

ESTRUCTURA POBLACIONAL Y RASGOS DEMOGRÁFICOS DE *ABIES RELIGIOSA* (KUNTH) SCHLTDL. & CHAM. EN EL MONTE TLÁLOC, PARQUE NACIONAL IZTACCÍHUATL POPOCATÉPETL, MÉXICO

POPULATION STRUCTURE AND DEMOGRAPHIC TRAITS OF *ABIES RELIGIOSA* (KUNTH) SCHLTDL. & CHAM. ON MOUNT TLÁLOC, IZTACCÍHUATL POPOCATÉPETL NATIONAL PARK, MEXICO

 GABRIEL ARROYO-COSULTCHI,  LAURO LÓPEZ-MATA*,  ÁNGEL RIVERA-RIOS

Posgrado en Botánica, Colegio de Postgraduados, Texcoco, Estado de México, México.

*Autor de correspondencia: laurolopezmata@gmail.com

Resumen

Antecedentes: Asumiendo que las estructuras poblacionales de *Abies religiosa* reflejan patrones de uso, aprovechamiento, extracción y manejo, se analizó su estructura y algunos parámetros demográficos, en poblaciones sujetas a perturbaciones antropogénicas.

Hipótesis y/o preguntas: ¿Cuál es el efecto de la extracción selectiva de árboles sobre la estructura poblacional y la regeneración natural de *A. religiosa*?

Especie estudiada: *Abies religiosa* (Kunth) Schldtl. & Cham.

Sitios y fechas de estudio: Monte Tláloc, Parque Nacional Iztaccíhuatl-Popocatepetl, años 2020-2022

Métodos: En tres niveles altitudinales, se seleccionaron tres parcelas de 50 × 50 m, por nivel y se midieron todos los árboles con diámetro a la altura del pecho (DAP) ≥ 1 cm. Se registraron los árboles reproductivos, dañados, muertos y el diámetro de tocones.

Resultados: El patrón estructural del bosque y por nivel altitudinal, reveló una forma de J-invertida, la cual sugiere que la mortalidad por categoría de DAP se compensa con el reclutamiento de la clase diamétrica anterior. En general, los árboles se reproducen a partir de los 29 cm de DAP y tienden a producir un número de semillas viables creciente con incrementos en su DAP. Sin embargo, en los niveles superior e inferior alcanza un máximo en árboles con DAP entre 60 y 70 cm, y en el intermedio con DAP ≥ 90 cm.

Conclusiones: Las extracciones selectivas de árboles no parecen representar un riesgo para la viabilidad poblacional, sino que al generar claros de luz pequeños (≤ 100 m²) tienden a promover la regeneración natural de *A. religiosa*.

Palabras clave: Oyamel, extracciones, claros de luz, regeneración, reproducción.

Abstract

Background: Assuming that the population structures of *Abies religiosa* reflect patterns of use, exploitation, extraction and management, its structure and some demographic parameters were analyzed in populations subject to anthropogenic disturbances.

Hypothesis and/or questions: What is the effect of selective logging on population structure and natural regeneration of *A. religiosa*?

Species studied: *Abies religiosa* (Kunth) Schldtl. & Cham.

Study sites and dates: Mount Tláloc, Iztaccíhuatl-Popocatepetl National Park, years 2020-2022

Methods: At three altitudinal levels, three 50 × 50 m plots were selected per level and all trees with diameter at breast height (DBH) ≥ 1 cm were measured. Reproductive, damaged, dead trees and the diameter of stumps were recorded.

Results: The structural pattern of the forest and by altitudinal level, revealed an Inverted-J shape, which suggests that mortality by DBH category is compensated with the recruitment of the previous diameter class. In general, trees reproduce from 29 cm DBH and tend to produce an increasing number of viable seeds with increases in DBH. However, at the upper and lower levels it reaches a maximum in trees with DBH between 60 and 70 cm, and in the intermediate level with DBH ≥ 90 cm.

Conclusions: Selective tree removals do not seem to represent a risk to population viability, but rather by generating small light gaps (≤ 100 m²) they tend to promote the natural regeneration of *A. religiosa*.

Keywords: Oyamel, extractions, light gaps, regeneration, reproduction.

Los bosques de *Abies* proveen recursos biológicos valiosos para el género humano, tanto en lo económico como en el suministro esencial de múltiples servicios ambientales (FAO 2021). Estos bosques son funcionalmente críticos debido a que capturan y acumulan cantidades grandes de agua y carbono, además de ser ecosistemas muy productivos y biológicamente diversos (Watson *et al.* 2018, Reid *et al.* 2021). El género *Abies* Mill. (Pinaceae) contiene aproximadamente 47 especies distribuidas en las regiones templadas del hemisferio norte (Farjon & Rusforth 1989, Farjon 2017) todas ellas de afinidad biogeográfica al reino Neártico.

Las especies de *Abies* distribuidas en México, datan de finales del Cretácico y principios del Mioceno, hace aproximadamente 70 millones de años (Graham 1993). En la actualidad los bosques de *Abies*, son parte de los bosques que migraron del norte durante el pleistoceno y que se distribuyen preferencialmente en las regiones montañosas del país (Rzedowski 1978, Challenger 1998). En particular, los bosques de *Abies religiosa* (Kunth) Schltdl. & Cham. se distribuyen principalmente sobre la Faja Volcánica Transmexicana (FVT) y la Sierra Madre del Sur entre los 2,400 y 3,600 m snm. Estos bosques se caracterizan por su dominancia monoespecíficas desarrollándose sobre suelos profundos, porosos, de densidad aparente baja ($< 1 \text{ g cm}^{-3}$), no compactados, bien drenados y húmedos, con pH ácidos entre 5 y 7 y abundante materia orgánica (Madrigal Sánchez 1967, Rzedowski 1978).

Sin embargo, desde hace décadas, la dominancia estructural de *A. religiosa*, también conocido como oyamel, ha estado sujeta a drásticas modificaciones ocasionadas por perturbaciones naturales y antropogénicas recurrentes y fisionómicamente notorias. Estas perturbaciones se reflejan en la proliferación de estructuras diamétricas y tamaños espacialmente heterogéneas, tanto locales como regionales en su rango de distribución natural. En particular, los bosques que circundan la cuenca endorreica del Valle de México han estado sujetos a las presiones y demandas de servicios ambientales de una de las áreas metropolitanas más pobladas del mundo (Alvarado *et al.* 1993, Alvarado-Rosales & Hernández-Tejeda 2002). El efecto combinado de ambas perturbaciones genera fragmentos boscosos de formas y tamaños diversos y con estructura diamétrica heterogéneas (Alvarado-Rosales & Hernández-Tejeda 2002, Endara-Agramont *et al.* 2012, Pineda-López *et al.* 2013, Montoya *et al.* 2020, Hernández-Álvarez *et al.* 2021). Montoya *et al.* (2020) documentaron que, de 2005 a 2018, la cobertura del bosque de oyamel en el Monte Tláloc disminuyó 22.9 % debido a cambios en el uso del suelo y a la extracción de madera. Sus cálculos se basaron en el análisis de imágenes de alta resolución (píxeles de 1.5 m) del satélite SPOT 7 de los años 2005, 2010, 2015 y 2018. Ellos evaluaron que la mayoría de las extracciones produce aperturas en el dosel del bosque de tamaños pequeños que equivalen a pérdidas de cobertura de 1.6 a 3 %. En el mismo bosque, Hernández Ramírez *et al.* (2022) investigaron el nicho de regeneración de *A. religiosa* a través del seguimiento y destino de una cohorte de plántulas. Ellos tomaron en consideración la supervivencia y riesgos de mortalidad de las plántulas bajo condiciones de dosel cerrado y parcialmente abierto y covariables edáficas, lumínicas y daños físicos. De acuerdo con estos autores, el nicho de regeneración del oyamel está definido por la proporción de luz directa bajo doseles parcialmente abiertos, la densidad aparente del suelo, la temperatura media y la variabilidad de la humedad del suelo. Con base en estos resultados, se asume que la estructura del oyamel en estos fragmentos proporciona información fundamental de la dinámica poblacional ocasionada por el uso y extracción de su madera. En este contexto se infiere que, la estructura poblacional de *A. religiosa* dentro de su rango de distribución altitudinal en el Monte Tláloc, es heterogénea. Bajo esta premisa, el análisis de los atributos estructurales en los extremos altitudinales y en altitudes intermedias podría explicar, los efectos de las extracciones y a largo plazo su dinámica poblacional. La hipótesis general es que la estructura diamétrica actual refleja los patrones locales del uso, extracción, aprovechamientos y manejo del bosque. A escala local, la hipótesis subyacente es que las extracciones de árboles de ciertos diámetros y los daños asociados a su remoción, ocasionan aperturas de dosel de tamaños variables que afectan y/o impulsan la regeneración natural del oyamel. El objetivo de esta investigación es inferir el efecto de las extracciones de árboles sobre la estructura diamétrica de fragmentos del bosque de oyamel en el Monte Tláloc. Se pretende responder a los siguientes cuestionamientos: ¿Existen diferencias estructurales de árboles vivos, muertos no extraídos y tocones de *A. religiosa* entre niveles altitudinales? ¿Existen diferencias significativas en la producción de conos y semillas (fecundidad) de árboles entre niveles altitudinales? ¿Es posible inferir directamente que la extracción de árboles perteneció a cierta categoría diamétrica mediante el análisis estructural de tocones y árboles vivos? y ¿cuál es el efecto de la

extracción selectiva de árboles sobre las estructuras poblacionales y la regeneración natural de *A. religiosa*? Estas preguntas son relevantes para deducir el impacto de las perturbaciones antropógenas ocurridas recientemente sobre la estructura e integridad del bosque.

Materiales y método

Área de estudio. El área de estudio se localiza en el Monte Tláloc (19° 23' 43''-19° 28' 37'' N; 98° 42' 51''-98° 48' 12'' W, entre 3,100 y 3,500 m snm), ubicado en la región norte del parque nacional Iztaccíhuatl Popocatepetl. En el nivel superior (3,500 m snm), *A. religiosa* hace ecotonía con el bosque de *Pinus hartwegii*, en el inferior (3,100 m snm) con el bosque mixto y en el intermedio (3,250-3,400 m snm) forma fragmentos monoespecíficos (Sánchez-González & López-Mata 2003). En el Monte Tláloc, *A. religiosa* se distribuye en pequeñas planicies sinuosas, barrancas, cañadas, partes bajas de las laderas y en pendientes mayores de 40 %, preferentemente en zonas húmedas y protegidas. De acuerdo con Galván (2021), los suelos del bosque de oyamel son negros, profundos, ricos en materia orgánica y de textura media (migajones o francos) con valores de pH que varían de 5.5 a 7.1 y densidad aparente baja y variable (0.46-0.87 gcm⁻³). Dentro de la franja altitudinal de distribución de *A. religiosa* se localizaron tres niveles altitudinales y en cada uno de ellos se establecieron parcelas permanentes de observación (PPO).

Estructura poblacional de *A. religiosa*. En cada nivel altitudinal, se localizaron tres PPO de 50 × 50 m (2,500 m²) cada una (Tabla 1). Dentro de cada PPO todos los individuos de *A. religiosa* con diámetro a la altura del pecho (DAP) ≥ 1.0 cm, fueron localizados, etiquetados y numerados. A todos los individuos se les midió el DAP y se registró su estado (vivo, sano, dañado, tipo de daño o posibles causas de daño, roto, inclinado). Además, se registró y midió el DAP de todos los árboles muertos en pie, y el diámetro de tocones producto de extracciones. La estructura diamétrica dentro y entre niveles altitudinales y la estructura integrada de las nueve PPO se evaluó mediante análisis de distribuciones diamétricas a intervalos de 10 cm por categoría. Estos análisis proporcionan información fundamental sobre la dinámica estructural de *A. religiosa*, así como de la importancia e influencia de su uso, manejo y extracción en el Monte Tláloc. Todos los análisis estadísticos se efectuaron con el software R (R Core Team 2020), versión 4.0.3

Tabla 1. Localización de las parcelas permanentes de observación (PPO) por nivel altitudinal en el Monte Tláloc, Parque Nacional Iztaccíhuatl-Popocatepetl.

Nivel Altitudinal	Altitud (m snm)		
	Latitud Norte (N)		
	Longitud Oeste (W)		
	PPO 1	PPO 2	PPO 3
Superior	3,442	3,455	3,460
	19° 25' 56.6'' N	19° 25' 57.3'' N	19° 25' 58.5'' N
	98° 44' 52.3'' W	98° 44' 49.4'' W	98° 44' 49.4'' W
Intermedio	3,384	3,385	3,347
	19° 26' 19.7'' N	19° 26' 19.2'' N	19° 26' 23.6'' N
	98° 44' 56.5'' W	98° 45' 02.6'' W	98° 45' 07.9'' W
Inferior	3,292	3,234	3,228
	19° 26' 42.5'' N	19° 26' 46.3'' N	19° 26' 45.3'' N
	98° 45' 07.8'' W	98° 45' 11.3'' W	98° 45' 16.3'' W

y varios de sus paquetes asociados. Las distribuciones observadas de los tallos vivos se ajustaron a una distribución log-normal empleando el paquete “*fitdistrplus*” (Delignette-Muller & Dutang 2015).

Árboles reproductivos.- Dentro de las PPO se registraron y midieron todos los árboles en reproducción activa o con producción de conos. A estos árboles se les midió su DAP y altura (ayudados de un clinómetro BRUNTUN Clino-Master™ y cinta métrica), y se estimó su producción de conos mediante la adquisición de fotografías de sus copas. Por otra parte, fuera de las PPO y en cada nivel altitudinal se localizó un número variable de árboles reproductivos a los que se etiquetó y numeró consecutivamente y se midió su DAP. El número total de árboles reproductivos en los tres niveles, dentro y fuera de las PPO, fue de 346. A las copas de estos árboles se les tomó un número variable de fotografías desde varios ángulos hasta cubrir, en lo posible, toda la copa con conos. Las fotografías se adquirieron solo si las copas eran visibles y se podían diferenciar de otras copas y evitar así su bloqueo sobre parte de ellas. Las fotografías se tomaron con una cámara digital réflex (SLR) Nikon® D7000 dotada de un objetivo AF-S DX NIKKOR 18-105 mm f/3.5-5.6G ED VR. Los fotogramas se proyectaron en pantalla para su análisis y el conteo de conos se llevó a cabo con el analizador de imágenes *Image J* (Schneider *et al.* 2012). El número de conos se contrastó entre los tres niveles altitudinales para detectar diferencias con la prueba de Kruskal-Wallis ($P < 0.05$). Se efectuó la prueba de Dunn ajustada de Bonferroni ($P < 0.05$) para examinar las diferencias entre pares de niveles con el paquete “*Tidyverse*” en R (Wickham *et al.* 2019). Se calculó la estadística descriptiva del número total de conos producidos por árbol por nivel altitudinal y para todo el bosque. La producción individual de conos se transformó con el \log_{10} para examinar su relación con el DAP individual tanto para el bosque como por nivel altitudinal. Tal relación se estimó mediante regresión lineal generalizada (GLM) con la función “*logit*” y distribución binomial negativa en el paquete “*MASS*” de R (Venables & Ripley 2002).

Fecundidad (semillas viables).- La fecundidad de *A. religiosa* en los tres niveles altitudinales, se estimó con la recolecta de conos de los árboles reproductivos entre diciembre de 2020 y marzo de 2021, tanto dentro como fuera de las PPO. El número total de conos colectados fue de 197, de los cuales 100 se recolectaron en el nivel de altitud superior, 49 en el intermedio y 48 en el inferior. Se realizaron pruebas de viabilidad de semillas con cloruro de 2, 3, 5-trifeniltetrazolio al 0.1 %, o tetrazolio (Merck®). Las pruebas se llevaron a cabo en cinco lotes de 10 semillas de 10 conos seleccionados aleatoriamente por nivel altitudinal (5 lotes \times 10 semillas \times 10 conos \times 3 niveles). Las pruebas se llevaron a cabo en cajas Petri esterilizadas bajo condiciones de laboratorio durante una hora, en reposo, y posteriormente se observaron y registraron las semillas teñidas por lote. El porcentaje de semillas viables se comparó entre los tres niveles altitudinales para detectar diferencias significativas con la prueba de Kruskal-Wallis ($P < 0.05$). Se realizó una prueba de Dunn ajustada de Bonferroni ($P < 0.05$) para examinar las diferencias entre pares de niveles con el paquete “*Tidyverse*” de R (Wickham *et al.* 2019). Se calculó la estadística descriptiva del número total de semillas viables producidas por árbol por nivel altitudinal y para el bosque. La proporción de semillas viables se empleó para estimar el número de semillas viables por cono contabilizados con los fotogramas tomados a cada árbol reproductivo. La producción individual de semillas viables se transformó con el \log_{10} para examinar su relación con el DAP individual mediante análisis de regresión lineal y no lineal, con el paquete “*MASS*” de R (Venables & Ripley, 2002). Por otra parte, de los conos recolectados, se seleccionaron aleatoriamente 25 para contabilizar el número de brácteas y número de semillas por nivel altitudinal y se calculó su estadística descriptiva.

Árboles muertos y extracción de madera: Se registró el DAP de todos los árboles muertos en pie y de árboles con tallos rotos y muertos. Las distribuciones observadas de estos fueron ajustadas a una distribución log-normal empleando el paquete “*fitdistrplus*” de R (Delignette-Muller & Dutang 2015). Por otra parte, los tocones son remanentes de árboles en fragmentos sujetos a manejo forestal, a la extracción para uso doméstico o a tala ilegal de madera. La extracción selectiva de madera se infirió a partir de la distribución de diámetros de los tocones en las PPO tanto para el bosque como por nivel altitudinal. Tales distribuciones se analizaron con la función de densidad probabilística de mezclas gaussianas en el paquete “*mixtools*” en R (Benaglia *et al.* 2009).

Resultados

Estructura poblacional de Abies religiosa en el Monte Tláloc. El número total de árboles vivos con DAP ≥ 1 cm en las nueve PPO muestreadas (22,500 m²) fue de 2,343, equivalentes a 1,041.3 árboles ha⁻¹. De estos, el 62.44 % pertenecen a la categoría de 1 a 10 cm de DAP (n = 1,463), 9.48 % son árboles entre 10.1 y 20 cm de diámetro (n = 222), 7.68 % son de la categoría entre 20.1 y 30 cm de DAP (n = 180), 7.81 % pertenecen a la clase diamétrica de 30.1 a 40 cm (n = 183) y 6.57 % están en la clase de 40.1 a 50 cm de DAP (n = 154). Se encontró que solo el 2.9 % de los árboles son de la categoría de 50.1 a 60 cm de DAP (n = 68), mientras que en las ocho clases diamétricas subsiguientes se registró el 3.12 % de los árboles (n = 73) en el total del área muestreada (Figura 1A).

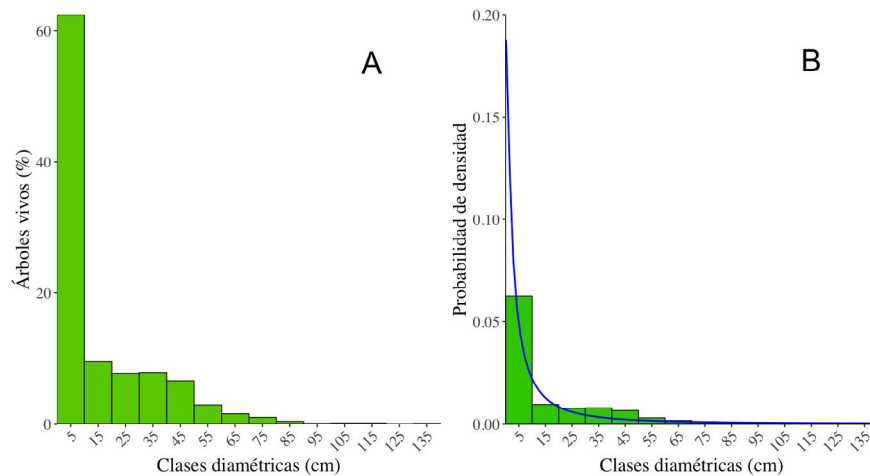


Figura 1. A) Estructura poblacional de *A. religiosa* en el Monte Tláloc agrupada en categorías con intervalos de clase de 10 cm de diámetro a la altura del pecho; B) Función probabilística de la estructura poblacional ajustada.

La Figura 1A, muestra que los árboles más pequeños (DAP ≤ 10 cm) son los más abundantes, mientras que las categorías diamétricas más grandes sus densidades tienden a disminuir substancialmente. El patrón estructural a escala del bosque (2.25 ha), sesgado a la derecha (Figura 1A y 1B), se reprodujo también solo en el nivel superior de los tres niveles altitudinales (Figura 2A). En los niveles intermedio e inferior el patrón de distribución de diámetros, aunque distintos (Figura 2C y 2E), se ajustaron también a la misma función probabilística log-normal. Las distribuciones log-normal ajustadas describieron un proceso decreciente de cambios en densidad en función del incremento en las categorías de diámetro (Figura 2B, 2D y 2F). Esta distribución probabilística de densidad por categoría diamétrica corresponde a una estructura poblacional típica de una especie que se regenera a sí misma bajo el proceso conocido como reducción estable de estados. Por otra parte, el número de árboles asociados a algún factor de daño fueron 98. De estos, 57 % (56) presentó rotura del tallo, 19 % (19) síntomas de secado, 16 % (16) tuvieron tallos inclinados y en el 7 % (7) se registraron tallos postrados sobre el suelo.

Árboles reproductivos y fecundidad.- En 2021, el número total de árboles reproductivos registrados y fotografiados en los tres niveles altitudinales fue de 353; de estos, 119 (33.7 %) en el nivel superior, 129 (36.5 %) en el intermedio y 105 (29.7 %) en el inferior. Los conos de *A. religiosa* son dehiscentes, producen consistentemente dos semillas aladas por bráctea; la dispersión de las semillas es anemócora. Se contabilizó un total de 8,588 conos producidos en todos los árboles reproductivos; de estos el 42.8 % (3,676) se produjeron en el nivel altitudinal superior, el 34.9 % (2,997) en el intermedio y 22.3 % (1,915) en el inferior. El número total de conos por nivel altitudinal fue diferente entre los tres niveles (Kruskal-Wallis: $\chi^2 = 20.1$, $P < 0.0001$, g.l. = 2, n = 346). Un análisis de Dunn ajustado con el método de Bonferroni, detectó diferencias entre el nivel superior y los niveles inferior ($P = 0.00004$) e intermedio (P

= 0.007), pero no entre los niveles intermedio e inferior ($P = 0.432$). En el Tláloc, los árboles sexualmente maduros iniciaron su primera reproducción a los 23.4 cm de DAP y altura de 24.9 m. Sin embargo, los adultos de *A. religiosa* se reproducen consistentemente a partir de los 29 cm de DAP (Figura 3).

Con base en los 346 árboles reproductivos y el número de semillas producidas por cono, se estimó que el número promedio de semillas producidas por árbol fue muy variable, de $11,752.8 \pm 12,300.3$ (min-máx: 466-84,846). Dado que el porcentaje de viabilidad de semillas fue de 41.75 %, el número de semillas viables de *A. religiosa* fue de $4,906.6 \pm 5,293.4$ (min-máx: 171-39,878), lo que significa una reducción en la fecundidad efectiva de los árboles reproductivos del 58.25 % en todo el bosque.

Por otro lado, el número de semillas promedio por cono individual por nivel altitudinal fue homogéneo, con 477 ± 71.1 en el nivel superior, 474 ± 63.1 en el intermedio y 466 ± 75.1 en el inferior. Un análisis de varianza de un

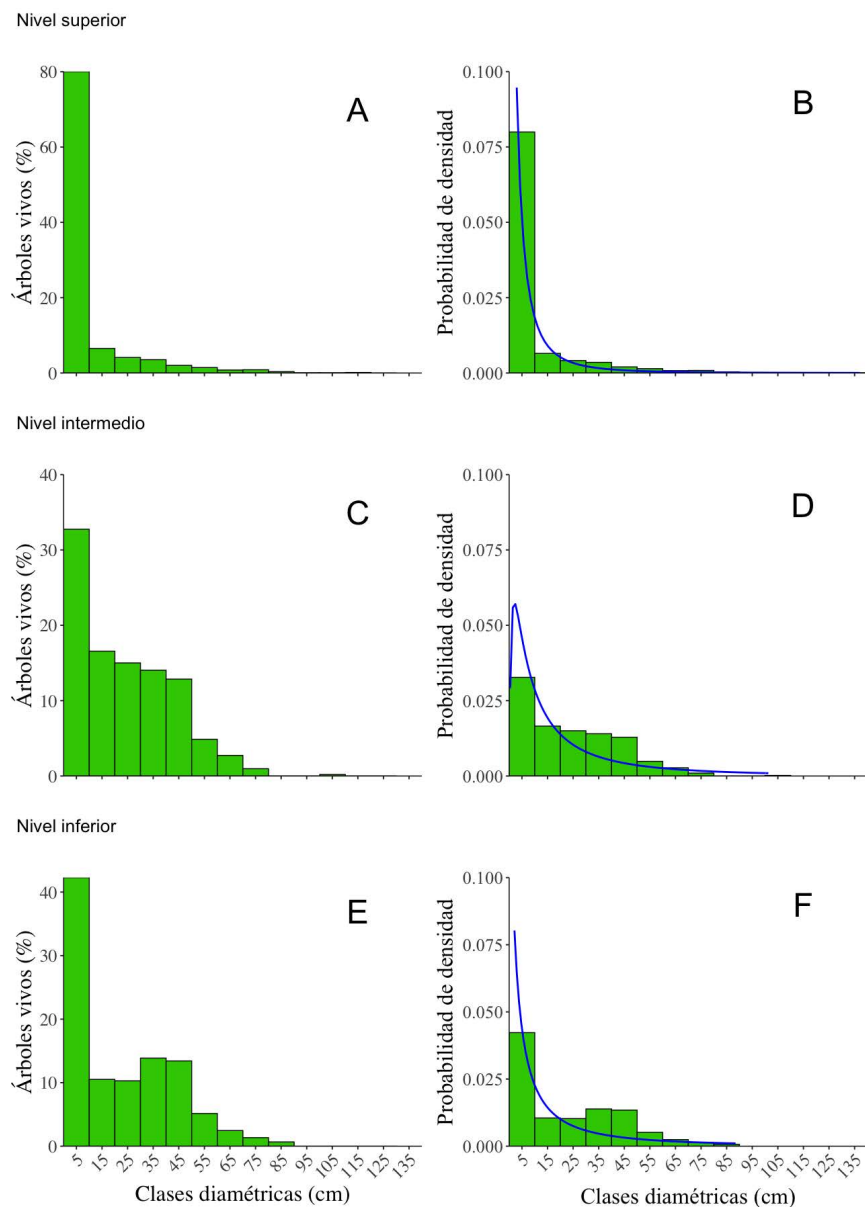


Figura 2. A) Estructura poblacional de *A. religiosa* en el Monte Tláloc en los tres niveles altitudinales; B) Función probabilística de las respectivas estructuras poblacionales ajustadas.

factor no mostro diferencias significativas para el promedio de semillas producidas por cono por nivel altitudinal ($F_{2,27} = 0.072$; $P = 0.931$). Sin embargo, el número promedio de semillas viables por nivel altitudinal (superior: $5,946 \pm 5,333$; intermedio: $5,435 \pm 6,340$ e inferior: $3,119 \pm 3,002$) fue diferente entre los tres niveles (Kruskal-Wallis: $\chi^2 = 27.41$, $P < 0.0001$, g.l. = 2, $n = 346$). Un análisis de Dunn ajustado con el método de Bonferroni, detectó diferencias entre el nivel inferior y los niveles superior ($P < 0.0001$), e intermedio ($P = 0.0014$), pero no entre los niveles superior e intermedio ($P = 0.23$).

La [Figura 3](#) muestra que el número total de conos y semillas viables producidos por árbol reproductivo fue muy variable para el bosque y los niveles altitudinales. La producción de conos, tanto a escala de todo el bosque como para el nivel altitudinal intermedio ([Figura 3A](#) y [3B](#)) tendió a incrementarse significativamente con el aumento en el DAP individual. Sin embargo, tal relación no fue significativa para los niveles superior e inferior ([Figura 3B](#)). Por otra parte, a escala del bosque, el número de semillas viables, aunque también muy variable, se incrementó significativamente con el aumento en el DAP y alcanzó un máximo en los árboles más grandes ([Figura 3C](#)). En contraste, el número máximo de semillas viables en los niveles superior e inferior se alcanzó en árboles con DAP de entre 60 y 70 cm; pero en el nivel intermedio, se presentó en los árboles con $\text{DAP} \geq 90$ cm ([Figura 3D](#)).

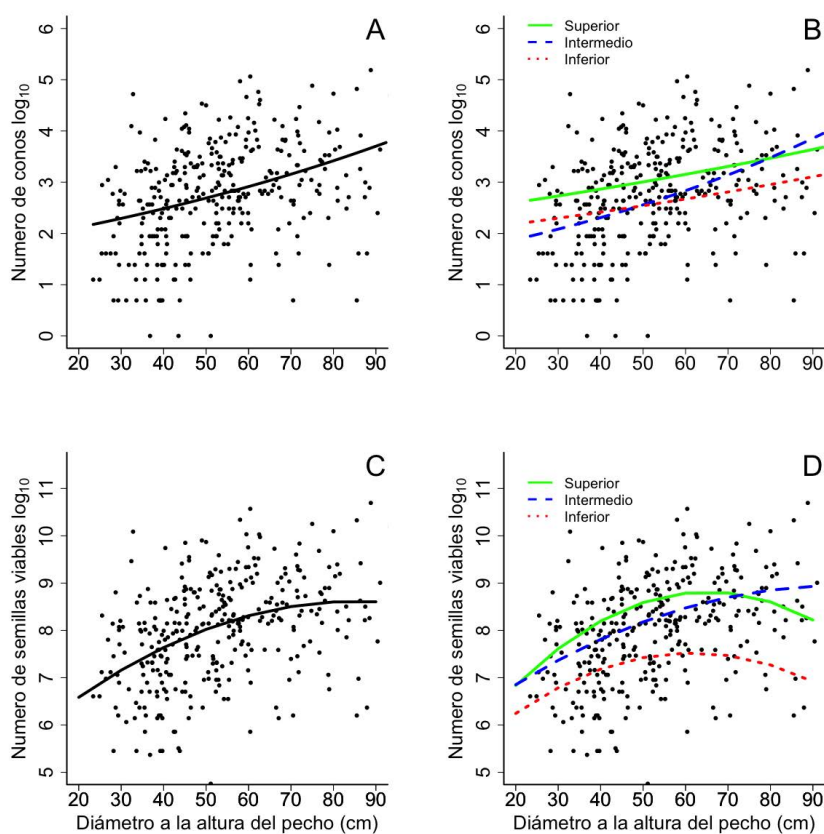


Figura 3. Conos y semillas viables producidos por *A. religiosa* en 2021 en el Monte Tláloc y en tres niveles altitudinales. Las regresiones se obtuvieron mediante dos modelos diferentes: un modelo lineal generalizado con distribución binomial negativa para el \log_{10} del número de conos (A, B), y un modelo cuadrático para el \log_{10} del número de semillas viables (C, D). A) $Y = \exp(0.59) + 0.0079(\text{DAP})$, $\text{pseudo-}R^2 = 0.106$, $P < 0.001$; B) Superior: $Y = \exp(0.86) + 0.0048(\text{DAP})$, $\text{pseudo-}R^2 = 0.059$, $P < 0.15$; Intermedio: $Y = \exp(0.43) + 0.01(\text{DAP})$, $\text{pseudo-}R^2 = 0.168$, $P < 0.01$ e Inferior: $Y = \exp(0.68) + 0.005(\text{DAP})$, $\text{pseudo-}R^2 = 0.023$, $P < 0.32$; C) $Y = 5.15 + 0.081(\text{DAP}) - 0.0005(\text{DAP})^2$, $R^2_{\text{ajust}} = 0.165$, $P < 0.05$; D) Superior: $Y = 4.69 + 0.12(\text{DAP}) - 0.001(\text{DAP})^2$, $R^2_{\text{ajust}} = 0.146$, $P < 0.001$; Intermedio: $Y = 5.61 + 0.069(\text{DAP}) - 0.0004(\text{DAP})^2$, $R^2_{\text{ajust}} = 0.20$, $P < 0.01$; Inferior: $Y = 4.71 + 0.091(\text{DAP}) - 0.0007(\text{DAP})^2$, $R^2_{\text{ajust}} = 0.034$, $P < 0.01$.

Árboles muertos.- El número total de árboles muertos registrados en las 2.25 ha fue de 231. De ellos, el 70.56 % ($n = 163$) pertenecen a la categoría diamétrica más pequeña ($DAP \leq 10$ cm), el 20.35 % ($n = 47$) perteneció a la clase $10.1 \geq DAP \leq 20$ cm y el 9 % ($n = 21$) remanente disminuyó progresivamente con el incremento en la categoría diamétrica. El porcentaje de árboles muertos con $DAP > 50$ cm fue de solo 0.87 % ($n = 2$).

En la [Figura 4](#) se observa la distribución de frecuencias de árboles muertos en el área muestreada, mientras que la [Figura 5](#) muestra también, un sesgo similar a la derecha en los tres niveles altitudinales. El patrón de mortalidad de árboles en el bosque ([Figura 4B](#)) y en los tres niveles altitudinales ([Figura 5](#)) se ajustaron a una función probabilística log-normal que describe los cambios en mortalidad en función de incrementos en las categorías diamétricas.

En general, las causas de muerte de árboles, en cualquier estadio o fase de desarrollo, son imposibles de conocerse *a posteriori*. Sin embargo, la muerte es susceptible de contabilizarse y asociarse a factores de riesgo que se pueden deducir directamente de las observaciones *in situ*. El número de árboles muertos con uno o más factores de muerte asociados ascendió a 180. De estos, 67 % (120) se observó secos y muertos en pie, 27 % (49) presentó el tallo roto y 6 % (11) murió por una combinación de ambos (roto y seco).

Extracción de madera. El número total de tocones registrados en las 2.25 ha muestreadas fue de 279 y sus categorías diamétricas revelaron una distribución de frecuencias bimodal ([Figura 6](#)), que se concentró en las categorías diamétricas de 10 a 30 cm (38 %, $n = 106$) y de 50 a 90 cm (35.5 %, $n = 99$) ([Figura 6A](#)). La [Figura 6B](#), muestra que esta distribución sigue una función probabilística que se ajustó a un modelo de mezclas gaussianas cuyas medias (μ_1 y μ_2) localizan las marcas de clase y sus respectivas desviaciones estándar (σ_1 y σ_2).

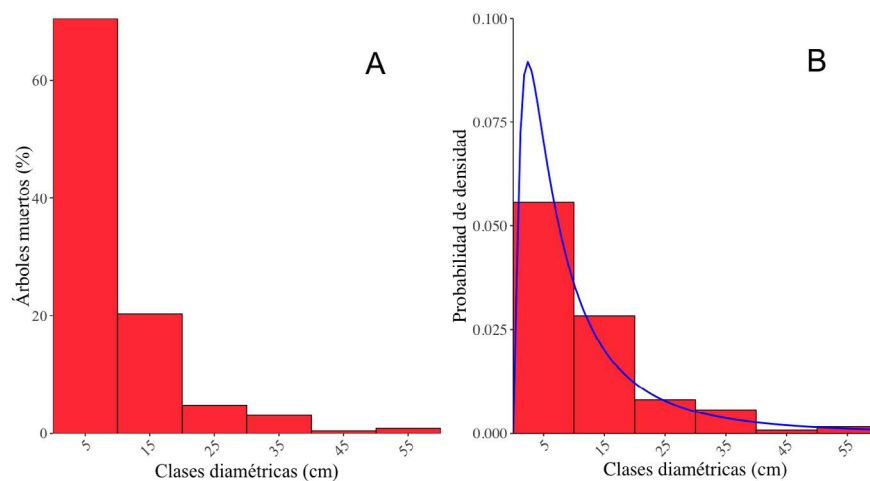


Figura 4. Estructura diamétrica de: A) árboles muertos de *A. religiosa* agrupados en categorías con intervalos de clase de 10 cm de DAP; B) distribución log-normal de árboles muertos de *A. religiosa* en el bosque del Monte Tláloc.

La extracción selectiva de madera en los tres niveles altitudinales resultó consistentemente bimodal aunque concentrada en distintas categorías diamétricas ([Figura 7](#)). En el nivel altitudinal superior se concentró en las clases de 20 a 50 cm y de 60 a 90 cm de DAP ([Figura 7B](#)); mientras que en los niveles altitudinales intermedio e inferior se concentró en las clases de 10 a 30 cm y de 60 a 90 cm de DAP ([Figura 7D](#) y [7E](#)). Un análisis de varianza de un factor ($P < 0.05$) para las medias de los componentes gaussianos menor (μ_1) y mayor (μ_2) mostraron diferencias significativas ($F_{2, 134} = 4.68$; $P < 0.0109$ y $F_{2, 140} = 3.21$; $P < 0.043$) entre los tres niveles altitudinales. Sin embargo, las comparaciones múltiples de medias de Tukey mostraron diferencias solo entre los tocones de menor diámetro (μ_1) del nivel superior con los otros dos niveles inferior ($P < 0.049$) e intermedio ($P < 0.008$). En cambio, los tocones de mayor diámetro (μ_2) mostraron diferencias solo entre los niveles superior e inferior ($P < 0.041$).

Discusión

Estructura poblacional de Abies religiosa en el Monte Tláloc. La distribución de frecuencias por categoría diamétrica sigue una función J-invertida o sigmoidea-rotada, que indica una disminución exponencial de las densidades a través de todos los diámetros, de pequeños a grandes. Esta distribución revela que la mortalidad por categoría diamétrica se compensa por el crecimiento progresivo de árboles de las categorías más pequeñas (Leak 1964). La categoría de árboles con $DAP \leq 10$ cm concentra la densidad más elevada de individuos, los cuales eventualmente sustituirán a los árboles de mayor DAP a una tasa de reemplazo progresivamente menor a través del tiempo. En consecuencia, la transición de una categoría diamétrica a la siguiente es un proceso de reemplazo característico de una especie que

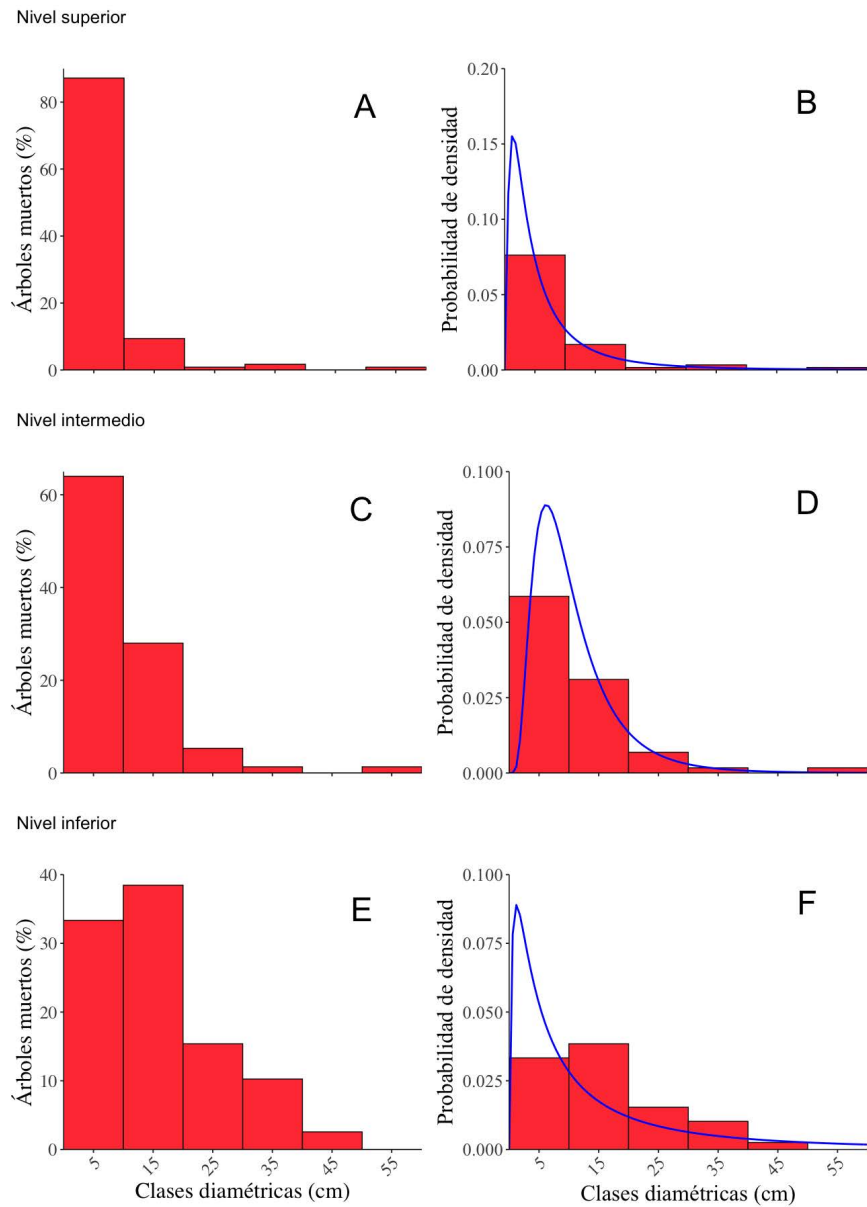


Figura 5. Estructura diamétrica de árboles muertos de *A. religiosa* (A, C, E) y su respectiva distribución. log-normal, por nivel altitudinal (B, D, F) en el Monte Tláloc.

tiende a regenerarse activamente, según el cual los árboles en categorías más pequeñas tienden a reemplazar a los árboles en las categorías con mayor DAP a través del tiempo.

La forma de J-invertida de la función de probabilidad de densidad por categoría diamétrica sugiere que la mortalidad en todas las clases de diámetro se compensa por el crecimiento progresivo de árboles en las categorías inmediatas anteriores. El descenso relativamente abrupto a partir de la segunda categoría diamétrica y la ausencia de picos en cualquier categoría subsiguiente, alude a que el tránsito de individuos de una categoría a la siguiente ocurre según el proceso de disminución estable de estados.

Estructuras similares a la J-invertida han sido reportadas en otras investigaciones conducidas en fragmentos de *A. religiosa*. Pineda-López *et al.* (2013) y Sánchez-Velásquez *et al.* (1991) reportaron estructuras de J-invertida en dos localidades del Parque Nacional Cofre de Perote, Veracruz. Hernández-Álvarez *et al.* (2021) encontraron una estructura sigmoidea-rotada en un bosque de *A. religiosa* sujeto a condiciones de manejo y perturbaciones antropógenas. Con base en los resultados de estos trabajos realizados en espacios geográficos independientes, es posible deducir que *A. religiosa* es una especie que se regenera por medios naturales activa y eficazmente. Su regeneración natural se facilita por la ocurrencia de perturbaciones a pequeña escala, como la caída y muerte de árboles adultos, la caída de ramas y la extracción de árboles de DAP > 50 cm. Las perturbaciones a esta escala, causan aperturas en el dosel del bosque que ocasionan fluctuaciones en la humedad y en la temperatura superficial de los suelos, debido a la incidencia más alta de radiación solar. Tales fluctuaciones promueven la supervivencia y establecimiento de las plántulas de *A. religiosa* durante su primer año de vida y son parte importante de su nicho de regeneración (Hernández Ramírez *et al.* 2022). Así mismo, tanto las plántulas como los arbolitos pequeños de *A. religiosa* (< 133 cm de altura) son tolerantes a la sombra (*observación personal*). Sin embargo, ambos estadios requieren de claros de luz de tamaño pequeño (< 100 m²) y de los cambios inducidos en el suelo superficial para lograr su regeneración exitosa (Hernández Ramírez *et al.* 2022). Bajo claros de luz, la fase de establecimiento se caracteriza por la proliferación de plántulas y arbolitos pequeños que crecen verticalmente con rapidez y extienden horizontalmente sus ramas verticiladas. En el bosque de *A. religiosa* del monte Tlálloc, los claros de tamaño pequeño (< 100 m²) son muy comunes (Montoya *et al.* 2020), lo que proporciona oportunidades específicas para su regeneración natural. El análisis de la fragmentación del bosque hecho por Montoya *et al.* (2020), indica que en las 1,788.8 ha ocupadas por *A. religiosa*, el número de claros de luz < 100 m², varió de 4,665 en 2005 a 10,865 en 2018 con un máximo de 15,970 en 2015. Las plántulas de *A. religiosa* se establecen bajo estas aperturas (< 100 m²), tal como ocurre típicamente a las especies tolerantes a la sombra de otros ecosistemas (Poulston & Platt 1988).

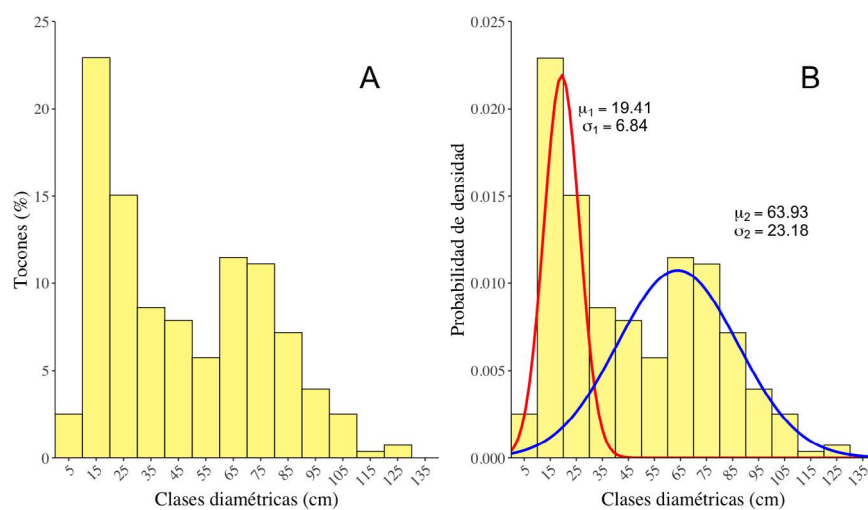


Figura 6. Estructura diamétrica de: A) árboles extraídos (tocones) de *A. religiosa* agrupados en categorías con intervalos de clase de 10 cm; B) Distribución binomial de árboles extraídos en el bosque de *A. religiosa*. La media y desviación estándar de las muestras gaussianas son contrastantes.

Por otra parte, la densidad poblacional de 1,041.3 árboles ha⁻¹ en el Monte Tláloc contrasta significativamente con las encontradas por Endara-Agramont *et al.* (2012) y Hernández-Álvarez *et al.* (2021). Endara-Agramont *et al.* (2012) consignan una densidad de 637 árboles ha⁻¹ en el Parque Nacional Nevado de Toluca (PNNT). Estas diferencias se deben, en parte, a que estos autores incluyeron árboles con DAP ≥ 2.5 cm mientras que en el presente trabajo se incluyeron árboles con DAP ≥ 1 cm. Los mismos autores mencionan que tanto la cosecha de árboles (extracción) como los incendios forestales tienen efectos negativos en la regeneración del bosque, desde el reclutamiento de plántulas hasta la ausencia de arbolitos de tamaño pequeño. Por su parte, las densidades encontradas por Hernández-Álvarez *et al.* (2021) en cinco localidades de Hidalgo varían de 258 en Pueblo Nuevo hasta 950 árboles ha⁻¹ en Tecocomulco. Las tres localidades restantes con densidades intermedias fueron: El Cerezo con 452 árboles ha⁻¹, Xolostitla con

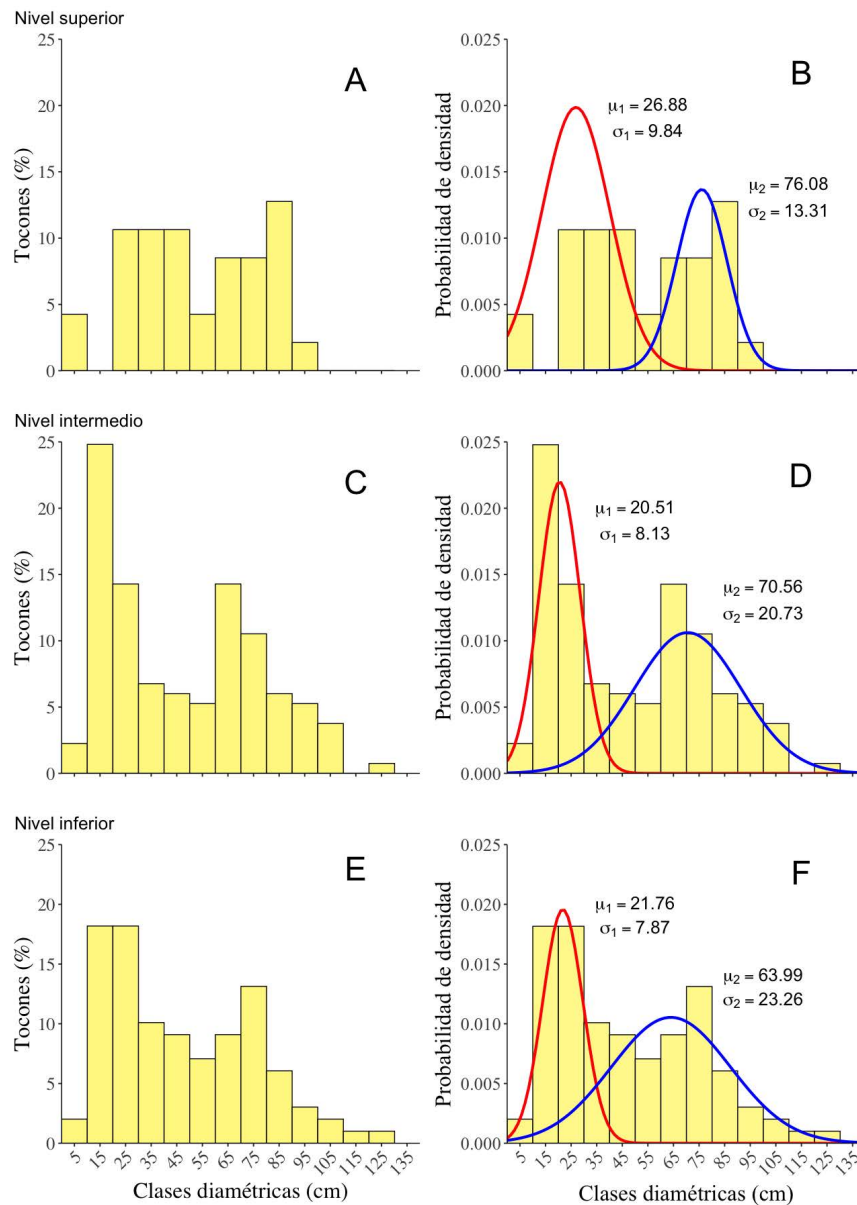


Figura 7. Estructura diamétrica por nivel altitudinal de: árboles extraídos de *A. religiosa* por nivel altitudinal agrupados en categorías con intervalos de clase de 10 cm (A, C, E), y Distribución binomial con media y desviación estándar de las muestras gaussianas contrastantes por nivel altitudinal en el bosque de *A. religiosa* (B, D, F).

600 árboles ha⁻¹ y El Parque Nacional El Chico (PNEC) con 454 árboles ha⁻¹. De acuerdo con estos autores, la localidad de Tecocomulco está sujeta a manejo forestal moderado y contiene la densidad más cercana a la encontrada en el Monte Tláloc con una diferencia de solo 91 tallos ha⁻¹. En cambio, las localidades sujetas a manejo forestal ligero (PNEC y El Cerezo) exhiben densidades extraordinariamente similares entre ellas; Xolostitla con manejo moderado presentó densidades intermedias y Pueblo Nuevo con manejo intenso ostentó la más baja densidad. Estas evidencias sugieren que la regeneración natural de *A. religiosa* en el Monte Tláloc se promueve activamente por los niveles de extracción diamétrica bimodal. El trabajo de Hernández Ramírez *et al.* (2022) sustenta esta aseveración ya que en él se mostró que el nicho de regeneración de *A. religiosa* ocurre bajo condiciones de doseles parcialmente abiertos bajo claros de luz de tamaño pequeño (< 100 m²).

Árboles reproductivos.- La reproducción sexual del árbol más pequeño de *A. religiosa* en el Monte Tláloc, ocurrió a los 23.4 de DAP. Sin embargo, las observaciones y registros de campo indican que los árboles de oyamel se reproducen progresiva y consistentemente desde los 29 cm de DAP. Con base en el conteo de los anillos de crecimiento, Madrigal Sánchez (1967) determinó que el rango de edad a la madurez sexual de *A. religiosa* fluctúa entre 23 y 27 años (promedio 25 años) y DAP de 30 a 38 cm.

El patrón general de reproducción observado de manera consistente en el oyamel indica que tanto para la producción de conos, como la de semillas y la fecundidad efectiva (semillas viables) tiende a incrementarse con aumentos en las categorías diamétricas. Este patrón reproductivo es un rasgo distintivo de importancia en la regeneración natural de la especie, particularmente después de una perturbación ocasionada por la extracción selectiva de árboles que ocasionan claros pequeños en el dosel. Los árboles de diámetro intermedio (50-65 cm de DAP) y los de mayor diámetro (DAP > 90 cm) son los más fecundos y sobre ellos, seguramente se deberá poner mayor atención para evitar poner en riesgo su viabilidad poblacional.

Árboles muertos.- El porcentaje total de árboles de oyamel registrados muertos en todas las categorías corresponden al 9 % (n = 231). De los árboles muertos, la gran mayoría (> 70 %) pertenece a la categoría diamétrica más pequeña (DAP ≤ 10 cm). Un alto porcentaje de árboles murió a consecuencia de ruptura del tallo, lo que hace suponer que éste fue inducido por la caída y muerte de árboles o ramas grandes. Otro porcentaje murió a consecuencia de las maniobras de corte y extracción selectiva de diámetros de valor comercial. La extracción de tales tallos, produjo presumiblemente daños irreversibles en el ápice de árboles pequeños (generalmente ápices rotos) que pueden deberse a la caída de ramas grandes sobre ellos e incluso por la caída de troncos extraídos o bien por la caída de árboles desenraizados. El decaimiento y muerte por desecación de ramas y árboles completos fue otro factor importante de mortalidad en esta categoría diamétrica.

Extracción de madera. La extracción selectiva de árboles deducida a partir de la distribución de frecuencias diamétrica de los tocones fue consistentemente bimodal en el total del área muestreada y en los tres niveles altitudinales. La extracción selectiva de diámetros entre 40 y 90 cm y entre 12 y 26 cm, promueven la formación de claros de luz en el dosel y amplían la variabilidad en la disponibilidad de luz y temperatura del suelo y reducen su humedad relativa.

La formación de claros de luz y la concomitante variabilidad térmica de la superficie del suelo son factores ambientales críticos del nicho de regeneración de *A. religiosa* (Hernández Ramírez *et al.* 2022) y el reclutamiento de árboles pequeños durante la fase de llenado de los claros en el bosque. Tanto las plántulas como los individuos juveniles y pre-reproductivos enfrentan fuerzas selectivas diversas a través de su crecimiento vertical por alcanzar el dosel del bosque. El llenado de los claros de luz después de la ocurrencia de perturbaciones, es parte esencial de la dinámica de los bosques, en contextos espacio-temporales variables (Canham y Marks 1985, Platt & Strong 1989, Yamamoto 2000, He *et al.* 2015). He *et al.* (2015) señalan que las aperturas en el dosel afectan las condiciones y propiedades físicas y químicas del suelo. Las fluctuaciones de las propiedades del suelo en el área de influencia de los claros de luz tienen importancia crítica en la germinación de semillas, el establecimiento de plántulas y en el crecimiento y eventual reclutamiento de árboles a la estructura del bosque. Hernández Ramírez *et al.* (2022) encontraron que el nicho de regeneración

ración de una cohorte de plántulas de *A. religiosa* seguidas durante sus primeros 12 meses de edad en el Monte Tláloc, está definido por la combinación de cuatro covariables ambientales. Estos componentes fueron: 1) la proporción de luz directa que penetra por doseles parcialmente abiertos, 2) la densidad aparente del suelo, 3) la temperatura media de la capa superficial del suelo y 4) la variabilidad de la humedad del suelo. Por otra parte, Montoya *et al.* (2020), mostraron que las perturbaciones en los últimos 15 años ocurridas en el bosque de *A. religiosa* del Monte Tláloc, se deben principalmente a los cambios en el uso del suelo y en menor medida a la extracción selectiva de árboles.

Las perturbaciones a escala de aperturas en el dosel influyen a todos los estratos del bosque, pero los cambios ocasionados por la remoción local de árboles del dosel son más evidentes en el estrato rasante y en la regeneración (Brokaw & Busing 2000, Yamamoto 2000). Las respuestas de las plántulas en estos estratos son importantes porque las plántulas y los arbolitos pequeños representan el acervo de individuos que probablemente se recluten a tamaños más grandes. La composición del estrato rasante en los claros es determinante para la estructura y composición del bosque en fragmentos con régimen de perturbación dominado por el proceso de regeneración en la fase de claros pequeños. La formación de claros de distintos tamaños, formas y configuraciones facilitan la regeneración de *A. religiosa*, tal como ocurre para muchos otros sistemas boscosos (Canham & Marks 1985, Pickett & White 1985, Platt & Strong 1989, Yamamoto 2000). En particular, en el bosque de oyamel, la radiación solar, la temperatura y contenido del agua del suelo son críticos para el establecimiento de las plántulas de *A. religiosa* y la regeneración natural del bosque.

Los resultados muestran que las poblaciones de *A. religiosa* en los tres niveles están sujetas a la extracción preferencial de ciertos diámetros. La extracción de árboles, registró una densidad de 372 tocones ha⁻¹, cuya distribución diamétrica se concentró en tocones que promediaron 19 y 64 cm de DAP. Estos promedios se encontraron dentro de los rangos señalados en el trabajo demográfico de Sánchez-Velásquez *et al.* (2021) para propósitos de manejo y conservación. Por su parte, Pineda-López *et al.* (2013) registró un promedio de 20 cm en los tocones de *A. religiosa* extraídos preferencialmente para elaborar postes o usarse como leña en el Parque Nacional Cofre de Perote. En el Monte Tláloc, las extracciones por nivel altitudinal parecen estar relacionadas con la elevada mortalidad de árboles en las categorías más pequeñas, debido a los efectos de las maniobras de abatimiento y arrastre de los árboles sujetos a extracción.

Aparentemente, la intensidad y nivel de extracción de madera no parecen representar una amenaza que ponga en riesgo la viabilidad poblacional de *A. religiosa*; la categoría diamétrica más pequeña parece beneficiarse de las aperturas debidas a las extracciones. Estos hallazgos constituyen la base para investigar la dinámica poblacional y explorar si las poblaciones de *A. religiosa* bajo las condiciones actuales de perturbación, están creciendo, decreciendo o en equilibrio demográfico. Así mismo, estos análisis permitirán evaluar que tasas vitales (supervivencia, crecimiento o reproducción) tendrán mayor importancia sobre la tasa finita de crecimiento poblacional. En consecuencia, se estará en posibilidad de modelar, el efecto de escenarios potenciales ocasionados por el cambio climático y los debidos a perturbaciones antropogénicas locales, sobre las tasas vitales y la viabilidad poblacional de *A. religiosa* en el Monte Tláloc.

Agradecimientos

Agradecemos a los ejidatarios de “Pueblos Unidos de la Montaña” por permitirnos trabajar en el Monte Tláloc y por las facilidades brindadas en la realización de esta investigación. El autor principal agradece al Consejo Nacional de Humanidades, Ciencia y Tecnología por la beca otorgada de estancia posdoctoral para realizar este proyecto. Agradecemos al Posgrado en Botánica del Colegio de Postgraduados por el apoyo logístico y financiero para desarrollar la presente investigación. La revisión crítica, recomendaciones y sugerencias de dos revisores anónimos ayudaron a mejorar sustancialmente la versión del manuscrito original.

Literatura citada

Alvarado-Rosales D, Hernández-Tejeda T. 2002. Decline of sacred fir in the Desierto de los Leones National Park. In: Fenn M, de Bauer LI, Hernández-Tejeda T, eds. *Urban air pollution and forests: resources at risk in the Mexico City Air Basin*. New York: Springer-Verlag. pp. 243-260. DOI: https://doi.org/10.1007/978-0-387-22520-3_10

- Alvarado D, Bauer LI, Galindo A. 1993. Decline of sacred fir (*Abies religiosa*) in forest park south of Mexico City. *Environmental Pollution* **80**: 115-121. DOI: [https://doi.org/10.1016/0269-7491\(93\)90136-C](https://doi.org/10.1016/0269-7491(93)90136-C)
- Benaglia T, Chauveau D, Hunter DR, Young D. 2009. mixtools: An R Package for Analyzing Finite Mixture Models. *Journal of Statistical Software* **32**: 1-29. DOI: <https://doi.org/10.18637/jss.v032.i06>
- Brokaw N, Busing RT. 2000. Niche versus chance and tree diversity in forest gaps. *Trends in Ecology and Evolution* **15**: 183-188. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(00\)01822-x](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)01822-x)
- Canham CD, Marks PL. 1985. The response of woody plants to disturbance: patterns of establishment and growth. In: Pickett STA, White PS, eds. *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Orlando: Academic Press Inc. p. 197-216. DOI: <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-554520-4.50016-2>
- Challenger A. 1998. *Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México. Pasado, presente y futuro*. México: Comisión Nacional para el Conocimiento de la Biodiversidad, Universidad Nacional Autónoma de México, Agrupación Sierra Madre, SC, 1-848. ISBN: 970-9000-02-0.
- Delignette-Muller ML, Dutang C. 2015. *fitdistrplus: An R Package for Fitting Distributions*. *Journal of Statistical Software* **64**: 1-34. DOI: <https://doi.org/10.18637/jss.v064.i04>
- Endara-Agramont ARE, Maass SF, Bernal GN, Valdez H JI, Fredericksen TD. 2012. Effect of human disturbance on the structure and regeneration of forests in the Nevado de Toluca National Park, Mexico. *Journal of Forest Research* **23**: 39-44 DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/s11676-012-0226-8>
- FAO [Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y Agricultura]. 2021. Evaluación de los recursos forestales mundiales 2020 - Informe principal. Roma. <https://doi.org/10.4060/ca9825es>
- Farjon A. 2017. *A handbook of the World's Conifers*. Leiden. Boston: Brill Academic Publishers, pp 55-1032. ISBN: 9789004324497
- Farjon A, Rusforth KD. 1989. A classification of *Abies* Miller (Pinaceae). *Notes Royal Botanical Garden of Edinburgh* **46**: 59-79.
- Galván EL. 2021. Procesos edáficos en andosols en una catena en el monte Tláloc: estudio multiescalar. MSc. Thesis. *Colegio de Postgraduados*.
- Graham A. 1993. Historical Factors and Biological Diversity in Mexico. In: Ramamoorthy TP, Bye R, Lot A, Fa J, eds. *Biological diversity of Mexico: Origins and Distribution*. New York: Oxford University Press. p. 109-127. ISBN: 0-19-506674-X.
- He Z, Liu J, Su S, Zheng S, Xu D, Wu Z, Hong W, Wang J. 2015. Effects of Forest Gaps on Soil Properties in *Castanopsis kawakamii* Nature Forest. *Plos One* **10**: e0141203. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0141203>
- Hernández-Álvarez AG, Reyes-Ortiz JL, Villanueva-Díaz J, Sánchez-González A. 2021. Variación en la estructura del bosque de *Abies religiosa* (Pinaceae), en diferentes condiciones de manejo y disturbio. *Acta Botánica Mexicana* **128**: e1752. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm128.2021.1752>
- Hernández Ramírez V, López-Mata L, Cruz-Rodríguez JA, Luna Cavazos M. 2022. Nicho de regeneración de *Abies religiosa* (Kunth) Schltdl. & Cham. en el Monte Tláloc, Parque Nacional Iztaccíhuatl-Popocatepetl, México. *Botanical Sciences* **100**: 331-344. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.2912>
- Leak WB. 1964. An expression of diameter distribution for unbalanced, uneven-age stands and forests. *Forest Science* **10**: 39-50.
- Madrigal Sánchez X. 1967. *Contribución al conocimiento de la ecología de los bosques de oyamel (Abies religiosa (H.B.K.) Schl. et Cham.) en el Valle de México*. Boletín Técnico No. 18, DF México: Instituto Nacional de Investigaciones Forestales.
- Montoya E, Guzmán-Plazola RA, López-Mata L. 2020. Fragmentation dynamics in an *Abies religiosa* forest of central Mexico. *Canadian Journal of Forest Research* **50**: 680-688. DOI: <https://dx.doi.org/10.1139/cjfr-2019-0235>
- Pickett STA, White PS. eds. 1985. *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Orlando: Academic Press Inc. 472 pp. DOI: <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-554520-4.50016-2>
- Pineda-López M del R, Ortega Solís R, Sánchez-Velásquez LR, Ortiz-Cerballos G, Vázquez-Domínguez G. 2013.

- Estructura poblacional de *Abies religiosa* (Kunth) Schltl. et Cham., en el ejido el Conejo del Parque Nacional Cofre de Perote, Veracruz, México. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*: 375-385.
- Platt WJ, Strong DR. 1989. Gaps in forest ecology. *Ecology* **70**: 535. <https://doi.org/10.2307/1940194>
- Poulston PL, Platt WJ. 1989. Light regeneration niches. *Bulletin of the Ecological Society of America* **69**: 264. <https://doi.org/10.2307/20167046>
- R Core Team (2020). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>
- Reid WV, Mooney HA, Cropper A, Capistrano D, Carpenter SR, Chopra K, Dasgupta P, Dietz T, Duraiappah AK, Hassan R, Kasperson R, Leemans R, May RM, McMichael AJ, Pingali P, Samper C, Scholes R, Watson RT, Zakri AH, Shidong Z, Ash NJ, Bennett E, Kumar P, Lee MJ, Raudsepp-Hearne C, Simons H, Thonell J, & Zurek MB. 2021. Millennium Ecosystem Assessment. <https://www.millenniumassessment.org/documents/document.439.aspx.pdf>
- Rzedowski J. 1978. *Vegetación de México*. México: Limusa. ISBN: 968-18-0002-8
- Sánchez-González A, López-Mata L. 2003. Clasificación y ordenación de la vegetación del norte de la Sierra Nevada, a lo largo de un gradiente altitudinal. *Anales del Instituto de Biología (Serie Botánica)*. **74**: 43-71.
- Sánchez-Velásquez LR, Pineda-López MR, Hernández-Martínez A. 1991. Distribución y estructura de la población de *Abies religiosa* (H.B.K) Schl. et Cham., en el Cofre de Perote, Estado de Veracruz, México. *Acta Botanica Mexicana* **16**: 45-55. DOI: <http://dx.doi.org/10.21829/abm16.1991.625>
- Sánchez-Velásquez LR, Pineda-López MR, Ibarra-Zavaleta SP, López-Serrano Y. 2021. Fir forest demography using matrix projections: Anomaly precipitation due to climatic change decrease population viability. *Forest Ecology and Management* **482**: 118845. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118845>
- Schneider C, Rasband W, Eliceiri K. 2012. NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature Methods* **9**:671-675. DOI: <https://doi.org/10.1038/nmeth.2089>
- Venables WN, Ripley BD. 2002. *Modern Applied Statistics with S*, Fourth edition. Springer, New York. DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/978-0-387-21706-2>
- Watson JEM, Evans T, Venter O, Williams B, Tulloch A, Stewart C, Thompson I, Ray JC, Murray K, Salazar A, McAlpine C, Potapov P, Walston J, Robinson JG, Painter M, Wilkie D, Filardi C, Laurance WF, Houghton RA, Maxwell S, Grantham H, Samper C, Wang S, Laestadius L, Runting RK, Silva-Chávez GA, Ervin J, Lindenmayer D. 2018. The exceptional value of intact forest ecosystems. *Nature Ecology and Evolution* **2**: 599-610. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0490-x>
- Wickham H, Averick M, Bryan J, Chang W, McGowan LD, François R, Grolemond G, Hayes A, Henry L, Hester J, Kuhn M, Pedersen TL, Miller E, Bache SM, Müller K, Ooms J, Robinson D, Seidel DP, Spinu V, Takahashi K, Vaughan D, Wilke C, Woo K, Yutani H. 2019. Welcome to the tidyverse. *Journal of Open Source Software* **4**: 1686. DOI: <https://doi.org/10.21105/joss.01686>
- Yamamoto SI. 2000. Forest gap dynamics and tree regeneration. *Journal of Forest Research* **5**: 223-229. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF02767114>

Editor de sección: Miguel Olvera Vargas

Contribución de los autores: GAC, diseñó las observaciones, realizó el trabajo de campo, analizó los datos y escribió el manuscrito. LLM, diseñó el proyecto y las observaciones, realizó el trabajo de campo, analizó los datos y escribió el manuscrito. ARR, discutió el diseño, realizó el trabajo de campo, analizó parte de los datos y revisó el manuscrito.