todo. A Dios le pido que le brinde larga vida, paz y salud.

A la futura astronauta, Lic. Blanca Lizeth Sáenz Ceja, quien en algunos años será representante de México en tierras marcianas. El camino será difícil, pero estoy seguro que logrará este sueño, será la científica más importante del planeta Marte, se convertirá en orgullo de nuestra patria, y logrará grandes aportaciones a la humanidad.



## ÍNDICE DE CONTENIDO

Resumen.....	1
Abstract.....	2
Introducción general.....	3
Capítulo I. Reconstrucción dendrocronológica de la historia de fuegos en la Reserva de la Biosfera Mariposa Monarca.....	8
Capítulo II. Establecimiento arbóreo después de fuegos de moderada a alta severidad en bosques de coníferas mixtos en la Reserva de la Biosfera Mariposa Monarca.....	26
Capítulo III. Evaluación de la relación entre el número de verticilos y la edad en juveniles de <i>Abies religiosa</i> y <i>Pinus pseudostrobus</i> en la Reserva de la Biosfera Mariposa Monarca.....	45
Discusión general.....	68
Conclusiones.....	72
Referencias.....	73

## LISTA DE FIGURAS

### **Capítulo I. Reconstrucción dendrocronológica de la historia de fuegos en la Reserva de la Biosfera Mariposa Monarca**

Figura 1. Localización de la Reserva de la Biosfera Mariposa Monarca, México, y sitios de muestreo de cicatrices de incendio.....15

Figura 2. Bosque de oyamel, pino oyamel y pino en la Reserva de la Biosfera Mariposa Monarca, México.....16

Figura 3. Árbol con cicatriz de incendio y sección transversal con cicatriz de fuego.....16

Figura 4. Cronología de fuegos en bosques de oyamel, pino-oyamel y pino, en el periodo 1870-2015. ....18

Figura 5. Análisis de sobreposición de épocas para la relación entre la precipitación, El Niño Oscilación del Sur y la ocurrencia de fuegos para el periodo 1925-2015, en bosques de pino, pino-oyamel y pino.....19

Figura 6. Número de fuegos, índice de ancho de anillo y establecimiento arbóreo en bosques de oyamel, pino-oyamel y pino.....20

### **Capítulo II. Establecimiento arbóreo después de fuegos de moderada a alta severidad en bosques de coníferas mixtos en la Reserva de la Biosfera Mariposa Monarca**

Figura 1. Localización de los sitios de muestreo de regeneración post fuego.....31

Figura 2. Establecimiento de *Abies religiosa* y *Pinus pseudostrobus* en tres sitios que experimentaron fuegos de moderada a alta severidad.....35

**Capítulo III. Evaluación de la relación entre el número de verticilos y la edad en juveniles de *Abies religiosa* y *Pinus pseudostrabus* en la Reserva de la Biosfera Mariposa Monarca**

Figura 1. Localización de los sitios de muestreo para evaluar la relación entre verticilos y edad en juveniles de *A. religiosa* y *P. pseudostrabus* .....51

Figura 2. Árboles juveniles evaluados de *A. religiosa* y *P. pseudostrabus*, extracción de secciones transversales e individuos marcados para seguimiento de verticilos durante dos años.....53

Figura 3. Relación entre la edad y el número de verticilos en *A. religiosa* y *P. pseudostrabus*, incluyendo el efecto de la dominancia del rodal y la orientación de ladera.....55

Figura 4. Número de árboles según el número de verticilos formados después de dos años en rodales dominantes y codominantes de *A. religiosa* y *P. pseudostrabus*, con orientación norte y sur.....57

Figura 5. Relación entre el número inicial de verticilos y aquéllos formados después de dos años con respecto al diámetro a la base en individuos de *A. religiosa* y *P. pseudostrabus*..... 58

## LISTA DE CUADROS

### **Capítulo I. Reconstrucción dendrocronológica de la historia de fuegos en la Reserva de la Biosfera Mariposa Monarca**

Cuadro 1. Características de los sitios de muestreo, listados desde zona norte a zona sur.....15

Cuadro 2. Tipo de bosque, número de árboles muestreados y nombre de los sitios de colecta en éste y otros dos estudios previos en la RBMM.....16

Cuadro 3. Estadísticos de la cronología de fuegos: intervalo medio de probabilidad de Weibull, intervalo mínimo e intervalo máximo, para bosques de oyamel, pino-oyamel y Pino en la RBMM.....17

Cuadro 4. Estacionalidad de las cicatrices de fuego para el periodo 1920-2015.....19

### **Capítulo II. Establecimiento arbóreo después de fuegos de moderada a alta severidad en bosques de coníferas mixtos en la Reserva de la Biosfera Mariposa Monarca**

Cuadro 1. Características de los sitios muestreados con fuegos de moderada a alta severidad en bosques mixtos de pino-oyamel en la RBMM.....33

### **Capítulo III. Relación entre el número de verticilos y la edad en juveniles de *Abies religiosa* y *Pinus pseudostrobus* en la Reserva de la Biosfera Mariposa Monarca**

Cuadro 1. Características de los sitios de muestreo para evaluar la relación entre el número de verticilos y la edad en coníferas de la RBMM.....52

Cuadro 2. Proporción de árboles y número de verticilos tras dos años marcados.....56

## RESUMEN

El fuego es un elemento fundamental para el desarrollo y la regeneración de los bosques de coníferas, cuyo efecto varía según el régimen de fuegos al cual están adaptados. En bosques de coníferas tropicales montanos, la información sobre el papel del fuego en estos ecosistemas es muy escasa, por ejemplo, en los bosques de coníferas de la Reserva de la Biosfera Mariposa Monarca (RBMM), en el centro de México, donde todavía no se conoce el intervalo de retorno de fuegos y su papel sobre la regeneración arbórea. En este estudio, en primer lugar, se reconstruyó el intervalo de retorno de fuegos en bosques dominados por *Abies religiosa* (Kunth) Schl. et Cham (oyamel), bosques dominados por *Pinus pseudostrabus* Lindley (pino) y bosques de pino-oyamel, distribuidos según un gradiente altitudinal. Los bosques de oyamel teóricamente estarían sujetos a fuegos poco frecuentes, de alta intensidad y severidad, los bosques de pino a fuegos frecuentes, de baja intensidad y severidad, y los bosques de pino-oyamel a un régimen de fuegos mixto. En segundo lugar, se reconstruyó la historia de establecimiento de ambas especies en bosques de pino-oyamel que experimentaron fuegos de moderada a alta severidad, para comprobar si el establecimiento de oyamel es precedido por pino. En tercer lugar, como una manera de fundamentar el conteo de verticilos como una técnica para reconstruir la edad de establecimiento de la regeneración post fuego, suponiendo que cada verticilo representa un año de vida del árbol, se evaluó la relación entre ambas variables. Los resultados indicaron que los bosques de oyamel, pino-oyamel y pino experimentan intervalos de retorno de fuegos entre 2 y 3 años, propios de regímenes de fuegos frecuentes, de baja intensidad y severidad. La frecuencia de fuegos no se relacionó con periodos de sequías ni con oscilaciones extremas de El Niño Oscilación del Sur. La historia de establecimiento de las coníferas tampoco se asoció a intervalos cíclicos de fuego. El establecimiento de pino y oyamel después de fuegos de moderada a alta severidad ocurrió de manera simultánea, y no estuvo relacionado con años húmedos. Por último, el número de verticilos no correspondió con la edad de plántulas y brinzales de ambas especies. Estos hallazgos sugieren, por un lado, que el régimen natural de fuegos ha sido alterado por disturbios antropogénicos, los cuales estarían limitando la ocurrencia de fuegos de alta magnitud. Por otro lado, se puede plantear que el régimen de fuegos descrito, el patrón de establecimiento simultáneo de pino y oyamel, y la nula relación entre el número de verticilos y la edad en plántulas y brinzales de ambas especies, son características propias de los bosques de coníferas del centro de México.

## ABSTRACT

Fire is a fundamental process for the development and regeneration of conifer forests, whose effect varies according to the fire regime to which they are adapted. In tropical montane conifer forests, the understanding of the role of fire in these ecosystems is still very scant. For example, in the conifer forests of the Monarch Butterfly Biosphere Reserve, there is no description of fire return intervals and their role in tree regeneration. First, in this study, fire return intervals were reconstructed in forest dominated by *Abies religiosa* (Kunth) Schltdl. et Cham (sacred fir), forest dominated by *Pinus pseudostrobus* Lindley (Mexican pine) and mixed pine-fir forest, distributed according to an altitudinal gradient. Theoretically, sacred fir forests experience infrequent, high-severity, and low-intensity fires, Mexican pine forests experience frequent, low-severity and low-intensity fires, whereas mixed-conifer forests present a mixed fire regime. Second, the establishment history of both species was reconstructed in mixed-conifer forests that experienced moderately- to high-severity fires, to verify whether the establishment of sacred fir is preceded by Mexican pine. Third, as a way to justify the count of whorls as a technic to reconstruct the post-fire tree establishment history, assuming that each whorl represents a life year of a tree, the relationship between both variables was assessed. The results indicated that sacred fir forests, mixed-conifer forests, and Mexican pine forests experience fire return intervals between 2 and 3 years, characteristic of a regime with frequent, low-intensity, and low-severity fires. Fire frequency was related neither with dry years nor with extreme fluctuations of El Niño Southern Oscillation, whereas the tree establishment history of conifer populations was not associated with cyclic fire intervals. The establishment of sacred fir and Mexican pine after moderately- to high-intensity fires occurred simultaneously, and it was not related to wet years. Finally, the number of whorls did not correspond to the age of seedlings of both species. In summary, these findings suggest, on the one hand, that the natural fire regime has been altered by anthropogenic factors, limiting the occurrence of high-magnitude fires. On the other hand, it is possible to state that the described fire regimes, the simultaneous establishment of sacred fir and Mexican pine, and the null relationship between the number of whorls and tree age, are the proper characteristics of the conifer forests of central Mexico.

## INTRODUCCIÓN GENERAL

El fuego es fundamental para el desarrollo y la regeneración de los bosques de coníferas (Frelich, 2002), pues modifica las condiciones ambientales, la disponibilidad de recursos y la estructura forestal (Brown, 2013). El efecto sobre los bosques de coníferas depende del régimen de fuegos al cual están adaptados (Keeley, 2012), el cual se define como la caracterización de los fuegos según su extensión, distribución espacial, frecuencia, duración, intervalo de retorno, estacionalidad, intensidad, severidad, tipo de fuego y sinergias con otros disturbios (Agee, 1993; Brown, 2013).

En general, se pueden distinguir dos regímenes de fuego contrastantes en bosques de coníferas. Por un lado, el régimen de fuegos superficiales, frecuentes, de baja intensidad y severidad, característico de bosques de baja altitud y latitud, dominados principalmente por géneros como *Pinus* y *Juniperus* (Brown, 2006). Por otro lado, en elevaciones y latitudes mayores, los fuegos generalmente son de copa, poco frecuentes, de moderada a alta intensidad y severidad, típico de bosques dominados por los géneros *Abies*, *Picea* y *Pseudotsuga* (Bekker y Taylor, 2010). Además, en altitudes y latitudes intermedias, los bosques codominados por especies de estos géneros experimentan regímenes de fuegos mixtos, con fragmentos sujetos a fuegos de alta intensidad y severidad, y otros fragmentos con fuegos de baja intensidad y severidad (Fulé y Laughlin, 2007).

Desde hace tres décadas ha crecido el interés por conocer el papel ecológico del fuego en los ecosistemas forestales, especialmente en identificar el régimen de fuegos, así como los efectos sobre la estructura de las comunidades, la regeneración arbórea y la dinámica de combustibles (Welch *et al.*, 2016). Durante la mayor parte del siglo XX predominó en Norteamérica una política de supresión y combate de fuegos, que a largo plazo generó el aumento de la densidad arbórea, la acumulación de combustibles y el recambio por especies flamables y adaptadas a fuegos poco frecuentes, lo cual en su conjunto aumentó la susceptibilidad y la incidencia de fuegos catastróficos en bosques adaptados a fuegos poco severos (Larson *et al.*, 2013). Contrario a lo que se pretendía evitar, estos fuegos produjeron la devastación de millones de hectáreas, la nula o escasa regeneración arbórea, la desaparición local de especies, así como costos económicos considerables y la muerte de brigadistas y residentes (Morgan *et al.*, 2003)

En México, el entendimiento sobre el papel ecológico del fuego es muy limitado (Jardel-Peláez *et al.*, 2010). La mayoría de los estudios se ha enfocado en reconstruir la dinámica temporal de fuegos y su relación con el clima en bosques de coníferas del norte de México (Cerano *et al.*, 2010; Yocom *et al.*, 2017), y en evaluar la regeneración arbórea después de fuegos de alta intensidad y severidad (Alanís-Rodríguez *et al.*, 2012; Rodríguez-Laguna *et al.*, 2015). Sin embargo, en bosques de coníferas tropicales montanos, es decir, aquéllos distribuidos por debajo del Trópico de Cáncer, el entendimiento sobre el papel del fuego y su efecto sobre los bosques es todavía más limitado.

Los bosques de coníferas tropicales montanos de México se distribuyen de acuerdo a un gradiente altitudinal, pues típicamente por encima de 3300 msnm se encuentran rodales dominados por *Pinus hartwegii* Lindley, entre 2800 y 3300 por *Abies* spp. (bosques de oyamel), por debajo de 2800 msnm por *Pinus* spp. (bosques de pino), y bosques mixtos de *Pinus-Abies* en altitudes intermedias (Sáenz-Ceja y Pérez-Salicrup, 2019a). Según este patrón altitudinal, el régimen de fuegos debería diferir entre bosques dominados por *Abies* y *Pinus*, donde los bosques de oyamel experimentarían fuegos poco frecuentes, de alta intensidad y severidad, mientras que los bosques de pino estarían sujetos a fuegos frecuentes, de baja intensidad y severidad (Fulé y Laughlin, 2007). Sin embargo, hasta la fecha no existe algún estudio que haya caracterizado y evaluado si el régimen de fuego entre estos tres tipos de bosques de coníferas corresponde con el patrón altitudinal propuesto.

Tampoco existe algún estudio que haya evaluado la regeneración arbórea post fuego en bosques codominados por pino y oyamel, comunidad forestal considerada como un estadio sucesional que progresivamente llega a ser dominada por oyamel, sólo que esta ruta sucesional es detenida por fuegos frecuentes (Rzedowski *et al.*, 1973, Madrigal-Sánchez, 1994). Después de fuegos, el establecimiento arbóreo es iniciado por especies tolerantes a la insolación, como *Pinus* spp., quien paulatinamente facilita el establecimiento de especies tardías intolerantes a la insolación, como *Abies* spp. (Sherriff y Veblen, 2006). En este sentido, sería interesante evaluar si en bosques de coníferas mixtos de México la regeneración arbórea post fuego sigue este patrón sucesional.

El conteo de verticilos es una técnica bastante utilizada para evaluar el establecimiento arbóreo después de fuegos. Los verticilos son ramificaciones que desarrollan los árboles a la misma altura del tronco (Rollinson, 2012). En coníferas de zonas boreales, la formación de verticilos ocurre de



forma anual, debido a la marcada estacionalidad de la temperatura (Rasmussen *et al.*, 2003). Este método ha sido ampliamente utilizado en México, sin haberse evaluado de manera sistemática si el número de verticilos corresponde con la edad, considerando que las coníferas tropicales están adaptadas a condiciones ambientales que difieren de los bosques boreales (García, 2003). En caso de que dicha relación sea consistente en coníferas tropicales de México, el conteo de verticilos sería una técnica rápida y muy útil para evaluar la regeneración arbórea después de fuegos.

En el centro de México se localiza la Reserva de la Biosfera Mariposa Monarca (RBMM), que alberga los sitios de hibernación de la mariposa monarca (*Danaus plexippus* Linnaeus) en bosques de coníferas en la zona limítrofe entre Michoacán y el Estado de México (Urquhart y Urquhart, 1977). Esta reserva está cubierta principalmente por bosques dominados por *Abies religiosa* (H.B.K.) Schltdl. et Cham y *Pinus pseudostrobus* Lindley, donde los bosques de pino se ubican en laderas por debajo de 2850 msnm, los bosques de oyamel por encima de 3150 msnm, y entre estos pisos altitudinales, se encuentran bosques codominados por ambas especies (Sáenz-Ceja y Pérez-Salicrup, 2020). A pesar de la importancia ecológica de estos bosques de coníferas, todavía no existe una descripción sobre la dinámica de fuegos y su efecto sobre la regeneración arbórea.

El fuego ha sido un disturbio histórico en los bosques de coníferas de la RBMM (Garduño-Mendoza, 2014). Algunas localidades rurales asentadas en la reserva han utilizado el fuego de manera tradicional para el desarrollo de actividades productivas (Martínez-Torres *et al.*, 2016). A partir del decreto de la superficie actual de la RBMM, se ha ejecutado una política activa de supresión y combate de fuegos, principalmente en los bosques de oyamel donde se localizan las colonias de hibernación de la mariposa monarca (Martínez-Torres *et al.*, 2015). Sin embargo, existen evidencias que sugieren la alteración del régimen natural de fuegos, manifestado en cambios en el patrón de establecimiento arbóreo de pino y oyamel (Sáenz-Ceja y Pérez-Salicrup, 2020), así como en la extensión y la severidad de fuegos (Cantú-Fernández, 2013).

Por ello, es necesario documentar el régimen de fuegos y su efecto sobre las poblaciones arbóreas, como un primer insumo de información para eventualmente establecer el manejo integral del fuego en esta reserva (Pérez-Salicrup *et al.*, 2016), siguiendo el principio de que el manejo forestal debe ser consistente con los regímenes naturales de disturbios (Franklin *et al.*, 1997). A largo plazo, el

desconocimiento del papel del fuego sobre los bosques de coníferas de la RBMM podría detonar problemas como la acumulación de combustibles y aumentar la vulnerabilidad hacia incendios catastróficos, así como la alteración de los patrones de regeneración de las especies dominantes

El primer paso para entender la dinámica histórica de fuegos en la RBMM es la reconstrucción del intervalo de retorno de fuegos, el cual es un atributo del régimen de fuegos que permite conocer los años en los cuales ocurrieron incendios, a partir del estudio de las cicatrices de fuego presentes en árboles que experimentaron fuegos (Heyerdahl *et al.*, 2011). Este tipo de análisis además permite evaluar si la frecuencia histórica de fuegos se relaciona con sequías o fenómenos de circulación global, como El Niño Oscilación del Sur (ENSO, por sus siglas en inglés) (Yocom *et al.*, 2010), y si el establecimiento arbóreo responde a intervalos cíclicos de fuego (Brown, 2006).

El segundo paso es conocer el patrón de establecimiento post fuego, mediante estudios de estructura de edades, lo cual es importante para identificar si la regeneración arbórea es nula, escasa o abundante, si existe relación del patrón de establecimiento con condiciones climáticas, evaluar cuál de las especies dominantes se establece primero, o bien, si alguna especie es desplazada por otra (Mast *et al.*, 1999; Crotteau *et al.*, 2013). Dado que en México ya existen descripciones sobre la dinámica de la regeneración post fuego en bosques dominados por pino u oyamel, en este estudio se consideró importante evaluar el patrón de establecimiento después de fuegos de moderada a alta severidad en bosques mixtos, codominados por *A. religiosa* y *P. pseudostrobus*, como una manera de saber si la ruta sucesional propuesta para este tipo de bosques es consistente en esta región.

En tercer lugar, en este estudio se evaluó la relación entre el número de verticilos y la edad en juveniles de *P. pseudostrobus* y *A. religiosa* para determinar si el conteo de verticilos es una herramienta fiable para caracterizar la regeneración post fuego en bosques de coníferas tropicales montanos de México, así como el efecto de factores ambientales como la orientación de ladera y la altitud sobre dicha relación (Pereg y Pavette, 1998). El uso de este método sin haber evaluado previamente su consistencia en las especies de interés, podría dar resultados erróneos sobre su dinámica poblacional o regenerativa (Gutsell y Johnson, 2002; Peters *et al.*, 2002).

Por lo tanto, la estructura de este trabajo se dividió en tres capítulos. Los objetivos del primer capítulo fueron: 1) reconstruir el intervalo de retorno de fuegos en rodales dominados por *P. pseudostrobus*, en rodales dominados por *A. religiosa* y en rodales codominados por ambas especies; 2) evaluar la relación del intervalo de retorno de fuegos con la ocurrencia de sequías y oscilaciones del ENSO; 3) evaluar si el establecimiento histórico de las poblaciones de *A. religiosa* y *P. pseudostrobus* ha respondido a los intervalos de retorno de fuegos. En este capítulo se espera que los intervalos de retorno de fuegos sean consistentes con los patrones propuestos para estos bosques de coníferas, es decir, fuegos frecuentes en bosques de pino, fuegos poco frecuentes en bosques de oyamel, y una frecuencia de fuegos mixta en bosques mixtos. Además, se espera que la frecuencia de fuegos esté relacionada con la ocurrencia de sequías y oscilaciones del ENSO, y que el establecimiento histórico de las poblaciones esté asociado a eventos cíclicos de fuego.

Los objetivos del segundo capítulo fueron: 1) reconstruir la historia de establecimiento de *A. religiosa* y *P. pseudostrobus* en rodales mixtos afectados por fuegos de moderada a alta severidad; 2) determinar si el establecimiento de ambas especies ocurre de manera simultánea o diferenciada; 3) evaluar el efecto de las condiciones climáticas interanuales sobre el establecimiento de ambas especies. En este capítulo se espera que el establecimiento de *P. pseudostrobus* ocurra de manera previa al establecimiento de *A. religiosa*, y que el establecimiento de ambas especies responda a periodos interanuales húmedos que detonarían la regeneración de las poblaciones.

Con respecto al tercer capítulo, los objetivos fueron: 1) evaluar la relación entre el número de verticilos y la edad en individuos juveniles de *A. religiosa* y *P. pseudostrobus*; 2) evaluar si dicha relación es afectada por la dominancia del rodal (como reflejo de la altitud) y por la orientación de ladera. En este capítulo se espera que el número de verticilos sea consistente con la edad de los individuos juveniles de ambas especies, pues a pesar de crecer en regiones tropicales, se desarrollan en hábitat similares de especies de coníferas de mayor latitud. Además, se espera que esta relación sea más fuerte en rodales dominantes de pino y oyamel, así como en laderas con orientación norte para el caso de *A. religiosa* y en laderas con orientación sur en árboles de *P. pseudostrobus*, ya que éstas representarían condiciones óptimas para el desarrollo de los individuos de ambas especies.

## **CAPÍTULO I**

### **RECONSTRUCCIÓN DENDROCRONOLÓGICA DE LA HISTORIA DE FUEGOS EN LA RESERVA DE LA BIOSFERA MARIPOSA MONARCA**



ORIGINAL RESEARCH

Open Access



# Dendrochronological reconstruction of fire history in coniferous forests in the Monarch Butterfly Biosphere Reserve, Mexico

Jesús E. Sáenz-Ceja<sup>1,2</sup> and Diego R. Pérez-Salicrup<sup>2\*</sup>

## Abstract

**Background:** Some have proposed that fire return intervals lengthen with elevation in montane tropical coniferous forests, such as those found in central Mexico. This would generate patterns of synchronous tree establishment in higher elevation forests dominated by *Abies* sp. Mill., and patterns of continuous tree establishment in lower elevation forests dominated by *Pinus* sp. L. However, it is common to find codominant stands of both genera at intermediate elevations. The Monarch Butterfly Biosphere Reserve (MBBR) is located in this region, and is covered by *Abies religiosa* (Kunth) Schlttdl. & Cham-dominant forest, *A. religiosa*–*Pinus pseudostrabus* Lindley-codominant forest, and *P. pseudostrabus*-dominant forest. Despite the ecological importance of the MBBR's coniferous forests, little is known about their fire return intervals, including their relationship with climate, and their effects on tree establishment patterns according to the elevational range proposed above. In this study, using dendrochronological techniques, we reconstructed the historical fire return intervals for each forest type, evaluated their relationship with droughts and with the El Niño Southern Oscillation (ENSO), and assessed the effect of fire return intervals on tree establishment patterns. A total of 110 cross-sections were obtained, from 23 sites across the MBBR.

**Results:** The fire chronology covered the period between 1925 and 2015. Fire return intervals averaged two years in stands dominated by *A. religiosa*, by *P. pseudostrabus*, and codominated by both species, regardless of elevation. No fire-free periods were detected, even after the establishment of the reserve in 2000. Fire frequency was not associated with periods of drought and ENSO. There was no relationship between fire return intervals and patterns of tree establishment, which was continuous in all three forest types.

**Conclusions:** Our results suggest that coniferous forests of the MBBR have historically experienced frequent fires that are unrelated to climate and tree establishment. This may be evidence that natural fire regimes in these coniferous forests have been drastically altered by human activities. Although these frequent low-severity fires could adversely affect tree regeneration, and eventually decrease the integrity of the overwintering habitat of the Monarch Butterfly, the continuous tree regeneration observed suggests that these effects have not yet taken place.

**Keywords:** fire regime, montane tropical coniferous forest, tree establishment

\* Correspondence: [diego@cieco.unam.mx](mailto:diego@cieco.unam.mx)

<sup>2</sup>Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad, Universidad Nacional Autónoma de México, 8701 Antigua Carretera a Pátzcuaro, Exhacienda de San José de la Huerta, Morelia, Michoacán 58190, México  
Full list of author information is available at the end of the article



© The Author(s). 2019 **Open Access** This article is distributed under the terms of the Creative Commons Attribution 4.0 International License (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>), which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided you give appropriate credit to the original author(s) and the source, provide a link to the Creative Commons license, and indicate if changes were made.

## Resumen

**Antecedentes:** Se ha propuesto que los intervalos de retorno de incendios se prolongan con la elevación de los bosques de coníferas tropicales de montaña, como los que se encuentran en el centro de México. Esto generaría patrones de establecimiento sincrónico de árboles en bosques de mayor elevación dominados por *Abies* sp. Mill, y patrones de establecimiento continuo de árboles en bosques ubicados a alturas menores dominados por *Pinus* sp. L. Sin embargo, es común encontrar rodales co-dominantes de ambos géneros en elevaciones intermedias. La Reserva de la Biosfera Mariposa Monarca (RBMM) está ubicada en esta región y está cubierta por bosques dominados por *Abies religiosa* (Kunth) Schlttdl. & Cham, co-dominados por *A. religiosa* y *Pinus pseudostrabus* Lindley, y bosques dominados por *P. pseudostrabus*. A pesar de la importancia ecológica de los bosques de coníferas de RBMM, se sabe poco acerca de sus intervalos de retorno de incendios, incluida su relación con el clima y sus efectos en los patrones de establecimiento de árboles de acuerdo con el rango de elevación propuesto anteriormente. En este estudio, reconstruimos los intervalos históricos de retorno de fuego para cada tipo de bosque utilizando técnicas dendrocronológicas, evaluamos su relación con las sequías y con el Niño-Oscilación del Sur (ENOS), y evaluamos el efecto de los intervalos de retorno de fuego en los patrones de establecimiento de árboles. Se obtuvieron un total de 110 secciones transversales, de 23 sitios en toda la RBMM.

**Resultados:** La cronología de incendios abarcó el período comprendido entre 1925 y 2015. Los intervalos de retorno del fuego promediaron dos años en rodales dominados por *A. religiosa*, por *P. pseudostrabus* y co-dominados por ambas especies, independientemente de la elevación. No se detectaron períodos libres de incendios, incluso después del establecimiento de la Reserva en 2000. La frecuencia de los incendios no se asoció con los períodos de sequía y ENOS. No hubo una relación entre los intervalos de retorno del fuego y los patrones de establecimiento de árboles, que fue continuo en los tres tipos de bosques.

**Conclusiones:** Nuestros resultados sugieren que los bosques de coníferas de RBMM han experimentado históricamente incendios frecuentes que no se asocian con el clima y el establecimiento de árboles. Esto puede ser una evidencia de que los regímenes de incendios naturales en estos bosques de coníferas han sido alterados drásticamente por las actividades humanas. Si bien estos incendios frecuentes y de baja severidad podrían afectar negativamente a la regeneración de árboles y, eventualmente, disminuir la integridad del hábitat de hibernación de la mariposa monarca, la continua regeneración de árboles observada sugiere que estos efectos aún no han tenido lugar.

## Abbreviations

D:	Dormant
EE:	Early earlywood
ENSO:	El Niño Southern Oscillation
L:	Latewood
LE:	Late earlywood
masl:	Meters above sea level
MAX:	Maximum fire interval
MBBR:	Monarch Butterfly Biosphere Reserve
ME:	Middle earlywood
MFI:	Mean fire interval
MIN:	Minimum fire interval
WMPI:	Weibull mean probability interval

## Background

Fire is a disturbance agent that influences forest regeneration in the sub-humid temperate zone (*sensu* Holdridge 1947), particularly in coniferous forests (Frelich 2002). To maintain the integrity of these forest ecosystems, management must take into account their natural disturbance regimes, under the premise that species have evolved under a historical disturbance regime (Franklin

et al. 1997; Pérez-Salicrup et al. 2016). The fire regime of a given ecosystem can be characterized as the temporal distribution (duration, frequency, return interval, and seasonality), the spatial distribution (extent, shape, and ignition points), and the characteristics (vegetation type affected, behavior, severity, and intensity) of fires (Agee 1993; Krebs et al. 2010). Because the species present in coniferous forests have evolved in response to fire regimes, and not to individual fires, it is essential to understand what the current fire regime is, and to evaluate how far departed it may be from the historic regime (Fulé et al. 2009).

The fire return interval has been one of the most relevant and studied properties of fire regimes and is defined as the historical temporal pattern of fire occurrence in a given location (Heyerdahl et al. 2011). The reconstruction of fire return intervals can help identify the relationship between fire occurrences with regional climatic patterns, such as periods of drought (Fulé et al. 2005; Gill and Taylor 2009), or with global circulation phenomena, such as El Niño Southern Oscillation (ENSO; Heyerdahl and Alvarado 2003; Yocom et al. 2010). It can also be used to evaluate whether fire frequency is associated with forest structure at a local scale (Brown 2006),

or whether there is a relationship between fire return intervals and insect outbreaks (Kulakowski and Jarvis 2011). A reconstruction of historical fire return intervals may allow us to evaluate whether current fire frequency falls within the historical range of variation.

This reconstruction is possible through the dating of fire scars in the trunks of trees (Agee 1993). Fire scars are formed when there is sufficient duff and litter fuels at the tree base, facilitating a fire that is intense enough to penetrate the bark and damage the cambium, leading to an identifiable scar forming in the tree ring, corresponding to the fire year. In some species of conifers, it is possible to know precisely the year and season in which the fire occurred and, as trees continue to grow, the fire scars are surrounded by wound wood (Gutsell and Johnson 1996). This process can be repeated, so a given tree can register several fire events (Baker and Dugan 2013). Contiguous trees are likely to record the same years of fire, which allows for the reconstruction of the history of fires for a stand or a complete region.

During the last 40 years, the interest in reconstructing the history of fires has grown in different regions (Agee 1993; Fulé et al. 2005; Poulos et al. 2013). During most of the twentieth century, a fire suppression policy was developed in the United States of America and in other parts of the world, which considerably increased fire return intervals and led to a high accumulation of fuels. This modification of fire regimes contributed to increases in uncharacteristically intense and severe fires and the loss of species in places where frequent low-severity surface fires historically predominated (Pyne 1996). Consequently, interest increased in understanding the role of climatic and human factors on the occurrence of fires (Lethonen et al. 1996), as both can modify forest structure and generate synergies of forest fires with other disturbances (Abrams and Orwig 1996; Bergeron 1998). Fire return intervals determine the length of periods of fuel accumulation, plant growth, and recolonization and regeneration of plant populations (Davies 2013). Understanding temporal fire dynamics and its role in the regeneration of coniferous species has been used for planning of prescribed burning, timber harvesting, and design of restoration strategies based on the re-establishment of fire return intervals in sites that have experienced fire suppression (Mast et al. 1999).

Fire regimes are not homogeneous across all coniferous forests (Agee 1993). For example, in some pine-dominated forests, such as those dominated by *Pinus ponderosa* Douglas ex Lawson, frequent and low-moderate severity fires are often experienced, which usually result in the continuous establishment of new individuals through time (Brown and Cook 2006). In contrast, forests dominated by genera such as *Abies* Mill. and *Picea* A. Dietr. experience

infrequent crown fires, with mixed or high severity, which generally initiate stand replacement, which in turn results in synchronous or pulsed establishment patterns in tree populations (Shawn et al. 2008). This fire regime pattern may be found along an elevational gradient in which frequent and low-severity fires are experienced in forests located at low elevations (e.g., *P. ponderosa* forests), and infrequent and mixed- or high-severity fires at high elevations (e.g., *Abies concolor* [Gordon & Glenndinig] Hoopes stands) (Fulé and Laughlin 2007).

In Mexico, coniferous forests are distributed in mountainous areas and show high genetic and species diversity (Gugger et al. 2013). It has even been proposed that, in montane tropical regions in Mexico such as the Trans-Mexican Volcanic System (TVS) and Sierra Madre del Sur, fire return intervals are shorter compared with their boreal or austral counterparts (Yocom and Fulé 2012). Furthermore, fire regimes may vary according an elevational gradient, due to the large elevational variation of the mountainous massifs in this tropical region. On the highest peaks of the TVS, above 3400 m, forests are dominated by *Pinus hartwegii* Lindley. Below this elevation, forests are dominated by fir species, such as *Abies religiosa* (Kunth) Schltdl. & Cham or *Abies hickelii* Flous & Gaussen, and then by several pine species, such as *Pinus pseudostrobus* Lindley or *Pinus montezumae* Lamb. at the lowest elevations (Sáenz-Ceja and Pérez-Salicrup 2019). In addition, in these montane forests, it is common to find a mid-elevation zone with codominance of both genera (Sáenz-Ceja 2015). It has been proposed that fire regimes could vary between fir forests, with infrequent fires of mixed severity and intensity, and pine forests, with frequent fires of low severity and intensity (Rodríguez-Trejo and Fulé 2003). However, this fire regime pattern has not been assessed in forest dominated and codominated by both genera.

The scarcity of studies documenting fire return intervals or any of the other attributes associated with current fires regimes in montane tropical coniferous forests contrasts with a greater number of fire chronologies developed in northern Mexico, where coniferous forests, in general terms, experience frequent surface low-severity fires (Fulé et al. 2012). Most of these forests have synchronous fire return intervals that are strongly associated with ENSO oscillations, and, in some places, fire regimes have changed by local processes such as forest management and fire suppression (Yocom et al. 2017). Most sites in northern Mexico, however, did not experience fire suppression or reduction of fire return intervals until the second half of the twentieth century, when logging became an important activity after the formation of the *ejidos* in 1936 (Heyerdahl and Alvarado 2003). The *ejido* is a social land tenure created after the Mexican Revolution in which groups of peasants received extensive pieces of land. Almost 63

million hectares of Mexican forests belong to ejidos and indigenous communities (Morett-Sánchez and Cosío-Ruiz 2017). In the few studies in montane tropical coniferous forest ecosystems of central Mexico, the forests have been documented to experience frequent and low-severity fires in sites dominated by *Pinus douglasiana* Martínez (Cerano-Paredes et al. 2015) and *P. hartwegii* (Cerano-Paredes et al. 2016). It has been suggested that ENSO does not modulate fire frequency with the same force in these central Mexican forests as it does in the northern Mexican forests (Yocom and Fulé 2012), and that the effect of human activities could have strongly modified natural fire regimes (Pompa-García et al. 2017).

The Monarch Butterfly Biosphere Reserve (MBBR), located in the Trans-Mexican Volcanic System, is mainly covered by coniferous forests dominated by fir (*A. religiosa*) at elevations higher than 3150 meters above sea level (masl), codominated by pine–fir (*P. pseudostrobus*–*A. religiosa*) stands between 2800 to 3150 masl, and dominated by pine (*P. pseudostrobus*) at elevations lower than 2800 masl (Sáenz-Ceja 2015; Cornejo-Tenorio and Ibarra-Manríquez 2017). This reserve is the place where millions of monarch butterflies overwinter each year, from November to March, particularly in *A. religiosa* stands (Brower et al. 2016). A recent study suggested that human disturbances have reduced the fir forest surface; that is, the habitat of monarch butterflies (Vidal et al. 2014). Climate change could also reduce the extent of *A. religiosa* stands, due to higher aridity conditions affecting fir tree phenology (Sáenz-Romero et al. 2012). In addition, there is evidence of the modification of fire regimes, indicated by the age structure of dominant and codominant stands (Pérez-Salicrup et al. 2016). Changes in natural fire regimes, particularly in fir forests, could put at risk the migratory phenomenon of monarch butterflies, as fire suppression or increased fire frequency could alter tree population structure and tree establishment patterns, and negatively affect the sanctuaries where the butterflies hibernate. Hence, the development of a fire chronology in the MBBR is essential to document the historical fire return intervals as well as their relationship with climatic and tree regeneration patterns.

The objectives of this study were: 1) to reconstruct the history of fires in forests dominated and codominated by *P. pseudostrobus* and *A. religiosa*, 2) to evaluate whether the fire return intervals differ between the forests dominated and codominated by both species, 3) to evaluate whether climate is related to fire frequency in this region, and 4) to evaluate whether tree regeneration in the three forest types responds to fire frequency. This will provide important information toward understanding the influence of fire on the structure of montane tropical coniferous forests. In addition, it will be useful

to design forest management strategies that could provide long-term preservation of monarch butterfly habitat. We expected to find the following: (1) that fire return intervals varied among fir, mixed pine fir, and pine forests; (2) that drought periods and ENSO oscillations strongly influenced fire frequency; and (3) that tree establishment in fir stands following fires was synchronous, whereas it was continuous in pine stands.

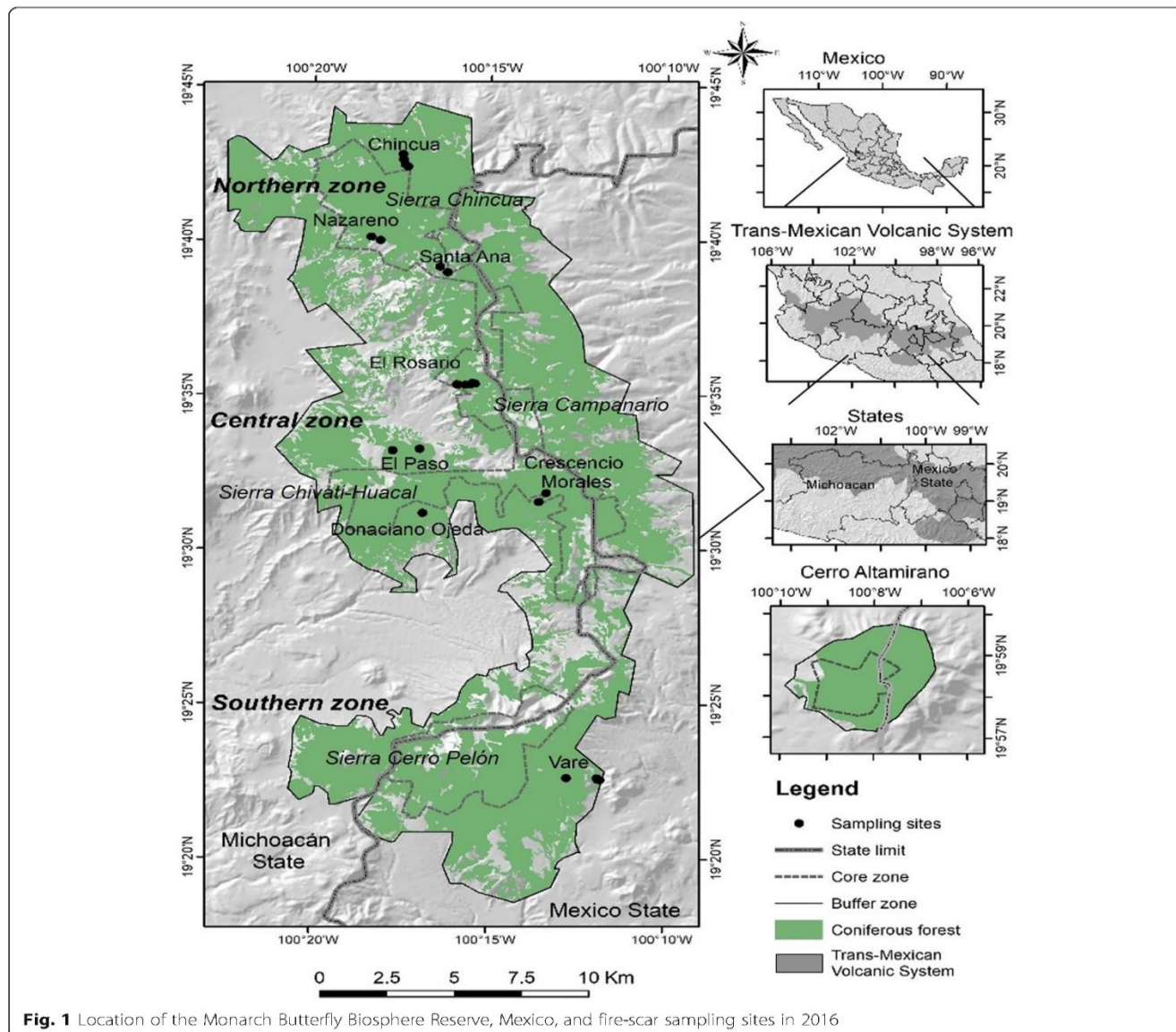
## Methods

### Study site

The MBBR is located between the states of Mexico and Michoacán, in central Mexico, with an extent of 56 256 hectares (Fig. 1) and coordinates between 19.7408 N, –100.3738 W, and 19.3089 N, –100.1519 W (CONANP 2001). The area is dominated by volcanic soils and a rugged topography, with elevations ranging from 2220 to 3640 masl (Ramírez-Ramírez 2001). Physiographically, it is part of the Trans-Mexican Volcanic System (Sánchez-González et al. 2005). Climate is sub-humid temperate and sub-humid semi-cold, with rainy season from July to October, mean annual temperatures ranging from 8 °C to 22 °C, and mean annual precipitation between 700 and 1250 mm (García 1997). There are four major vegetation types: coniferous forest, oak forest, mesophilic mountain forest, and montane grasslands (Cornejo-Tenorio and Ibarra-Manríquez 2017). Coniferous forests are the most extensive vegetation type, with 12% of the MBBR area dominated by *A. religiosa*, 33% dominated by *P. pseudostrobus*, and 27% codominated by both species (Sáenz-Ceja 2015; Fig. 2).

Initially, the area of the MBBR mainly covered the fir stands surrounding the overwintering colonies of monarch butterflies. In 2000, the reserve acquired its current configuration, including mixed pine–fir and pine stands at lower elevations (Vidal et al. 2014). Most of the MBBR area is property of rural communities; specifically, of 59 ejidos and 13 indigenous communities. Only a small area belongs to the state and federal governments (Martínez-Torres et al. 2016). Historically, the forests of the MBBR have been managed. In the buffer zone, particularly in mixed pine–fir and pine stands, commercial logging is allowed under certain restrictions, following a selective logging method (Navarrete et al. 2011), while salvage logging in the core zone is allowed only after severe blizzards and bark beetle detections (Brower et al. 2017). No large insect outbreaks had been documented in the MBBR in the last 15 years (Camarillo-Luna 2018). The MBBR is inhabited by more than 27 000 people (INEGI 2010). Firewood harvesting and livestock grazing are two important human activities inside the forests (Honey-Róses 2009), while some stands have been affected by illegal logging, particularly in fir and mixed pine–fir forests in the core zone (Brower et al. 2016).





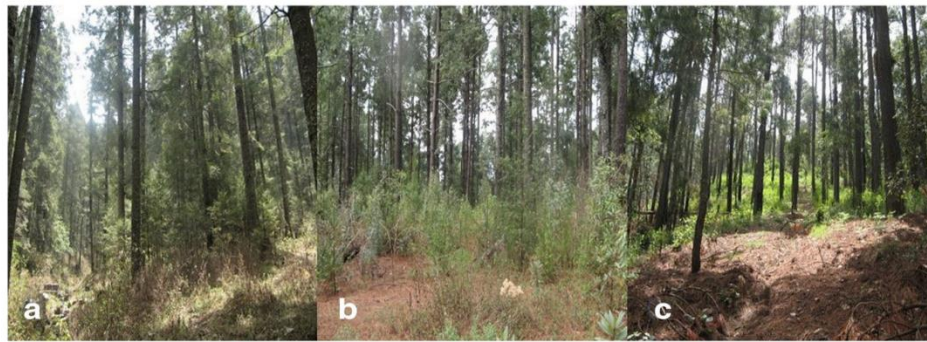
**Fig. 1** Location of the Monarch Butterfly Biosphere Reserve, Mexico, and fire-scar sampling sites in 2016

Fire is a historical disturbance in the forests of the MBBR. Some rural inhabitants of the MBBR have even developed a traditional fire management knowledge system, particularly to eliminate agricultural residues, to promote grassland for animal husbandry, for the extraction of non-timber products, and for cleaning roads (Martínez-Torres et al. 2016). Fires occur mainly during the dry season (from March to June). The main sources of ignition reported are agricultural activities, forestry, and campfires. No lightning fires have been reported (Pérez-Salicrup et al. 2016). Most of fires reported since the year 2012 had a mean extent of 2 ha, and were surface, low-severity, and low-intensity fires, in pine, mixed

pine–fir, and fir stands (Cantú-Fernández 2013). There is an official policy of fire fighting, carried out by rural communities, and state and federal brigades (Martínez-Torres et al. 2015).

#### Dendrochronological sampling

We established 23 sampling sites following an elevational gradient between 2700 and 3200 masl that included the distribution elevation of pine forests dominated by *P. pseudostrobus* (2700 to 2850 masl); mixed pine–fir forests, codominated by *P. pseudostrobus* and *A. religiosa* (2850 to 3150 masl); and fir forests, dominated by *A. religiosa* (3150 to 3300 masl). The sampling sites were located



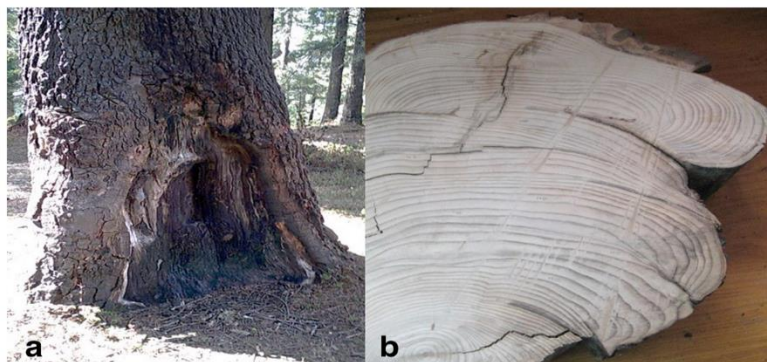
**Fig. 2** Fir forest (a), mixed pine–fir forest (b), and pine forest (c) in the Monarch Butterfly Biosphere Reserve, Mexico, in 2016. Photo credit: J.E. Sáenz-Ceja

within the contiguous MBBR, along the Chincua-Campanario. Cerro Pelon corridor, and associated with the three main massifs of the area: Sierra de Chincua in the northern zone (ejidos Chincua, Jesús Nazareno, and Santa Ana); Sierra Campanario-Chivati-Huacal in the central zone (ejidos El Paso, El Rosario, Donaciano Ojeda, and Crescencio Morales), and Sierra Cerro Pelón in the southern zone (ejido Vare). The detached portion of the MBBR, called Cerro Altamirano, 30 km north of the main portion, was not considered in this study (Fig. 1). The sites were selected in stands that experienced past fires, with regard to testimony of forest owners as well as to the presence of fire-scars in living trees, stumps, and fallen trees (Fig. 3a). Because the decaying of fallen trees and stumps is relatively fast, we focused our sampling in sites that had recently experienced salvage logging (in response to a blizzard in 2016) or commercial logging. The characteristics of the sampling sites and the number of samples are showed in Table 1. No living trees were sampled, due to restrictions of forest owners. Stumps and felled fire-scarred trees were selected in each site, from which cross-sections were extracted with a chainsaw (Fig. 3b).

We measured the diameter (cm) at the base of each stump or tree, and recorded the species.

#### Fire scar dating

The cross-sections were dried, sanded, and polished using standard dendrochronological techniques (Speer 2010). Age was first estimated by counting the radial growth rings, and skeleton plots were generated to cross-date all samples, which were compared with a master chronology of *A. religiosa* and *P. pseudostrobus* developed for the MBBR (Carlón-Allende et al. 2016). This allowed us to identify missing rings, micro rings, and false rings, and to date samples for which the cut year was unknown. Once samples were dated, years with fire scars were identified by the interruption of growth rings and the presence of charcoal, followed by deformation and generation of wound wood (Gutsell and Johnson 1996). According to the clarity of the scar, the annual season of each fire was recorded as early earlywood (EE), middle earlywood (ME), late earlywood (LE) (Grissino-Mayer 2001). No latewood (L) or dormant (D) scars were found. The categories were grouped into two periods: dry season (EE + ME) and wet



**Fig. 3** Monarch Butterfly Biosphere Reserve, Mexico, fire-scarred tree (a), and a cross-section (b), in 2016. Photo credit: J.E. Sáenz-Ceja

**Table 1** Sampling site characteristics in the Monarch Butterfly Biosphere Reserve, Mexico, listed from northern to southern zones

Zone	Ejido	Site	Elevation (masl)	Latitude	Longitude	Forest dominance	Samples (n)
North	Santa Ana	Llano1	3177	19.6526	-100.2739	Fir	4
		Llano2	3049	19.6497	-100.2702	Fir	6
	Nazareno	La Cueva1	3049	19.6668	-100.3021	Fir	4
		La Cueva2	2877	19.6687	-100.3063	Fir	3
	Chincua	Remplaces	3104	19.7067	-100.2893	Pine-fir	6
		Remplaces2	3063	19.7080	-100.2908	Pine-fir	6
		Mojonera	3019	19.7104	-100.2914	Pine-fir	5
		Loma En Medio	3009	19.7132	-100.2916	Pine	3
Central	El Rosario	El Deslave	3227	19.5901	-100.2580	Fir	3
		La Peñita	3251	19.5896	-100.2568	Fir	2
		Las Palmas	3200	19.5892	-100.2591	Fir	7
		Santuario3	3149	19.5889	-100.2614	Fir	3
		Santuario2	3120	19.5891	-100.2649	Pine-fir	3
		Santuario1	3109	19.5893	-100.2653	Pine-fir	3
	El Paso	La Mesa	2935	19.5542	-100.2828	Pine-fir	10
		Cruz Chiquita	2896	19.5534	-100.2955	Pine-fir	6
	Crescencio	Choreje Grande	3115	19.5308	-100.2228	Pine-fir	3
		Choreje Chico	2850	19.5259	-100.2263	Pine-fir	3
Donaciano	Ojo de Agua	2851	19.5196	-100.2812	Pine	3	
South	Vare	Antenas	3273	19.3768	-100.2124	Fir	2
		Vare2	2850	19.3768	-100.1980	Pine	8
		Vare1	2780	19.3761	-100.1975	Pine	9
		Vare3	2732	19.3758	-100.1965	Pine	7

season (LE). The earlywood in both species is formed from May to September (end of dry season and beginning of wet season), and latewood from October to December (end of wet season) (Carlón-Allende et al. 2018).

#### Fire return interval estimation

The fire return interval for each site was estimated using the Weibull median probability interval (WMPI), the maximum interval (MAX), and the minimum interval (MIN) (Grissino-Mayer 2001). We preferred the WMPI because fire return intervals are seldom normally distributed and WMPI resists large fire interval values (Grissino-Mayer 1999). These data were analyzed using three filters: (1) considering 100% of the scars, (2) considering only the scars present in  $\geq 10\%$  of samples, and (3) considering scars present in  $\geq 25\%$  of samples. Since we followed an elevational gradient to select the sampling sites, the spatial scale considered for computing these values was the extent of the three forest types in the MBBR, which was 7153 ha for fir forest, 15 078 ha for mixed pine-fir forest, and 18 462 ha for pine forest, estimated in a preliminary study (Sáenz-Ceja 2015). Within

zones, we assumed that, in years with a low percentage of scars, small fires occurred, while years with a high percentage of scars represented fires of greater extent (Fulé et al. 2003). However, fires that registered in the same year were not assumed to represent the same fire when the distance between samples was large (*i.e.*, across the northern, central, and southern regions of our study area), because of the broken topography of the terrain. Data were analyzed with the FHAES program v. 2.0.2 (Brewer et al. 2016). In addition, we documented the total number of scars, the number of years with records of fires, and the time lapse from the first to the last year of recorded fire, and we analyzed the sample size needed to determine the threshold beyond which the number of samples was representative for the chronologies of each forest type. Trees with scars in the same site and for the same year were composited.

#### Fire and climate analysis

We conducted a superposed epoch analysis (SEA) using FHAES 2.0.2 to evaluate the relationship between fire occurrence and climate conditions, such as precipitation

and ENSO (Brewer et al. 2016). The tree-ring width index of a chronology developed for *A. religiosa* and *P. pseudostrubus* in the MBBR was used as a precipitation proxy, covering the period 1890 to 2012 (Carlón-Allende et al. 2016). Values for the winter–spring (December to April) period (1870 to 2015) of the ENSO index were used, with data for the period 1870 to 1950 obtained from Cook (2000), and for the period 1951 to 2015 from NOAA (2017). The tree-ring width and ENSO indexes were compared with the fire chronology of five years previous, during the year of fire, and two years later. The confidence intervals of the SEA analysis (95%, 99%, and 99.9%) were calculated using the bootstrapping with 10 000 repetitions. Only years with scars present in  $\geq 25\%$  of samples were used for these analyses.

#### Fire, climate, and tree establishment patterns

The occurrence of fires was compared graphically with the tree-ring index (precipitation proxy) and the tree age structure to evaluate whether fires were associated with dry periods and the existence of pulses or continuous tree establishment. For the tree-ring width index, years with a mean value  $< 1$  were considered dry (Carlón-Allende et al. 2016). Tree establishment data of both conifer species were obtained from our 110 cross-sections and complemented with age structure data previously collected in the MBBR by Sáenz-Ceja (2015) and Carlón-Allende et al. (2016), in sites where our fire scar sampling was

conducted (Table 2). Age structure data were classified according to the dominance of the stands (*A. religiosa*, *P. pseudostrubus*, or codominated). No establishment dates after 1991 are reported here because only trees with diameters  $\geq 25$  cm at 1.3 m in height were sampled. The youngest tree reported in these studies was established in 1991.

The sampled trees represented only a portion of the original trees established in the past, because some trees could have died (Johnson and Fryer 1989). Hence, we estimated the original number of trees established for each age using mortality rates reported for *Pinus* spp. (Gama-Orozco 2009) and *Abies* spp. (Ávila-Bello et al. 2015) populations of central Mexico. We used the following formula:

$$N_{x+1} = N_x * (1 - Q_x), \quad (1)$$

where  $N_{x+1}$  = population size at time  $x + 1$ ,  $N_x$  = population size of age  $x$ , and  $Q_x$  = mortality rate for age  $x$ .

#### Results

A total of 110 cross-sections were collected—50 of *A. religiosa* and 60 of *P. pseudostrubus*—66 cross-sections came from stumps and 44 cross-sections from felled trees from a winter windthrow in 2016 (Table 1). In codominated sites, 56% of cross-sections were from *A. religiosa*, with the remainder from *P. pseudostrubus*. In mono-dominated sites, all samples came from the dominant species. All collected samples of both species were crossdated.

The diameter at the base of the stumps or felled trees in *A. religiosa* ranged from 20 to 105 cm and averaged 62 cm. Age ranged between 24 and 166 years, with a mean of 82 years. For *P. pseudostrubus*, the diameter at the base ranged from 20 to 92 cm, with a mean of 52 cm. Age ranged between 32 and 132 years and averaged 75 years.

We crossdated a total of 326 fire scars and 239 fires. There were 67 years with recorded fires, which represented 38.7% of the years covered by the time series (137 years) from the first scar (1878) to the last scar (2015). Almost one third (32%) of sampled trees had a single fire scar. As the number of scars per individual increased, the number of trees thus scarred decreased. The maximum number of scars for an individual of *A. religiosa* was 11 scars, while the maximum number of scars in *P. pseudostrubus* was 8 scars.

In sites dominated by *A. religiosa*, fires spanned 94 years (1921 to 2015); in codominated sites, fires spanned 137 years (1878 to 2015); and in stands dominated by *P. pseudostrubus*, fires spanned 109 years (1906 to 2015). For further analyses, we only considered fire data starting in 1925 because, before this date, only seven

**Table 2** Forest type, number of trees cored, and names of collecting sites in this and two previous studies in the Monarch Butterfly Biosphere Reserve, Mexico

Studies	Forest type	Sampled trees ( <i>n</i> )	Sites
This study	Fir forest	34	Nazareno, Santa Ana, El Rosario, Vare
	Mixed pine–fir forest	45	Chincua, El Paso, El Rosario, Crescencio Morales
	Pine forest	31	Chincua, Donaciano, Vare
Sáenz-Ceja (2015)	Fir forest	150	Vare
	Mixed pine–fir forest	275	Nazareno, El Paso
	Pine forest	350	Chincua, Vare
Carlón-Allende et al. (2016)	Fir forest	100	Santa Ana, Nazareno, Vare
	Mixed pine–fir forest	63	Crescencio Morales
	Pine forest	34	Donaciano Ojeda

fire-scars were recorded and were not representative of the fire history during that period.

#### Fire return intervals

Fire return intervals were similar in the three coniferous forest of the MBBR. In *A. religiosa*-dominated sites, the WMPI was 2.2 years. When only fires recorded on  $\geq 10\%$  of samples (10% filter) were considered, the WMPI increased to 3.7 years; and when only fires recorded on  $\geq 25\%$  of samples (25% filter) were considered, this value increased to 14.6 years (Table 3). In the codominated sites, the WMPI was 2.2 years considering all scars, while for the 10% filter, the WMPI increased to 2.8 years. For the 25% filter, the WMPI was 7.5 years. In *P. pseudostrobus* sites, the WMPI was 3 years (100% of samples) and 4.3 years (10% filter). For fires recorded on  $\geq 25\%$  of samples, the WMPI increased to 10.4 years. Grouping the sampled trees of the three coniferous forests, WMPI was 1.5 years. When applying the 10% and 25% filters, the WMPI increased to 3.7 and 9.8 years, respectively.

Minimum fire return intervals were similar across the three forest types, ranging between one and two years. Maximum fire return intervals varied according to the proportion of trees analyzed and forest type. In the *A. religiosa*-dominated sites, it was 6 years when considering all trees, 12 years for  $\geq 10\%$  of scarred trees, and 41 years for  $\geq 25\%$  of scarred trees. In codominated sites, the maximum fire return interval was 9 years for all scarred trees and for  $\geq 10\%$  of scarred trees, and

**Table 3** Weibull median probability interval (WMPI) in years (yr  $\pm$  one standard error of the mean), minimum interval (MIN), and maximum interval (MAX), considering all fire scars sampled, only those present in  $\geq 10\%$  of scarred trees, and only those present in  $\geq 25\%$  of trees, in fir-, pine–fir-, and pine-dominated forests in the Monarch Butterfly Biosphere Reserve, Mexico

Forest	Analysis category	WMPI (yr)	MIN (yr)	MAX (yr)
Fir	All fire scars	2.2 $\pm$ 1.2	1	6
	$\geq 10\%$ of scarred trees	3.7 $\pm$ 2.2	1	12
	$\geq 25\%$ of scarred trees	14.6 $\pm$ 13.4	2	41
Pine–fir	All fire-scars	2.2 $\pm$ 1.3	1	9
	$\geq 10\%$ of scarred trees	2.8 $\pm$ 1.5	1	9
	$\geq 25\%$ of scarred trees	7.5 $\pm$ 4.6	2	43
Pine	All fire scars	2.9 $\pm$ 1.4	1	7
	$\geq 10\%$ of scarred trees	4.3 $\pm$ 2.7	2	15
	$\geq 25\%$ of scarred trees	10.4 $\pm$ 14.3	2	50
All	All fire scars	1.5 $\pm$ 0.7	1	3
	$\geq 10\%$ of scarred trees	3.7 $\pm$ 2.3	1	10
	$\geq 25\%$ of scarred trees	9.3 $\pm$ 13.6	1	43

increased to 43 years when considering  $\geq 25\%$  of scarred trees. In *P. pseudostrobus*-dominated sites, maximum fire return intervals were 7 years when considering the 100% of fire scars, 15 years when considering only  $\geq 10\%$  of scarred trees, and 50 years when considering  $\geq 25\%$  of scarred trees. Grouping the trees of the three coniferous forests, these values were 3 years for all trees, 10 years using the 10% filter, and 43 years with the 25% filter.

During the analyzed period (1925 to 2015), sites dominated by *A. religiosa* experienced 41 years with fires when considering all trees, 24 years with fires affecting  $\geq 10\%$  of scarred trees, and only 6 years with fires affecting  $\geq 25\%$  of scarred trees. In codominated sites, 38 years were documented with fires when considering all trees with scars, 30 years with fires in  $\geq 10\%$  of trees, and 9 years with fires in  $\geq 25\%$  of scarred trees. In *P. pseudostrobus* sites, there were 31 years with fires when considering all trees with scars, 21 years with fires in  $\geq 10\%$  of scarred trees, and 5 fires in  $\geq 25\%$  of the samples.

There were 14 years in which all fire scars coincided in trees across the three different dominance types compared: 1936, 1947, 1957, 1969, 1974, 1979, 1986, 1991, 1994, 2001, 2004, 2006, 2013, and 2015. When only  $\geq 10\%$  of scarred trees were considered, there were six years with fires: 1936, 1969, 1979, 1991, 1994, and 2013. For the scars present in  $\geq 25\%$  of scarred trees, there was only one year with fires, 1936, but in 1938 and 1979, there were fires recorded in both *A. religiosa* and codominated sites.

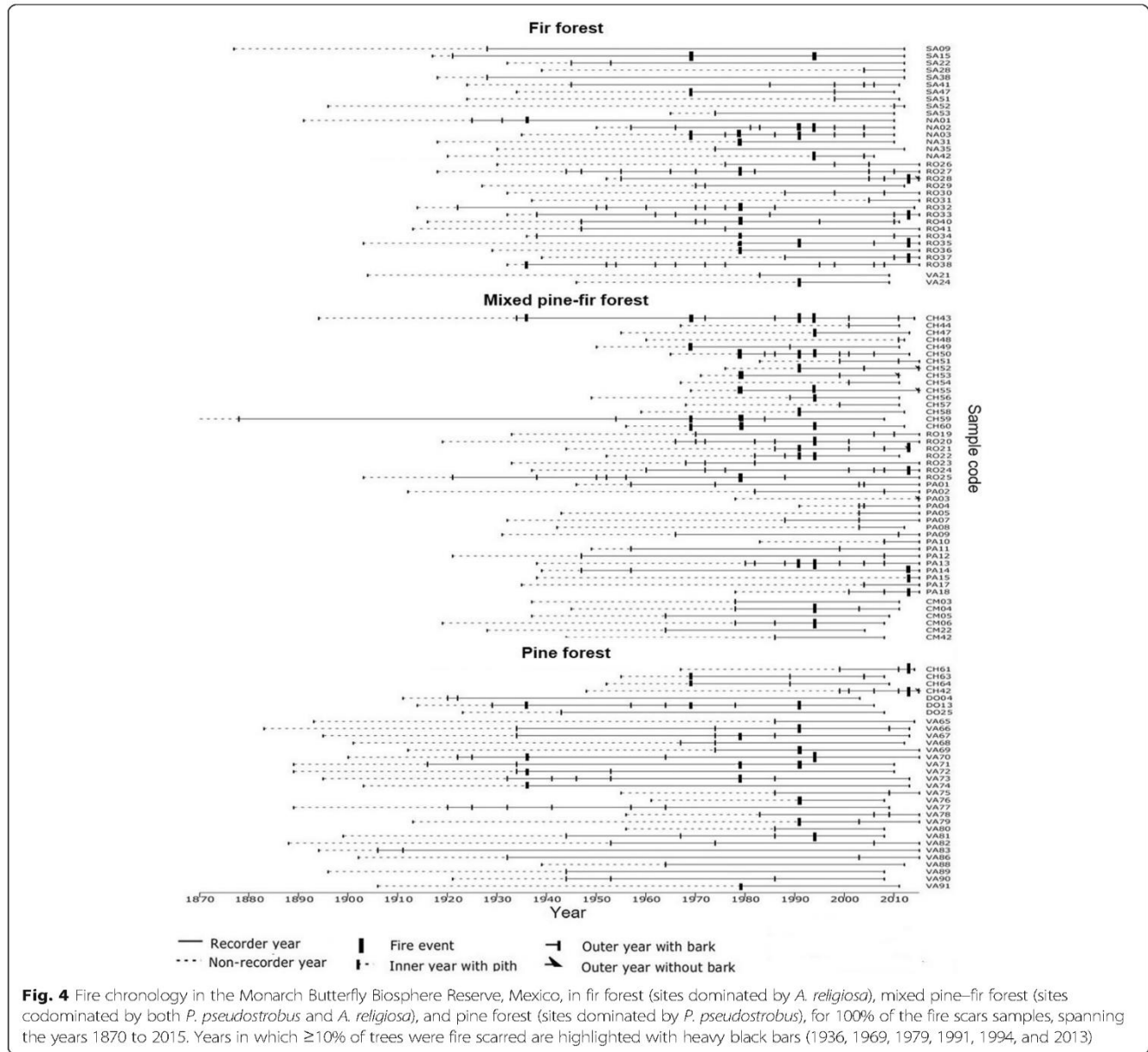
Fires in the MBBR are frequent, since time return intervals are always  $< 15$  years when  $\leq 25\%$  of scarred trees are considered, and this estimate does not exceed five years when all trees in the sample are included. In addition, the fact that there were very few years in which scar years coincided suggests that small fires were the most common (Fig. 4).

#### Seasonality

The seasonality of fires was determined for all scars. No scars were recorded in the periods of dormancy (D) or latewood (L). In *A. religiosa* sites, 65.4% of sample scars were formed during ME; in codominated sites, 72.5%; and in *P. pseudostrobus* sites, 88.1%. In each forest type, most of the scars were observed during the dry season: 83.1% in fir forest, 84.6% in pine–fir forest, and 92.8% in pine forest. When grouping all the individuals, 72.4% of the scars occurred in the ME period, and 86.3% in the dry season (Table 4).

#### Fires and climate

In all three forest types, we did not find significant associations between climatic conditions and fire occurrence ( $P > 0.05$  in all cases), even for the scars present in  $\geq 25\%$  of scarred trees (*i.e.*, for the most extensive fires; Fig. 5).



**Fig. 4** Fire chronology in the Monarch Butterfly Biosphere Reserve, Mexico, in fir forest (sites dominated by *A. religiosa*), mixed pine–fir forest (sites codominated by both *P. pseudostrobus* and *A. religiosa*), and pine forest (sites dominated by *P. pseudostrobus*), for 100% of the fire scars samples, spanning the years 1870 to 2015. Years in which  $\geq 10\%$  of trees were fire scarred are highlighted with heavy black bars (1936, 1969, 1979, 1991, 1994, and 2013)

**Fires, climate, and tree establishment patterns**

In stands dominated by *A. religiosa*, we found a continuous pattern of tree establishment. There was a pulse of higher regeneration in 1949 and 1950, which coincided with a slight increase in precipitation, but it was not associated with fires (Fig. 6a). In codominated sites, we also detected a continuous pattern of tree regeneration that was not associated with fires. Between 1963 and 1976, regeneration appears to have responded positively to precipitation, but not to fires (Fig. 6b). Finally, establishment was also continuous in sites dominated by *P. pseudostrobus*, where we could not

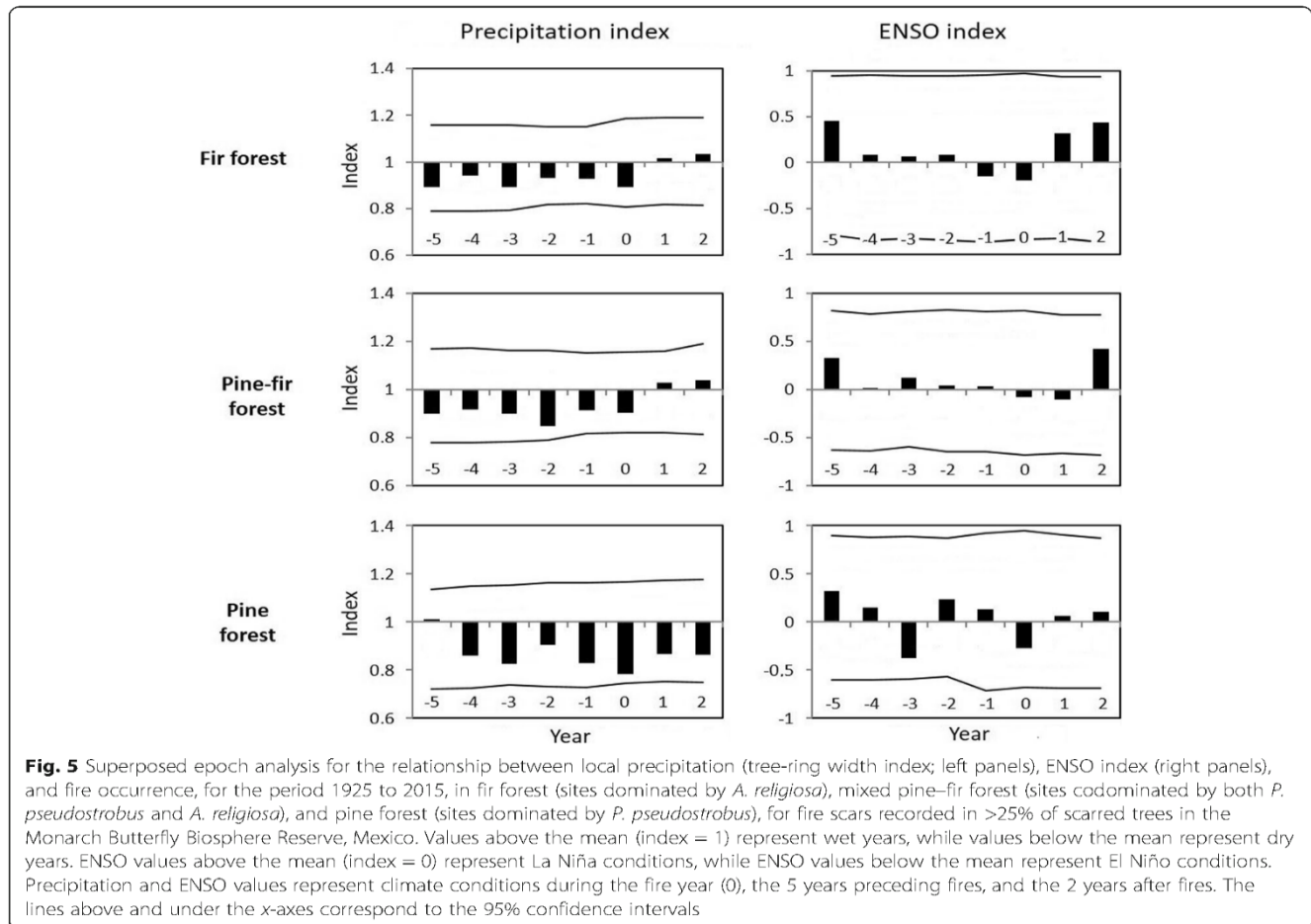
associate regeneration peaks with either the occurrence of fires or with precipitation (Fig. 6c).

**Discussion**

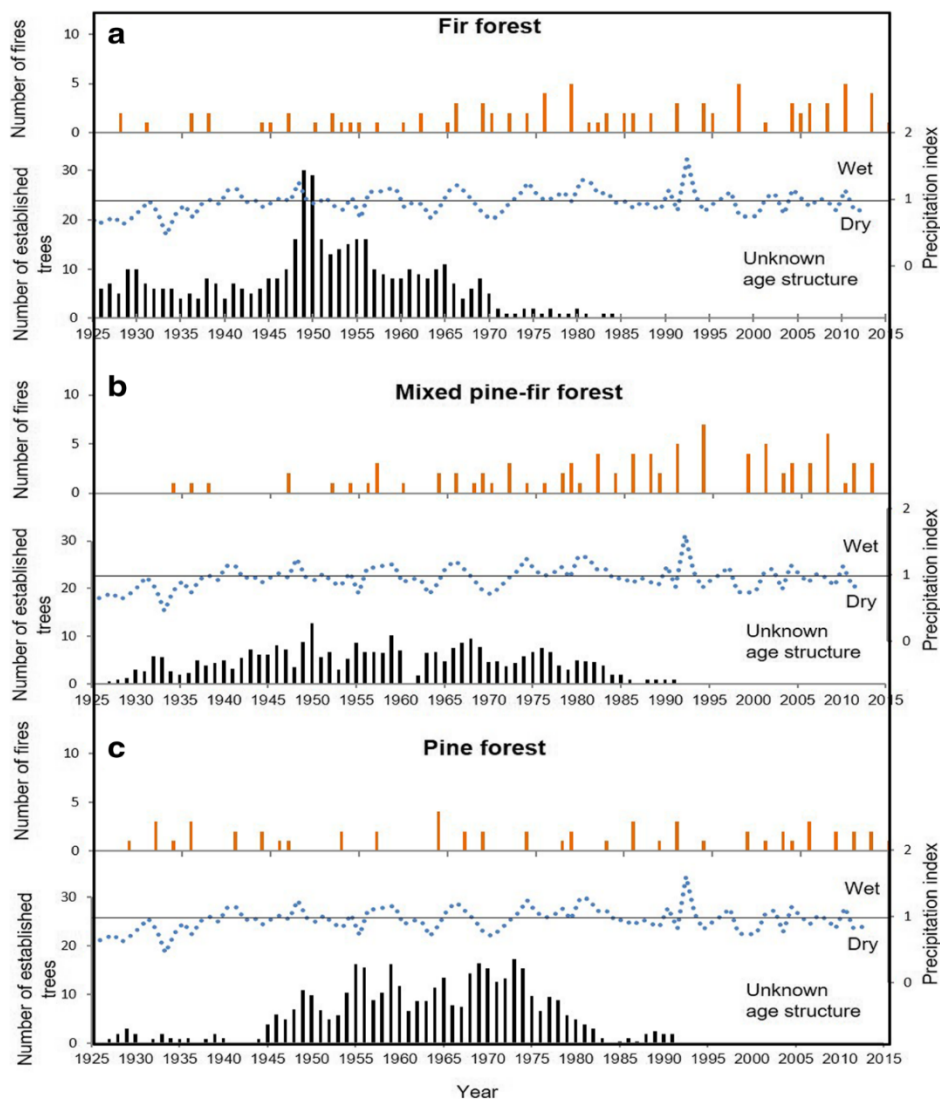
Fire regimes in the MBBR did not differ among forests dominated by *A. religiosa*, *P. pseudostrobus*, or codominated by both species. The current fire regimes in these forests can be characterized by frequent, low-extent fires, with greater occurrence during the dry season. This contrasts with our hypothesis in which we expected that forests dominated by *A. religiosa* experienced infrequent

**Table 4** Fire scar seasonality in the MBBR for the period 1920 to 2015, where D = dormancy, EE = early earlywood, ME = middle earlywood, LE = late earlywood, L = latewood, dry season fires = EE + ME, and wet season fires = LE

Forest	Identifiable season	D	EE	ME	LE	LW	Dry season fire scars	Wet season fire scars
Fir								
Number	107	0	19	70	18	0	89	18
Percentage	100	0	17.7	65.4	16.9	0	83.1	16.9
Pine–fir								
Number	124	0	15	90	19	0	105	19
Percentage	100	0	12.1	72.5	15.4	0	84.6	15.4
Pine								
Number	84	0	4	74	6	0	78	6
Percentage	100	0	4.7	88.1	7.2	0	92.8	7.2
All forests								
Number	315	0	38	234	43	0	272	43
Percentage	100	0	12.6	72.4	15	0	86.3	13.7



**Fig. 5** Superposed epoch analysis for the relationship between local precipitation (tree-ring width index; left panels), ENSO index (right panels), and fire occurrence, for the period 1925 to 2015, in fir forest (sites dominated by *A. religiosa*), mixed pine–fir forest (sites codominated by both *P. pseudostrobus* and *A. religiosa*), and pine forest (sites dominated by *P. pseudostrobus*), for fire scars recorded in >25% of scarred trees in the Monarch Butterfly Biosphere Reserve, Mexico. Values above the mean (index = 1) represent wet years, while values below the mean represent dry years. ENSO values above the mean (index = 0) represent La Niña conditions, while ENSO values below the mean represent El Niño conditions. Precipitation and ENSO values represent climate conditions during the fire year (0), the 5 years preceding fires, and the 2 years after fires. The lines above and under the x-axes correspond to the 95% confidence intervals



**Fig. 6** Number of fires (orange bars), tree-ring width index as a proxy of rainfall (dotted line), and tree establishment (black bars) in (a) fir forest (sites dominated by *A. religiosa*), (b) mixed pine–fir forest (sites codominated by both *P. pseudostrobus* and *A. religiosa*), and (c) pine forest (sites dominated by *P. pseudostrobus*), in the Monarch Butterfly Biosphere Reserve, Mexico, as of 2015. Tree-ring width values above the continuous black line (mean = 1) indicate wet conditions, and below indicate dry conditions. After 1990, age structure is unknown because only trees with diameter  $\geq 25$  cm at 1.3 m height were sampled at the time of data collection

fires. In addition, our results indicated that neither climate nor ENSO strongly determined the presence of fires in the coniferous forests of the reserve.

Fire regimes can be explained by large-scale, top-down controlling factors, such as climate variability and global circulation phenomena, and by local-scale, bottom-up controlling factors, like primary productivity, availability of dry fuels, sources of ignition, and legacies of forest management (Yocom et al. 2010). In our study, these climatic and local factors appeared to be similar among pine, mixed

pine–fir, and fir forests. High fire frequency can be explained by the presence of plentiful sources of ignition, such as agricultural burns, promotion of pasture for livestock grazing, weed control, and extraction of non-timber products (Martínez-Torres et al. 2016), that could have triggered more fires and reduced fuel load accumulation, reducing the probability of moderate-severity fires, particularly in mixed pine–fir and fir forests (Mallek et al. 2013). It is also likely that the occurrence of frequent, low-extent fires is associated with effective control and suppression



of fires (Cantú-Fernández 2013), strategies followed to reduce the extent of fires, which do not differ among the different vegetation types in the MBRR (Martínez-Torres et al. 2015).

Fuel availability can also be explained by climate patterns. In this region, 78% of rainfall occurs from July to October, which means that, during the rest of the year, fuels could reach the conditions that allow fire spread (McKenzie 2004). Previous research has found no relationship between severity of droughts and fire frequency in central Mexico (Pompa-García et al. 2017), which is consistent with our findings. It confirms that fires in the MBRR occur when rainfall is just below the annual average, and their incidence is not strongly related to severe drought and ENSO fluctuations. It is interesting that, during 1983 and 1998 (ENSO years), there was no considerable increase in fires in the MBRR, which coincides with observed fires in the highest Mexican mountain, Pico de Orizaba (Yocom and Fulé 2012), but contrasts with the atypical increases of fires in the rest of central, southern, and northern Mexico (Rodríguez-Trejo and Pyne 1999; Yocom et al. 2010).

Tree establishment in the three forest types was not associated with fires. This contrasts sharply with the synchrony between tree establishment and fire frequency found in coniferous forests in northern Mexico (Fulé and Covington 1997; Poulos et al. 2013). There are no indications that forests dominated by *A. religiosa* require high-magnitude fires to promote regeneration but, rather, their regeneration is mediated by frequent low-severity fires, just as observed in the lower elevation pine-dominated forest. In addition, the age structure for all three forest types was continuous, which indicated that they were populations in continuous regeneration, so there was a continuous supply of biomass (Margolis et al. 2007). These factors imply that small-scale disturbances, such as frequent, low-extent fires, create gaps with sufficient light and size conditions to promote tree establishment (Frelich 2002). In fact, the recruitment of *A. religiosa* seedlings is greater in canopy clearings associated with small-scale disturbances, such as selective logging, fuelwood collection, and thinning, than in the forest understory (Ángeles-Cervantes and López-Mata 2009; Guerrero-Vizcaíno 2016). Our results also suggest that tree recruitment in the MBRR apparently is independent from fire, since neither *A. religiosa* nor *P. pseudostrobus* tree establishment is associated with cyclic fires.

It is important to point out that short fire return intervals have been documented in high-elevation mountain coniferous forests of northern (Yocom et al. 2017) and central Mexico (Ortega-Jiménez 2012; Yocom and Fulé 2012; Cerano-Paredes et al. 2016). Furthermore, a latitudinal gradient in the range of fire return intervals has been proposed, with lower intervals in tropical areas

(SCF 2001; Sommers et al. 2011). Thus, this fire regime could be a common condition of coniferous forests in subtropical and tropical latitudes, where the contrast in the annual seasonality of temperature and precipitation is of lesser magnitude than in boreal or austral forests (García 2003). In fact, there are indications that fuel load dynamics (production, decay) is faster than in high-latitude forests (Quintero-Gradilla et al. 2015). Growth rates and population dynamics of tropical conifers also appear to be faster (Klepac 2001; Myers and Rodríguez-Trejo 2009). In fact, dendrochronological studies confirm that some tropical conifers barely reach 150 years of age, such as *Pinus teocote* Schiede. ex Schltdl. & Cham. (López-Sánchez et al. 2017) and *Pinus oocarpa* Schiede ex Schetol (Villanueva-Díaz et al. 2018). Hence, trees in the MBRR could be young (less than 120 years of age), in part due to rapid population replacement. The absence of ancient stumps, which would have otherwise helped expand our chronology, might be also associated with a fast rate of decay (Cassell 2012). Therefore, frequent fire could be a consequence of continuous biomass supply and a fast fuel load replacement that hinders its accumulation (Sah et al. 2006).

Although the biogeographic aspect can be a determining factor in fire regimes in tropical coniferous forests, it has also been suggested that fire regimes in these ecosystems are mostly associated with human activity, given the long history of management that these forests have experienced (Myers and Rodríguez-Trejo 2009; Pompa-García et al. 2017). The MBRR is not an exception, since it has been an important timber supply area for central Mexico since the twentieth century, especially for forestry and mining industries (Ibarra-García 2011), including fir forests, currently protected for the monarch butterfly migration. In fact, we did not observe any changes in fire frequency, neither after 1986 when the fir stands surrounding monarch butterfly colonies were protected, nor after 2000 when the reserve obtained its current extent. This contrasts with other natural protected areas in Mexico, such as Pico de Orizaba (Yocom and Fulé 2012), Sierra de Manantlán (Cerano-Paredes et al. 2015), or in areas dedicated to forestry, such as the Sierra de Oaxaca (Ortega-Jiménez 2012), where a decrease in the number of fires has been observed. Another indication that disturbance regimes have been altered is the absence of long-lived trees, which can be explained by the fact that trees with larger dimensions have been extracted in the MBRR (Murillo-García 2009).

Unfortunately, the absence of natural and human disturbance records in the MBRR, and the fact that our fire chronology is no longer than 100 years, do not allow us to detect a fire regime disruption. However, we suggest that natural fire regimes in coniferous forests of the MBRR have been altered. Montane tropical coniferous forests share genetic, structural, and functional attributes

with forests of higher latitudes (Aguirre-Planter et al. 2012; Aguirre-Gutiérrez et al. 2014). Therefore natural fire regimes in Mexican coniferous forests could share some attributes with those reported for higher-latitude forests (Rodríguez-Trejo and Fulé 2003). Due to the long-standing practice of forest management in Mexico and particularly in the MBBR, it is likely that human disturbances, such as logging, fire management, and firewood collection, have limited the occurrence of high-magnitude fires, especially in fir forests. In addition, the frequent fuel consumption and the continuous extraction of wood biomass allow the opening of clearings with sufficient light conditions to promote tree establishment. These findings suggest that forest management and active fire suppression have replaced the role of fire as the main disturbance that mediates regeneration of the coniferous forests of the MBBR (Pérez-Salicrup et al. 2016).

Fire regimes are not static (Sommers et al. 2011), but their alteration by human activities can exacerbate their impact on forest communities (Buma 2015). On one hand, an increase in the frequency of fires can limit the establishment of species adapted to infrequent fires, such as *A. religiosa*, which has already been reported in the Nevado de Toluca (Endara-Agramont et al. 2012). On the other hand, fire suppression, a policy widely adopted in the MBBR (Cantú-Fernández 2013), could generate an atypical accumulation of fuels, thereby increasing the probability of stand-replacing fires, which in turn could be particularly critical in *A. religiosa*-dominated stands where the monarch butterfly hibernates (Keiman and Franco 2004). In addition, as seen in other conifer forests (Calder and St. Clair 2012), reduction in the fire return interval could generate the gradual replacement of populations, in this case, of *A. religiosa* by *P. pseudostrobus*, particularly in stands codominated by both species. Climate change could also generate an elevational effect, as described above (Sáenz-Romero et al. 2012), as well as changes in the availability and moisture of fuels (Sommers et al. 2011). Changes in fire regimes could lead forests to alternative stable states (Scheffer et al. 2001), altering vegetation structure, post-fire succession patterns, stand density, spatial heterogeneity, and physiognomy (Mallek et al. 2013).

Unfortunately, there is little information on fire regimes and their effect on natural regeneration in tropical coniferous forests, where ecological conditions differ considerably from those of boreal or austral regions (Myers and Rodríguez-Trejo 2009). In addition, the effects of fire suppression in ecosystems adapted to frequent and low-severity and low-intensity fires are fully documented (Sherriff and Veblen 2006; Marlon et al. 2012; Lafon et al. 2017), but we have little information to project the long-term effects of increased fire frequency in coniferous forests in the tropics. Hence, it is difficult to

provide advice on fire management or on the reintroduction of fire, especially in the mixed *P. pseudostrobus*–*A. religiosa*-codominated stands. In the case of our study locations, human activities appear to be the most important factor in limiting the occurrence of large-scale disturbances, while, through management actions, still allowing the continuous regeneration of these conifers over time.

Finally, to have a more solid frame of reference in decision making for forest management, it is necessary to document the history of natural and human disturbances, including their synergies, at least in recent decades. A better understanding of disturbance regimes is fundamental to preserving the long-term integrity of the forest where monarch butterflies hibernate. Likewise, it is important to reconstruct and evaluate fire regimes, particularly in other locations of montane tropical coniferous forests in Mexico, considering the current context of global change (Gauthier et al. 2015).

## Conclusions

The reconstruction of the history of fires in the MBBR revealed that the forests dominated by *P. pseudostrobus*, *A. religiosa*, or codominated by both species experienced frequent, low-severity, and low-extent fires, which took place mostly during the dry season. The occurrence of fires was weakly associated with the presence of low rainfall and climatic events, such as El Niño years. There was no relationship between the patterns of establishment of *A. religiosa* and *P. pseudostrobus* individuals with fire occurrence, which suggests that the regeneration of both species does not currently depend on cyclic fires but is associated with the frequency of other natural or human-driven disturbances.

We suggest that fire regimes have been altered by human activities, particularly logging, which have likely modified fuel loads, sources of ignitions, and regeneration patterns that directly affect the frequency, severity, and extent of fires. These human disturbances may have replaced the role of fire to trigger regeneration of *A. religiosa* and *P. pseudostrobus*. More research is needed on fire regimes in other tropical coniferous forests, and it is critical to further evaluate the effect of natural and human disturbances, as well as their synergies, on the regeneration of coniferous species.

## Acknowledgements

The first author thanks the academic support of the Graduate Program in Biological Sciences at Universidad Nacional Autónoma de México, and the National Council of Science and Technology (CONACYT, Mexico) through the scholarship received during his PhD studies. This paper is a partial requirement for the first author to obtain a Doctor in Sciences degree. Both authors appreciate the facilities to conduct fieldwork by the Mexican Secretariat of Environment and Natural Resources (SEMARNAT), the National Commission of Natural Protected Areas (CONANP), the Monarch Butterfly Biosphere Reserve Office and the authorities of ejidos Chincua, Jesús Nazareno, Santa Ana, El Rosario, El Paso, Vare Chiquichuca, and indigenous communities Donaciano Ojeda and Crescencio Morales. Special thanks to J.

Trinidad Sáenz, Á. González, D. González, L. Lara, and I. Cabrera, who collaborated in the fieldwork; and to the Eco-garden at the Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad-UNAM for its support during the drying and polishing of cross-sections. We also thank B. Cassell for English corrections.

#### Funding

This research was funded by the projects SEP-CONACYT 2010-154434 "Effect of natural and human disturbances in coniferous forest of the Monarch Butterfly Biosphere Reserve: implications for fire management," and PAPIIT-UNAM IN209716 "Sinergy of human and natural disturbances in montane forests of eastern Michoacán." Research was also supported by the PASDA-DGAPA UNAM program.

#### Availability of data and materials

The datasets used and/or analyzed during the current study are available from the corresponding author on reasonable request.

#### Authors' contributions

Both authors contributed with literature review, sampling, data analyses and writing of this document.

#### Ethics approval and consent to participate

Not applicable.

#### Consent for publication

Not applicable.

#### Competing interests

The authors declare that they have no competing interests.

#### Publisher's Note

Springer Nature remains neutral with regard to jurisdictional claims in published maps and institutional affiliations.

#### Author details

<sup>1</sup>Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, Circuito de Posgrados, Ciudad Universitaria, Coyoacán, Ciudad de México 04510, México. <sup>2</sup>Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad, Universidad Nacional Autónoma de México, 8701 Antigua Carretera a Pátzcuaro, Exhacienda de San José de la Huerta, Morelia, Michoacán 58190, México.

Received: 9 October 2018 Accepted: 6 March 2019

Published online: 06 June 2019

#### References

- Abrams, M.D., and D.A. Orwig. 1996. A 300-year history of disturbance and canopy recruitment for co-occurring white pine and hemlock on the Allegheny Plateau, USA. *Journal of Ecology* 84 (3): 353–363. <https://doi.org/10.2307/2261198>.
- Agee, J.K. 1993. Methods of evaluating forest fire history. *Journal of Northeast Forestry University* 4 (2): 1–10. <https://doi.org/10.1007/BF02843067>.
- Aguirre-Gutiérrez, J., H.M. Serna-Chavez, A.R. Villalobos-Arámbula, J.A. Pérez de la Rosa, and N. Raes. 2014. Similar but not equivalent: ecological niche comparison across closely-related Mexican white pines. *Biodiversity and Distributions* 21: 245–257. <https://doi.org/10.1111/ddi.12268>.
- Aguirre-Planter, E., J.P. Jaramillo-Correa, S. Gómez-Acevedo, D.P. Khasa, J. Bousquet, and L.E. Eguiarte. 2012. Phylogeny, diversification rates and species boundaries of Mesoamerican firs (*Abies*, Pinaceae) in a genus-wide context. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 62: 263–274. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2011.09.021>.
- Ángeles-Cervantes, E., and L. López-Mata. 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. [In Spanish.]
- Ávila-Bello, C.H., L. López-Mata, M.C. Mandujano. 2015. Ecología poblacional de *Abies hickelii* (Flous et Gausson) en el Pico de Orizaba, Veracruz, México. In *Ecología, biología y conservación del género Abies en México: estudios de Abies en México*. Edited by M. del Rosario Pineda-López, R.L. Sánchez-Velázquez, and J.C. Noa-Carranza. Pages 21–42. Saarbrücken, Germany: Editorial Académica Española. [In Spanish.]
- Baker, W.I., and A.J. Dugan. 2013. Fire history implications of fire-scarring. *Canadian Journal of Forest Research* 43: 951–962. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2013-0176>.
- Bergeron, Y. 1998. Les conséquences des changements climatiques sur la fréquence des feux et la composition forestière au sud-ouest de la forêt boréale québécoise. *Géographie Physique e Quaternaire* 52 (2): 1–13. <https://doi.org/10.7202/004768ar> [In French].
- Brewer, P.W., M.E. Velázquez, E.K. Sutherland, D.A. Falk. 2016. Fire History Analysis and Exploration System (FHAES) version 2.0.2. <https://www.frames.gov/fhaes/home>. Accessed 3 May 2016.
- Brower, L.P., D.A. Slayback, P. Jaramillo-López, I. Ramírez, K.S. Oberhauser, E.H. Williams, and L.S. Fink. 2016. Illegal logging of 10 hectares of forest in the Sierra Chincua monarch butterfly overwintering area in Mexico. *American Entomologist* 62 (2): 92–97. <https://doi.org/10.1093/ae/trmw040>.
- Brower, L.P., E.H. Williams, P. Jaramillo-López, D.R. Kust, D.A. Slayback, and M.I. Ramirez. 2017. Butterfly mortality and salvage logging from the March 2016 storm in the Monarch Butterfly Biosphere Reserve in Mexico. *American Entomologist* 63 (3): 151–164. <https://doi.org/10.1093/ae/tmx052>.
- Brown, P. 2006. Climate effects on fire regimes and tree recruitment in Black Hills ponderosa pine forests. *Ecology* 87 (10): 2500–2510. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[2500:CEOFRA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[2500:CEOFRA]2.0.CO;2).
- Brown, P., and B. Cook. 2006. Early settlement forest structure in Black Hills ponderosa pine forests. *Forest Ecology and Management* 223: 284–290. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.11.008>.
- Burna, B. 2015. Disturbance interactions: characterization, prediction, and the potential for cascading effects. *Ecosphere* 6 (4): 1–15. <https://doi.org/10.1890/ES15-00058.1>.
- Calder, W.J., and S.B. St. Clair. 2012. Facilitation drives mortality patterns along succession of aspen–conifer forests. *Ecosphere* 3 (6): 1–11. <https://doi.org/10.1890/ES12-00119.1>.
- Camarillo-Luna, A.R. 2018. Plaga forestal por escarabajos descortezadores y el marco legal para su control: el caso de la Reserva de la Biosfera Mariposa Monarca. Dissertation, Universidad Nacional Autónoma de México, Morelia, Michoacán, Mexico. [In Spanish.]
- Cantú-Fernández, M. 2013. Incendios de 2012 en la Reserva de la Biosfera Mariposa Monarca: caracterización y respuesta institucional. Dissertation, Universidad Nacional Autónoma de México, Morelia, Michoacán, Mexico. [In Spanish.]
- Carlón-Allende, T., M.E. Mendoza-Cantú, J. Villanueva-Díaz, and A. Lara. 2016. Climatic responses of *Pinus pseudostrabus* and *Abies religiosa* in the Monarch Butterfly Biosphere Reserve, central Mexico. *Dendrochronologia* 38: 103–116. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2016.04.002>.
- Carlón-Allende, T., J. Villanueva-Díaz, M.E. Mendoza, and D.R. Pérez-Salicrup. 2018. Climatic signal in earlywood and latewood in conifer forests in the Monarch Butterfly Biosphere Reserve, Mexico. *Tree-Ring Research* 74 (1): 63–75. <https://doi.org/10.3959/1536-1098-74.1.63>.
- Cassell, B.A. 2012. Fire history of the Sierra de Manantlán Biosphere Reserve in western Mexico. Dissertation, University of Washington, Seattle, Washington, USA.
- Cerano-Paredes, J., J. Villanueva-Díaz, R. Cervantes-Martínez, P. Fulé, L. Yocom, G. Esquivel-Arriaga, and E. Jardel-Peláez. 2015. Historia de incendios en un bosque de pino de la sierra de Manantlán, México. *Bosque* 36(1): 41–52. [In Spanish.] <https://doi.org/10.4067/S0717-92002015000100005>.
- Cerano-Paredes, J., J. Villanueva-Díaz, L. Vázquez-Selem, R. Cervantes-Martínez, G. Esquivel-Arriaga, V. Guerra de la Cruz, and P.Z. Fulé. 2016. Régimen histórico de incendios y su relación con el clima en un bosque de *Pinus hartwegii* al norte del estado de Puebla, México. *Bosque* 37 (2): 389–399. [In Spanish.] <https://doi.org/10.4067/S0717-92002016000200017>.
- CONANP [Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas]. 2001. *Programa de manejo de la Reserva de la Biosfera Mariposa Monarca*. Coyoacán, México City: Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. [In Spanish.]
- Cook, E.R. 2000. Niño 3 Index Reconstruction. International Tree-Ring Data Bank. IGBP PAGES/World Data Center-A for Paleoclimatology Data Contribution Series Number 2000-052. NOAA/NGDC Paleoclimatology Program, Boulder, Colorado, USA. <ftp://ftp.ncdc.noaa.gov/pub/data/paleo/treering/reconstructions/nino3\_recon.txt>. Accessed 22 Mar 2017.
- Cornejo-Tenorio, G., and G. Ibarra-Manríquez. 2017. Flora of the core zones of the Monarch Butterfly Biosphere Reserve, Mexico: composition, geographical affinities and beta diversity. *Botanical Sciences* 95 (1): 103–129. <https://doi.org/10.17129/botsci.803>.
- Davies, G.M. 2013. Understanding fire regimes and the ecological effects of fire. In *Fire phenomena and the Earth system: an interdisciplinary guide to fire science*. Edited by C.M. Belcher. Pages 97–124. Chichester England, United Kingdom: John Wiley and Sons.

- Endara-Agramont, A., S. Franco-Maass, G. Nava-Bernal, J. Valdez-Hernández, and T. Fredericksen. 2012. Human disturbance on the structure and regeneration of forests in the Nevado de Toluca National Park, Mexico. *Journal of Forestry Research* 23 (1): 39–44. <https://doi.org/10.1007/s11676-012-0226-8>.
- Franklin, J., D. Berg-Rae, D.A. Thornburgh, and J.C. Tappeiner. 1997. Alternative silvicultural approaches to timber harvesting: variable retention harvest systems. In *Creating a forestry for the 21st century: the science of ecosystem management*. Edited by K.A. Kohm and J.F. Franklin. Pages 111–138. Washington, D.C., USA: Island Press.
- Frelich, L.E. 2002. *Forest dynamics and disturbance regimes: studies from temperate-evergreen deciduous forests*. Cambridge England, United Kingdom: Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511542046>.
- Fulé, P., J. Crouse, T. Heinlein, M. Moore, W. Covington, and G. Verkamp. 2003. Mixed severity fire regime in a high elevation forest of Grand Canyon, Arizona, USA. *Landscape Ecology* 18: 465–486. <https://doi.org/10.1023/A:1026012118011>.
- Fulé, P., J. Villanueva-Díaz, and M. Ramos. 2005. Fire regime in a conservation reserve in Chihuahua, Mexico. *Canadian Journal for Forest Research* 35: 320–330. <https://doi.org/10.1139/x04-173>.
- Fulé, P., L. Yocom, C. Cortés-Montaña, D. Falk, J. Cerano-Paredes, and J. Villanueva-Díaz. 2012. Testing a pyroclimatic hypothesis on the Mexico–United States border. *Ecology* 93 (8): 1830–1840. <https://doi.org/10.1890/11-1991.1>.
- Fulé, P.Z., and W. Covington. 1997. Fire regimes and forest structure in the Sierra Madre Occidental, Durango, Mexico. *Acta Botánica Mexicana* 41: 43–47. <https://doi.org/10.21829/abm41.1997.791>.
- Fulé, P.Z., J.E. Korib, and R. Wu. 2009. Changes in forest structure in a mixed conifer forests, southwestern Colorado, USA. *Forest Ecology and Management* 258: 1200–1210. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.06.015>.
- Fulé, P.Z., and D.C. Laughlin. 2007. Wildland fire effects on forest structure over an altitudinal gradient, Grand Canyon National Park, USA. *Journal of Applied Ecology* 44: 136–146. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2006.01254.x>.
- Gama-Orozco, J.L. 2009. Estructura y dinámica poblacional de *Pinus montezumae* Lamb. en un bosque de la zona de Milpa Alta, D. F. Dissertation, Instituto Politécnico Nacional, Mexico City, Mexico. [In Spanish.]
- García, E. 1997. Climatología de la zona de hibernación de la mariposa monarca en la Sierra Transvolcánica de México, invierno 1991–1992. *Serie Varia* 1 (16): 5–26. [In Spanish.]
- García, E. 2003. Distribución de la precipitación en la República Mexicana. *Investigaciones Geográficas* 50: 67–76. [In Spanish.]
- Gauthier, S., P. Bernier, T. Kuuiluvainen, A.Z. Shvidenko, and D.G. Schepaschenko. 2015. Boreal forest health and global change. *Science* 349 (6250): 819–822. <https://doi.org/10.1126/science.aaa9092>.
- Gill, L., and A.H. Taylor. 2009. Top-down and bottom-up controls on fire regimes along an elevational gradient on the east slope of the Sierra Nevada, California, USA. *Fire Ecology* 5 (3): 57–75. <https://doi.org/10.4996/fireecology.0503057>.
- Grissino-Mayer, H. 1999. Modeling fire interval data from the American Southwest with the Weibull distribution. *International Journal of Wildland Fire* 9 (1): 37–50. <https://doi.org/10.1071/WF99004>.
- Grissino-Mayer, H. 2001. FHx2—software for analyzing temporal and spatial patterns in fire regimes from tree rings. *Tree-Ring Research* 57 (1): 115–124.
- Guerrero-Vizcaino, C. 2016. Regeneración de *Abies religiosa* en la Reserva de la Biosfera Mariposa Monarca. Dissertation, Universidad Nacional Autónoma de México, Morelia, Michoacán, Mexico. [In Spanish.]
- Gugger, P., A. González, H. Rodríguez, S. Sugita, and 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. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03559.x>.
- Gutsell, S.L., and E.A. Johnson. 1996. How fire scars are formed: coupling a disturbance process to its ecological effect. *Canadian Journal of Forest Research* 26: 166–174. <https://doi.org/10.1139/x26-020>.
- Heyerdahl, E.K., and E. Alvarado. 2003. Influence of climate and land use on historical surface fires in pine–oak forests, Sierra Madre Occidental, Mexico. In *Fire and climatic change in temperate ecosystems of the western Americas*. Edited by T. Veblen, W.L. Baker, G. Montenegro, and T.W. Swetnam. Pages 196–217. New York, New York, USA: Springer-Verlag.
- Heyerdahl, E.K., P.M. Brown, S.G. Kitchen, and M.H. Weber. 2011. Multicentury fire and forest histories at 19 sites in Utah and eastern Nevada. USDA Forest Service General Technical Report RMRS-GTR-261. Fort Collins, USA: USDA Forest Service, Rocky Mountain Research Station.
- Holdridge, L.R. 1947. Determination of world plant formation from simple climatic data. *Science* 105: 367–368.
- Honey-Róses, J. 2009. Illegal logging in common property forests. *Society & Natural Resources* 22 (10): 916–930. <https://doi.org/10.1080/08941920903131120>.
- Ibarra-García, M.V. 2011. Conformación del espacio social de los bosques del ejido del Rosario, Michoacán, 1938–2010. *Investigaciones Geográficas* 75: 75–87 [In Spanish].
- INEGI [Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática]. 2010. Censo de población y vivienda 2010, principales resultados por localidad. <http://www.beta.inegi.org.mx/programas/ccpv/2010/default.html#Microdatos>. Accessed 15 Oct 2017.
- Johnson, E.A., and G.I. Fryer. 1989. Population dynamics in lodgepole pine–Engelmann spruce forests. *Ecology* 70 (5): 1335–1345. <https://doi.org/10.2307/1938193>.
- Keiman, A., and M. Franco. 2004. Can't see the forest for the butterflies: the need for understanding forest dynamics at monarch overwintering sites. In *The monarch butterfly, biology and conservation*. Edited by K. Oberhauser and M.J. Solensky. Pages 135–140. New York, New York, USA: Cornell University Press.
- Klepac, D. 2001. Research on diameter growth and increment of some Mexican pines. *Acta Botanica Croatica* 60 (2): 267–276.
- Krebs, P., G.B. Pezzatti, S. Mazzoleni, L.M. Talbot, and M. Conedera. 2010. Fire regime: history and definition in disturbance ecology. *Theory in Biosciences* 129: 53–69. <https://doi.org/10.1007/s12064-010-0082-z>.
- Kulakowski, D., and D. Jarvis. 2011. The influence of mountain pine beetle outbreaks and drought on severe wildfires in northwestern Colorado and southern Wyoming: a look at the past century. *Forest Ecology and Management* 262: 1686–1696. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.04.011>.
- Lafon, C.W., A.T. Naiton, H.D. Grissino-Mayer, S.P. Horn, and T.A. Waldrop. 2017. Fire history of the Appalachian region: a review and synthesis. USDA Forest Service General Technical Report SRS-219. Asheville, North Carolina, USA: USDA Forest Service, Southern Research Station.
- Lethonen, H., P. Huttunen, and P. Zetterberg. 1996. Influence of man on forest fire frequency in North Karelia, Finland, as evidenced by fire scars on Scots pines. *Annales Botanici Fennici* 33: 257–263.
- López-Sánchez, J.A., J. Méndez-González, A. Zermeño-González, J. Cerano-Paredes, and M. García-Aranda. 2017. Impacto de descortezadores en el incremento radial de *Pinus teocote* Schiede ex Schltdl. & Cham. y *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales* 8 (41): 82–108. [In Spanish.] <https://doi.org/10.29298/rmcf.v8i41.27>.
- Mallek, C., H. Safford, J. Viers, and J. Miller. 2013. Modern departures in fire severity and area vary by forest type in Sierra Nevada and southern Cascades, California. *Ecosphere* 4 (12): 153. <https://doi.org/10.1890/ES13-00217.1>.
- Margolis, E.Q., T.W. Swetnam, and C.D. Allen. 2007. A stand-replacing fire history in upper montane forests of the southern Rocky Mountains. *Canadian Journal of Forest Research* 37: 2227–2241. <https://doi.org/10.1139/x07-079>.
- Marlon, J.R., P.J. Bartlein, D.G. Gavin, C.J. Long, R.S. Anderson, C.E. Briles, K.J. Brown, D. Colombaroli, D.J. Hallett, M.J. Power, E.A. Scharf, and M.K. Walsh. 2012. Long-term perspectives on wildfires in the western USA. *PNAS* 109 (9): 535–543. <https://doi.org/10.1073/pnas.1112839109>.
- Martínez-Torres, H.L., M. Cantú-Fernández, M.I. Ramírez-Ramírez, and D.R. Pérez-Salicrup. 2015. Fires and fire management in the Monarch Butterfly Biosphere Reserve. In *Monarchs in a changing world*. Edited by K. Oberhauser, K.R. Nail, and S. Altizer. Pages 179–189. New York, New York, USA: Cornell University Press.
- Martínez-Torres, H.L., A. Castillo, M.I. Ramírez, and D.R. Pérez-Salicrup. 2016. The importance of the traditional fire knowledge system in a subtropical montane socio-ecosystem in a protected natural area. *International Journal of Wildland Fire* 25: 911–921. <https://doi.org/10.1071/WF15181>.
- Mast, J., P. Fulé, M. Moore, W. Covington, and A. Waltz. 1999. Restoration of presettlement age structure of an Arizona ponderosa pine forest. *Ecological Applications* 9 (1): 228–239. <https://doi.org/10.2307/2641181>.
- McKenzie, D. 2004. La historia del fuego y su relación con el clima. In *Incendios forestales en México: métodos de evaluación*. Edited by R.L. Villers and J.B. López. Pages 13–28. Coyoacán Mexico City, Mexico: Universidad Nacional Autónoma de México [In Spanish.]
- Morett-Sánchez, J.C., and C. Cosío-Ruiz. 2017. Outlook of ejidos and agrarian communities in Mexico. *Agricultura, Sociedad y Desarrollo* 14 (1): 125–152. <https://doi.org/10.22231/asyd.v14i1.526>.
- Murillo-García, A. 2009. El manejo forestal y sus implicaciones en la cubierta vegetal y en la estructura demográfica de especies comerciales: Reserva de la Biosfera de la Mariposa Monarca. Dissertation, Universidad Nacional Autónoma de México, Morelia, Michoacán, Mexico. [In Spanish.]
- Myers, R.L., and D.A. Rodríguez-Trejo. 2009. Fire in tropical pine ecosystems. In *Tropical fire ecology*. Edited by M.A. Cochrane. Pages 557–605. Berlin, Germany: Springer [https://doi.org/10.1007/978-3-540-77381-8\\_20](https://doi.org/10.1007/978-3-540-77381-8_20).

- Navarete, J., I. Ramírez, and D.R. Pérez-Salicrup. 2011. Logging within protected areas: spatial evaluation of the Monarch Butterfly Biosphere Reserve, Mexico. *Forest Ecology and Management* 262: 645–654. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.04.033>.
- NOAA [National Oceanic and Atmospheric Administration]. 2017. Southern Oscillation Index. <<https://www.ncdc.noaa.gov/teleconnections/enso/indicators/soi/>>. Accessed 27 Mar 2017.
- Ortega-Jiménez, S. 2012. Reconstrucción histórica de incendios mediante anillos de crecimiento en los bosques de San Miguel Cajonos, Oaxaca, México. Dissertation, Universidad Austral de Chile, Valdivia, Los Ríos, Chile. [In Spanish.]
- Pérez-Salicrup, D., M. Cantú-Fernández, T. Carlón-Allende, E. Garduño-Mendoza, P. Jaramillo-López, J.E. Sáenz-Ceja, and H.L. Martínez-Torres. 2016. Restauración de un proceso: el fuego en la Reserva de la Biosfera Mariposa Monarca en los estados de México y Michoacán. In *Experiencias Mexicanas en restauración de ecosistemas*, ed. E. Ceccón and C. Martínez-Garza, 215–234. Mexico City, Mexico: Comisión Nacional para el Uso y Conservación de la Biodiversidad. [In Spanish.]
- Pompa-García, M., J.J. Camarero, D.A. Rodríguez-Trejo, and D.J. Vega-Nieva. 2017. Drought and spatiotemporal variability of forest fires across Mexico. *Chinese Geographical Sciences* 8(1): 25–37. <https://doi.org/10.1007/s11769-017-0928-0>.
- Poulos, H., J. Villanueva-Díaz, J. Cerano-Paredes, A. Camp, and R. Gatewood. 2013. Human influences on fire regimes and forest structure in the Chihuahuan Desert Borderlands. *Forest Ecology and Management* 298: 1–11. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.02.014>.
- Pyne, S.J. 1996. *World fire: the culture of fire on Earth*. Seattle, Washington, USA: University of Washington Press.
- Quintero-Gradilla, S.D., F. García-Oliva, R. Cuevas-Guzmán, E.J. Jardel-Peláez, and A. Martínez-Yrizar. 2015. Soil carbon and nutrient recovery after high-severity wildfire in Mexico. *Fire Ecology* 11 (3): 45–63. <https://doi.org/10.4996/fireecology.1103045>.
- Ramírez-Ramírez, M.I. 2001. Cambios en las cubiertas de suelo en la Sierra de Angangueo, Michoacán y Estado de México, 1971–1994–2000. *Investigaciones Geográficas* 45: 39–55. [In Spanish.]
- Rodríguez-Trejo, D., and P.Z. Fulé. 2003. Fire ecology of Mexican pines and a fire management proposal. *International Journal of Wildland Fire* 12: 23–37. <https://doi.org/10.1071/WF02040>.
- Rodríguez-Trejo, D.A., and S.J. Pyne. 1999. Mexican fires of 1998. *International Forest Fire News* 20: 61–63.
- Sáenz-Ceja, J.E. 2015. Reconstrucción dendrocronológica de la historia de establecimiento de *Pinus pseudostrabus* y *Abies religiosa* en la Reserva de la Biosfera Mariposa Monarca. Dissertation, Universidad Nacional Autónoma de México, Morelia, Michoacán, Mexico. [In Spanish.]
- Sáenz-Ceja, J.E., and D.R. Pérez-Salicrup. 2019. The role of fire on regeneration of coniferous forests. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* 25 (1): 123–139.
- Sáenz-Romero, C., G. Rehfeldt, P. Duval, and R. Lindig. 2012. *Abies religiosa* habitat prediction in climatic change scenarios and implications for monarch butterfly conservation in Mexico. *Forest Ecology and Management* 275: 98–106. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.03.004>.
- Sah, J.P., M.S. Ross, J.R. Snyder, S. Koptur, and H.C. Cooley. 2006. Fuel loads, fire regimes, and post-fire fuel dynamics in Florida Keys pine forests. *International Journal of Wildland Fire* 15: 463–478. <https://doi.org/10.1071/WF05100>.
- Sánchez-González, A., L. López, and D. Granados. 2005. Semejanza florística entre los bosques de *Abies religiosa* de la Faja Volcánica Transmexicana. *Investigaciones Geográficas* 56: 62–76. [In Spanish.]
- SCF [Service Canadien des Forêts]. 2001. *Les feux de forêt: contexte du Programme scientifique du Service canadien des forêts*. Ottawa, Ontario, Canada: SCF [In French].
- Scheffer, M., S. Carpenter, J.A. Foley, C. Folke, and B. Walker. 2001. Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature* 413: 591–596. <https://doi.org/10.1038/35098000>.
- Shawn, F., J. Bengt, J. Mari, and E. Per-Anders. 2008. Demographics and disturbance history of a boreal old growth *Picea abies* forest. *Journal of Vegetation Science* 19: 789–798. <https://doi.org/10.3170/2008-8-18449>.
- Sherriff, R.L., and T.T. Veblen. 2006. Ecological effects of changes in fire regimes in *Pinus ponderosa* ecosystems in the Colorado Front Range. *Journal of Vegetation Science* 17 (6): 705–718.
- Sommers, W.T., S.G. Coloff, and S. Conard. 2011. *Synthesis of knowledge: fire history and climate change*. Boise, Idaho, USA: George Mason University.
- Speer, J. 2010. *Fundamentals of tree-ring research*. Tucson, Arizona, USA: The University of Arizona Press.
- Vidal, O., J. López-García, and E. Rendón-Salinas. 2014. Trends in deforestation and forest degradation at a decade of monitoring in the Monarch Butterfly Biosphere Reserve in Mexico. *Conservation Biology* 28 (1): 177–186. <https://doi.org/10.1111/cobi.12138>.
- Villanueva-Díaz, J., E.A. Rubio-Camacho, A.A. Chávez-Durán, J.L. Zavala-Aguirre, J. Cerano-Paredes, and A.R. Martínez-Sifuentes. 2018. Respuesta climática de *Pinus oocarpa* Schiede ex Schetol en el Bosque La Primavera, Jalisco. *Madera y Bosques* 24 (1): e2411464. [In Spanish.] <https://doi.org/10.21829/myb.2018.2411464>.
- Yocom, L., P. Fulé, P. Brown, J. Cerano-Paredes, J. Villanueva-Díaz, D. Falk, and E. Comejo-Oviedo. 2010. El Niño-Southern Oscillation effect on a fire regime in northeastern Mexico has changed over time. *Ecology* 91 (6): 1660–1671. <https://doi.org/10.1890/09-0845.1>.
- Yocom, L., and P.Z. Fulé. 2012. Human and climate influences on frequent fire in a high-elevation tropical forest. *Journal of Applied Ecology* 4: 1356–1364. <https://doi.org/10.1002/ecs2.1932>.
- Yocom, L., P.Z. Fulé, P.M. Brown, J. Cerano-Paredes, E. Comejo-Oviedo, C. Cortés-Montaño, S.A. Drury, D.A. Falk, J. Meunier, H.M. Poulos, C.N. Skinner, S.L. Skinner, S.L. Stephens, and J. Villanueva-Díaz. 2017. Climate drives fire synchrony but local factors control fire regime change in northern Mexico. *Ecosphere* 8 (3): 1–13. <https://doi.org/10.1002/ecs2.1709>.

**Submit your manuscript to a SpringerOpen® journal and benefit from:**

- Convenient online submission
- Rigorous peer review
- Open access: articles freely available online
- High visibility within the field
- Retaining the copyright to your article

---

Submit your next manuscript at ► [springeropen.com](https://www.springeropen.com)

---

## **CAPÍTULO II**

### **ESTABLECIMIENTO ARBÓREO DESPUÉS DE FUEGOS DE MODERADA A ALTA SEVERIDAD EN BOSQUES DE CONÍFERAS MIXTOS EN LA RESERVA DE LA BIOSFERA MARIPOSA MONARCA**

## **Establecimiento arbóreo después de fuegos de moderada a alta severidad en bosques de coníferas mixtos en la Reserva de la Biosfera Mariposa Monarca, México.**

Jesús Eduardo Sáenz-Ceja<sup>A,B</sup>, Miguel Martínez-Ramos<sup>B</sup>, Manuel Eduardo Mendoza-Cantú<sup>C</sup>,  
Diego Rafael Pérez-Salicrup<sup>B,D</sup>

<sup>A</sup>Programa de Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria, Coyoacán, Ciudad de México 04510, México.

<sup>B</sup>Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad, Universidad Nacional Autónoma de México, Campus Morelia, Michoacán 58190, México.

<sup>C</sup>Centro de Investigaciones en Geografía Ambiental, Universidad Nacional Autónoma de México, Campus Morelia, Michoacán 58190, México.

<sup>D</sup>Autor de correspondencia: [diego@cieco.unam.mx](mailto:diego@cieco.unam.mx)

### **Resumen**

El fuego es un proceso ecosistémico que influye sobre la regeneración de los ecosistemas forestales. En bosques de coníferas mixtos, se ha propuesto que después de fuegos de moderada a alta severidad, el establecimiento de especies adaptadas a la insolación como *Pinus* spp. precede al establecimiento de especies adaptadas a condiciones más húmedas y menor insolación, como *Abies* spp. En bosques de coníferas tropicales montanos, como los que se distribuyen en las cadenas montañosas de México, este patrón sucesional aún no ha sido evaluado. En este estudio, se reconstruyó el patrón de establecimiento arbóreo y su relación con el clima en tres sitios que experimentaron fuegos de moderada a alta severidad en bosques de coníferas mixtos de la Reserva de la Biosfera Mariposa Monarca, codominados por *Abies religiosa* (Kunth) Schltd. et Cham y *Pinus pseudostrobus* Lindley, mediante el estudio de la estructura de edades con métodos dendrocronológicos. Los resultados indicaron que el establecimiento post-fuego de *A. religiosa* y *P. pseudostrobus* ha sido simultáneo y que dicho establecimiento no está asociado con años húmedos. En los sitios ubicados a 3100 y 3150 m de elevación, la regeneración arbórea fue compuesta por individuos de estas dos especies codominantes, mientras que en el sitio de menor elevación (3050 m), la regeneración arbórea estuvo compuesta por *P. pseudostrobus* y otras especies latifoliadas. El tamaño de los claros fue relativamente pequeño, menor a 6 hectáreas, lo

cual posiblemente influyó en el establecimiento simultáneo de ambas especies, pues los árboles maduros, fuentes de semillas, se encontraban en las proximidades de los claros. En síntesis, el análisis de estructura de edades permitió conocer el patrón de establecimiento simultáneo de *A. religiosa* y *P. pseudostrobus*, lo cual podría ser el patrón sucesional de éstas y otras especies afines en bosques de coníferas tropicales montanos de México.

### **Palabras clave**

Bosque montano, estructura de edades, dendrocronología, régimen de fuegos, sucesión forestal.

### **Introducción**

El fuego es un proceso ecosistémico clave en bosques de coníferas (Frelich, 2002). El grado de recuperación de un ecosistema forestal al fuego depende de su frecuencia, severidad, intensidad, extensión y estacionalidad, atributos que en su conjunto constituyen el régimen de fuegos (Agee, 1993). Los bosques de coníferas mixtos típicamente experimentan fuegos de moderada severidad, o bien, de severidad mixta, es decir, fragmentos sujetos a fuegos de alta intensidad y severidad, mientras que otros con fuegos de baja intensidad y severidad (Fulé y Laughlin, 2007). Dicha variación permite que especies adaptadas a fuegos poco severos coexistan con especies adaptadas a fuegos de mayor severidad (Zhang *et al.*, 2014). De hecho, los bosques de coníferas mixtos del oeste de Estados Unidos albergan una riqueza de especies mayor que en bosques de mayor y menor altitud, pues representan un ecotono entre ambos tipos de bosques (Bright *et al.*, 2019).

La dirección de la sucesión post fuego depende de diversos factores, entre ellos las condiciones climáticas, donde los periodos húmedos pueden promover el establecimiento arbóreo (Brown, 2006), mientras que los periodos de sequía pueden generar una alta mortalidad de plántulas y favorecer a especies más tolerantes a la sequía, como *Pinus* spp., sobre especies adaptadas a condiciones más húmedas, como *Abies* spp. o *Picea* spp. (Neumann *et al.*, 2017; Stoddard *et al.*, 2018). La ocurrencia de fuegos subsecuentes es otro factor, pues aumenta la mortalidad de los individuos establecidos (Schwartz *et al.*, 2015). En contraste, la acumulación de biomasa y combustibles pueden limitar el establecimiento de coníferas y favorecer a otras especies arbustivas y herbáceas (Sensenig *et al.*, 2013). La regeneración arbórea también depende del tamaño del claro



generado por el fuego, pues determina la distancia a los árboles maduros, que son la fuente de semillas (Shatford *et al.*, 2007).

Por tanto, es fundamental evaluar los patrones de regeneración poblacional después de fuegos, para establecer programas de restauración que aseguren la integridad de los ecosistemas forestales (Welch *et al.*, 2016). Una forma de evaluar la capacidad de regeneración de las poblaciones es mediante el análisis de la estructura de edades, el cual permite identificar la dinámica de establecimiento, si existen cambios en la estructura demográfica, y su relación con otros disturbios, condiciones climáticas o eventos asociados con la historia del sitio (Mast *et al.*, 1999), así como realizar un diagnóstico del estado de conservación de las poblaciones y detectar si existe falta de regeneración arbórea (Brown y Wu, 2005).

En México, los bosques de coníferas típicamente experimentan regímenes de fuegos superficiales, frecuentes, de baja intensidad y severidad (Yocom y Fulé, 2012; Yocom *et al.*, 2017; Sáenz-Ceja y Pérez Salicrup, 2019a). Los fuegos de moderada y alta intensidad y severidad son escasos, pues sólo se presentan en el 8% de los incendios registrados (Cenapred, 2014), aunque pueden aumentar su frecuencia tras largos periodos de sequía, como sucedió en el año 1998 (Rodríguez-Trejo y Pyne, 1999). Este tipo de fuegos se caracteriza por llamas que alcanzan las copas de árboles maduros, rápida velocidad de propagación, gran dificultad para su control y altas tasas de mortalidad en árboles juveniles y maduros (Gill y Allan, 2008). El impacto de este tipo de fuegos ha sido documentado en algunas áreas naturales protegidas, zonas periurbanas y de extracción maderable (Alanís-Rodríguez *et al.*, 2012; Sánchez-Durán *et al.*, 2014; Rodríguez-Laguna *et al.*, 2015).

En el caso de los bosques mixtos de *Abies-Pinus*, debido a su afinidad biogeográfica con bosques de latitudes mayores, se ha considerado a estas comunidades como un estadio sucesional mantenido por la ocurrencia de fuegos frecuentes, deteniendo la sucesión hacia comunidades clímax dominadas por *Abies* sp. (Rzedowski *et al.*, 1973; Madrigal-Sánchez, 1994). Por tanto, el establecimiento post-fuego debería ser iniciado por especies pioneras, tolerantes a la insolación como *Pinus* sp., que facilitaría las condiciones microclimáticas para el establecimiento de especies tardías, tolerantes a la sombra como *Abies* sp. (Sheriff y Veblen, 2006). Hasta el momento no existe algún estudio que haya evaluado esta ruta sucesional en los bosques de coníferas mixtos de México.

La tercera parte de la superficie de la Reserva de la Biosfera Mariposa Monarca (RBMM), en el centro de México, está cubierta por bosques de coníferas mixtos, codominados por *Abies religiosa* (Kunth) Schltd. et Cham (oyamel) y *Pinus pseudostrobus* Lindley (pino), en una faja altitudinal entre los 2850-3150 msnm (Sáenz-Ceja y Pérez-Salicrup, 2020). En estos bosques, las mariposas monarca (*Danaus plexippus* Linnaeus) llegan a formar algunas de sus colonias de hibernación, aunque la mayoría se establecen en bosques dominados por oyamel en altitudes superiores (Urquhart y Urquhart, 1977; Vidal y Rendón, 2014). El régimen de fuegos en esta comunidad se caracteriza por fuegos superficiales, frecuentes de baja intensidad y severidad (Sáenz-Ceja y Pérez-Salicrup, 2019b), aunque existen reportes y evidencias de fuegos de moderada a alta intensidad en este tipo de bosques (Garduño-Mendoza, 2014).

Actualmente no existe una descripción sobre la dinámica de la regeneración arbórea después de este tipo de fuegos en bosques codominados por *A. religiosa* y *P. pseudostrobus*, especies que además son representativas de los bosques del Cinturón Volcánico Transmexicano (CVT) (Manzanilla-Quíñonez *et al.*, 2019a, b). Los objetivos de este estudio fueron: 1) reconstruir la historia de establecimiento de *A. religiosa* y *P. pseudostrobus* en sitios afectados por fuegos de moderada a alta severidad en rodales codominados por ambas especies, 2) determinar si el establecimiento de ambas especies ocurre de manera simultánea o diferenciada, y 3) evaluar el efecto de las condiciones climáticas interanuales sobre el establecimiento de ambas especies.

## **Métodos**

### **Área de estudio**

La RBMM se localiza entre los estados de México y Michoacán, dentro del CVT, en el centro de México (Figura 1). La reserva alberga los sitios de hibernación de la mariposa monarca, que migra desde los bosques de coníferas de Estados Unidos y Canadá y permanece en la reserva desde noviembre a marzo de cada año (Urquhart y Urquhart, 1977). La reserva ocupa una superficie de 56,256 hectáreas, de las cuales el 24% de su superficie corresponde a tres zonas núcleo, donde el aprovechamiento forestal está prohibido, mientras que el resto corresponde a la zona de amortiguamiento, donde actividades productivas como el aprovechamiento forestal comercial, la ganadería y la agricultura son permitidas, bajo restricciones ambientales (Vidal *et al.* 2014).

La reserva se caracteriza por una topografía accidentada, compuesta por colinas, lomeríos y montañas de origen volcánico, con un rango altitudinal entre 2200-3640 msnm (Ramírez-Ramírez, 2001). Presenta dos tipos de climas: semifrío subhúmedo en la zona norte y templado subhúmedo en la porción sur (García 1997). Destacan, por el área que ocupan, los bosques de coníferas, donde 12 % de su extensión es dominado por *A. religiosa*, 33% es dominado por *P. pseudostrobus* y 27% a rodales codominados por ambas especies (Sáenz-Ceja y Pérez-Salicrup, 2020), mientras que el resto corresponde a bosques de encino, con especies como *Quercus rugosa* Née, *Q. laurina* Humb. et Bonpl., *Arbutus xalapensis* Kunth, *Meliosma dentata* (Liebm.) Urban y *Alnus glabrata* (Fernald.) (Cornejo-Tenorio *et al.*, 2003).

Los bosques de coníferas están sujetos a disturbios como aprovechamiento forestal, fuegos, insectos descortezadores, ventarrones, pastoreo de ganado, resinación y cambio de uso de suelo (Brower *et al.* 2002, Pérez-Salicrup *et al.* 2016). Desde el decreto de la reserva en el año 2000, existe una política oficial de supresión de fuegos, aunque en las comunidades rurales el fuego es utilizado para actividades productivas (Martínez-Torres *et al.*, 2016). El uso del fuego en actividades agrícolas, así como las fogatas y conflictos entre propietarios del bosque constituyen las principales fuentes de ignición de los fuegos, que ocurren principalmente entre marzo a junio de cada año, durante la estación seca (Martínez-Torres *et al.*, 2015).

#### **b) Diseño de muestreo**

Se localizaron tres sitios que experimentaron fuegos de moderada a alta intensidad y severidad en bosque mixto de pino-oyamel, de acuerdo con testimonios de los propietarios de los bosques y a recorridos previos (Cuadro 1). El sitio Chivati se localizó en la comunidad indígena Carpinteros, a una elevación de 3150 msnm dentro la Sierra Chivati-Huacal en el centro de la RBMM. Los sitios de Los Reemplaces y La Loma se encontraron dentro del ejido Chincua, en la Sierra de Chincua al norte de la RBMM. El primero de estos dos sitios se encuentra a una elevación de 3100 msnm, mientras que el segundo a 3050 msnm (Figura 1). Históricamente, en las cercanías de estos tres sitios se han localizado colonias de hibernación de la Mariposa Monarca (Vidal y Rendón, 2014).

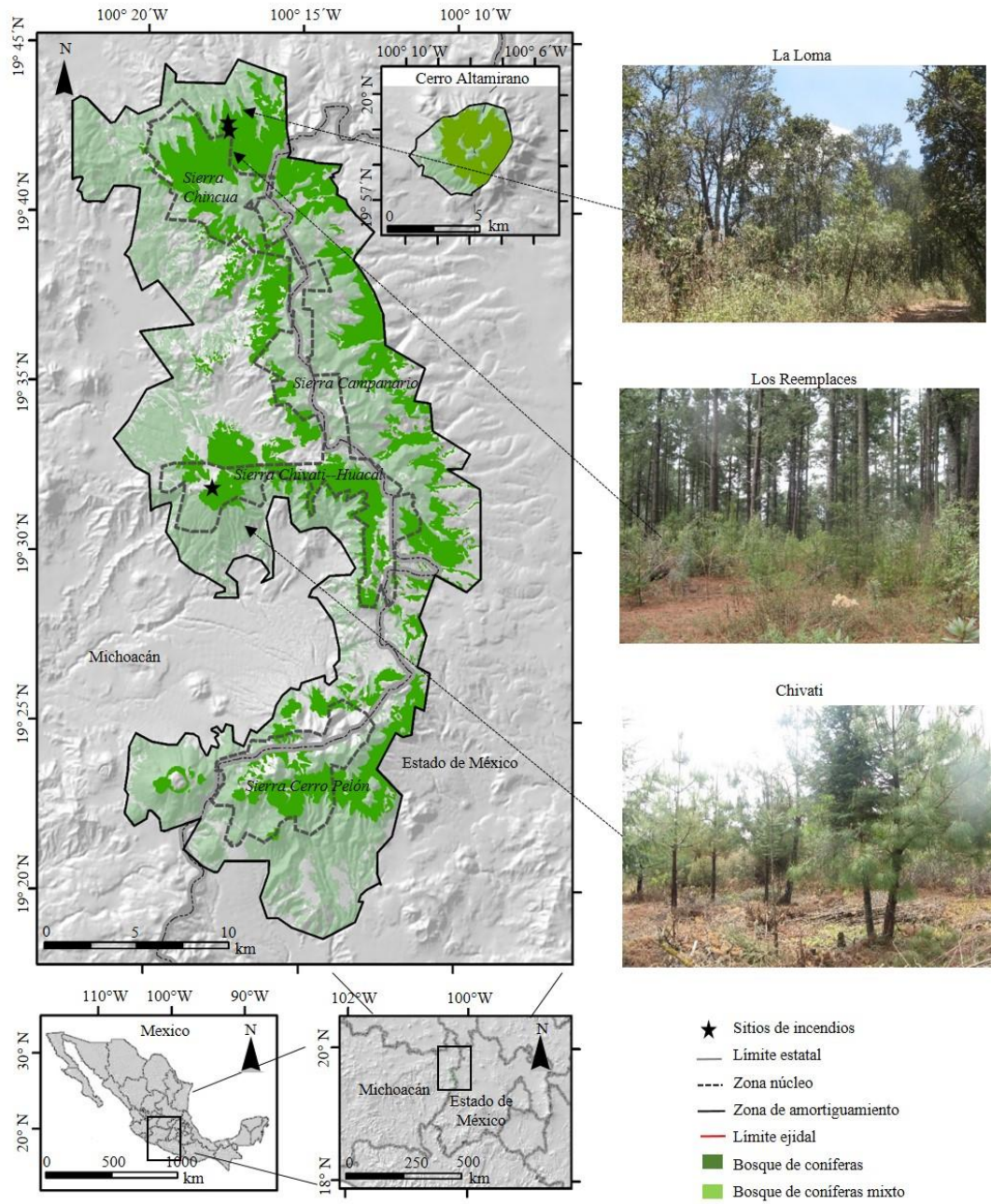


Figura 1. Localización de los sitios de muestreo de regeneración post fuego en la RBMM.

En cada sitio se determinó la altitud, pendiente, orientación de ladera y superficie de cada claro con ayuda de un GPS y se establecieron parcelas de muestreo circulares de 100 m<sup>2</sup> (radio de 5.6 m), cuyo número dependió de la superficie estimada para cada claro. Luego se registró la identidad y abundancia de las especies arbóreas encontradas en cada claro, incluyendo coníferas y latifoliadas, así como la densidad arbórea de individuos con diámetro a la base >10 cm dentro de cada parcela.

Se obtuvieron núcleos de crecimiento radial de los árboles de *A. religiosa* y *P. pseudostrobus* encontrados dentro de las parcelas de muestreo, extraídos en la base de los árboles, o en caso de que el diámetro fuese menor a 10 cm, se extrajo una sección transversal.

Cuadro 1. Características de los sitios muestreados con fuegos de moderada a alta severidad en bosque mixto de pino-oyamel en la RBMM.

Fuego	Chivati	Los Reemplaces	La Loma
Coordenadas	19.7106 N, -100.2974 W	19.7106 N, -100.2904 W	19.7230 N, -100.2896 W
Propietario	Carpinteros	Chincua	Chincua
Superficie del claro (ha)	5.7	1.7	5.6
Elevación	3150	3100	3050
Pendiente (grados)	24°	10°	20°
Orientación de ladera	Sur	Norte	Norte
Sitios de muestreo	12	7	10
Número de muestras	148	68	74
Densidad promedio (100 m <sup>2</sup> )	12.3	13.4	6.1
Abundancia y especies de árboles (porcentaje)	<i>P. pseudostrobus</i> : 54% <i>A. religiosa</i> : 46%	<i>A. religiosa</i> : 72% <i>P. pseudostrobus</i> : 25% <i>Quercus rugosa</i> : 3%	<i>P. pseudostrobus</i> : 44% <i>Arbutus xalapensis</i> : 28% <i>Quercus rugosa</i> : 11% <i>Meliosma dentata</i> : 7% <i>Alnus glabrata</i> : 6% <i>A. religiosa</i> : 4%

### c) Estimación de la edad de establecimiento

Las muestras fueron montadas, secadas y pulidas, y se estimó la edad de establecimiento de cada muestra mediante técnicas dendrocronológicas estándar (Speer, 2010). Se elaboraron gráficos *Skeleton plot* donde se registró la secuencia de anillos angostos, es decir, años durante los cuales el crecimiento del árbol fue limitado, y se comparó dicha secuencia con el patrón de anillos angostos de una cronología maestra desarrollada para la RBMM (Carlón-Allende *et al.*, 2016). Este procedimiento permitió identificar microanillos, anillos falsos, anillos perdidos (Speer, 2010).

Se comparó gráficamente si el establecimiento de *A. religiosa* ocurrió posterior, anterior o simultáneamente al establecimiento de *P. pseudostrobus*, y si éste estuvo ligado con periodos

húmedos, de acuerdo con un índice de precipitación generado para la RBMM (Carlón-Allende *et al.*, 2016). Para identificar el año de los incendios (La Loma y Los Reemplaces), se recurrió a una cronología de fuegos desarrollada para la RBMM (Sáenz-Ceja y Pérez-Salicrup, 2019b).

## Resultados

Los patrones de establecimiento arbóreo fueron muy variables entre los sitios evaluados. El sitio Chivati experimentó un incendio severo en el año 1994 en una superficie de 5.7 ha. La regeneración arbórea se detonó seis años después, alcanzando máximos entre los años 2006-2009. *A. religiosa* se estableció antes que *P. pseudostrobus* (Figura 2a). Entre los años 2000-2003, la regeneración de *A. religiosa* predominó sobre *P. pseudostrobus*, mientras que entre los años 2004-2007 el establecimiento de ambas especies fue simultáneo. A partir de 2007, decayó el número de individuos establecidos de *A. religiosa*, dando lugar a una mayor regeneración de *P. pseudostrobus*.

El sitio Los Reemplaces experimentó tres incendios de moderada a alta severidad en los años 1979, 1994 y 1999 (Figura 2b). La estructura de edades de la población arbórea encontrada en este sitio reveló que después del año 1979, la regeneración fue poca y exclusivamente de *A. religiosa*. Entre los incendios registrados en 1994 y 1999 hubo poca regeneración arbórea. A partir del incendio de 1999, se detonó la regeneración del rodal, con un establecimiento simultáneo de *A. religiosa* y *P. pseudostrobus*. En este sitio, también hubo regeneración de *Q. rugosa*, cuya estructura de edades no fue evaluada en este estudio.

Por su parte, en el sitio La Loma se identificaron tres incendios de alta severidad ocurridos en los años 1954, 1989 y 1999 (Figura 2c). Este sitio difirió totalmente de los otros dos, pues a pesar de que el bosque circundante está dominado por *A. religiosa* y *P. pseudostrobus*, la regeneración arbórea fue mayormente de esta segunda especie, y además se encontraron otras especies arbóreas como *Q. rugosa*, *Q. laurina*, *A. xalapensis*, *M. dentata* y *A. glabrata*, cuya estructura de edades tampoco fue evaluada. Después del incendio de 1954, fue hasta 1959 cuando comenzó la regeneración de *P. pseudostrobus* con algunos individuos de *A. religiosa*, la cual fue decayendo a partir de 1972. Entre los años 1989-1999 no hubo regeneración arbórea, y después de este último incendio, la regeneración comenzó hasta el año 2004, alcanzando un máximo en 2007, y estableciéndose un individuo de *A. religiosa* en 2011.

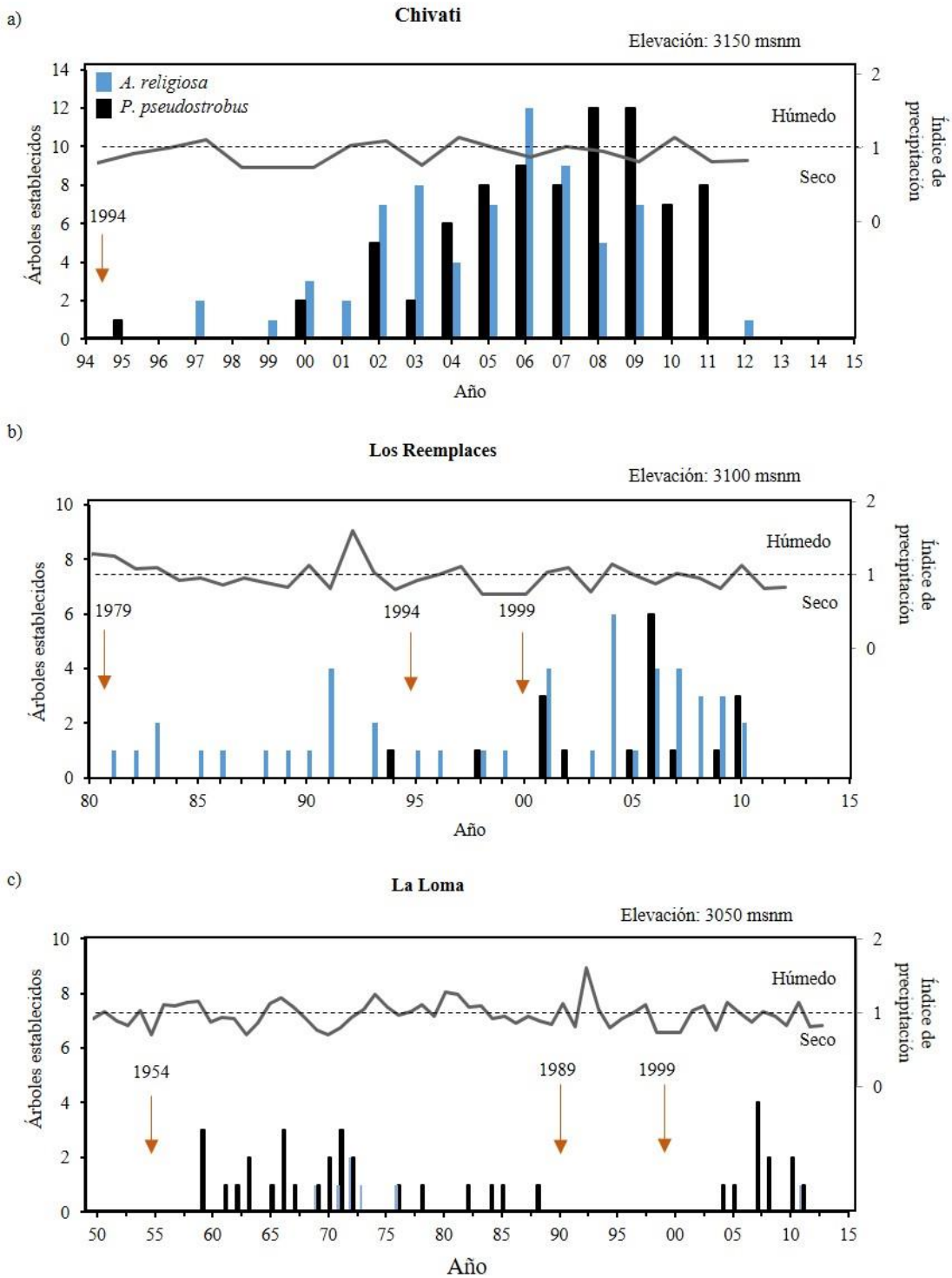


Figura 2. Establecimiento de *Abies religiosa* y *Pinus pseudostrobus* en tres sitios dominados por bosque mixto de pino-oyamel que experimentaron fuegos de moderada a alta intensidad en la RBMM. Las flechas naranjas indican años con fuegos de moderada a alta severidad.

Además, se observó que los incendios de 1994 y 1999 se repitieron en al menos dos sitios (Los Reemplaces y La Loma) y que coinciden con años secos, donde las condiciones de precipitación estuvieron por debajo de la media (índice de precipitación  $< 1$ ). Lo mismo sucedió en los años 1954 y 1989 en el caso del sitio de La Loma, mientras que el incendio de 1979 en los Reemplaces ocurrió durante un año húmedo (índice de precipitación  $> 1$ ). El establecimiento arbóreo aparentemente no respondió a las condiciones climáticas, pues en los tres sitios no se observó un patrón claro que sugiriera que picos de establecimiento estuviesen asociados a periodos húmedos.

## **Discusión**

La historia de establecimiento post-fuego entre los tres sitios fue muy variable, lo cual indica que los patrones de regeneración arbórea dependen fuertemente del tamaño e intensidad de los incendios. Aunque los incendios fueron de alta magnitud, alcanzando la copa de los árboles maduros, el tamaño de los claros formados fue relativamente pequeño, menores a 6 ha, lo cual es menor a otros incendios reportados en bosques similares, como sucedió en 1998 en el Parque Nacional El Chico, centro de México, que consumió 16 ha cubiertas por *A. religiosa* (Rodríguez-Laguna *et al.*, 2015), o bien, en ese mismo año en el Parque Ecológico Chipinque, Monterrey, norte de México, que consumió 100 ha cubiertas por *P. pseudostrobus* (Alanís-Rodríguez *et al.*, 2012).

El tamaño pequeño de los claros implica que los árboles maduros, fuentes de propágulos, están relativamente cerca, permitiendo detonar rápidamente la regeneración arbórea (Stevens-Rummann y Morgan, 2019). Además, *A. religiosa* y *P. pseudostrobus* son especies que tienen años semilleros relativamente frecuentes, lo cual implica una fuente continua de semillas y, por tanto, de potenciales plántulas, pues en el primer caso, *A. religiosa* produce conos cada dos años (Santillán, 1991), mientras que *P. pseudostrobus* produce conos cada tres años (Sáenz-Reyes *et al.*, 2011).

La regeneración de ambas especies también es favorecida por disturbios, pues el establecimiento de plántulas es mayor en los claros que en el sotobosque (Marroquín-Flores *et al.*, 2007; Lara-González *et al.*, 2009). La cercanía de las fuentes de semilla, la continua producción de conos y que la regeneración de ambas especies sea favorecida por este tipo de disturbios permite explicar que el establecimiento de *A. religiosa* y *P. pseudostrobus* se haya dado de manera simultánea, al menos en dos sitios, lo cual contrasta claramente con la hipótesis planteada en este estudio.



El sitio que difirió totalmente fue La Loma, donde la regeneración arbórea fue predominantemente de *P. pseudostrobus* y otras especies latifoliadas. En primer lugar, éste es el sitio con menor elevación, lo cual implica condiciones ambientales subóptimas para el establecimiento de *A. religiosa* con respecto a condiciones más húmedas en elevaciones mayores (Rohman-Hernández *et al.*, 2020). En segundo lugar, este sitio presentó mayor abundancia de otras especies latifoliadas, como *Q. rugosa*, *A. glabrata* y *A. xalapensis*, especies que podrían ser más competitivas por recursos como luz y humedad del suelo (Gray *et al.*, 2005), limitando el establecimiento de *A. religiosa*. En tercer lugar, los fuegos subsecuentes podrían haber generado altas tasas de mortalidad de los árboles juveniles de esta especie, que como otras especies de *Abies*, podría ser menos resistente al fuego en comparación a *Pinus* sp. y algunas latifoliadas (Battaglia y Shepperd, 2007).

El clima no influyó en el establecimiento arbóreo, pues no estuvo correlacionado con periodos húmedos. Este patrón difiere notoriamente con el fuerte efecto del clima, especialmente de El Niño Oscilación del Sur (ENSO), sobre el establecimiento arbóreo en bosques del norte de México (Fulé y Covington, 1997) y del suroeste de Estados Unidos (Bright *et al.*, 2019). A diferencia de estas regiones, en el centro de México influyen diversos fenómenos climáticos, como el ENSO, el Monzón de Norteamérica, ciclones y huracanes (Stahle *et al.*, 2012), lo cual dificulta encontrar una señal climática fuerte (Astudillo-Sánchez *et al.*, 2017). Esto explicaría que el establecimiento arbóreo, como previamente se había registrado en la RBMM (Sáenz-Ceja y Pérez-Salicrup, 2020), ni la frecuencia de fuegos, se correlacionen con las fluctuaciones climáticas en esta región de México (Pompa-García *et al.*, 2017; Sáenz-Ceja y Pérez-Salicrup, 2019b).

Aunque la información sobre la regeneración post fuego todavía es limitada en bosques mixtos, el patrón de establecimiento simultáneo de *P. pseudostrobus* y *A. religiosa* podría ser propio de otros bosques de coníferas tropicales montanos de México, los cuales se distribuyen por debajo del Trópico de Cáncer (Sáenz-Ceja y Pérez-Salicrup, 2019a). En comparación con latitudes mayores, estos bosques están sujetos a un menor contraste de los regímenes de temperatura y precipitación (García, 2003), a una mayor frecuencia de fuegos (Yocom y Fulé, 2012), y albergan especies de las floras neártica y neotropical (Challenger, 2003), características que podrían sugerir que la estructura y función de los bosques de coníferas tropicales montanos difiere notoriamente de bosques de mayor latitud, como podría ocurrir con la dinámica de establecimiento arbóreo.

La dinámica de establecimiento arbóreo encontrada en los bosques de coníferas mixtos de la RBMM tiene implicaciones sobre el manejo forestal. En primer lugar, el tamaño pequeño de los claros generados por fuegos podría reflejar una política de combate de fuegos muy efectiva, pues ante el primer indicio de un incendio, los propietarios del bosque, así como brigadistas comunitarios, federales, estatales y municipales recurren a su combate y control (Martínez-Torres *et al.*, 2015), además de una extensa red de caminos forestales que facilita llegar hasta los sitios siniestrados (Ramírez *et al.*, 2006). Sin embargo, la supresión del fuego podría alterar los patrones de formación de claros en la RBMM, lo cual podría afectar la dinámica de sucesión post fuego entre las especies codominantes, e inducir el aumento en la densidad arbórea, la acumulación de combustibles y la susceptibilidad a fuegos intensos y severos (Kaufmann *et al.*, 2003).

En segundo lugar, el aumento de *P. pseudostrabus* en los rodales mixtos de las elevaciones bajas podría alterar la dinámica de combustibles forestales, induciendo al ecosistema a experimentar fuegos más frecuentes que limitarían el establecimiento de las coníferas (Endara-Agramont *et al.*, 2014). No obstante, si las especies arbustivas comienzan a reemplazar a *P. pseudostrabus* y *A. religiosa*, como se observó en La Loma, aumentaría la flamabilidad de los combustibles, haciendo más susceptibles a estos bosques ante fuegos de alta intensidad y severidad (Underwood *et al.*, 2019). En ambos casos, el hábitat de la mariposa monarca podría verse directamente afectado, pues algunas de sus colonias se pueden encontrar en bosques codominados por ambas especies. Por tanto, la reducción de arbustos y otras especies arbóreas a través de aclareos podría beneficiar el establecimiento de las coníferas y reestablecer la cobertura original (Gray *et al.*, 2005).

Por último, es necesario evaluar el patrón de establecimiento arbóreo en rodales dominados por *A. religiosa* en altitudes mayores y por *P. pseudostrabus* en altitudes menores, para conocer las trayectorias sucesionales después de fuegos y su interacción con otros disturbios naturales y humanos, como plagas, vientos, sequías, deslizamientos y el aprovechamiento forestal. En este estudio, el análisis de estructura de edades resultó ser bastante útil para identificar la trayectoria sucesional después de fuegos de moderada a alta severidad en bosques mixtos codominados por *A. religiosa* y *P. pseudostrabus* en la RBMM.

## Conclusiones

El patrón de establecimiento arbóreo de *A. religiosa* y *P. pseudostrobus* después de fuegos de moderada a alta severidad ocurrió de manera simultánea, lo cual contrasta con la hipótesis planteada de que *P. pseudostrobus* se establecía previamente a *A. religiosa*. Los tres sitios evaluados en la RBMM experimentaron incendios de moderada a alta severidad, pero de tamaño pequeño, lo cual pudo haber influido en que los árboles fuentes de propágulos se encontrasen lo suficientemente cerca de los claros para reestablecer rápidamente las poblaciones. El sitio con menor regeneración de *A. religiosa* fue la Loma, el cual se encuentra a menor altitud y ocupado por *P. pseudostrobus* y especies latifoliadas que redujeron el establecimiento de *A. religiosa*. Además, el clima no ejerció influencia sobre el patrón de establecimiento arbóreo.

La información sobre la trayectoria sucesional después de este tipo de disturbios es relevante para mantener la estructura y función de estos ecosistemas, especialmente en esta reserva para la conservación de la Mariposa Monarca. Finalmente, es necesario evaluar la historia de establecimiento post-fuego en otros bosques de coníferas mixtos tropicales montanos, para lo cual el análisis de estructura de edades constituye una herramienta bastante útil.

## Literatura citada

- Agee, J. K. 1993. Methods of evaluating forest fire history. *Journal of Northeast Forestry University* 4 (2): 1-10. doi: 10.1007/BF02843067
- Alanís-Rodríguez, E., Jiménez-Pérez, J., Valdecantos-Dema, González-Tagle, M. A., Aguirre-Calderón, O. A., & Treviño-Garza, E. J. 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. doi: 10.7550/rmb.29708
- Astudillo-Sánchez, C. C., Villanueva-Díaz, J., Endara-Agramont, A. R., Nava-Bernal, G. E., & Gómez-Albores, M. A. 2017. Climatic variability at the treeline of Monte Tlaloc, Mexico: a dendrochronological approach. *Trees* 31: 441-453. doi: 10.1007/s00468-016-1460-z
- Battaglia, M. A. & Shepperd, W. D. 2006. Ponderosa pine, mixed conifer, and Spruce-fir forests. In Hood S. & Miller M. (eds). *Fire ecology and management of major ecosystems of southern Utah*. USDA Forest Service, Rocky Mountain Research Station. Pp. 7-37.

- Bright, B. C., Hudak, A. T., Kennedy, R. E., Braaten, J. D., & Khalyani, A. H. 2019. Examining post-fire vegetation recovery with Landsat time series analysis in three western North American forest types. *Fire Ecology* 15: 8. doi: 10.1186/s42408-018-0021-9
- Brower, P. W., Castilleja, G., Peralta, A., López-García, J., Bojorquez-Tapia, L., Diaz, S., Melgarejo, D., & Missrie, M. 2002. Quantitative changes in forest quality in a principal overwintering area of the Monarch Butterfly in Mexico, 1971-1999. *Conservation Biology* 16 (2): 346-359. doi: 10.1046/j.1523-1739.2002.00572.x
- Brown, J. K., & Smith, J. K. 2000. Wildland Fire in Ecosystems: effects of fire on flora. General Technical Report RMRS-GTR-42, Vol. 2. USDA Forest Service. Intermountain Forest and Range Experiment Station. Ogden, UT, USA.
- Brown, P. M. 2006. Climate effects on fire regimes and tree recruitment in Black Hills ponderosa pine forests. *Ecology* 87 (10): 2500-2510. doi: 10.1890/0012-9658(2006)87[2500:CEOFRA]2.0.CO;2
- Brown, P. M., & Wu, R. 2005. Climate and disturbance forcing of episodic tree recruitment in a southwestern ponderosa pine landscape. *Ecology* 86 (11): 3030-3038.
- Carlón-Allende, T., Mendoza-Cantú, M. E., Villanueva-Díaz, J., & Lara, A. 2016. Climatic responses of *Pinus pseudostrobus* and *Abies religiosa* in the Monarch Butterfly Biosphere Reserve, central Mexico. *Dendrochronologia* 38: 103-116. doi: 10.1016/j.dendro.2016.04.002
- Cenapred. 2014. Incendios Forestales. Centro Nacional para la Prevención de Desastres. México, D. F.
- Challenger, A. 2003. Conceptos generales acerca de los ecosistemas templados de México y su estado de conservación. En: Sánchez O, E. Vega, E. Peters y O. Monroy (eds.). Conservación de ecosistemas templados de México. INE. México. 316 pp.
- Cornejo-Tenorio, G., Casas-Fernández, A., Farfán, B., Villaseñor, J. L., & Ibarra-Manríquez, G. 2003. Vegetación de la zona núcleo de la Reserva de la Biosfera Mariposa Monarca. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 73:43-62. doi: 10.17129/botsoci.1678
- Endara-Agramont, A., Franco-Maass, S., Nava-Bernal, Valdez-Hernández, G. J., & Fredericksen, T. 2014. Human disturbance on the structure and regeneration of forests Nevado de Toluca National Park, Mexico. *Journal of Forestry Research* 23 (1): 39-44. doi: 10.1007/s11676-012-0226-8
- Frelich, L. E. 2002. Forest dynamics and disturbance regimes: Studies from temperate-evergreen deciduous forests. Cambridge University Press, Cambridge.
- Fulé, P. Z., & Covington, W. W. 1997. Fire regimes and forest structure in the Sierra Madre Occidental, Durango, Mexico. *Acta Botánica Mexicana* 41: 43-79. doi: 10.21829/abm41.1997.791
- Fulé, P. Z., & Laughlin, D. C. 2007. Wildland fire effects on forest structure over an altitudinal gradient, Grand Canyon National Park, USA. *Journal of Applied Ecology* 44 (1): 136-146. doi: 10.1111/j.1365-2664.2006.01254.x

- García, E. 1997. Climatología de la zona de hibernación de la mariposa monarca en la Sierra Transvolcánica de México, invierno 1991-1992. *Serie Varia* 1 (16): 5-26
- Garduño-Mendoza, E. 2014. Identificación de eventos excepcionales por medio de análisis de anillos de crecimiento en los árboles de Anganguero, Michoacán. Tesis de Maestría. UMSNH. Morelia, Michoacán.
- Gill, A. M. & Allan, G. 2008. Large fires, fire effects and the fire-regime concept. *International Journal of Wildland Fire* 17: 688-695. doi: 10.1071/WF07145
- Gray, A. N., Zald, H. S. J., Kern, R. A., & North, M. 2005. Stand conditions associated with tree regeneration in Sierran mixed-conifer forests. *Forest Science* 51 (3): 198-210. doi: 10.1093/forestscience/51.3.198
- Kaufmann, M. R., Huckaby, L. S., Fornwalt, P. J., Stoker, J. M., & Romme, W. H. 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): 231-241. Retrieved from: <https://www.fs.usda.gov/treearch/pubs/46726>
- Lara-González, R., Sánchez-Velázquez, L. R., & Corral-Aguirre, J. 2009. Regeneration of *Abies religiosa* in canopy gaps versus understory, Cofre de Perote National Park, Mexico. *Agrociencia* 43 (7): 739-747. Retrieved from: <https://www.colpos.mx/agrocien/Bimestral/2009/oct-nov/art-8.pdf>
- Madrigal-Sánchez, 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-Quñones, U., Martínez-Adriano, C. A., & Aguirre-Calderón, O. A. 2019a. Historical and current spatial modeling of the sacred fir (*Abies religiosa* [Kunth] Schltdl. & Cham.) in the Trans-Mexican Volcanic Belt. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* 25 (2): 201-217. doi: 10.5154/r.rchscfa.2018.10.076
- Manzanilla-Quñones, U., Delgado-Valerio, P., Hernández-Ramos, J., Molina-Sánchez, A., García-Magaña, J. J., & Rocha-Granados, M. C. 2019. Similarity of ecological niche of *Pinus montezumae* and *P. pseudostrobus* (Pinaceae) in Mexico: implications for the selection of seed production and conservation areas. *Acta Botánica Mexicana* 126: e1398. doi: 10.21829/abm126.2019.1398
- Marroquín-Flores, R. A., Jiménez-Pérez, J., Garza-Ocañas, F., Aguirre-Calderón, O. A., Estrada-Castrillón, E., & Bourquet-Díaz, R. 2007. Regeneración natural de *Pinus pseudostrobus* en zonas degradadas por incendio. *Ciencia UANL* 10 (1): 33-37. doi: <http://eprints.uanl.mx/id/eprint/1799>
- Martínez-Torres, H. L., Cantú-Fernández, M., Ramírez-Ramírez, M. I., & Pérez-Salicrup, D. R. 2015. Fires and fire management in the Monarch Butterfly Biosphere Reserve. In: Oberhauser, K., Nail K. R., Altizer S. (ed) *Monarchs in a changing world*. Cornell University Press, New York.
- Martínez-Torres, H. L., Castillo, A., Ramírez, M. I., & Pérez-Salicrup, D. R. 2016. The importance of the traditional fire knowledge system in a subtropical montane socio-ecosystem in a protected natural area. *International Journal of Wildland Fire* 25: 911-921. doi: 10.1071/WF15181

- Mast, J. N., Fulé, P. Z., Moore, M. M., Covington, W. W., & Waltz, A. E. M. 1999. Restoration of presettlement age structure of an Arizona ponderosa pine forest. *Ecological Applications* 9 (1): 228-239. doi: 10.2307/2641181
- Neumann, M., Mues, V., Moreno, A., Hasenauer, H., & Seild, R. 2017. Climate variability drives recent tree mortality in Europe. *Global Change Biology* 23 (11): 4788-4797. doi: 10.1111/gcb.13724.
- Pérez-Salicrup, D., Cantú-Fernández, M., Carlón-Allende, T., Garduño-Mendoza, E., Jaramillo-López, P., Sáenz-Ceja, J. E., & Martínez-Torres, H. L. 2016. Restauración de un proceso: el fuego en la Reserva de la Biosfera Mariposa Monarca en los estados de México y Michoacán. In: Ceccón E, Martínez-Garza C (ed) Experiencias mexicanas en restauración de ecosistemas. Comisión Nacional para el Uso y Conservación de la Biodiversidad, Mexico City
- Pompa-García, M., Camarero, J. J., Rodríguez-Trejo, D. A., Vega-Nieva, D. J. 2017. Drought and spatiotemporal variability of forest fires across Mexico. *Chinese Geographic Sciences*. doi: 10.1007/s11769-017-0928-0
- R Development Core Team. 2017. A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Ramírez-Ramírez, M. I. 2001. Cambios en las cubiertas de suelo en la Sierra de Angangueo, Michoacán y Estado de México, 1971-1994-2000. *Investigaciones Geográficas* 45: 39-55. doi: 10.14350/rig.59144
- Ramírez, M. I., Miranda, R., Zubieta, R., & Jiménez, M. 2006. Land cover and road network map for the Monarch Butterfly Biosphere Reserve in Mexico, 2003. *Journal of Maps* 3 (1): 181-190. doi: 10.1080/jom.2007.9710837
- Rodríguez-Trejo, R., Razo-Zárate, R., Fonseca-González, J., Capulín-Grande, J., & Goche-Telles, R. 2015. Regeneración natural post-incendio de *Abies religiosa* (H. B. K.) Schl. Et Cham, en el Parque Nacional “El Chico” Hidalgo. *Revista Iberoamericana de Ciencias* 2 (2): 11-22. Retrieved from: <http://www.reibci.org/publicados/2015/marzo/0900104.pdf>
- Rodríguez-Trejo, D. A., & Pyne, S. J. 1999. Mexican fires of 1998. *International Forest Fire News* 20: 61-63. Retrieved from: [http://gfmcc.org/iffn/country/mx/mx\\_3.html](http://gfmcc.org/iffn/country/mx/mx_3.html)
- Romahn-Hernández, L. F., Rodríguez-Trejo, D. A., Villanueva-Morales, A., Monterroso-Rivas, A. I., & Pérez-Hernández, M. J. 2020. Rango altitudinal: Factor de vigor forestal y determinante en la regeneración natural de oyamel. *Revista Entreciencias* 8 (22): 1-17. Doi: 10.22201/enesl.20078064e.2020.22.72751e22.72751
- Rzedowski, J., Vela, G. L., Madrigal, X. 1973. Algunas consideraciones acerca de la dinámica de los bosques de coníferas en México. *Ciencia Forestal en México* 5 (2): 15-35.

- Sáenz-Ceja, J. E., & Pérez-Salicrup, D. R. 2019a. The role of fire in the regeneration of conifer forests. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* 25 (1): 123-139. doi: 10.5154/r.rchscfa.2018.05.054
- Sáenz-Ceja, J. E., & Pérez-Salicrup, D. R. 2019b. Dendrochronological reconstruction of fire history in coniferous forests in the Monarch Butterfly Biosphere Reserve, Mexico. *Fire Ecology* 15: 18. doi: 10.1186/s42408-019-0034-z
- Sáenz-Ceja, J. E., & Pérez-Salicrup, D. R. 2020. Modification of fire regimes inferred from the age structure of *Abies religiosa* and *Pinus pseudostrobus* in the Monarch Butterfly Biosphere Reserve, Mexico. *Forests* 11 (11):
- Sáenz-Ceja J. E., & Pérez Salicrup, D. R. En prep. Avocado expansion in the Monarch Butterfly Biosphere Reserve, central Mexico. *Journal of Environmental Management*.
- Sáenz-Reyes, J. T., Muñoz-Flores, H. J., & Rueda, S. A. 2011. Especies promisorias de clima templado para plantaciones forestales comerciales en Michoacán. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias: Uruapan, Mexico.
- Sánchez-Durán, M., Gallegos-Rodríguez, A., González-Cueva, G. A., Castañeda-González, J. C., & Cabrera-Orozco, R. G. 2014. Fire effect upon the regeneration of *Pinus oocarpa* Schiede ex Schltdl. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales* 5 (24): 126-143. doi: 10.29298/rmcf.v5i24.325
- Sánchez-González, A. 2008. Una visión actual de la diversidad y distribución de los pinos de México. *Madera y Bosques* 14 (1): 107-120. doi: 10.21829/myb.2008.1411222
- Santillán, P.J. 1991. Silvicultura de las coníferas de la regional central. Tesis profesional. Universidad Autonoma de Chapingo. Chapingo, México. 305 p.
- Schwartz, M. W., Butt, N., Dolang, C. R., Holguin, A., Moritz, M. A., North, M. P., Safford, H. D., Stephenson, N. L., Thorne, J. H., & Van Mantgem, P. J. 2015. Increasing elevation of fire in the Sierra Nevada and implications for forest change. *Ecosphere* 6 (7): 121. doi: 10.1890/ES15-00003.1
- Sensenig, T., Bailey, J. D., & Tappeiner, J. C. 2013. Stand development, fire and growth of old-growth and young forests in southwestern Oregon, USA. *Forest Ecology and Management* 291: 96-109. doi: 10.1016/j.foreco.2012.11.006
- Shatford, J. P. A., Hibbs, D. E., & Puettmann, K. J. 2007. Conifer regeneration after forest fire in the Klamath-Siskiyou: how much, how soon? *Journal of Forestry* 105 (3): 139-146. doi: 10.1093/jof/105.3.139
- Sheriff, R. L., & Veblen, T. T. 2006. Ecological effects of changes in fire regimes in *Pinus ponderosa* ecosystems in the Colorado Front Range. *Journal of Vegetation Science* 17 (6): 705-718. doi: 10.1111/j.1654-1103.2006.tb02494.x
- Speer, J. 2010. Fundamentals of tree-ring research. The University of Arizona Press. 333 pp.

- Stahle, D. W., Burnette, D. J., Villanueva-Díaz, J., Heim, R. R., Fye, F. K., Cerano-Paredes, J., Acuña-Soto, R., & Cleaveland, M. K. 2012. Pacific and Atlantic influences on Mesoamerican climate over the past millennium. *Climate Dynamics* (2012) 39: 1431-1446. doi: 10.1007/s00382-011-1205-z
- Stevens-Rummann, C., & Morgan, P. 2019. Tree regeneration following wildfires in the western US: a review. *Fire Ecology* 15: 15. doi: 10.1186/s42408-019-0032-1
- Stoddard, M. T., Huffmann, D. W., Fulé, P. Z., Crouse, J. E., & Sánchez-Meador, A. 2018. Forest structure and regeneration responses 15 years after wildfire in a ponderosa pine and mixed-conifer ecotone, Arizona, USA. *Fire Ecology* 14: 12. doi: 10.1186/s42408-018-0011-y
- Underwood, E. C., Klinger, R. C., & Brooks, M. L. 2019. Effects of invasive plants on fire regimes and postfire vegetation diversity in an arid ecosystem. *Ecology and Evolution* 9 (22): 12421-12435. doi: 10.1002/ece3.5650
- Urquhart, F. A., & Urquhart, N. R. 1977. Overwintering areas and migratory routes of the Monarch Butterfly (*Danaus p. plexippus*, Lepidoptera: Danaidae) in North America, with special reference to the western population. *The Canadian Entomologist* 109 (12): 1583-1589. doi: 10.4039/Ent1091583-12
- Tucker, C. M. 2004. Community institutions and forest management in Mexico's Monarch Butterfly Biosphere Reserve. *Society and Natural Resources* 17 (7): 569-587. doi: 10.1080/08941920490466143
- Vidal, O., & Rendón, E. 2014. Dynamics and trends of overwintering colonies of the monarch butterfly in Mexico. *Biological Conservation* 180: 165-175. doi: 10.1016/j.biocon.2014.09.041
- Vidal O., López-García, J., & Rendón-Salinas, E. 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. doi: 10.1111/cobi.12138
- Welch, K. R., Safford, H. D., & Young, T. P. 2016. Predicting conifer establishment post-wildfire in mixed conifer forests of the North American Mediterranean-climate zone. *Ecosphere* 7 (12): e01609. doi: 10.1002/ecs2.1609
- Yocom, L., & Fulé, P. Z. 2012. Human and climate influences on frequent fire in a high-elevation tropical forest. *Journal of Applied Ecology* 4: 1356-1364. doi: 10.1002/ecs2.1932
- Yocom, L., Fulé, P. Z., Brown, P. M., Cerano-Paredes, J., Cornejo-Oviedo, E., Cortés-Montaño, C., Drury, S. A., Falk, D. A., Meunier, J., Poulos, H. M., Skinner, C. N., Skinner, S. L., Stephens, S. L., Villanueva-Díaz, J. 2017. Climate drives fire synchrony but local factors control fire regime change in northern Mexico. *Ecosphere* 8 (3): 1-13. doi: 10.1002/ecs2.1709
- Zhang, Y., Drobyshev, I., Lushuang, G., Zhao, X., & Bergeron, Y. 2014. Disturbance and regeneration dynamics of a mixed Korean pine dominated forest on Changbai Mountain, North-Eastern China. *Dendrochronologia* 32: 21-31. doi: 10.1016/j.dendro.2013.06.003



### **CAPÍTULO III**

#### **RELACIÓN ENTRE EL NÚMERO DE VERTICILLOS Y LA EDAD EN JUVENILES DE *ABIES RELIGIOSA* Y *PINUS PSEUDOSTROBUS* EN LA RESERVA DE LA BIOSFERA MARIPOSA MONARCA**

## **El número de verticilos no corresponde con la edad de juveniles en dos especies de coníferas tropicales montanas del centro de México**

Jesús Eduardo Sáenz-Ceja<sup>A,B</sup>, Miguel Martínez-Ramos<sup>B</sup>, Manuel Eduardo Mendoza-Cantú<sup>C</sup>,  
Diego Rafael Pérez-Salicrup<sup>B,D</sup>

<sup>A</sup>Programa de Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria, Coyoacán, Ciudad de México 04510, México.

<sup>B</sup>Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad, Universidad Nacional Autónoma de México, Campus Morelia, Michoacán 58190, México.

<sup>C</sup>Centro de Investigaciones en Geografía Ambiental, Universidad Nacional Autónoma de México, Campus Morelia, Michoacán 58190, México.

<sup>D</sup>Autor de correspondencia: [diego@cieco.unam.mx](mailto:diego@cieco.unam.mx)

### **Resumen**

El conteo de verticilos es un método ampliamente utilizado para determinar la edad de individuos juveniles de especies de coníferas. Sin embargo, la relación entre verticilos y edad no ha sido evaluada en coníferas tropicales, donde las condiciones ambientales difieren con respecto a bosques de mayor latitud. En este estudio se evaluó la relación entre el número de verticilos y la edad, así como el efecto de la dominancia del rodal (dominantes, codominantes) y la orientación de ladera (norte, sur), en individuos juveniles de *Abies religiosa* (oyamel) y *Pinus pseudostrobus* (pino) en la Reserva de la Biosfera Mariposa Monarca, en el centro de México. Se establecieron 24 sitios de muestreo, 12 para cada especie, donde se contó el número de verticilos y se extrajo una sección transversal de 360 árboles. Además, se contaron los verticilos de 360 árboles, dos años después de haber sido marcados. La relación entre el número de verticilos y la edad fue bastante débil, y afectada por la dominancia del rodal y la orientación de ladera. Además, una tercera parte de los individuos marcados de cada especie produjo menos de los dos verticilos esperados. Los resultados sugieren que ambas especies inhiben la producción de verticilos bajo condiciones limitantes y disparan su formación cuando las condiciones ambientales son mejores. En síntesis, el número de verticilos no corresponde con la edad de individuos juveniles de *A. religiosa* y *P. pseudostrobus*, por lo cual no es recomendable aplicar este supuesto para determinar su edad.

## Palabras clave

Dendrocronología, disturbio, crecimiento de árboles, bosque de coníferas tropical montano.

## Introducción

Un verticilo es un conjunto de ramificaciones unidas a la misma altura alrededor del tronco de un árbol, y a partir del cual, se van formando ramas más pequeñas y hojas (Rollinson, 2012). La formación de verticilos está asociada con el periodo de crecimiento de los árboles, que usualmente sucede al inicio de la temporada con mayor cantidad de lluvia o temperatura (Kramer y Koslowski, 1979). En especies de coníferas de latitud alta, debido a la marcada estacionalidad de temperatura y precipitación, la formación de verticilos ocurre de forma anual, por lo que cada verticilo representa un año de edad de los árboles, comprobado en especies como *Picea abies* (L.) H. Karst (Niklasson, 2002), *Abies nordmanniana* (Steven) Spach (Rasmussen *et al.*, 2003), *Abies balsamea* (L.) Mill (Parent *et al.*, 2001) y *Pinus virginiana* Mill (Pfeffer, 2005).

Esta relación entre ambas variables se ha aplicado ampliamente en la estimación de la edad de plántulas y brinzales, principalmente en estudios sobre regeneración natural en bosques conservados (Suzuki *et al.*, 1987; Brumelis *et al.*, 2005) y afectados por disturbios como fuegos (Zagidullina y Tikhodeyeva, 2006; Stambaugh *et al.* 2017). El método del conteo de verticilos ha ganado popularidad con respecto a la obtención de núcleos de crecimiento radial o la aplicación de ecuaciones alométricas, ya que es rápido, práctico y no destructivo (Hallman *et al.*, 2014).

Sin embargo, el número de verticilos puede ser afectado por la densidad de la regeneración (Mäkinen, 1996), la producción de pseudo-verticilos (Beaulieu *et al.*, 2011), la capacidad de autopoda (Caccianiga y Compostella, 2012), los niveles de luminosidad (Lusk y Le Quesne, 2000), y por condiciones ambientales subóptimas (Pereg y Payette, 1999). Por tanto, el uso de este método para estimar la edad sin haber evaluado previamente su consistencia en las especies de interés podría dar resultados erróneos sobre su dinámica poblacional o regenerativa (Gutsell y Johnson, 2002; Peters *et al.*, 2002).

Éste podría ser el caso de las especies de coníferas tropicales montanas, como las que crecen en las cordilleras del centro y sur de México, donde existe un menor contraste estacional de la temperatura y la precipitación anual respecto a bosques de latitudes mayores, y donde existen sólo dos estaciones ligeramente marcadas: húmeda y seca (García, 2003). A pesar de que no se ha hecho una evaluación sistemática sobre dicha relación, ésta se ha empleado en numerosos estudios ecológicos sobre regeneración y sucesión forestal, suponiendo que las especies de coníferas de esta región también desarrollan verticilos anuales (Juárez-Martínez y Rodríguez-Trejo, 2003; Lara González *et al.*, 2009; Endara-Agramont *et al.*, 2014). Sin embargo, no existe una evaluación sistemática que haya confirmado que la formación de verticilos es anual en estas especies, por lo que los resultados de los estudios que han utilizado este método podrían no ser del todo correctos.

En el Cinturón Volcánico Transmexicano (CVT), se encuentra la Reserva de la Biosfera Mariposa Monarca (RBMM), lugar que alberga las colonias de hibernación de la mariposa monarca (*Danaus plexippus* Linnaeus) en bosques dominados por *Abies religiosa* (Kunth) Schtld. et Cham (oyamel) y *Pinus pseudostrobus* Lindley (pino) (Urquhart y Urquhart, 1977), las cuales son especies con amplia distribución en bosques de coníferas del centro de México. En el caso de la RBMM, estas especies se distribuyen sobre un gradiente altitudinal, donde *A. religiosa* forma rodales monoespecíficos en laderas ubicadas entre 3150 y 3300 msnm, rodales codominados por esta especie y por *P. pseudostrobus* en laderas entre 2850 y 3150 msnm, y rodales monoespecíficos de *P. pseudostrobus* en laderas entre 2400 y 2850 msnm (Sáenz-Ceja y Pérez-Salicrup, 2020).

Dicho gradiente de distribución está correlacionado con un gradiente altitudinal de la precipitación (Giménez de Azcárate y Ramírez, 2004), habiendo condiciones más húmedas en laderas superiores a 2850 msnm, lo cual explica la preferencia de *A. religiosa* para ocupar laderas con abundante precipitación, y de *P. pseudostrobus* en las laderas bajas, donde existe menor humedad relativa (Manzanilla-Quíñonez *et al.*, 2019). Por tanto, se esperaría que en rodales monodominantes tanto el crecimiento como el desarrollo de verticilos serían los óptimos, mientras que, en rodales codominantes en altitudes intermedias se encontrarían condiciones subóptimas para el crecimiento de estas especies (Waring, 2002), lo cual a su vez afectaría la producción de verticilos.

Además, la RBMM es una región topográficamente accidentada, formada por colinas y lomeríos volcánicos donde es común encontrar laderas con diferentes orientaciones, entre ellas, norte y sur (Ramírez-Ramírez, 2001). En el hemisferio norte, las laderas con orientación sur reciben casi seis veces más radiación solar durante el año, tienden a ser más secas y, en consecuencia, pueden afectar la dinámica de crecimiento de los árboles y favorecer a especies más tolerantes a la sequía (Auslander *et al.*, 2003; Mären *et al.*, 2015). De hecho, en especies de coníferas, los árboles localizados en laderas con orientación sur son más sensibles a las variaciones climáticas (Villanueva-Díaz *et al.*, 2011). Por tanto, se esperaría que el crecimiento de *P. pseudostrobus*, adaptado a condiciones más secas, sería óptimo en laderas con orientación sur, mientras que las condiciones más húmedas de las laderas norte favorecerían el mejor desarrollo de *A. religiosa*, lo cual podría generar patrones distintos en la formación de los verticilos entre ambas especies.

Debido a que las especies de coníferas de esta región comparten atributos fisiológicos, afinidad de hábitat y linajes evolutivos con las especies de mayores latitudes (Rzedowski *et al.*, 1973; Gugger *et al.*, 2011), se esperaría que la relación entre el número de verticilos y la edad de individuos juveniles sea consistente. Los objetivos de este estudio fueron: 1) evaluar la relación entre el número de verticilos y la edad en *A. religiosa* y *P. pseudostrobus*; 2) evaluar si dicha relación es afectada por la dominancia del rodal y la orientación de ladera.

## **Métodos**

### **Área de estudio**

La RBMM se localiza en el centro de México, entre los estados de México y Michoacán, ocupando una superficie total de 56,256 ha. La RBMM está compuesta por un polígono principal que comprende tres macizos montañosos: de norte a sur, Sierra de Chincua, Sierra Campanario-Chivati-Huacal y Sierra Cerro Pelón, así como por un polígono 30 km al norte del polígono principal, llamado Cerro Altamirano (Figura 1) (CONANP, 2001). Los macizos montañosos ocupan un rango altitudinal entre 2200-3640 msnm (Ramírez-Ramírez, 2001), de origen volcánico, constituidos por rocas andesíticas, laderas con pendientes entre 2° y 30°, suelos andosoles, permeables, profundos y con alto contenido de materia orgánica (Capra *et al.*, 1997; Pérez-Ramírez *et al.*, 2013). Presenta dos tipos de climas: semifrío subhúmedo en la zona norte y templado subhúmedo en la porción sur, y precipitación media anual entre 900 y 1200 mm (García, 1997).

En la RBMM existen cuatro tipos de vegetación predominantes: bosque de coníferas, bosque de encino, bosque mesófilo de montaña y pastizales montanos, siendo el bosque de coníferas el que tiene mayor distribución (Cornejo-Tenorio *et al.*, 2003). Este tipo de vegetación está conformado por tres tipos de bosques según la dominancia de especies: 1) bosques de pino (33% del área de la RBMM), muchas veces asociado con *Quercus* spp., y dominados en mayor proporción por *P. pseudostrobus* con presencia de pequeños fragmentos de *Pinus devoniana* Lindley, *Pinus leiophylla* Schiede ex Schltdl. et Cham, *Pinus teocote* Schiede ex Schltdl. et Cham, *Pinus oocarpa* Schiede ex Schltdl y *Juniperus flaccida* Schltdl.; 2) bosques de coníferas mixtos codominados por *A. religiosa* y *P. pseudostrobus* (28% del área de la RBMM) con presencia de *Quercus* spp. y *Alnus acuminata* Kunth subsp. *glabrata* (Fernald) Furlow; 3) bosques de oyamel, dominados por *A. religiosa* (13% del área de la RBMM), con presencia de *Quercus* spp., *Arbutus xalapensis* Kunth, *A. acuminata* subsp. *glabrata* y matorral de *Juniperus monticola* Martínez (Cornejo-Tenorio *et al.*, 2003; Sáenz-Ceja y Pérez-Salicrup, 2020).

Los bosques de oyamel y de pino-oyamel albergan las colonias invernales de la mariposa monarca, cuyo descubrimiento en 1976 (Urquhart y Urquhart, 1977) motivó el decreto de protección del área circundante a dichas colonias en 1986, y posteriormente en el año 2000 alcanzando su extensión actual (Bojórquez-Tapia *et al.*, 2003). El área de la RBMM está conformada por tres zonas núcleo, cubiertas por bosques de oyamel y pino-oyamel, donde sólo el ecoturismo e investigación científica son permitidos, y por dos zonas de amortiguamiento, cubiertas por bosques de pino y pino-oyamel, donde se permiten actividades productivas bajo restricciones ambientales (Vidal *et al.*, 2014).

Actualmente algunos rodales cubiertos por pino y pino-oyamel son aprovechados comercialmente bajo el método silvícola de selección (Navarrete *et al.*, 2011). La tala ilegal, los incendios forestales y el cambio de uso de suelo para establecer huertas de aguacate han sido disturbios muy importantes en las últimas dos décadas (Brower *et al.*, 2016; Martínez-Torres *et al.*, 2016, Sáenz-Ceja and Pérez-Salicrup, en prep.). Dentro del polígono de la RBMM habitan aproximadamente 27 mil personas, en su mayoría en pequeñas localidades rurales dedicadas a la agricultura de subsistencia, la ganadería extensiva, la recolección de leña, el aprovechamiento maderable y el ecoturismo (Tucker, 2004; Martínez-Torres *et al.*, 2016).

## Diseño de muestreo

Mediante recorridos previos, se identificaron sitios con bosques de coníferas conservados, con dominancia de pino, pino-oyamel y oyamel, en terrenos con orientación de ladera norte o sur, y donde hubiese abundante regeneración natural de *P. pseudostrobus* y *A. religiosa*. Los sitios elegidos se localizaron en los ejidos Chincua (Sierra de Chincua) y El Paso (Sierra Chivati-Huacal), ubicados en zona de amortiguamiento. Para cada especie, se seleccionaron 12 sitios de muestreo (Cuadro 1), con dominancia o codominancia del rodal, en laderas con orientación norte o sur (4 tratamientos) (Figura 1).

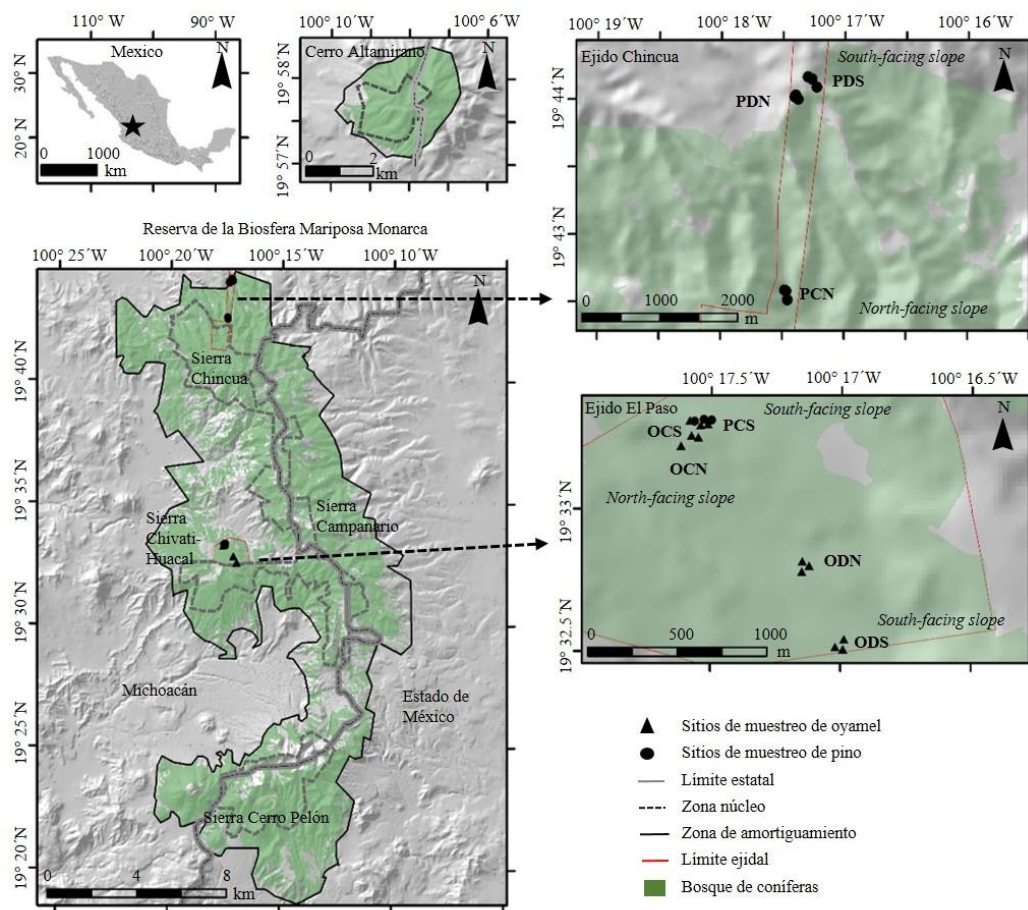


Figura 1. Localización de la Reserva de la Biosfera Mariposa Monarca, centro de México, y de los sitios de muestreo para evaluar relación entre el número de verticilos y la edad en juveniles de *Pinus pseudostrobus* (pino) y *Abies religiosa* (oyamel). Tratamientos: OCS: oyamel codominante sur, OCN: oyamel codominante norte, ODS: oyamel dominante sur, ODN: oyamel dominante norte; ODS: oyamel dominante sur; PCS: pino codominante sur; PCN: pino codominante norte.

En cada sitio, se emplearon dos métodos de muestreo: el primero fue seleccionar 15 individuos juveniles (0.2 a 3 m de altura) de *P. pseudostrobus* (Figura 2a) o de *A. religiosa* (Figura 2b), a los cuáles se le registró el diámetro a la base (cm) y el número de verticilos. Posteriormente se extrajeron secciones transversales de dichos individuos. Además, se registró la pendiente y la densidad de la regeneración natural y de árboles maduros. El total de muestras fue de 360 individuos considerando ambas especies (Figura 2c).

Cuadro 1. Características biofísicas de los sitios de muestreo empleados para evaluar la relación entre número de verticilos y edad en coníferas de la RBMM.

Dominancia del rodal	Ladera	Sitio	Latitud (Norte)	Longitud (Oeste)	Altitud (msnm)	Pendiente (°)	Densidad arbórea joven (100 m <sup>2</sup> )	Densidad arbórea madura (0.1 ha)
<i>Abies religiosa</i>								
Dominante	Norte	ODN1	19.5467	-100.2853	2994	0.5	17	14
		ODN2	19.5464	-100.2858	2996	0.4	33	12
		ODN3	19.5470	-100.2857	2999	0.2	27	9
	Sur	ODS1	19.5418	-100.2831	3009	1.3	13	12
		ODS2	19.5420	-100.2836	3001	2.1	25	13
		ODS3	19.5424	-100.2830	3005	2.4	35	18
Codominante	Norte	OCN1	19.5542	-100.2924	2898	4.6	24	12
		OCN2	19.5543	-100.2928	2903	1.8	24	17
		OCN3	19.5537	-100.2935	2901	6.9	14	23
	Sur	OCS1	19.5552	-100.2930	2905	5.5	17	43
		OCS2	19.5549	-100.2923	2910	4	26	18
		OCS3	19.5550	-100.2918	2904	8.7	26	12
<i>Pinus pseudostrobus</i>								
Codominante	Norte	PCN1	19.7098	-100.2912	3039	16.7	25	31
		PCN2	19.7098	-100.2910	3050	12.1	31	38
		PCN3	19.7087	-100.2908	3046	10.2	19	39
	Sur	PCS1	19.5552	-100.2921	2910	9.7	25	21
		PCS2	19.5552	-100.2916	2913	11.2	15	13
		PCS3	19.5551	-100.2927	2912	6.5	22	11
Dominante	Norte	PDN1	19.7338	-100.2901	2584	13.9	17	44
		PDN2	19.7340	-100.2899	2576	10.8	30	40



	PDN3	19.7335	-100.2896	2581	16.7	35	14
Sur	PDS1	19.7363	-100.2882	2259	11.6	9	30
	PDS2	19.7360	-100.2877	2557	21.6	8	29
	PDS3	19.7350	-100.2871	2576	22.3	6	37

El segundo método consistió en seleccionar y marcar con cinta 15 individuos a los cuáles se le registró el diámetro a la base (cm) y el número de verticilos, en los mismos sitios de muestreo empleados en el primer método. Para verificar que efectivamente ambas especies produjeron un verticilo anual, se volvió a medir el diámetro a la base y el número de verticilos de dichos individuos después de dos años. El número total de individuos marcados fue de 360 (Figura 2d).



Figura 2. Árboles juveniles evaluados de a) *A. religiosa* y b) *P. pseudostrobus*. c) Extracción de secciones transversales de juveniles de ambas especies. d) Individuos marcados para seguimiento de verticilos durante dos años.

## **Análisis de datos**

Las secciones transversales colectadas fueron secadas, pulidas y cofechadas mediante técnicas dendrocronológicas estándar (Stokes y Smiley, 1978). Se contaron los anillos de crecimiento radial y se hicieron gráficos *Skeleton plots*, comparando la secuencia de anillos angostos, es decir, cuando los individuos registraron menor crecimiento, con una cronología maestra desarrollada para la RBMM (Carlón-Allende *et al.*, 2016). Este procedimiento permitió identificar anillos perdidos, anillos falsos o micro-anillos (Speer, 2010). Luego se evaluó la relación entre la edad de los individuos y el número de verticilos, así como el efecto de la dominancia y la orientación de ladera, mediante un análisis de covarianza (función aov) con un nivel de confianza del 95%, en el programa “R” versión 3.5.1 (R Development Core Team, 2017).

Con respecto al segundo método, se calcularon las proporciones de árboles que desarrollaron cierto número de verticilos después de dos años, y se realizó una prueba exacta de Fisher, para determinar si había diferencias significativas en las proporciones de verticilos entre las especies. Se evaluó si la orientación de ladera, la dominancia del rodal, el crecimiento en diámetro y la densidad arbórea tuvieron efecto sobre el número de verticilos formados después de dos años, mediante un modelo lineal generalizado (función glm) con un nivel de confianza del 95%. Además, se determinó si el diámetro a la base inicial influyó en el número original de verticilos y en aquéllos formados después de dos años mediante un análisis de covarianza (función aov) con un nivel de confianza del 95%.

## **Resultados**

### **Relación número de verticilos – edad**

La relación entre el número de verticilos y la edad fue muy débil tanto en *A. religiosa* como en *P. pseudostrobus*. En el caso del oyamel, aunque la relación entre el número de verticilos y la edad fue significativa ( $df= 178$ ;  $F= 5.72$ ,  $P < 0.05$ ), el coeficiente de correlación fue muy bajo,  $r^2= 0.03$  (Figura 3a), habiendo registrado un 60% de individuos con mayor número de verticilos que anillos de crecimiento, 28% con menos verticilos que anillos, y sólo 12% con igual número de anillos y verticilos. En el caso del pino, la relación entre ambas variables fue significativa ( $df= 178$ ,  $F= 85.43$ ,  $P < 0.05$ ), y el coeficiente de correlación fue también bajo,  $r^2= 0.22$  (Figura 3b), con un 66% de individuos con mayor número de verticilos que anillos, un 26% con menos verticilos que anillos, y sólo 8% de árboles que desarrollaron el mismo número de anillos y verticilos.

Considerando la dominancia del rodal, en sitios codominantes de *A. religiosa* (Figura 3c) el coeficiente de correlación aumentó ligeramente ( $r^2= 0.13$ ;  $df= 1$ ;  $F= 36.31$ ,  $P < 0.05$ ), mientras que en *P. pseudostrobus* (Figura 3d), los rodales dominantes tuvieron un coeficiente de correlación mayor ( $r^2= 0.34$ ;  $df= 1$ ;  $F= 18.48$ ,  $P < 0.05$ ). Con respecto a la orientación de ladera, los coeficientes de correlación de la relación verticilos-edad en oyamel (Figura 3e) fueron en laderas norte:  $r^2= 0.12$ , y en laderas sur:  $r^2= 0.21$ , estadísticamente diferentes ( $df= 1$ ;  $F= 57.68$ ,  $P < 0.05$ ), mientras que en pino (Figura 3f), la relación entre verticilos y edad fue estadísticamente diferente ( $df=1$ ;  $F= 9.69$ ,  $P < 0.01$ ) entre laderas sur ( $r^2= 0.22$ ) y laderas norte ( $r^2=0.28$ ).

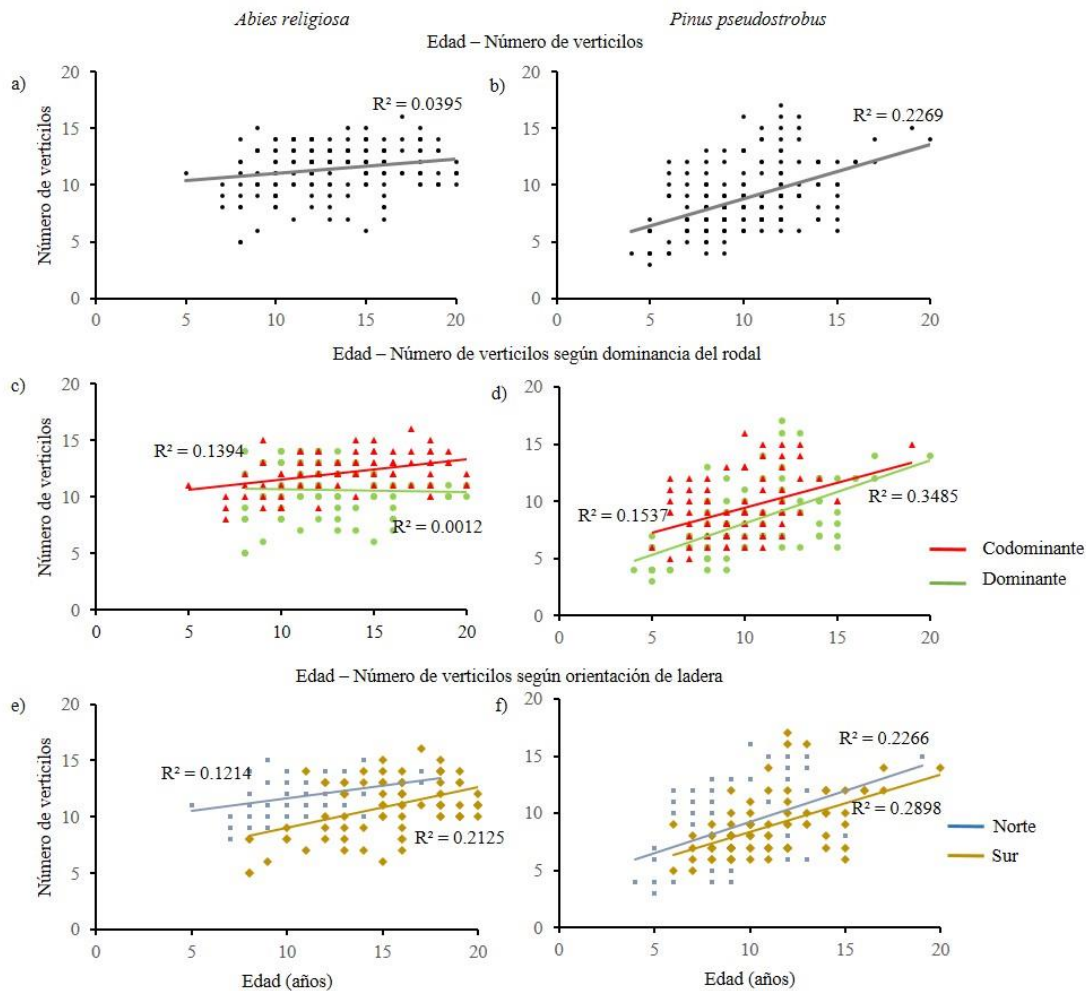


Figura 3. Relación entre la edad y el número de verticilos en a) *A. religiosa* y b) *P. pseudostrobus*, incluyendo el efecto de la dominancia del rodal (c y d) y de la orientación de ladera (e y f).

### Seguimiento de individuos marcados

El 88% de los árboles marcados sobrevivió, mientras que el resto fue derribado por árboles caídos o fueron talados. Contrario a lo esperado, una baja proporción de los árboles marcados, 22.5% en *A. religiosa* y 25.6% en *P. pseudostrobus*, produjo dos verticilos. De hecho, la mayor proporción de árboles en ambas especies no produjo verticilos en dos años (26.8% en *A. religiosa* y 33.5% en *P. pseudostrobus*). Incluso el 26% de árboles de oyamel y el 17% de pinos produjeron entre tres y siete verticilos (Cuadro 2). La prueba exacta de Fisher reveló que entre ambas especies no hubo diferencias significativas en las proporciones de árboles de cada categoría de número de verticilos ( $P > 0.05$ ).

Cuadro 2. Proporción de árboles y número de verticilos tras dos años marcados.

Verticilos	<i>Abies religiosa</i>	<i>Pinus pseudostrobus</i>
0	26.83	33.55
1	24.39	23.68
2	22.56	25.66
3	12.20	9.87
4	8.54	3.29
5	3.66	2.63
6	0.00	0.66
7	1.83	0.66

La dominancia del rodal fue un factor que influyó significativamente sobre el número de verticilos formados después de dos años en árboles de *A. religiosa* ( $df=1$ ,  $F= 6.49$ ,  $P < 0.05$ ), donde el 62% de los árboles en rodales dominantes produjo entre cero y un verticilo (Figura 4a), mientras que en rodales codominantes dicha proporción de árboles fue de 40%, además de que el 37% de los árboles produjo más de dos verticilos (Figura 4b).

En árboles de *P. pseudostrobus*, el número de verticilos formados después de dos años también fue influido por la dominancia del rodal ( $df= 1$ ;  $F= 7.8$ ;  $P < 0.05$ ), además de la orientación de ladera ( $df= 1$ ,  $F= 5.94$ ,  $P < 0.05$ ) y la densidad de árboles maduros ( $df= 1$ ,  $F=3.95$ ,  $P < 0.05$ ). En laderas con dominancia de pino (Figura 4c), el número de árboles con menos de dos verticilos fue mayor en rodales codominantes con orientación de ladera norte y en sitios con densidad media-alta de

árboles maduros ( $31-40$  árboles  $0.1 \text{ ha}^{-1}$ ) (Figura 4d). En laderas dominantes con orientación sur (Figura 4e) hubo una mayor proporción de árboles con menos de dos verticilos con respecto a las laderas dominantes con orientación norte, y donde todos los árboles se encontraron en sitios con densidades medias ( $21-40$  árboles  $0.1 \text{ ha}^{-1}$ ). En laderas codominantes con orientación sur (Figura 4f), los árboles ocuparon sitios con menor densidad arbórea, y también disminuyeron los árboles con menor número de verticilos con respecto a las laderas codominantes con orientación norte.

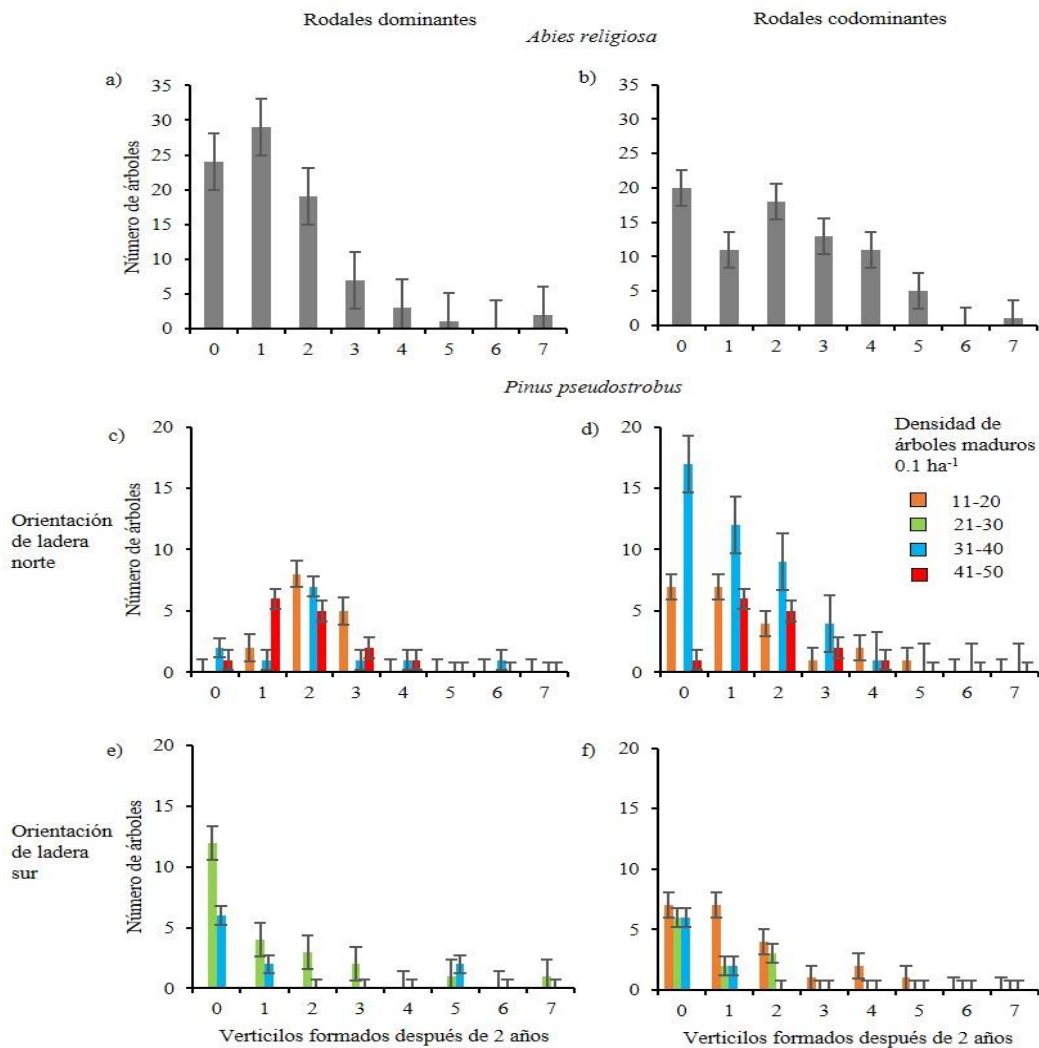


Figura 4. Número de árboles según el número de verticilos formados después de dos años en a) rodales dominantes y b) codominantes de *A. religiosa*, y en rodales dominantes con c) orientación norte, d) codominantes con orientación norte, e) dominantes con orientación sur y f) codominantes con orientación sur de *P. pseudostrobus*.

El diámetro inicial de los árboles influyó de manera significativa en el número de verticilos formados en *A. religiosa* ( $df= 327, t= 7.838, P < 0.05$ ) y *P. pseudostrobus* ( $df= 303, t= 6.45, P < 0.05$ ), donde a mayor diámetro hubo mayor número de verticilos, aunque con coeficientes de correlación muy bajos. En *A. religiosa* se pudo observar que el número de verticilos formados fue menor en árboles con mayor diámetro con respecto a los árboles con diámetro pequeño ( $df= 327, t= 3.019, P < 0.05$ ) (Figura 5a). Aunque este patrón en *P. pseudostrobus* no fue tan evidente, también hubo diferencias significativas en cuanto al número de verticilos formados entre árboles con diámetros pequeños y grandes ( $df= 303 df, t= 2.455, P < 0.05$ ) (Figura 5b).

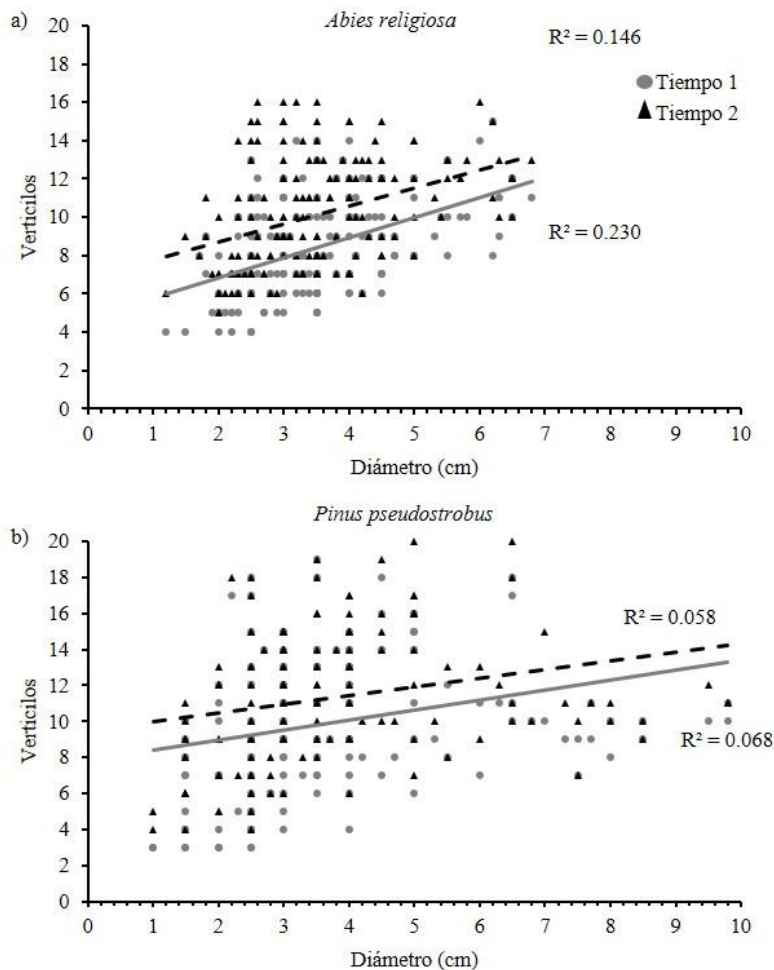


Figura 5. Relación entre el número inicial de verticilos y aquéllos formados después de dos años con respecto al diámetro a la base en individuos de a) *A. religiosa* y b) *P. pseudostrobus*.

## Discusión

La relación entre el número de verticilos y la edad no fue consistente en *A. religiosa* y *P. pseudostrobus*, lo cual contrasta notoriamente con lo documentado en especies de coníferas boreales (Nikklasson, 2002; Rasmussen *et al.*, 2003). El escaso ajuste entre ambas variables estuvo asociado con una alta proporción de individuos juveniles que desarrollaron un número mayor de verticilos que de anillos de crecimiento. Esto sugiere que *A. religiosa* y *P. pseudostrobus* tienen la capacidad de producir varios verticilos por año, lo cual coincide con observaciones en coníferas de México como *P. greggii* que produce 3 verticilos anuales (López, 1986), y *P. pseudostrobus* del noreste de México, con 2 verticilos anuales (Domínguez-Calleros *et al.*, 2001). Sin embargo, también destaca el hecho de que cerca del 30% de los individuos de cada especie produjo menos de dos verticilos después de dos años de haber sido marcados.

La orientación de ladera influyó sobre dicha relación, siendo en laderas sur donde hubo mayor ajuste entre ambas variables. Generalmente laderas con orientación sur en el hemisferio norte presentan condiciones ambientales limitantes para el crecimiento de las plantas, especialmente disponibilidad de agua (Badano *et al.*, 2005). En efecto, los árboles de *A. religiosa* de la RBMM exhiben menor crecimiento en laderas sur (Carlón-Allende *et al.*, 2015). Debido a la alta insolación, los suelos se secan más rápido (Rech *et al.*, 2001), lo que altera las condiciones hídricas y de nutrientes, inhibiendo el crecimiento radial de los árboles (Gong *et al.*, 2008) y de las estructuras superiores (Swidrak *et al.*, 2013). Lo anterior explicaría la disminución en el número de verticilos, y que haya mejorado ligeramente el ajuste con respecto a laderas con orientación norte.

La dominancia del rodal también afectó la débil relación entre los verticilos y la edad en ambas especies, siendo ligeramente mayores los valores de correlación de oyamel en rodales codominantes, y en pino en rodales dominantes. Esto podría ser un indicador de condiciones ambientales y microclimáticas distintas bajo el dosel entre bosques codominantes y dominantes de estas coníferas (Bondarchuk, 2015). En efecto, los rodales codominados por oyamel y dominantes de pino registraron mayor densidad de árboles maduros y suelos con pendientes inclinadas con respecto a sus contrapartes, limitando el crecimiento de los árboles juveniles (Zhai *et al.*, 2012) generando menor producción de verticilos y que el ajuste entre el número de verticilos y la edad haya incrementado.

La dominancia del rodal también influyó sobre el número de verticilos formados después de dos años de haber sido marcados, puesto que la mayor proporción de árboles de pino y oyamel con déficit de verticilos se presentaron en las elevaciones mayores de su distribución. Este patrón podría estar relacionado con que a mayor altitud es menor la temperatura y el crecimiento de coníferas (Begum *et al.*, 2013). Sin embargo, el crecimiento de *A. religiosa* y *P. pseudostrobus* está más relacionado con la precipitación que con la temperatura (Carlón-Allende *et al.*, 2016), por lo cual esto podría deberse a factores no evaluados en este estudio. Por ejemplo, la humedad del suelo puede cambiar según la elevación, siendo más secos los sitios ubicados en altitudes mayores (Fangliang y Duncan, 1999), o la disponibilidad de nutrientes como el fósforo, cuya concentración es menor a mayor altitud, lo cual podría generar bajas tasas de crecimiento (Coomes y Allen 2007).

En el caso de *P. pseudostrobus*, la dominancia del rodal, la orientación de ladera y la densidad de árboles maduros influyeron sobre la producción de verticilos. La mayor cantidad de árboles con déficit de verticilos se encontraron en laderas con orientación norte y en sitios de muy alta densidad arbórea. Está documentado que las laderas con orientación norte generalmente exhiben mayor productividad primaria, lo cual estaría relacionado con mayor densidad de árboles maduros (Gong *et al.*, 2008). Entonces la alta proporción de árboles juveniles de pino que registraron déficit de verticilos estaría asociada con la disminución en las condiciones lumínicas en el sotobosque, y a una alta competencia por recursos como el agua y nutrientes del suelo (Bondarchuk, 2015).

El hecho de que el 60% de los individuos colectados (primer método de muestreo) haya presentado mayor cantidad de verticilos que de anillos de crecimiento, y que el 30% de los individuos marcados (segundo método de muestreo) haya desarrollado menos verticilos de lo esperado, sugiere que existe una estrategia de lento o nulo crecimiento de las estructuras superiores durante años en los que las condiciones ambientales no son óptimas, y que luego se dispare el crecimiento de estructuras superiores como los verticilos (Wilson, 2000). Este patrón de crecimiento se ha documentado en especies como *Araucaria araucana* (Molina) Koch (Lusk y Le Quesne, 2000) que, en promedio durante dos años, no registra formación de verticilos mientras acumula los nutrientes necesarios y que la temperatura y las condiciones lumínicas sean más altas.



Por tanto, es posible que tanto *A. religiosa* y *P. pseudostrobus* presenten esta plasticidad en su crecimiento aéreo debido a condiciones subóptimas, por ejemplo, el contenido de nutrientes en el suelo, sequías o alta densidad arbórea, factores que sería importante evaluar en estudios posteriores. Además, dado que la quinta parte de los árboles produjeron más de dos verticilos anuales, esto sugiere que los árboles juveniles de ambas especies responden a los periodos interanuales de precipitación (Swidrak *et al.*, 2013), que en el caso de la RBMM sería durante el periodo invernal y durante la época de lluvias desde julio hasta octubre (García, 2003; Carlón-Allende *et al.*, 2016).

La gran variación que existió entre el número de verticilos y la edad de los árboles muestreados sugiere que *A. religiosa* y *P. pseudostrobus* tienen una gran plasticidad según condiciones ambientales muy específicas. Además, la débil relación entre el número de verticilos y la edad en estas especies podría ser común en especies de coníferas tropicales montanas del centro de México, donde existe información previa de que la estructura y funcionamiento de estos ecosistemas difiere notoriamente con respecto a bosques de mayor latitud. Por ejemplo, las tasas de crecimiento de árboles y de descomposición de la material leñoso y orgánico son más rápidas (Klepac, 2001; Quintero-Gradilla *et al.*, 2015; Cassell y Alvarado, 2012), los incendios son más frecuentes, aunque de baja intensidad y severidad (Yocom y Fulé, 2012; Sáenz-Ceja y Pérez-Salicrup, 2019) y la estructura poblacional de coníferas como pino y oyamel está conformada por árboles jóvenes, que rara vez superan los 120 años de edad (Sáenz-Ceja y Pérez-Salicrup, 2020).

Los resultados de este estudio serían un eslabón más para postular que la dinámica ecológica de estos bosques difiere de los bosques de mayor latitud, por lo que aplicar supuestos sin haber evaluado previamente su pertinencia en este tipo de bosques conllevaría a resultados erróneos. Por tanto, no es recomendable evaluar la dinámica demográfica o regenerativa después de disturbios en individuos juveniles de coníferas tropicales montanas como *A. religiosa* y *P. pseudostrobus* aplicando el supuesto de que el conteo de verticilos corresponde con la edad de los árboles. El conteo de los anillos de crecimiento representa la mejor opción para evaluar la dinámica demográfica en este tipo de ecosistemas, procurando realizar el menor daño posible a las poblaciones, especialmente a aquéllas que se encuentran en declive, con poca regeneración arbórea, después de disturbios muy severos, en especies o áreas legalmente protegidas.

## Conclusiones

La relación entre el número de verticilos y la edad de árboles juveniles de *A. religiosa* y *P. pseudostrobus* fue muy débil, y estuvo influida por la dominancia del rodal y la orientación de ladera. La mayoría de los individuos colectados presentaron mayor número de verticilos que de anillos de crecimiento, mientras que una tercera parte de los individuos marcados produjo menos de dos verticilos. El número de verticilos contabilizados después de dos años fue afectado por la dominancia del rodal en el caso de *A. religiosa*, mientras que en *P. pseudostrobus* fue influido por la dominancia del rodal, la orientación de ladera y la densidad de árboles maduros.

Los resultados de este estudio sugieren que existe una estrategia particular de crecimiento en ambas especies, limitando la producción de verticilos hasta que las condiciones ambientales sean más aptas para el crecimiento superior del árbol. Por tanto, no es recomendable aplicar el supuesto de que el número de verticilos corresponde con la edad, tanto en las especies evaluadas como en otras especies de coníferas tropicales montañas de México, que podrían desarrollar patrones de crecimiento similares.

## Literatura citada

- Auslander, M., Nevo, E. & Inbar, M. 2003. The effects of slope orientation on plant growth, developmental instability and susceptibility to herbivores. *Journal of Arid Environments* 55 (3): 405-416. doi: 10.1016/S0140-1963(02)00281-1
- Badano E. I., Cavieres, L. A., Molina-Montenegro, M. A., & Quiroz, C. L. 2005. Slope aspect influences plant association patterns in the Mediterranean matorral of central Chile. *Journal of Arid Environments* 62 (1): 93-108. doi: 10.1016/j.jaridenv.2004.10.012
- Beaulieu E., Schneider, R., Berninger, F., Ung, C. H., & Swift, D. E. 2011. Modeling jack pine branch characteristics in Eastern Canada. *Forest Ecology and Management* 262 (9): 1748-1757. doi: 10.1016/j.foreco.2011.06.054
- Begum S., Nakaba, S., Yamagishi, Y., Oribe, Y., & Funada, R. 2013. Regulation of cambial activity in relation to environmental conditions: Understanding the role of temperature in wood formation of trees. *Physiologia Plantarum* 147 (1): 46-54. doi: 10.1111/j.1399-3054.2012.01663.x
- Bojórquez-Tapia L. A., Brower, L. P., Castilleja, G., Sánchez-Colón, S., Hernández, M., Calvert, W., Días, S., Gómez-Priego, P., Alcántar, G., Melgarejo, E. D., Solares, M. J., Gutiérrez, L., & Juárez, M. L.

2003. Mapping expert knowledge: redesigning the Monarch Butterfly Biosphere Reserve. *Conservation Biology* 17 (2): 367-379. doi: 10.1046/j.1523-1739.2003.01309.x
- Bondarchuk S. N. 2015. Study of the young growth of main forest-forming coniferous species in the primary forest of the Sikhote-Alin Nature Reserve. *Achievements in the Life Sciences* 9: 37-50. doi: 10.1016/j.als.2015.05.006
- Brower, L. P., Slayback, D. A., Jaramillo-López, P., Ramirez, I., Oberhauser, K. S., Williams, E. H., & and Fink, L. S. 2016. Illegal logging of 10 hectares of forest in the Sierra Chincua Monarch Butterfly overwintering area in Mexico. *American Entomologist* 62 (2): 92-97. doi: 10.1093/ae/tmw040
- Brumelis, G., Elbert, D., Pina, L. L., Luce, I., Tabors, G., & Tjarve, D. 2005. Age and spatial structure of natural *Pinus sylvestris* stands in Latvia. *Scandinavian Journal of Forest Research* 20 (6): 471-480. doi: 10.1080/02827580500339526
- Caccianiga M., & Compostella, J. 2012. Growth forms and age estimation of tree line species. *Trees* 26 (2): 331-342. doi: 10.1007/s00468-011-0595-1
- Capra L., Macías, J. L., & Garduño, V. H. 1997. The Zitácuaro Volcanic Complex, Michoacán, Mexico: magmatic and eruptive history of a resurgent caldera. *Geofísica Internacional* 36 (3): 161-179.
- Carlón-Allende T., Mendoza-Cantú, M., Villanueva-Díaz, J., & Pérez-Salicrup, D. R. 2015. Análisis espacial del paisaje como base para muestreos dendrocronológicos: El caso de la Reserva de la Biosfera Mariposa Monarca, México. *Madera y Bosques* 21 (2): 11-22. doi: 10.21829/myb.2015.212442
- Carlón-Allende, T., Mendoza-Cantú, M. E., Villanueva-Díaz, J., & Lara, A. 2016. Climatic responses of *Pinus pseudostrobus* and *Abies religiosa* in the Monarch Butterfly Biosphere Reserve, central Mexico. *Dendrochronologia* 38: 103-116. doi: 10.1016/j.dendro.2016.04.002
- Cassell, B. A., & Alvarado, E. 2012. Reconstruction of fire history in Mexican tropical pines using tree rings. *The Forestry Chronicle* 88 (5): 553-555. doi: 10.5558/tfc2012-105
- CONANP. 2001. Programa de Manejo de la Reserva de la Biosfera Mariposa Monarca. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. Mexico City.
- Coomes, D. A., & Allen, R. B. 2007. Effects of size, competition and altitude on tree growth. *Journal of Ecology* 95: 1084-1097. doi: 10.1111/j.1365-2745.2007.01280.x
- Cornejo-Tenorio, G., Casas-Fernández, A., Farfán, B., Villaseñor, J. L., & Ibarra-Manríquez, G. 2003. Vegetación de la zona núcleo de la Reserva de la Biosfera Mariposa Monarca. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 73:43-62. doi: 10.17129/botsoci.1678
- Domínguez-Calleros, P. A., Návar-Cháidez, J. J., & Loera-Ortíz, J. A. 2001. Comparación del rendimiento de pinos en la reforestación de sitios marginales en Nuevo León. *Madera y Bosques* 7 (1): 27-35. doi: 10.21829/myb.2001.711316

- Endara-Agramont, A., Franco-Maass, S., Nava-Bernal, Valdez-Hernández, G. J., & Fredericksen, T. 2014. Human disturbance on the structure and regeneration of forests Nevado de Toluca National Park, Mexico. *Journal of Forestry Research* 23 (1): 39-44. doi: 10.1007/s11676-012-0226-8
- Fangliang, H., & Duncan, R. P. 2000. Density-dependent effects on tree survival in an old-growth Douglas fir forest. *Journal of Ecology* 88: 676-688. doi: 10.1046/j.1365-2745.2000.00482.x
- García, E. 1997. Climatología de la zona de hibernación de la mariposa monarca en la Sierra Transvolcánica de México, invierno 1991-1992. *Serie Varia* 1 (16): 5-26
- García, E. 2003. Distribución de la precipitación en la República Mexicana. *Investigaciones Geográficas* 50: 67-76. Doi: 10.14350/rig.30432
- Giménez de Azcárate J., & Ramírez, M. I. 2004. Análisis fitosociológico de los bosques de oyamel *Abies religiosa* (H.B.K) Cham & Schlecht de la Sierra de Anganguero, región central de México. *Fitosociología* 41(1): 91-100. Retrieved from: <https://eurekamag.com/research/011/754/011754397.php>
- Gong, X., Brueck, H., Giese, K. M., Zhang, L., Sattelmacher, B., & Lin, S. 2008. Slope aspect has effects on productivity and species position of hilly grassland in the Xilina River Basin, Inner Mongolia, China. *Journal of Arid Environments* 72: 483-496. doi: 10.1016/j.jaridenv.2007.07.001
- Gugger, P. F., González-Rodríguez, A., Rodríguez-Correa, H., Sugita, S., & Cavender-Bares, J. 2013. Southward Pleistocene migration of Douglas-fir into Mexico: phylogeography, ecological niche modeling and conservation of 'rear edge' populations. *New Phytologist* 189: 1185-1199. doi: 10.1111/j.1469-8137.2010.03559.x
- Gutsell, S. L., & Johnson, E. A. 1996. How fire scars are formed: coupling a disturbance process to its ecological effect. *Canadian Journal of Forest Research* 26 (2): 166-174. doi: 10.1139/x26-020
- Hallman C., Parkinson, S., & Adams, R. 2006. LIMB: A Mini-Borer for Sampling Small-Diameter Trees. *Tree-Ring Research* 62(2):83-86. doi: 10.3959/1536-1098-65.2.83
- Juárez-Martínez, A., & Rodríguez-Trejo, D. A. 2003. Efecto de los incendios forestales en la regeneración de *Pinus oocarpa* var. *ochoteranae*. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* 9 (2): 125-130.
- Kramer P. J., & Kozlowski, T. T. 1979. *Physiology of Woody plants*. Academic Press. New York. 811 p.
- Klepac, D. 2001. Research on diameter growth and increment of some Mexican pines. *Acta Botanica Croatica* 60: 267-276. Retrieved from <https://hrcak.srce.hr/160869>
- Lara-González, R., Sánchez-Velázquez, L. R., & Corral-Aguirre, J. 2009. Regeneration of *Abies religiosa* in canopy gaps versus understory, Cofre de Perote National Park, Mexico. *Agrociencia* 43 (7): 739-747. Retrieved from: <https://www.colpos.mx/agrocien/Bimestral/2009/oct-nov/art-8.pdf>
- López, U. J. 1986. Características de la progenie de plantaciones jóvenes de *Pinus greggii* Engelm. Tesis Profesional. Universidad Autónoma de Chapingo. Chapingo, Mex. 71 p.

- Lusk, C., & Le Quesne, C. 2000. Branch whorls of juvenile *Araucaria araucana* (Molina) Koch: are they formed annually? *Revista Chilena de Historia Natural* 73 (3): 497-501. doi: 10.4067/S0716-078X2000000300013
- Mäkinen, H. 1996. Effect of intertree competition on branch characteristics of *Pinus sylvestris* families. *Scandinavian Journal of Forest Research* 11 (2): 129-136. doi. 10.1080/02827589609382920
- Manzanilla-Quiñones, U., Martínez-Adriano, C. A., & Aguirre-Calderón, O. A. 2019a. Historical and current spatial modeling of the sacred fir (*Abies religiosa* [Kunth] Schltdl. & Cham.) in the Trans-Mexican Volcanic Belt. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* 25 (2): 201-217. doi: 10.5154/r.rchscfa.2018.10.076
- Mären, I. E., Karki, S., Prajapati, C., Yadav, R. K., & Shrestha, B. B. 2015. Facing north or south: Does slope aspect impact forest stand characteristics and soil properties in a semiarid trans-Himalayan valley? *Journal of Arid Environments* 121: 112-123. doi: 10.1016/j.jaridenv.2015.06.004
- Martínez-Torres, H. L., Castillo, A., Ramírez, M. I., & Pérez-Salicrup, D. R. 2016. The importance of the traditional fire knowledge system in a subtropical montane socio-ecosystem in a protected natural area. *International Journal of Wildland Fire* 25: 911-921. doi: 10.1071/WF15181
- Navarrete, J., Ramírez, I., & Pérez-Salicrup, D. 2011. Logging within protected areas: spatial evaluation of the Monarch Butterfly Biosphere Reserve, Mexico. *Forest Ecology and Management* 262 (4): 645-654. doi: 10.1016/j.foreco.2011.04.033
- Niklasson, M. 2002. A comparison of three age determination methods for Norway spruce: implications for age structure analysis. *Forest Ecology and Management* 161: 279-288. doi: 10.1016./S0378-1127(01)00500-X
- Parent S., Morin, H., & Messier, C. 2001. Balsam fir (*Abies balsamea*) establishment dynamics during a spruce budworm (*Choristoneura fumiferana*) outbreak: An evaluation of the impact of aging techniques. *Canadian Journal of Forest Research* 31 (3): 373-376. doi: 10.1139/x01-015
- Pereg, D., & Payette, S. 1998. Development of black spruce growth forms at treeline. *Plant Ecology* 138 (2): 137-147. doi: 10.1023/A:1009756707596
- Pérez-Ramírez, S., Ramírez, M. I., Jaramillo-López, P. F., & Bautista, F. 2013. Soil organic carbon content under different forest conditions: Monarch Butterfly Biosphere Reserve, Mexico. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* 19 (1): 157-173. doi: 10.5154/r.rchscfa.2012.06.042.
- Peters, V. S., Macdonald, S. E., & Dale, M. R. T. 2002. Aging discrepancies of white spruce affect the interpretation of static age structure in boreal mixed woods. *Canadian Journal of Forest Research* 32 (8):1496–1501. doi: 10.1139/X02-060
- Pfeffer, M. 2005. Regression-based age estimates of yellow pine saplings, Jefferson National Forest, Virginia. Tesis profesional. The University of Tennessee-Knoxville.

- Quintero-Gradilla, S. D., García-Oliva, F., Cuevas-Guzmán, R., Jardel-Peláez, E. J., & Martínez-Yrizar, A. 2015. Soil carbon and nutrient recovery after high-severity wildfire in Mexico. *Fire Ecology* 11 (3): 45-63. doi: 10.4996/fireecology.1103045
- R Development Core Team. 2017. A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Ramírez-Ramírez, M. I. 2001. Cambios en las cubiertas de suelo en la Sierra de Angangueo, Michoacán y Estado de México, 1971-1994-2000. *Investigaciones Geográficas* 45: 39-55. doi: 10.14350/rig.59144
- Rasmussen, H., Soerensen, S., & Andersen, L. 2003. Bud set in *Abies nordmanniana* Spach., influenced by bud and branch manipulations. *Tree* 17 (6):510-514. doi: 10.1007/s00468-003-0268-9
- Rech J. A., Reeves, R. W., & Hendricks, D. M. 2001. The influence of slope aspect on soil weathering processes in the Springerville volcanic field, Arizona. *Catena* 43 (1): 49-62. doi: 10.1016/S0341-8162(00)00118-1
- Rollinson, S. W. 2012. Growth of a pine tree. *The American Biology Teacher* 74 (2): 620-627. doi: 10.1525/abt.2012.74.9.5
- Rzedowski, J., Vela, G. L., Madrigal, X. 1973. Algunas consideraciones acerca de la dinámica de los bosques de coníferas en México. *Ciencia Forestal en México* 5 (2): 15-35.
- Sáenz-Ceja, J. E., & Pérez-Salicrup, D. R. 2019. Dendrochronological reconstruction of fire history in coniferous forests in the Monarch Butterfly Biosphere Reserve, Mexico. *Fire Ecology* 15: 18. doi: 10.1186/s42408-019-0034-z
- Sáenz-Ceja, J. E., & Pérez-Salicrup, D. R. 2020. Modification of fire regimes inferred from the age structure of *Abies religiosa* and *Pinus pseudostrobus* in the Monarch Butterfly Biosphere Reserve, Mexico. *Forests* 11 (11):
- Sáenz-Ceja J. E., & Pérez Salicrup, D. R. En prep. Avocado expansion in the Monarch Butterfly Biosphere Reserve, central Mexico. *Journal of Environmental Management*.
- Speer, J. 2010. Fundamentals of tree-ring research. The University of Arizona Press. 333 pp.
- Stambaugh M. C., Creacy, G., Sparks, J., & Rooney, M. 2017. Three centuries of fire and forest vegetation transitions preceding Texas most destructive wildfire: lost pines or lost oaks? *Forest Ecology and Management* 396 (15): 91-100. doi: 10.1016/j.foreco.2017.04.017
- Stokes, M. A., & Smiley, T. I. 1968. An introduction to tree-ring dating. The University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.
- Suzuki, E., Igarashi, T., & Fujiwara, K. 1987. Regeneration process of coniferous forests in Northern Hokkaido I. *Abies schalinensis* forest and *Picea glehnii* forest. *Ecological Research* 2: 61-75. doi: 10.1007/BF02348620

- Swidrak I., Schuster, R., & Oberhuber, W. 2013. Comparing growth phenology of co-occurring deciduous and evergreen conifer exposed to drought. *Flora* 208: 609-617. doi: 10.1016/j.flora.2013.09.004
- Urquhart, F. A., & Urquhart, N. R. 1977. Overwintering areas and migratory routes of the Monarch Butterfly (*Danaus p. plexippus*, Lepidoptera: Danaidae) in North America, with special reference to the western population. *The Canadian Entomologist* 109 (12): 1583-1589. doi: 10.4039/Ent1091583-12
- Tucker, C. M. 2004. Community institutions and forest management in Mexico's Monarch Butterfly Biosphere Reserve. *Society and Natural Resources* 17 (7): 569-587. doi: 10.1080/08941920490466143
- Vidal O., López-García, J., & Rendón-Salinas, E. 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. doi: 10.1111/cobi.12138
- Villanueva-Díaz, J., Cerano-Paredes, J., Stahle, D. W., Constante-García, V., Vázquez-Salem, L., Estrada-Ávalos, J., & Benavidez-Solorio, J. D. 2011. Ancient trees of Mexico. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales* 1 (2): 7-30. doi: 10.29298/rmcf.v1i2.634
- Wang B., Zhang, G., & Duan, J. 2015. Relationship between topography and the distribution of understory vegetation in a *Pinus massoniana* forest in Southern China. *International Soil and Water Conservation Research* 3 (4): 291-304. doi: 10.1016/j.iswcr.2015.10.002
- Waring R. H. 2002. Temperate coniferous forests. En: Mooney H. A. y J. G. Canadell (eds.) pp. 560-565. Encyclopedia of global environmental change. John Wiley & Sons. Chichester.
- Wilson B. E. 2000. Apical control of branch growth and angle in woody plants. *American Journal of Botany* 87 (5): 601-607. doi: 10.2307/2656846
- Yocom, L., & Fulé, P. Z. 2012. Human and climate influences on frequent fire in a high-elevation tropical forest. *Journal of Applied Ecology* 4: 1356-1364. doi: 10.1002/ecs2.1932
- Zagidullina A., & Tikhodeveva, M. 2006. Spatial patterns of tree regeneration and ground cover in dry Scots pine forest in Russian Karelia. *Ecoscience* 13 (2): 203-218. doi: 10.2980/i1195-6860-13-2-203.1
- Zhai L., Bergeron, Y., Huang, J., & Berninger, F. 2012. Variation in intra-annual wood formation, and foliage and shoot development of three major Canadian boreal tree species. *American Journal of Botany* 99 (5): 827-837. doi: 10.3732/ajb.1100235

## DISCUSIÓN GENERAL

Los resultados del primer capítulo sugieren que el régimen natural de fuegos ha sido alterado en bosques de oyamel, pino-oyamel y pino. En primer lugar, los bosques de oyamel de la RBMM comparten atributos estructurales y funcionales con bosques de coníferas de latitudes mayores, como altas cargas de combustibles (Pérez-Salicrup *et al.*, 2011) y especies flamables como *A. religiosa* (Ángeles-Cervantes y López-Mata, 2009), lo cual hace suponer que la frecuencia natural de fuegos sería similar a bosques de coníferas de mayor latitud (Fulé y Laughlin, 2005). Por tanto, la alta frecuencia de fuegos en la RBMM sería consecuencia de la alteración del régimen de fuegos por efecto del aprovechamiento maderable, la recolección de leña y el combate de incendios, que limitan las cargas de combustibles y la propagación de incendios más severos (Mallek *et al.*, 2013).

En segundo lugar, el establecimiento histórico de las poblaciones de coníferas no estuvo asociado a los intervalos de retorno de fuego, especialmente en los bosques de oyamel y pino-oyamel, que estarían sujetos a fuegos de reemplazo del rodal. Incluso el establecimiento de las poblaciones de pino tampoco estuvo asociado con intervalos cíclicos de fuego. Esto sugiere que la regeneración arbórea ocurre independientemente de la frecuencia de incendios, probablemente porque otros disturbios abren los claros necesarios para el establecimiento de nuevos individuos (Frelich, 2002). Por tanto, el papel del fuego sobre la regeneración de las poblaciones de coníferas de la RBMM habría sido desplazado por el efecto de disturbios diferentes al fuego (Pérez-Salicrup *et al.*, 2016).

En tercer lugar, la presencia de numerosas fuentes de ignición, como el uso agropecuario del fuego que practican diversas localidades rurales de la RBMM (Martínez-Torres *et al.*, 2016), el manejo forestal que se ha realizado en los bosques de coníferas de la RBMM por cientos de años (Ibarra-García, 2011) y el hecho de que el 90% de los incendios en México sean provocados por actividades humanas (Cenapred, 2014), sugiere que los regímenes de fuego en los bosques de coníferas del centro de México han sido alterados desde hace siglos (Myers y Rodríguez-Trejo, 2009).

Sin embargo, los regímenes de fuegos frecuentes, de baja intensidad y severidad en los bosques de oyamel, pino-oyamel y pino podrían formar parte de un aspecto biogeográfico propio de los bosques de coníferas tropicales montanos del centro de México. En bosques de pino de esta región



los intervalos de retorno de fuegos son muy cortos (Yocom y Fulé, 2012; Cerano-Paredes *et al.*, 2015; Cerano-Paredes *et al.*, 2016). Además, la poca longevidad de los árboles de este estudio y en distintas coníferas del centro de México (Carlón-Allende *et al.*, 2016; López-Sánchez *et al.*, 2017; Villanueva-Díaz *et al.*, 2018) implicaría que las poblaciones se regeneran continuamente por el efecto de fuegos frecuentes, de baja intensidad y severidad.

Además, el hecho de que especies como *A. religiosa* se regeneren mejor en claros pequeños después de disturbios que en el sotobosque (Ángeles-Cervantes y López-Mata, 2009; Guerrero-Vizcaíno, 2016) sugiere que estas especies están adaptadas a este régimen de fuegos. También destaca el hecho de que los árboles de *A. religiosa* y *P. pseudostrobus* presenten cortezas gruesas, característico de especies adaptadas a fuegos frecuentes (Sáenz-Ceja *et al.*, 2020). Por tanto, es factible que este tipo de régimen de fuegos encontrado en la RBMM sea una característica propia de este tipo de ecosistemas.

Los resultados del segundo y tercer capítulo de este trabajo también apoyan esta hipótesis. El establecimiento simultáneo de *A. religiosa* y *P. pseudostrobus* contrasta con la ruta sucesional propuesta para los bosques de coníferas mixtos de la región (Rzedowski *et al.*, 1973), y el reclutamiento de árboles tampoco respondió a periodos interanuales húmedos, lo cual contrasta con lo que sucede en rodales de pino del norte de México, donde después de años húmedos se detona la regeneración, mientras que durante años secos es inhibida (Fulé y Covington, 1997). Además, *A. religiosa* y *P. pseudostrobus* exhiben dinámicas de crecimiento particulares, caracterizadas por una enorme plasticidad en el número de verticilos formados (Wilson, 2000). Por tanto, se puede afirmar que la dinámica de crecimiento de estas especies difiere notoriamente con respecto a especies de coníferas de mayor latitud.

Estos hallazgos son un eslabón más para sostener que estos bosques de coníferas tropicales montanos de México tienen atributos estructurales y funcionales distintos. Las tasas de descomposición de la materia orgánica y de crecimiento de los árboles de pino son más rápidas que en bosques y especies de coníferas de mayor latitud (Klepac, 2001; Cassell y Alvarado, 2012; Quintero-Gradilla *et al.*, 2015). La frecuencia histórica de fuegos no está estrechamente relacionada con las oscilaciones extremas del ENSO ni con sequías severas como ocurre en el norte de México

(Pompa-García *et al.*, 2017; Yocom *et al.*, 2010). De hecho, durante la sequía de 1998 provocada por un año intenso del Niño, los bosques de la RBMM y otros como en el Pico de Orizaba no experimentaron un aumento atípico del número de fuegos, contrario a lo que ocurrió en la mayor parte de México (Rodríguez-Trejo y Pyne, 1999; Yocom y Fulé, 2012). Los regímenes de temperatura y precipitación son menos contrastantes que en latitudes extra-tropicales (García, 2003), lo cual influye sobre la dinámica de fuegos y el crecimiento de las especies de coníferas.

La dinámica de fuegos, regeneración poblacional y crecimiento de las coníferas en la RBMM implica que el manejo forestal debería ser ejecutado acorde con dichas particularidades. Si existe un aumento inducido de incendios, deberían implementarse acciones para reducir el número y extensión de fuegos, y asegurar la supervivencia de la regeneración arbórea (Schwartz *et al.*, 2015). En caso contrario, si la supresión de incendios está alterando el régimen natural de incendios frecuentes, de baja intensidad y severidad, entonces se deberían realizar estrategias de manejo como la recolección de material leñoso caído o quemas prescritas, para evitar la acumulación de los combustibles (Morgan *et al.*, 2003). En este sentido, de manera no intencional, la recolección de leña que realizan habitantes de la RBMM (Honey-Róses, 2009) estaría evitando la acumulación del combustible y abriendo espacios para el establecimiento de árboles (Brown y Smith, 2000).

Actualmente las estrategias de combate y supresión de fuegos implementadas en la RBMM no distinguen entre bosques dominados por pino, pino-oyamel y oyamel (Martínez-Torres *et al.*, 2015). Este patrón fue claro en los bosques mixtos de pino-oyamel, donde la baja extensión de los claros producidos por fuegos de moderada a alta severidad probablemente se debió a la pronta respuesta de los propietarios del bosque para sofocarlos. Ante un escenario de alteración del régimen de fuegos por la presencia de incendios más frecuentes, es muy probable que ocurra un cambio en la dominancia de las especies codominantes (Calder y St. Clair, 2012), es decir, que *P. pseudostrobus* reemplace gradualmente a las poblaciones de *A. religiosa*.

Los resultados de este estudio también sugieren que al menos en los sitios más elevados, la regeneración de ambas especies es abundante pero simultánea. Sin embargo, en el sitio más bajo no hubo regeneración de *A. religiosa*, posiblemente por la presencia de fuegos subsecuentes, así como por la presencia de especies arbustivas muy competitivas que limitaron su establecimiento.

Por tanto, es necesario evitar fuegos subsecuentes mediante la remoción de material combustible, y realizar aclareos de arbustos, para promover el adecuado desarrollo de las plántulas de coníferas, con el fin de que no se altere la dominancia de los rodales (Gray *et al.*, 2005).

Tampoco es recomendable estimar la edad de árboles juveniles a través del conteo de verticilos en estas dos especies de coníferas. Además, dado que *A. religiosa* y *P. pseudostrobus* son especies representativas de las coníferas del centro de México, esta relación tampoco podría ser aplicable para otras especies de la región, ya que el empleo de esta técnica tiende a sobreestimar o subestimar la edad de los individuos más jóvenes. El conteo de anillos de crecimiento representa la mejor opción para evaluar la dinámica demográfica de los estadios juveniles de estas coníferas, pero implica mayor esfuerzo de muestreo, dañar o incluso sacrificar una muestra de la población de estudio, así como mayor tiempo de procesamiento y análisis en laboratorio (Hallman *et al.*, 2014).

En síntesis, no se tiene total certeza si el régimen de fuegos, los patrones de regeneración poblacional y crecimiento de las coníferas en la RBMM son producto de la alteración del régimen de fuegos por actividades humanas, o bien, son un aspecto propio de los bosques de coníferas tropicales montanos de esta región de México. Incluso, podría ser un efecto de una sinergia entre ambos procesos. Por tanto, es necesario seguir conduciendo investigaciones sobre la dinámica de fuegos, la respuesta de la regeneración arbórea ante éste y otros tipos de disturbios, así como los patrones de crecimiento de las coníferas de la RBMM. En particular, se requiere reconstruir la historia y las propiedades del régimen de disturbios naturales y antropogénicas, así como su efecto sobre las poblaciones arbóreas y la dinámica de los combustibles forestales.

Por último, este tipo de estudios debería replicarse en otros bosques de coníferas tropicales montanos, para esclarecer si efectivamente los regímenes de fuego, la historia de establecimiento de las poblaciones y la dinámica de crecimiento de las coníferas son productos de la alteración de los regímenes naturales de disturbios, un aspecto biogeográfico, o bien, si ambos están ejerciendo efectos sinérgicos sobre estos ecosistemas. Esta tesis fue un primer insumo para mostrar que la dinámica de fuegos y de las poblaciones de coníferas de la RBMM es muy particular, situación que podría ser similar en los bosques de coníferas tropicales montanos del país.

## CONCLUSIONES

El fuego es un proceso ecosistémico fundamental para la regeneración, estructura y funcionamiento de los bosques de coníferas. En este estudio se documentó que el régimen de fuegos, la regeneración post fuego y el crecimiento de las coníferas de la RBMM tienen dinámicas muy particulares que los distinguen de bosques de coníferas de mayor latitud. Por un lado, los bosques de oyamel, pino-oyamel y pino experimentan regímenes de fuegos similares, caracterizados por fuegos frecuentes, de baja extensión, intensidad y severidad. Por otro lado, la regeneración de *A. religiosa* y *P. pseudostrobus* después de fuegos severos fue simultánea, lo cual contrasta con la ruta sucesional propuesta para bosques de coníferas mixtos. Además, la producción de verticilos en ambas especies fue muy variable, lo cual implica que el conteo de verticilos no es una técnica adecuada para evaluar la regeneración después de fuegos y otros disturbios.

Estos hallazgos sugieren que el régimen natural de fuegos y los patrones de regeneración arbórea han sido alterados por actividades humanas, puesto que estos bosques de coníferas comparten atributos ecológicos y funcionales con bosques de mayor latitud, que permitirían sugerir la modificación de estos procesos en la RBMM. Sin embargo, los resultados de este estudio también plantean que estas características son propias de bosques de coníferas tropicales montanos, por lo que la dinámica de fuegos, regeneración arbórea y crecimiento de las coníferas de la RBMM difieren respecto a bosques de coníferas más septentrionales.

Esta tesis plantea una nueva visión sobre la dinámica ecológica de los bosques de coníferas tropicales montanos del centro de México, lo cual también implica que las prácticas de manejo forestal deberían implementarse de acuerdo a las particularidades de estos ecosistemas. También esta tesis presenta la necesidad de conducir más estudios sobre la estructura y funcionamiento de estos ecosistemas, en aspectos como el régimen de fuegos, la dinámica de combustibles, la regeneración arbórea, el efecto de disturbios naturales y humanos, así como la dinámica de crecimiento de las coníferas. A largo plazo, este tipo de estudios podrían contribuir a mantener la integridad de los bosques de coníferas y de especies emblemáticas como la mariposa monarca.

## REFERENCIAS

- Agee, J. K. 1993. Methods of evaluating forest fire history. *Journal of Northeast Forestry University* 4 (2): 1-10. doi: 10.1007/BF02843067
- Alanís-Rodríguez, E., Jiménez-Pérez, J., Valdecantos-Dema, González-Tagle, M. A., Aguirre-Calderón, O. A., & Treviño-Garza, E. J. 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. doi: 10.7550/rmb.29708
- Ángeles-Cervantes, E., & López-Mata, L. 2009. Supervivencia de una cohorte de plántulas de *Abies religiosa* bajo diferentes condiciones postincendio. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 84: 25-33. doi: 10.17129/botsoci.2289
- Bekker, M. F., & Taylor, A. H. 2010. Fire disturbance, forest structure, and stand dynamics in montane forests of the southern Cascades, Thousand Lakes Wilderness, California, USA. *Ecoscience* 17 (1): 59-72. doi: 10.2980/17-1-3247
- Brown, J. K., & Smith, J. K. 2000. Wildland Fire in Ecosystems: effects of fire on flora. General Technical Report RMRS-GTR-42, Vol. 2. USDA Forest Service. Intermountain Forest and Range Experiment Station. Ogden, UT, USA.
- Brown, P. M. 2006. Climate effects on fire regimes and tree recruitment in Black Hills ponderosa pine forests. *Ecology* 87 (10): 2500-2510. doi: 10.1890/0012-9658(2006)87[2500:CEOFR]2.0.CO;2
- Brown, P. M. 2013. Dendrochronology: Fire regimes. In: W. J. Rink & J. W. Thompson (Eds), *Encyclopedia of Scientific Dating Methods*. Dordrecht, Holanda: Springer. doi: 10.1007/978-94-007-6326-5
- Calder, W. J., & St Clair, S. B. 2012. Facilitation drives mortality patterns along succession of aspen-conifer forests. *Ecosphere* 3(6), 1–11. doi: 10.1890/ES12-00119.1
- Cantú-Fernández, M. 2013. Incendios de 2012 en la Reserva de la Biosfera Mariposa Monarca: caracterización y respuesta institucional. Tesis profesional, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Cassell, B. A., & Alvarado, E. 2012. Reconstruction of fire history in Mexican tropical pines using tree rings. *The Forestry Chronicle* 88 (5): 553-555. doi: 10.5558/tfc2012-105
- Cenapred. 2014. Incendios Forestales. Centro Nacional para la Prevención de Desastres. México, D. F.
- Cerano-Paredes J., Villanueva-Díaz, J. Fulé, P. 2010. Reconstrucción de incendios y su relación con el clima para la reserva Cerro El Mohinora, Chihuahua. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales* 1 (1): 63-74.
- Cerano-Paredes, J., Villanueva-Díaz, J., Cervantes, R., Fulé, P. Z., Yocom, L., Esquivel, G., & Jardel-Peláez, E. 2015. Historia de incendios en un bosque de pino de la sierra de Manantlán, México. *Bosque* 36 (1). 41-52. doi: 10.4067/S0717-92002015000100005

- Cerano-Paredes, J., Villanueva-Díaz, J., Vázquez-Selem, L., Cervantes-Martínez, R., Esquivel-Arriaga, G., Guerra de la Cruz, V., & Fulé, P. Z. 2016. Régimen histórico de incendios y su relación con el clima en un bosque de *Pinus hartwegii* al norte del estado de Puebla, México. *Bosque* 37(2): 389-399. doi: 10.4067/S0717-92002016000200017
- Crotteau, J. S., Varner III, J. M., & Ritchie, M. W. 2013. Post-fire regeneration across a fire severity gradient in the southern Cascades. *Fire Ecology and Management* 287: 103-112. doi: 10.1016/j.foreco.2012.09.022
- Franklin, J., Berg-Rae, D., Thornburgh, D. A., & Tappeiner, J. C. 1997. Alternative silvicultural approaches to timber harvesting: variable retention harvest systems. In: Kohm, KA, Franklin JF (ed) *Creating a forestry for the 21st Century*. Island Press, Washington D. C.
- Frelich, L. E. 2002. *Forest dynamics and disturbance regimes: Studies from temperate-evergreen deciduous forests*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Fulé, P. Z., & Covington, W. W. 1997. Fire regimes and forest structure in the Sierra Madre Occidental, Durango, Mexico. *Acta Botánica Mexicana* 41: 43-79. doi: 10.21829/abm41.1997.791
- Fulé, P. Z., & Laughlin, D. C. 2007. Wildland fire effects on forest structure over an altitudinal gradient, Grand Canyon National Park, USA. *Journal of Applied Ecology* 44 (1): 136-146. doi: 10.1111/j.1365-2664.2006.01254.x
- García, E. 2003. Distribución de la precipitación en la República Mexicana. *Investigaciones Geográficas* 50: 67-76. Doi: 10.14350/rig.30432
- Garduño-Mendoza, E. 2014. Identificación de eventos excepcionales por medio de análisis de anillos de crecimiento en los árboles de Angangueo, Michoacán. Tesis de Maestría. UMSNH. Morelia, Michoacán.
- Gray, A. N., Zald, H. S. J., Kern, R. A., & North, M. 2005. Stand conditions associated with tree regeneration in Sierran mixed-conifer forests. *Forest Science* 51 (3): 198-210. doi: 10.1093/forestscience/51.3.198
- Guerrero-Vizcaíno, C. 2016. Regeneración de *Abies religiosa* en la Reserva de la Biosfera Mariposa Monarca. Tesis profesional. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F.
- Gutsell, S. L., & Johnson, E. A. 1996. How fire scars are formed: coupling a disturbance process to its ecological effect. *Canadian Journal of Forest Research* 26 (2): 166-174. doi: 10.1139/x26-020
- Hallman C., Parkinson, S., & Adams, R. 2006. LIMB: A Mini-Borer for Sampling Small-Diameter Trees. *Tree-Ring Research* 62(2):83-86. doi: 10.3959/1536-1098-65.2.83
- Heyerdahl, E. K., Brown, P. M., Kitchen, S. G., Weber, M. H. 2011. Multicentury fire and forest histories at 19 sites in Utah and Eastern Nevada. US Forest Service, Fort Collins.
- Honey-Róses, J. 2009. Illegal logging in common property forests. *Society & Natural Resources* 22 (10): 916-930. Doi: 10.1080/08941920903131120

- Ibarra-García, M. V. 2011. Conformación del espacio social de los bosques del ejido del Rosario, Michoacán, 1938-2010. *Investigaciones Geográficas* 75: 75-87.
- Jardel E. J., Frausto, J. M., Pérez-Salicrup, D., Alvarado, E., Morfín-Ríos, J. E., Landa, R., & Llamas-Casillas, P. 2010. Prioridades de investigación en el manejo del fuego en México. FMCN. 43 pp.
- Keeley, J. E. 2012. Ecology and evolution of pine life histories. *Annals of Forest Science* 69 (4), 445-453. doi: 10.1007%2Fs13595-012-0201-8
- Klepac, D. 2001. Research on diameter growth and increment of some Mexican pines. *Acta Botanica Croatica* 60: 267-276. Retrieved from <https://hrcak.srce.hr/160869>
- Larson, A. J., Belote, R. T., Cansler, C. A., Parks, S. A., & Dietz, M. S. 2013. Latent resilience in ponderosa pine forest: effects of resumed frequent fire. *Ecological Applications* 23 (6): 1243-1249. doi: 10.1890/13-0066.1
- Madrigal-Sánchez, X. 1994. Características ecológicas generales de la región forestal oriental del Edo. de Michoacán. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. México 120 pp.
- Mallek, C., Safford, H., Viers, J., Miller, J. 2013. Modern departures in fire severity and area vary by forest type in Sierra Nevada and southern Cascades, California. *Ecosphere* 4 (12): 153. doi: 10.1890/ES13-00217.1
- Martínez-Torres, H. L., Cantú-Fernández, M., Ramírez-Ramírez, M. I., & Pérez-Salicrup, D. R. 2015. Fires and fire management in the Monarch Butterfly Biosphere Reserve. In: Oberhauser, K., Nail K. R., Altizer S. (ed) *Monarchs in a changing world*. Cornell University Press, New York.
- Martínez-Torres, H. L., Castillo, A., Ramírez, M. I., & Pérez-Salicrup, D. R. 2016. The importance of the traditional fire knowledge system in a subtropical montane socio-ecosystem in a protected natural area. *International Journal of Wildland Fire* 25: 911-921. doi: 10.1071/WF15181
- Mast, J. N., Fulé, P. Z., Moore, M. M., Covington, W. W., & Waltz, A. E. M. 1999. Restoration of presettlement age structure of an Arizona ponderosa pine forest. *Ecological Applications* 9 (1): 228-239. doi: 10.2307/2641181
- Morgan, P., Defossé, G. E. & Rodríguez, N. F. 2003. Management implications of fire and climate changes in the Western Americas. In: T. T. Veblen, W. L. Baker, G. Montenegro & T. W. Swetnam (Eds.). *Fire and climatic change in temperate ecosystems of the Western Americas*. New York, USA: Springer. doi: 10.1007/0-387-21710-X\_15
- Myers, R. L., & Rodríguez-Trejo, D. A. 2009. Fire in tropical pine ecosystems. In: Cochrane MA (ed) *Tropical Fire Ecology*. Springer, Berlin.
- Pereg, D., & Payette, S. 1998. Development of black spruce growth forms at treeline. *Plant Ecology* 138 (2): 137-147. doi: 10.1023/A:1009756707596

- Pérez-Salicrup D., Jardel-Peláez, E., Alvarado, E., Morfín-Ríos, J., Cantú-Fernández, M., Sáenz-Ceja, J. E. 2012. Qualitative and quantitative assessment of fuel loads in the Monarch Butterfly Biosphere Reserve, Mexico. Proceeding of the Third Human Dimensions of Wildland Fire Conference. Seattle, WA, USA.
- Pérez-Salicrup, D., Cantú-Fernández, M., Carlón-Allende, T., Garduño-Mendoza, E., Jaramillo-López, P., Sáenz-Ceja, J. E., & Martínez-Torres, H. L. 2016. Restauración de un proceso: el fuego en la Reserva de la Biosfera Mariposa Monarca en los estados de México y Michoacán. In: Ceccón E, Martínez-Garza C (ed) Experiencias mexicanas en restauración de ecosistemas. Comisión Nacional para el Uso y Conservación de la Biodiversidad, Mexico City
- Peters, V. S., Macdonald, S. E., & Dale, M. R. T. 2002. Aging discrepancies of white spruce affect the interpretation of static age structure in boreal mixed woods. *Canadian Journal of Forest Research* 32 (8):1496–1501. doi: 10.1139/X02-060
- Pompa-García, M., Camarero, J. J., Rodríguez-Trejo, D. A., Vega-Nieva, D. J. 2017. Drought and spatiotemporal variability of forest fires across Mexico. *Chinese Geographic Sciences*. doi: 10.1007/s11769-017-0928-0
- Quintero-Gradilla, S. D., García-Oliva, F., Cuevas-Guzmán, R., Jardel-Peláez, E. J., & Martínez-Yrizar, A. 2015. Soil carbon and nutrient recovery after high-severity wildfire in Mexico. *Fire Ecology* 11 (3): 45-63. doi: 10.4996/fireecology.1103045
- Rasmussen, H., Soerensen, S., & Andersen, L. 2003. Bud set in *Abies nordmanniana* Spach., influenced by bud and branch manipulations. *Tree* 17 (6):510-514. doi: 10.1007/s00468-003-0268-9
- Rodríguez-Trejo, R., Razo-Zárate, R., Fonseca-González, J., Capulín-Grande, J., & Goche-Telles, R. 2015. Regeneración natural post-incendio de *Abies religiosa* (H. B. K.) Schl. Et Cham, en el Parque Nacional “El Chico” Hidalgo. *Revista Iberoamericana de Ciencias* 2 (2): 11-22. Retrieved from: <http://www.reibci.org/publicados/2015/marzo/0900104.pdf>
- Rodríguez-Trejo, D. A., & Pyne, S. J. 1999. Mexican fires of 1998. *International Forest Fire News* 20: 61-63. Retrieved from: [http://gfmcc.online/iffn/country/mx/mx\\_3.html](http://gfmcc.online/iffn/country/mx/mx_3.html)
- Rollinson, S. W. 2012. Growth of a pine tree. *The American Biology Teacher* 74 (2): 620-627. doi: 10.1525/abt.2012.74.9.5
- Rzedowski, J., Vela, G. L., Madrigal, X. 1973. Algunas consideraciones acerca de la dinámica de los bosques de coníferas en México. *Ciencia Forestal en México* 5 (2): 15-35.
- Sáenz-Ceja, J. E., & Pérez-Salicrup, D. R. 2019. The role of fire in the regeneration of conifer forests. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* 25 (1): 123-139. doi: 10.5154/r.rchscfa.2018.05.054



- Sáenz-Ceja, J. E., & Pérez-Salicrup, D. R. 2020. Modification of fire regimes inferred from the age structure of *Abies religiosa* and *Pinus pseudostrobus* in the Monarch Butterfly Biosphere Reserve, Mexico. *Forests* 11 (11):
- Schwartz, M. W., Butt, N., Dolang, C. R., Holguin, A., Moritz, M. A., North, M. P., Safford, H. D., Stephenson, N. L., Thorne, J. H., & Van Mantgem, P. J. 2015. Increasing elevation of fire in the Sierra Nevada and implications for forest change. *Ecosphere* 6 (7): 121. doi: 10.1890/ES15-00003.1
- Sheriff, R. L., & Veblen, T. T. 2006. Ecological effects of changes in fire regimes in *Pinus ponderosa* ecosystems in the Colorado Front Range. *Journal of Vegetation Science* 17 (6): 705-718. doi: 10.1111/j.1654-1103.2006.tb02494.x
- Urquhart, F. A., & Urquhart, N. R. 1977. Overwintering areas and migratory routes of the Monarch Butterfly (*Danaus p. plexippus*, Lepidoptera: Danaidae) in North America, with special reference to the western population. *The Canadian Entomologist* 109 (12): 1583-1589. doi: 10.4039/Ent1091583-12
- Villanueva-Díaz, J., Rubio-Camacho, E. A., Chávez-Durán, A. A., Zavala-Aguirre, J. L., Cerano-Paredes, J., Martínez-Sifuentes, A. R. 2018. Respuesta climática de *Pinus oocarpa* Schiede ex Schetol en el Bosque La Primavera, Jalisco. *Madera y Bosques* 24 (1): e2411464. doi: 10.21829/myb.2018.2411464
- Wilson B. E. 2000. Apical control of branch growth and angle in woody plants. *American Journal of Botany* 87 (5): 601-607. doi: 10.2307/2656846
- Welch, K. R., Safford, H. D., & Young, T. P. 2016. Predicting conifer establishment post-wildfire in mixed conifer forests of the North American Mediterranean-climate zone. *Ecosphere* 7 (12): e01609. doi: 10.1002/ecs2.1609
- Yocom, L., Fulé, P., Brown, P., Cerano-Paredes, J., Villanueva-Díaz, J., Falk, D., Cornejo-Oviedo, E. 2010. El Niño-Southern Oscillation effect on a fire regime in northeastern Mexico has changed over time. *Ecology*. 91 (6): 1660-1671. doi: 10.1890/09-0845.1
- Yocom, L., & Fulé, P. Z. 2012. Human and climate influences on frequent fire in a high-elevation tropical forest. *Journal of Applied Ecology* 4: 1356-1364. doi: 10.1002/ecs2.1932
- Yocom, L., Fulé, P. Z., Brown, P. M., Cerano-Paredes, J., Cornejo-Oviedo, E., Cortés-Montaño, C., Drury, S. A., Falk, D. A., Meunier, J., Poulos, H. M., Skinner, C. N., Skinner, S. L., Stephens, S. L., Villanueva-Díaz, J. 2017. Climate drives fire synchrony but local factors control fire regime change in northern Mexico. *Ecosphere* 8 (3): 1-13. doi: 10.1002/ecs2.1709