



**María del Rosario Pineda-López · Lázaro Rafael Sánchez-
Velásquez · Juan Carlos Noa-Carrazana**

Ecología, biotecnología y conservación del género Abies en México

Estudios de Abies en México

Lauro 2015

**María del Rosario Pineda-López
Lázaro Rafael Sánchez-Velásquez
Juan Carlos Noa-Carrazana**

**Ecología, biotecnología y
conservación del género *Abies* en
México**

Estudios de *Abies* en México

DR. LAURO LOPEZ MATA

Editorial Académica Española

Impressum / Aviso legal

Bibliografische Information der Deutschen Nationalbibliothek: Die Deutsche Nationalbibliothek verzeichnet diese Publikation in der Deutschen Nationalbibliografie; detaillierte bibliografische Daten sind im Internet über <http://dnb.d-nb.de> abrufbar.

Alle in diesem Buch genannten Marken und Produktnamen unterliegen warenzeichen-, marken- oder patentrechtlichem Schutz bzw. sind Warenzeichen oder eingetragene Warenzeichen der jeweiligen Inhaber. Die Wiedergabe von Marken, Produktnamen, Gebrauchsnamen, Handelsnamen, Warenbezeichnungen u.s.w. in diesem Werk berechtigt auch ohne besondere Kennzeichnung nicht zu der Annahme, dass solche Namen im Sinne der Warenzeichen- und Markenschutzgesetzgebung als frei zu betrachten wären und daher von jedermann benutzt werden dürften.

Información bibliográfica de la Deutsche Nationalbibliothek: La Deutsche Nationalbibliothek clasifica esta publicación en la Deutsche Nationalbibliografie; los datos bibliográficos detallados están disponibles en internet en <http://dnb.d-nb.de>.

Todos los nombres de marcas y nombres de productos mencionados en este libro están sujetos a la protección de marca comercial, marca registrada o patentes y son marcas comerciales o marcas comerciales registradas de sus respectivos propietarios. La reproducción en esta obra de nombres de marcas, nombres de productos, nombres comunes, nombres comerciales, descripciones de productos, etc., incluso sin una indicación particular, de ninguna manera debe interpretarse como que estos nombres pueden ser considerados sin limitaciones en materia de marcas y legislación de protección de marcas y, por lo tanto, ser utilizados por cualquier persona.

Coverbild / Imagen de portada: www.ingimage.com

Verlag / Editorial:

Editorial Académica Española

ist ein Imprint der / es una marca de

OmniScriptum GmbH & Co. KG

Heinrich-Böcking-Str. 6-8, 66121 Saarbrücken, Deutschland / Alemania

Email / Correo Electrónico: info@eae-publishing.com

Herstellung: siehe letzte Seite /

Publicado en: consulte la última página

ISBN: 978-3-659-07185-0

Copyright / Propiedad literaria © 2015 OmniScriptum GmbH & Co. KG

Alle Rechte vorbehalten. / Todos los derechos reservados. Saarbrücken 2015

CAPÍTULO 1

Dinámica poblacional de *Abies guatemalensis*, una especie en peligro de extinción

Lauro López-Mata

Posgrado de Botánica, Colegio de Postgraduados, Campus Montecillo, 56230 Texcoco,
Estado de México. Correos-E: laurolopezmata@gmail.com y lauro@colpos.mx

Resumen

Se investigó la dinámica poblacional de *Abies guatemalensis* siguiendo un enfoque demográfico. Se establecieron dos sitios permanentes de observación; Los Sabinos, un bosque maduro relativamente bien conservado y Los Guajolotes, un sitio perturbado por incendio de copa severo ocurrido hace 25 años. Ambas poblaciones se estructuraron en 11 categorías de tamaños sobre las cuales se construyeron matrices de proyección poblacional y con base en ellas, se calibró un modelo matricial para indagar la estabilidad demográfica en ambas poblaciones. La tasa finita de crecimiento poblacional (λ) en Los Sabinos fue de 1.075, con desviación estándar de ± 0.036 e intervalos de confianza desde 1.0001 hasta 1.1976, mientras que para Los Guajolotes, fue de 1.058 con desviación estándar de ± 0.018 e intervalos de confianza desde 1.0035 hasta 1.1108. Los resultados sugieren que ambas poblaciones de *A. guatemalensis* están en crecimiento y que desde el punto de vista demográfico, no están en peligro de extinción local. Los análisis de elasticidad sugieren que la permanencia de árboles en las fases reproductivas iniciales son las etapas que tienen mayor influencia sobre la tasa finita de incremento poblacional. Esta evidencia sugiere la existencia de una convergencia demográfica sin importar la fase de desarrollo por la que atraviesa, sea un bosque conservado o uno en recuperación después de la ocurrencia de un incendio severo de copa en la población. Se recomienda la creación de claros de luz en bosques conservados concatenados con quemas controladas de hojarasca y materiales leñosos para reducir la acumulación de combustible, disminuir su potencial de ignición y facilitar su regeneración natural. La acumulación de combustible en el suelo incrementaría las probabilidades de ocurrencia de incendios de intensidad y magnitud impredecibles que podrían colocar a *A. guatemalensis* en riesgo de extinción local.

Palabras clave: Demografía, especie en peligro de extinción, tasa de crecimiento poblacional.

Introducción

La pérdida y fragmentación del hábitat debido a los cambios en el uso contemporáneo del suelo, representan las principales amenazas a la biodiversidad debido a que las poblaciones remanentes de especies están reduciendo sus tamaños e incrementando su aislamiento (Groom et al. 2005, Hunter y Gibbs 2007). En el caso particular de México, los cambios en el uso del suelo debidos a los procesos asociados con la expansión de la ganadería concatenada con los incendios forestales son dos de las principales causas antropógenas que amenazan la diversidad biológica del país (Sánchez Colón et al. 2009, Challenger 1998, Peña Jimenez y Neyra González 1998). Los incendios forestales son parte esencial de la dinámica de los bosques y de otros ecosistemas naturales. En los bosques de coníferas, los incendios forestales son la causa primaria de perturbaciones a escalas de resolución variable e imprimen al paisaje un mosaico de fases sucesionales en distintos grados de recuperación (Frelich 2002). A pequeña escala, la formación de claros de luz en áreas pequeñas ($< 200\text{-}250\text{ m}^2$), causada por la caída de ramas o la muerte de árboles son la fuente primordial que mantiene la dinámica de los bosques (Lorimer 1989, Yamamoto 2000). En bosques de coníferas, los incendios forestales de magnitud variable son una fuente importante que contribuye a mantener la dinámica de renovación de sus bosques (Enright 2011).

Abies guatemalensis es una especie catalogada como en peligro de extinción por la NORMA Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-2010 (SEMARNAT 2010) y por Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres (CITES 2013), listada en el Apéndice I, en vigor a partir del 12 de junio 2013. Bajo el Apéndice I,

figuran las especies que están en mayor peligro de extinción, por lo que se prohíbe su comercio internacional, no obstante puede autorizarse su comercio solo bajo condiciones excepcionales, como por ejemplo, para la investigación científica. Además, esta especie fue designada como amenazada en todo su rango de distribución natural por el Servicio para la Vida Silvestre y Pesca de los EE.UU. desde 1979. Fue añadida a la lista de especies en peligro de la IUCN en 1997 por recomendación del Grupo de Especialistas en Confieras (IUCN 2002). Es una especie que la FAO considerada amenazada desde 1986. En este contexto, no es posible extraer, cortar o aprovechar especímenes completos de esta especie, ni tampoco partes de la misma bajo la modalidad de productos forestales no maderables como ramas, exudados, resinas, semillas o conos para su comercialización o venta como ornamental.

En virtud del estatus de protección, conservación y de especie en peligro de extinción de *A. guatemalensis* (SEMARNAT 2010, CITES 2013), resulta inmediato que la conservación efectiva de esta especie requiere de estimaciones actuales y futuras del tamaño de sus poblaciones obtenidas de datos demográficos. Con este propósito, las matrices de proyección poblacional son una herramienta analítica valiosa para generar recomendaciones de conservación y ganar conocimiento sobre el estatus poblacional y proponer estrategias de uso, manejo y conservación de las especies (Silvertown et al. 1996, Heppell et al. 2000b, Menges 2000b, Crone et al. 2011).

En esta investigación se planteó responder las siguientes preguntas: 1) ¿Las poblaciones de *A. guatemalensis*, están estables, declinando o creciendo? y 2) ¿Qué tasas vitales específicas (supervivencia, crecimiento o reproducción), si la hay, deben ser las prioridades para implementar una estrategia de conservación de las poblaciones?. El objetivo fue evaluar el estado demográfico y la tasa de crecimiento poblacional de *A. guatemalensis*, para valorar los efectos de las perturbaciones debidas a incendios de copa severos sobre la tasa de crecimiento poblacional e identificar que tasas vitales tienen el más alto impacto sobre su tasa de crecimiento poblacional.

Materiales y Métodos

Características ecológicas de Abies guatemalensis

Desde el punto de vista ecológico, *A. guatemalensis* presenta características distintivas que lo distinguen de otras especies del mismo género. *Abies guatemalensis*, es una especie intolerante a la sombra que requiere de altos niveles de luz para la supervivencia y crecimiento de sus plántulas. En este contexto, las características ecológicas más importantes de *A. guatemalensis* son: Su intolerancia a la sombra le facilita su respuesta a altos niveles de luz y perturbaciones en dosel del bosque; presenta una regeneración profusa a partir de árboles semilleros remanentes después de la ocurrencia de incendios severos de copa, colonizan fácilmente claros de luz en bosques relativamente maduros; toleran suelos pobres y bajas temperaturas; presentan años semilleros cada 3 o 4 años; presentan una abundante producción de semillas (>40,000 / árbol promedio); la dispersión de sus semillas es anemócora; no desarrollan un reservorio de semillas en el suelo; los árboles juveniles y arbolitos bajo condiciones de dosel abiertas, presentan tasas de crecimiento vertical rápidas (\approx 40-60 cm/año, Donahue, et al. 1985; y observación personal); son árboles monoicos; su polinización es anemófila; se reproducen exclusivamente por medios sexuales; no se regeneran por rebrotes ni por propagación vegetativa y alcanzan la madurez sexual a los 22

cm de diámetro a la altura del pecho (≈ 25 -30 años de edad, observación personal). En el pasado, los especímenes de *A. guatemalensis* se han usado ampliamente en la construcción de casas habitación, tanto para la elaboración de vigas y horcones, como para la fabricación de tabla y tablón útil para paredes, pisos y techos, además del uso generalizado de su madera para leña (Donahue et al. 1985).

Estructura poblacional en bosques contrastantes

Se seleccionaron dos sitios con condiciones ecológicas contrastantes, Los Sabinos y Los Guajolotes. Los Sabinos se localiza a 20°11'56" LN, 104°43'26" LO y 2120 m snm, en él se establecieron cuatro parcelas permanentes de observación de 2500 m² (50m×50m) cada una, con una extensión de 1ha (10,000 m²). Este es un sitio de bosque maduro, relativamente bien conservado y del cual se conoce que no ha sido intervenido ni tampoco ha sufrido incendios en por lo menos 60 años (*com. pers. de Isidro Mata, propietario del predio*). Los Guajolotes se localiza a 20°11'25" LN, 104°43'07" LO y 2270 m snm; en este sitio se establecieron dos parcelas permanentes de observación de 2500 m² (50 m × 50 m) cada una, que totalizan 0.5-ha (5,000 m²). Los Guajolotes, experimentó un incendio de copa severo en 1988, el cual consumió prácticamente todos los árboles de todas las categorías de tamaño. Este sitio presenta una regeneración natural abundante y sesgada hacia las categorías diamétricas pequeñas; los árboles más conspicuos no alcanzan los 8 m de altura pero se pueden encontrar algunos árboles de 20 m de altura como máximo y con 23 (<25) nudos visibles a lo largo del tallo. La edad del rodal en Los Guajolotes es de 25 años.

En ambos sitios de estudio, se registraron todos los individuos de *A. guatemalensis* dentro de sus parcelas. A cada individuo se le registro su diámetro a la altura del pecho (DAP) o su diámetro en el cuello de la planta para arbolitos con alturas inferiores a 1.4 m, su altura con un estadal plegable, su estado (sano, dañado, tipo de daño, derecho, inclinado, etc.) y siempre que fue posible, número de nudos a lo largo de su tallo. Todos los individuos con DAP \geq 1 cm fueron marcados con etiquetas de plástico numeradas consecutivamente.

En Los Sabinos, el tamaño poblacional y la estructura de tamaños en este sitio incluye 467 árboles y arbolitos enraizados dentro de las parcelas. De estos, el 14.8% pertenecen a la categoría de entre 1 y 5 cm de DAP (n=69), 13.3% a la categoría de 5.1 a 10 cm de DAP (n=62), 18.6% son árboles entre 10.1 y 20 cm. de diámetro (n=87), 14.3% entre 20.1 y 30 cm de DAP (n=67); 9.8% entre 30.1 a 40 cm. de DAP (n=46), 5.1% están en la clase de 40.1 a 50 cm. de DAP (n=24). Se observó un ligero incremento en las categorías diamétricas de 50.1 a 60 cm de DAP (n=28) y de más de 60.1 cm de DAP (n=36) que representan el 6 % y el 7.7% del total de la población por hectárea. Por otra parte, en cada parcela se contaron todos los arbolitos pequeños que no alcanzaron un DAP de 1 cm. Estos fueron divididos en dos categorías, uno con alturas entre 30.1 y 100 cm de altura y otro con alturas entre 101 cm y 140 cm. La categoría de plántulas incluyó a individuos con alturas menores o iguales a los 30 cm. Estas plántulas fueron contadas en transectos de 100 m² (50 m × 2 m) o de 750 m² (50 m × 15 m) cada uno dependiendo de la densidad de plántulas observable hasta completar 950 m² y extrapoladas a plántulas por hectárea (Tabla 1).

En cambio, en Los Guajolotes, el número total de individuos con DAP \geq 1 cm enraizados dentro en ambas parcelas fue de 1429. La mayoría de los individuos están representados en la categoría de 1-5 cm de DAP con un total de 951 arbolitos que corresponden al 66.5% del total de la población. La categoría de 5.1-10 cm de DAP está constituida por 343 árboles que representan el 24% del total registrado. En la siguiente

categoría diamétrica de 10.1 a 20 se registraron 126 árboles que representan tan solo el 8.8% de la población. A partir de esta categoría diamétrica, el número total de árboles esta pobremente representado. Así, se registraron solo tres individuos en la clase de 20.1 a 30 cm de DAP; uno en las categorías de 30.1 a 40 y 40.1 a 50 cm de DAP, respectivamente. Se registraron dos árboles en la clase de 50.1 a 60 cm de DAP y dos en la categoría de $DAP \geq 60.1$ cm. Los porcentajes tan reducidos en las distribuciones diamétricas de los 20 cm de DAP en adelante son inequívocamente resultado del incendio que consumió a casi la totalidad de la población de árboles en 1988 ya que solo nueve árboles con $DAP \geq 20$ cm (los de mayor diámetro actual), sobrevivieron al siniestro. En cada parcela se contaron todos los arbolitos pequeños con $DAP < 1$ cm o altura < 1.4 m. Estos fueron divididos en dos categorías, uno con alturas entre 30.1 y 100 cm de altura y otro con alturas entre 101 cm y 140 cm. La categoría de plántulas (individuos con alturas ≤ 30 cm), fueron contadas en tres transectos de $100m^2$ ($50m \times 2m$) y extrapoladas a plántulas por hectárea (Tabla 1). En Los Guajolotes no se encontraron árboles adultos en reproducción en ninguno de los dos censos anuales. La mayoría de los árboles en estas parcelas pertenecen a la categoría de juveniles o en el mejor de los casos se encuentran en una fase pre-reproductiva de su ciclo de vida.

Todos los individuos en ambos sitios fueron re-censados y re-medidos en su altura y en su DAP al año siguiente. En el re-censo se registraron e identificaron, por su número, todos los individuos muertos y los que presentaron daños distintos a los del censo anterior. Con base en estos censos, se estimaron, la supervivencia y mortalidad por categoría diamétrica, así como las probabilidades de permanencia en una categoría dada, las probabilidades de transición de una categoría a otra, y el crecimiento positivo o negativo (retrocesos si los hubiera).

Tabla 1. Estructura de tamaños y densidades poblacionales de *a. guatemalensis* en los dos sitios estudiados. los tamaños están definidos por la altura (ht) y por el diámetro a la altura del pecho (dap) de los individuos.

Categorías	Definición	Tamaños (cm)	Los Sabinos	Los Guajolotes
S ₁	Plántulas	≤ 40 ht	1181	3065
S ₂	Arbolitos pequeños	41–134 ht	33	180
S ₃	Arbolitos grandes	35 ht – ≤ 1 dap	15	92
S ₄	Juveniles 1	1.1 – 5 dap	69	951
S ₅	Juveniles 2	5.1 – 10 dap	62	343
S ₆	Pre-reproductivos	0.1 – 20 dap	87	126
S ₇	Adultos 1	20.1 – 30 dap	67	3
S ₈	Adultos 2	30.1 – 40 dap	46	1
S ₉	Adultos 3	40.1 – 50 dap	26	1
S ₁₀	Adultos 4	50.1 – 60 dap	30	2
S ₁₁	Adultos 5	>60 dap	39	2

Estimación de la fecundidad de árboles adultos

La estimación de la fecundidad de todos los árboles individuales reproductivos censados dentro de las parcelas permanentes de observación se basó en la observación y localización de 100 árboles reproductores dentro y fuera de las parcelas permanentes de observación. Para ello, se realizaron recorridos extensos en gran parte del bosque de *A. guatemalensis* y con la ayuda de binoculares se localizaron árboles en proceso de reproducción sexual y que contenían conos en copas diferenciadas de otros árboles reproductivos para evitar su bloqueo por ramas o copas de otros árboles. A las copas de los árboles seleccionados se les tomó un número variable de fotografías (al menos tres para copas muy pequeñas y máximo 12 para copas muy grandes) hasta cubrir enteramente su copa. Los fotogramas fueron tomados sistemáticamente, tanto de la copa entera, como de la parte superior, parte media y parte basal de la misma. Las fotografías se tomaron con una cámara digital Nikon Coolpix 8700 dotada con un lente cuyos acercamientos permitieron distinguir inequívocamente un cono de otras estructuras sobre la copa el árbol a una distancia mayor a los 30 m. Todos los árboles seleccionados se etiquetaron y numeraron; se les midió su DAP, se estimó su altura y se registró el número de la fotografía y la fecha y hora de su toma. Las fotografías se procesaron en la pantalla “*Paint de Windows*”, ahí los conos se marcaron con un punto blanco y se contó el número de conos que aparecían en el campo de la pantalla; concluido este proceso, se procedió a observar otro campo del mismo fotograma y repetir el proceso hasta agotar las fotografías tomadas a la copa del mismo árbol. Con esta técnica se contó el número total de conos producidos por árbol reproductivo por clase diamétrica. Aunque con sus limitaciones, ésta técnica dio buenos resultados ante la imposibilidad de cosechar conos directamente de los árboles reproductivos a 30-40m de altura. Los conos tienden a concentrarse sobre la parte distal de las ramas y sobre el ápice del tronco. Los conos de *A. guatemalensis* son dehiscentes, producen consistentemente dos semillas por bráctea y sus semillas aladas son anemócoras.

En campo, se colectaron conos maduros a los que se les contó el número de brácteas. La fecundidad promedio por clase diamétrica se estimó con el número de semillas potencialmente contenidas por cono multiplicado por el número de conos contados o producidos por árbol por clase diamétrica (Tabla 2).

Tabla 2. Fecundidad promedio estimada por categoría diamétrica de *a. guatemalensis*, con base en 100 árboles reproductores de dentro y fuera de las parcelas permanentes de observación.

DAP (cm)	Número promedio de conos	Fecundidad promedio
20.0 - 30	25	7 495
30.1 - 40	39	11 975
40.1 - 50	96	29 070
50.1 - 60	135	40 791
60.1 - 70	182	55 247
70.1 - 80	223	69 683
> 80	287	90 542

El patrón general observado en el campo y en la evaluación de la fecundidad corrobora la tendencia de los árboles a incrementar la producción promedio de conos y semillas con incrementos en su categoría diamétrica. Sin embargo, se reconoce la existencia

de una amplia variación espacio-temporal en la producción promedio de conos y semillas de la especie durante el tiempo de las observaciones en la zona de estudio.

Modelo de proyección poblacional

La estructura del modelo de proyección poblacional empleado en este análisis es una extensión del modelo matricial tipo Lefkovitch (Caswell 2001). La estructura básica está dada por la ecuación $\mathbf{n}(t+1) = \mathbf{A}\mathbf{n}(t)$, donde, $\mathbf{n}(t)$ es un vector columna cuyos elementos n_i son el número de individuos en cada estado del ciclo de vida de la especie y representan la estructura de la población en el tiempo t , y $\mathbf{n}(t+1)$ es el vector para la población en el siguiente período de tiempo. \mathbf{A} es una matriz cuadrada no negativa, cuyos elementos a_{ij} definen las probabilidades de transición entre los estadios en un intervalo de tiempo dado. Cada elemento en la primera fila representa la fecundidad promedio de un individuo en estado j , y define la contribución de cada estado j al estado de plántula. En este caso, la fecundidad promedio es cero para todos los estadios pre-reproductivos del ciclo de vida. Los elementos en la diagonal principal (a_{ij} con $i=j$) representan la probabilidad de permanecer en ese mismo estadio después de un tiempo dado. Los elementos en la diagonal principal toman en cuenta tanto la mortalidad como el crecimiento y representan el producto de la proporción de individuos que permanecen en el estadio i -veces la supervivencia en ese estadio. Los elementos en la sub-diagonal (a_{ij} , con $i-1=j$) definen las probabilidades de transición de un estadio al siguiente en un intervalo de tiempo y representan el producto de la proporción de individuos que se mueven o transitan al estado $j+1$ veces la supervivencia del estado j . Excepto para los elementos asociados con la fecundidad, los valores máximos que una probabilidad de transición a_{ij} podría alcanzar es 1. Las contribuciones asociadas con la fecundidad representan el número promedio de semillas producidas por individuo maduro en una categoría de estado particular y por lo tanto puede ser mayor que 1.

Multiplicando repetidamente la matriz cuadrada \mathbf{A} por el vector columna resultante de cada iteración, producirá eventualmente el valor característico dominante (λ), y sus vectores característicos derecho (\mathbf{w}) e izquierdo (\mathbf{v}). Esos valores son las medidas de la tasa finita de crecimiento poblacional (λ), la distribución estable de cada categoría de tamaños (\mathbf{w}), y el valor reproductivo específico de cada categoría de tamaño (\mathbf{v}). Por otra parte, los análisis de sensibilidad y elasticidad indican los efectos absoluto y relativo que los cambios en las transiciones demográficas podrían tener sobre la tasa de crecimiento poblacional de la especie en cuestión. En el caso particular de *A. guatemalensis*, solo se examinó el resultado del análisis de elasticidad para identificar la importancia de los efectos relativos de una tasa vital particular (i.e. supervivencia, crecimiento o reproducción) sobre λ (de Kroon et al. 1986, Benton y Grant 1999, Heppell et al. 2000a, Caswell 2001).

Construcción de la matriz de proyección

Existen dos tipos de enfoques para definir las clases o categorías de tamaños, el numérico (Vandermeer 1978, Moloney 1986) y el biológico (Lefkovitch 1965, Werner 1975). El primero se basa en la maximización del tamaño de la muestra dentro de las categorías, minimizando los estimadores del crecimiento o supervivencia; mientras que el segundo se basa en los tamaños, el sexo o los estadios del desarrollo de los individuos en la población. Se eligió el enfoque biológico combinando la reproducción con el criterio de los tamaños porque la reproducción varió mucho más con el tamaño que la supervivencia. La población de *A. guatemalensis* se estructuró en 11 categorías (S_1 - S_{11}), que caracterizan su ciclo de vida

completo. La figura 1, muestra el modelo grafico que describe la progresión del desarrollo de *A. guatemalensis*, desde el estado de plántulas (S_1) hasta el de árboles adultos de la categoría diamétrica mas grande observada (S_{11}), pasando progresivamente por los diámetros o tamaños intermedios. Las 11 categorías se estructuraron en tamaños reproductivos y no reproductivos; los no reproductivos incluyeron los tamaños de S_1 a S_6 : S_1 , plántulas (≤ 30 cm de altura); S_2 , arbolitos pequeños (31–150 cm de altura); S_3 , arbolitos medianos (151 cm de altura hasta $DAP \leq 1$ cm); y S_4 , juveniles pequeños ($DAP \geq 1-5$ cm); S_5 , juveniles grandes ($DAP \geq 5.1-10$ cm) y S_6 , pre-reproductivos ($DAP \geq 10.1-20$ cm). Los tamaños reproductivos se estratificaron en cinco categorías (S_7-S_{11}) porque son remarcablemente distintas en su DAP y en sus fecundidades: S_7 , adultos1 ($DAP \geq 20.1-30$ cm); S_8 , adultos2 ($DAP \geq 30.1-40$ cm); S_9 , adultos3 ($DAP \geq 40.1-50$ cm); S_{10} , adultos4 ($DAP \geq 50.1-60$ cm); y S_{11} , adultos5 ($DAP > 60$ cm). La categoría de tamaño S_7 se seleccionó como la clase inicial de árboles reproductivos porque en las parcelas de observación el diámetro mínimo de árboles observados en su primer evento reproductivo fue a partir de un $DAP \geq 22.5$ cm.

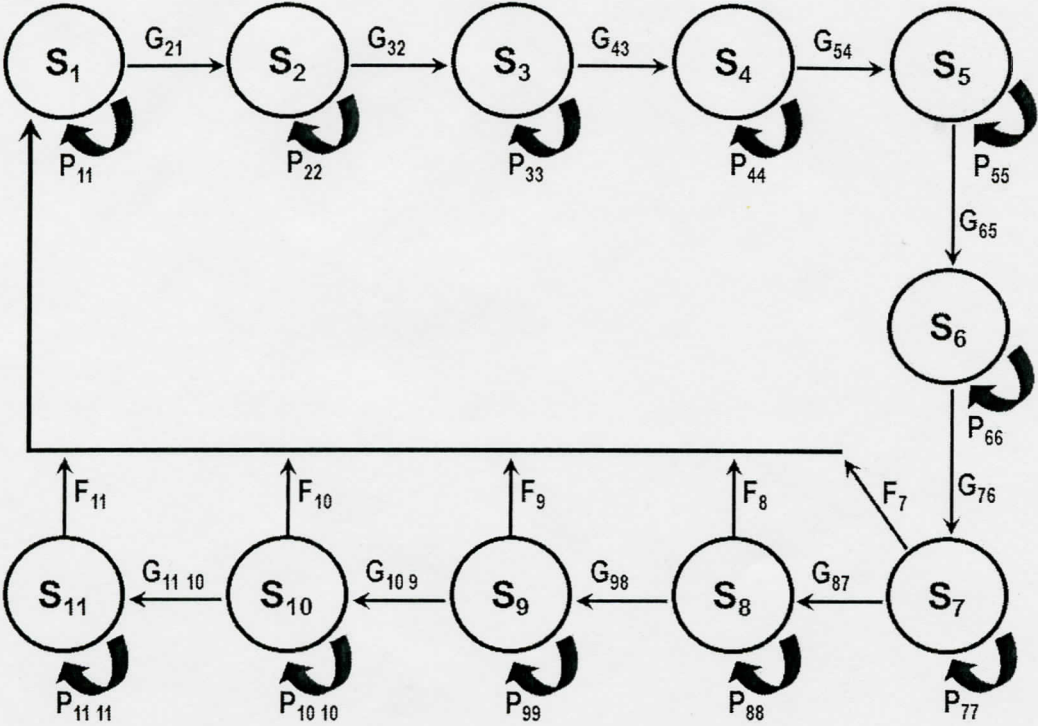


Figura 1. *Abies guatemalensis*_ López-Mata, Lauro

Figura 1. Modelo gráfico del ciclo de vida de *abies guatemalensis* empleado en el analisis matricial y demografico.

El modelo gráfico del ciclo de vida muestra que los individuos de *A. guatemalensis* en una categoría particular i pueden sobrevivir, crecer y/o transitar a una categoría $i+1$ con probabilidad G_i ; o bien pueden sobrevivir y permanecer en el mismo tamaño i con una probabilidad P_i , o morir.

Durante la fase reproductiva, *A. guatemalensis* produce un número variable de conos y semillas, cuyos valores F_i , dependientes del tamaño se incorporan directamente a la categoría S_1 . En este caso, el estado de semilla no existe y se omitió debido a que *A. guatemalensis* no desarrolla un banco de semillas en el suelo ya que éstas germinan rápidamente después de su dispersión dentro de un lapso de no más de 4 semanas o mueren. Los elementos de la fecundidad se localizan en la primera fila de la matriz de proyección, excepto en los primeros elementos de la fila, que corresponden a la fase no reproductiva del ciclo de vida.

El cambio en la estructura poblacional y su tamaño en el tiempo se simuló mediante el modelo matricial calibrado para las 11 categorías diamétricas del ciclo de vida de la especie y para los dos sitios con historias de perturbación contrastantes. Uno, relativamente bien conservado (Los Sabinos) y sin evidencia de que se haya incendiado en los últimos 60 años, y otro (Los Guajolotes) siniestrado en 1988, hace 25 años, con un incendio de copa severo que dejó unos cuantos árboles en pie.

Los análisis se realizaron con el programa Lamnda amablemente facilitado por Elena Alvarez-Buylla, que estima tanto la tasa finita de incremento poblacional $\lambda \pm$ una desviación estándar; la distribución estable de tamaños (w), el valor reproductivo (v), y los análisis de sensibilidad y elasticidad. Se empleó un análisis de verosimilitud-log proporcional (log-likelihood ratio) para examinar si la distribución estable de tamaños (w) de las poblaciones proyectadas diferían significativamente de las distribuciones de tamaños observadas (Zar 1999).

Adicionalmente, se estimaron los intervalos de confianza de λ al 95% corriendo 10,000 re-muestreos (bootstrap) de los datos originales mediante el paquete “popbio” en R (R Development Core Team, 2009).

Resultados

Sitio Los Sabinos

Con base en las observaciones de los árboles individuales tanto dentro como fuera de las parcelas permanentes de observación en Los Sabinos, el tamaño observado de la primera reproducción fue de 22.5 cm de DAP, mientras que la reproducción consistente se presentó a partir de los 25 cm de DAP en adelante. El número de árboles reproductivos dentro de las parcelas permanentes de observación fue muy variable. En total, en el sitio Los Sabinos se registraron 426 individuos con $DAP \geq 1$ cm, de los cuales el 48.8% (208) fueron árboles con $DAP \geq 20$ cm. De éstos, solo el 22.1% (46) produjeron conos y semillas en 2006. Sin embargo, la reproducción de adultos dentro de las cuatro parcelas varió ampliamente. Así, de los 208 árboles adultos, 5 se reprodujeron en una de las parcelas, mientras que en las otras tres remanentes, se registraron 8, 16 y 17 árboles reproductivos que equivalen a un porcentaje de 15.1, 14.5, 25.0 y 29.8%, respectivamente. Dentro de estas parcelas, ninguno de los árboles adultos se reprodujo en 2007.

La reproducción de los árboles en Los Sabinos siguió un patrón distintivo. En la Tabla 3 se muestra dicho patrón observándose que los árboles adultos de mayor diámetro tendieron a producir conos y semillas en mucha mayor proporción que los árboles de las categorías de menor diámetro. Nótese que a partir de la categoría S_9 en adelante, la proporción de árboles reproductivos tendió a incrementarse consistentemente. La Tabla 4 muestra las probabilidades

de transición para los individuos en cada categoría de tamaño de la población así como la fecundidad promedio específica de la clase de tamaño de *A. guatemalensis*.

Tabla 3. Número de árboles adultos (n) y reproductivos (r) de *a.guatemalensis* en los sabinos agrupados por categoría diamétrica.

Categoría	DAP	N	R	R (%)
S ₇	20.1-30.0	67	1	0.015
S ₈	30.1-40.0	46	2	0.043
S ₉	40.1-50.0	26	6	0.231
S ₁₀	50.1-60.0	30	18	0.600
S ₁₁	>60	39	19	0.487

Tabla 4. Matriz de transición para la población de *a. guatemalensis* en los sabinos. los elementos de la matriz se redondearon a tres decimales.

	S ₁	S ₂	S ₃	S ₄	S ₅	S ₆	S ₇	S ₈	S ₉	S ₁₀	S ₁₁
S ₁	0.590	0	0	0	0	0	1124	1796	4360	6119	20602
S ₂	0.010	0.848	0	0	0	0	0	0	0	0	0
S ₃	0	0.121	0.333	0	0	0	0	0	0	0	0
S ₄	0	0	0.600	0.725	0	0	0	0	0	0	0
S ₅	0	0	0	0.0725	0.677	0	0	0	0	0	0
S ₆	0	0	0	0	0.064	0.816	0	0	0	0	0
S ₇	0	0	0	0	0	0.034	0.940	0	0	0	0
S ₈	0	0	0	0	0	0	0.060	0.978	0	0	0
S ₉	0	0	0	0	0	0	0	0.022	0.923	0	0
S ₁₀	0	0	0	0	0	0	0	0	0.038	0.833	0
S ₁₁	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.167	0.999

Asumiendo linealidad, invariabilidad temporal y denso-independencia en el modelo matricial (Caswell 2001), la tasa finita de crecimiento poblacional fue de 1.075, con desviación estándar de ± 0.036 e intervalos de confianza desde 1.0001 hasta 1.1976. El valor de λ obtenido indica que en Los Sabinos, la población de *A. guatemalensis* se está incrementando. La distribución estable de tamaños (w) de la población proyectada (Tabla 3) fue significativamente distinta de la distribución de tamaños observada (G=7602.59; g.l.=10; P<<0.001). El modelo de proyección predice una distribución estable de tamaños extremadamente asimétrica, concentrada en una elevada proporción (93.6%) de plántulas pequeñas (S₁). Esta asimetría contrasta enormemente con la baja proporción de individuos en las categorías subsiguientes (Tabla 5).

El valor reproductivo (v) o la contribución esperada de cada categoría de tamaño al crecimiento poblacional futuro se incrementó progresivamente de las categorías de tamaños iniciales hasta las clases diamétricas mayores. La Tabla 5 muestra que la proporción más elevada de valor reproductivo se concentró primordialmente en las tres categorías de adultos de mayor tamaño (S₉, S₁₀ y S₁₁). Estas categorías contribuyen con el 90% al crecimiento

poblacional proyectado; mientras que las categorías S_7 y S_8 correspondientes a la primera reproducción y siguiente, tomadas juntas contribuyen con el 9.7% al crecimiento de la población bajo condiciones de relativamente bien conservadas y exentas de incendios por más de 60 años. En contraste, la contribución de las seis categorías no reproductivas (S_1 - S_6), contribuyen conjuntamente con menos del 1% (0.64%) al crecimiento poblacional de *A. guatemalensis*.

Tabla 5. Disribución estable (w) y contribución relativa al crecimiento poblacional proyectado (v) por categoría para la población de los sabinos.

Estado	Distribución estable (w)	Valor reproductivo (v)
S_1	0.93652481	0.00000157
S_2	0.04197215	0.00007497
S_3	0.00685768	0.00014023
S_4	0.01173695	0.00017339
S_5	0.00213809	0.00083884
S_6	0.00053236	0.00517205
S_7	0.00013607	0.03886418
S_8	0.00008380	0.05825186
S_9	0.00001197	0.13001632
S_{10}	0.00000190	0.33621292
S_{11}	0.00000422	0.43025365

De acuerdo con los análisis de elasticidad (Tabla 6), la tasa de crecimiento poblacional proyectada (λ) para la población de Los Sabinos, resultó sensible a la permanencia de árboles adultos en el estado de su primera reproducción (a_{77}), seguido de su permanencia en la siguiente categoría de adultos (a_{88}). Esto sugiere que la supervivencia y permanencia de árboles en las categorías diamétricas entre 20.1 y 30 cm de DAP (S_7) y entre 30.1 y 40 cm de DAP (S_8) son las clases de tamaños que influyen más fuertemente sobre la tasa finita de crecimiento poblacional (Tabla 6). En consecuencia, es en estas categorías de tamaños sobre las cuales habría que concentrar la atención en la propuesta de estrategias de uso, manejo y conservación de *A. guatemalensis*.

Tabla 6. Matriz de elasticidades para la población de *abies guatemalensis* en los sabinos. los elementos de la matriz se redondearon a tres decimales.

	S ₁	S ₂	S ₃	S ₄	S ₅	S ₆	S ₇	S ₈	S ₉	S ₁₀	S ₁₁
S ₁	0.031 6	0	0	0	0	0	0.008 5	0.008 3	0.002 9	0.000 6	0.004 8
S ₂	0.025 2	0.094 3	0	0	0	0	0	0	0	0	0
S ₃	0	0.025 2	0.011 3	0	0	0	0	0	0	0	0
S ₄	0	0	0.025 2	0.052 1	0	0	0	0	0	0	0
S ₅	0	0	0	0.025 2	0.042 9	0	0	0	0	0	0
S ₆	0	0	0	0	0.025 2	0.079 3	0	0	0	0	0
S ₇	0	0	0	0	0	0.025 2	0.175 6	0	0	0	0
S ₈	0	0	0	0	0	0	0.016 7	0.168 6	0	0	0
S ₉	0	0	0	0	0	0	0	0.008 4	0.050 7	0	0
S ₁₀	0	0	0	0	0	0	0	0	0.005 5	0.018 8	0
S ₁₁	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.004 8	0.064 1

Sitio Los Guajolotes

La Tabla 7 muestra las probabilidades de transición promedio para los individuos en cada clase de tamaño en Los Guajolotes, así como la fecundidad promedio específica de la categoría de tamaño de *A. guatemalensis*. En esta población, la tasa finita de crecimiento poblacional fue de 1.058 con desviación estándar de ± 0.0177 e intervalos de confianza desde 1.0035 hasta 1.1108 lo que sugiere que la población de *A. guatemalensis* en este sitio, también se está incrementando. Por otra parte, de acuerdo con el análisis de verosimilitud-log proporcional (Zar 1999), la distribución estable de tamaños (w) de la población proyectada en Los Guajolotes (Tabla 8) fue significativamente diferente de la distribución de estados observada ($G=19485.69$; g.l.=10; $P<<0.001$).

Tabla 7. Matriz de transición para la población de *a. guatemalensis* en los guajolotes. los elementos de la matriz se redondearon a tres decimales.

	S ₁	S ₂	S ₃	S ₄	S ₅	S ₆	S ₇	S ₈	S ₉	S ₁₀	S ₁₁
S ₁	0.008	0	0	0	0	0	1124	1796	4360	6119	20602
S ₂	0.002	0.839	0	0	0	0	0	0	0	0	0
S ₃	0	0.111	0.641	0	0	0	0	0	0	0	0
S ₄	0	0	0.261	0.866	0	0	0	0	0	0	0
S ₅	0	0	0	0.075	0.913	0	0	0	0	0	0
S ₆	0	0	0	0	0.087	0.960	0	0	0	0	0
S ₇	0	0	0	0	0	0.032	1	0	0	0	0
S ₈	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
S ₉	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
S ₁₀	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
S ₁₁	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.9999

El modelo de proyección para la población Los Guajolotes, predice también una distribución estable de tamaños extremadamente asimétrica (97.9%) y altamente concentrada en la categoría de plántulas pequeñas (S₁). Sobresale que el 1.02% de los individuos se concentren en la categoría de plántulas grandes (S₂) y que el restante 1.09% esté repartido en las nueve categorías remanentes (Tabla 8). El valor reproductivo o la contribución esperada de cada categoría al crecimiento poblacional futuro (ν) se incrementó progresivamente de las categorías de tamaño más pequeñas hasta las clases diamétricas más grandes. La Tabla 7 muestra que la proporción más elevada de valor reproductivo se concentró principalmente en las tres categorías de adultos de mayor diámetro (S₉, S₁₀ y S₁₁), las cuales contribuyen con casi el 90% al crecimiento proyectado de la población; en tanto que las categorías de adultos S₇ y S₈ correspondientes a la primera reproducción y siguiente, tomadas juntas contribuyen con el 8.4%. En contraste, la contribución de las categorías no reproductivas (S₁-S₆), contribuyen con tan solo el 2.15% al crecimiento poblacional.

Tabla 8. Distribución estable (w) y contribución relativa al crecimiento poblacional proyectado (v) por categoría para la población de los guajolotes.

Estado	Distribución estable (w)	Valor reproductivo (v)
S_1	0.97892850	0.00000168
S_2	0.01018510	0.00077309
S_3	0.00271324	0.00152731
S_4	0.00368758	0.00244195
S_5	0.00188746	0.00627811
S_6	0.00168314	0.01046993
S_7	0.00091497	0.03234737
S_8	0.00000000	0.05168673
S_9	0.00000000	0.12547557
S_{10}	0.00000000	0.17609749
S_{11}	0.00000000	0.59290077

El análisis de elasticidad (Tabla 9) mostró que la tasa de crecimiento poblacional proyectada (λ) para la población en Los Guajolotes, resultó también muy sensible a la permanencia de árboles adultos en la categoría diamétrica de su primera reproducción (a_{77}), seguido de la permanencia de la categoría de árboles pre-reproductivos a_{66} y juveniles a_{55} (Tabla 8). Esto sugiere que la permanencia de árboles en la categorías reproductiva S_7 (DAP 20.1 a 30 cm), pre-reproductiva S_6 (DAP 10.1 a 20 cm) y juvenil S_5 (DAP 5.1 a 10 cm) son las categorías diamétricas que tienen mayor importancia sobre la tasa finita de crecimiento poblacional (Tabla 8). En consecuencia, es en estas categorías en las cuales se debe concentrar la atención al proponer alguna estrategia de uso, manejo y conservación de *Abies guatemalensis*.

Tabla 9. Matriz de elasticidades para la población de *a. guatemalensis* en los guajolotes. los elementos de la matriz se redondearon a tres decimales.

	S ₁	S ₂	S ₃	S ₄	S ₅	S ₆	S ₇	S ₈	S ₉	S ₁₀	S ₁₁
S ₁	0.0001	0	0	0	0	0	0.0200	0	0	0	0
S ₂	0.0200	0.0763	0	0	0	0	0	0	0	0	0
S ₃	0	0.0200	0.0307	0	0	0	0	0	0	0	0
S ₄	0	0	0.0200	0.0902	0	0	0	0	0	0	0
S ₅	0	0	0	0.0200	0.1250	0	0	0	0	0	0
S ₆	0	0	0	0	0.0200	0.1956	0	0	0	0	0
S ₇	0	0	0	0	0	0.0200	0.3421	0	0	0	0
S ₈	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
S ₉	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
S ₁₀	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
S ₁₁	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Discusión

La estructura de tamaños, reproducción y supervivencia observadas a través del ciclo de vida de *A. guatemalensis* sugieren que los niveles actuales de reclutamiento y estructuras poblacionales podrían ser suficientes para mantener las poblaciones en crecimiento continuo. Sin embargo, la forma de las curvas de distribución de tamaños sugieren también que en la categoría de plántulas ocurren las más altas tasas de mortalidad, seguidas de las mortalidades en las categorías de tamaños de arbolitos pequeños que en cualquier otra categoría de tamaños.

Los valores de λ obtenidos para las dos poblaciones de *A. guatemalensis* estudiadas ($\lambda_{\text{Los Sabinos}} = 1.075 \pm 0.036$ y $\lambda_{\text{Los Guajolotes}} = 1.058 \pm 0.0177$), están dentro de los rangos de las tasas de incremento poblacional obtenidas para otras especies de *Abies* y debajo de la mayoría de otras especies de coníferas. Por ejemplo, los valores de λ compilados por Silvertown et al. (1993) para algunas especies de coníferas (*Araucaria cunninghamii*, $\lambda = 1.009$); *A. hunsteinii*, $\lambda = 1.020$; *Pinus palustris*, $\lambda = 0.998$; *Nothofagus fusca*, $\lambda = 1.006$; y *Sequoia sempervirens*, $\lambda = 0.992$), aquellas reportadas por van Mantgem y Stephenson (2005) para seis especies de coníferas (*Abies concolor*, $\lambda = 0.999\text{--}1.094$; *A. magnifica*, $\lambda = 0.935\text{--}1.039$; *Calocedrus decurrens*, $\lambda = 1.011\text{--}1.045$; *Pinus jeffreyi*, $\lambda = 0.945$; *Pinus lambertiana*, $\lambda = 0.973\text{--}1.058$; y *Pinus ponderosa*, $\lambda = 0.990$), y los valores obtenidos por López-Mata (2013) para *Pinus maximartinezii* ($\lambda = 1.117$ y $\lambda = 1.024$), un pino piñonero endémico, en peligro de extinción y de distribución restringida al sur de Zacatecas, México y sujeta a condiciones de extracción de semillas. Todas estas coníferas, (con excepción de *P. maximartinezii*), parecen estar en o cerca de su estabilidad demográfica y difieren de los valores observados para poblaciones activamente en crecimiento como lo están tanto *P. maximartinezii* (López-Mata 2013), como *A. guatemalensis*. Las tasas de crecimiento poblacionales de *A. guatemalensis*, tanto bajo condiciones relativamente bien conservadas y exentas de incendios por más de 60 años, como para aquellas perturbadas por incendios severos de copa, deben ser tomados con cautela. De acuerdo con Heppell et al. (2000a, b) las tasas de crecimiento poblacional similares de especies creciendo bajo condiciones contrastantes de perturbaciones, dependen en parte, de las altas probabilidades de supervivencia de los individuos más grandes, en especial

tratándose de especies longevas. Por lo tanto, asumiendo que tanto las condiciones ambientales como los regímenes de incendios de copa severos permanezcan constantes, las poblaciones de *A. guatemalensis* continuaran creciendo demográficamente.

El patrón de crecimiento poblacional proyectado tanto para Los Sabinos como para Los Guajolotes con estructuras poblacionales contrastantes, fue muy similar. En ambas poblaciones se presentaron tasas finitas de incremento poblacional que difieren entre sí en tan solo un 0.017 ($\lambda_{\text{Los Sabinos}} = 1.075$ y $\lambda_{\text{Los Guajolotes}} = 1.058$). Las dos poblaciones se caracterizan por presentar una estructura estable de tamaños proyectada que difieren significativamente de la estructura de tamaños observada, cuyos individuos adultos reproductivos incrementan positivamente su contribución al crecimiento futuro de la población a medida que su tamaño diamétrico se incrementa.

De acuerdo con los análisis de elasticidad derivados para ambas poblaciones, en Los Sabinos la tasa de crecimiento poblacional proyectada (λ) resultó sensible a la permanencia de árboles adultos en la fase de su primera reproducción (a_{77}), seguido de su permanencia en la siguiente categoría de adultos (a_{88}). Sorprendentemente, en Los Guajolotes, λ resultó también sensible a la permanencia de adultos en la categoría reproductiva S_7 (a_{77}), y en menor medida a la permanencia de los individuos pre-reproductivos S_6 (a_{66}) y juveniles S_5 (a_{55}). Esta convergencia demográfica sugiere la importancia de la permanencia de los individuos en la categoría S_7 , sobre la cual se deben canalizar los esfuerzos con fines de conservación, uso y manejo de la especie. Tal convergencia demográfica indicó también que ésta no dependió del estado de madurez o desarrollo de ambas poblaciones, lo que sugiere que es probable que esta convergencia demográfica se presente en *A. guatemalensis* independientemente de la fase de desarrollo de las poblaciones involucradas. En consecuencia, en las categorías diamétricas entre 20.1 y 30 cm. de DAP (S_7) se deben concentrar los esfuerzos al proponer alguna estrategia de uso, manejo y conservación de *A. guatemalensis*. La permanencia de árboles en esta categoría (a_{77}), resultó fehacientemente ilustrativa en el caso particular de la población de Los Guajolotes, la cual experimentó un incendio severo de copa que eliminó de la población a la gran mayoría de los árboles adultos. Después de esta perturbación, la categoría reproductiva S_7 , los árboles sobrevivientes en ella y su permanencia en la misma categoría (a_{77}) podría ser la única fuente de semillas en el vecindario del rodal mediante las cuales se reiniciaría la repoblación del área afectada y la consecuente regeneración natural de *A. guatemalensis*. En este contexto, es altamente recomendable, focalizar los esfuerzos hacia el mantenimiento asistido a la categoría de árboles semilleros en la clase diamétrica S_7 poniendo especial cuidado a su supervivencia y permanencia ulterior en sitios afectados por incendios de copa severos.

Conclusiones

Los modelos matriciales de proyección poblacional proporcionaron un medio útil para investigar la dinámica poblacional de *A. guatemalensis* bajo condiciones ecológicas contrastantes. Dados los regímenes de incendios a los que la especie está sometida, los resultados de los análisis de proyección poblacionales y las características ecológicas de *A. guatemalensis*, sugieren que desde un punto de vista demográfico las poblaciones no están en peligro de extinción local. Sin embargo, la falta de manejo del bosque maduro favorece que la acumulación de combustible continúe incrementándose y consecuentemente incrementa la probabilidad de incendios de magnitud e intensidad diversos que podrían conducir a la especie a la extinción local. Tales posibilidades son especialmente importantes en rodales de

bosques relativamente bien conservados y en un estado de desarrollo maduro o cercanos a la madurez, como es el caso del rodal Los Sabinos. Finalmente, es imperativo que cualquier estrategia de uso, manejo y conservación de *A. guatemalensis* debe incluir esfuerzos importantes para la protección de árboles adultos en la categoría de su primera reproducción ya que estas categorías de árboles son las más importantes para el mantenimiento de sus poblaciones.

Agradecimientos

Agradezco a Martín Mendoza Briseño por haberme sugerido estudiar *Abies guatemalensis* desde un punto de vista ecológico; a José Fajardo y sus colaboradores de Consultoría en Mascota, Jalisco por todas las facilidades brindadas, asesoría de campo e intercambio de información sobre los predios estudiados; su ayuda fue crucial y sin esta no se habría realizado este trabajo. A Teresa Terrazas por su valiosa ayuda en el trabajo de campo y su permanente apoyo. A Ligia Guadalupe Esparza Olguín le agradezco su valiosa ayuda y asistencia en todas las fases del trabajo de campo y laboratorio. Agradezco también la revisión, observaciones y comentarios críticos de dos arbitros anónimos, los cuales ayudaron a mejorar substancialmente el contenido de este artículo. Este trabajo fue financiado por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) a través del Fondo Sectorial de Información Ambiental, convenio FO-SEMARNAT-2004-01-245.

Bibliografía

- Benton, T.G. y A. Grant. 1999. Elasticity analysis as an important tool in evolutionary and population ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 14: 467-471.
- Caswell, H. 2001. Matrix population models, construction, analysis, and interpretation. 2nd edition. Sinauer Associates, Inc. Sunderland Massachusetts.
- Challenger, A. 1998. Utilización y Conservación de los Ecosistemas Terrestres de México, pasado, presente y futuro. Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad. México. Distrito Federal. 847 páginas.
- CITES, 2013. Convención sobre el comercio internacional de especies amenazadas de fauna y flora silvestres, apéndices I, II y III en vigor a partir del 12 de junio de 2013. Disponible en línea: <http://www.cites.org/esp/app/appendices.php>
- Crone, E.E., E.S. Menges, M.M. Ellis, T. Bell, P. Bierzychudek, J. Ehrlén, T.N. Kaye, T.M. Knight, P. Lesica, W.F. Morris, G. Oostermeijer, P.F. Quintana-Ascencio, A. Stanley, T. Ticktin, T. Valverde, y J.L. Williams. 2011. How do plant ecologists use matrix population models?. *Ecology Letters* 14: 1-8.
- de Kroon, H., A. Plaiser, J. van Groenendael, y H. Caswell. 1986. Elasticity: the relative contribution of demographic parameters to population growth rate. *Ecology* 67: 1427-1431.
- Donahue, J.K., W.S. Dvorak, E.A. Gutierrez, y M.B. Kane. 1985. *Abies guatemalensis*: a two year status report. Bulletin on Tropical Forestry No. 3: 1-17. CAMCORE, North Carolina State University. School of Forest Resources.
- Enright, N.J. 2011. Fire and Ecosystem Function. Páginas in A. Millington, M. Blumler y U. Schickhoff, editors. The SAGE Handbook of Biogeography. SAGE, Los Ángeles.

- Frelich, L.E. 2002. Forest dynamics and disturbance regimes: studies from temperate evergreen-deciduous forests. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Groom, M.J., Meffe, G.K. y Carroll, C.R. 2005. Principles of Conservation Biology, 3rd. edition. Sinauer Associated, Inc., Snderland Massachusetts.
- Heppell, S., C. Pfister, y H. de Kroon. 2000a. Elasticity analysis in population biology: methods and applications. *Ecology* 81: 605-606.
- Heppell, S., D.T. Crousey, y L.B. Crowder. 2000b. Using matrix models to focus research and management efforts in Conservation. En: Ferson, S., Burgman, M. (eds.). Quantitative methods for conservation Biology. Springer Verlag, New York, Inc., New York. Pp. 148-168.
- Hunter, M.L. y J.P. Gibbs. 2007. Fundamentals of Conservation Biology. 3rd. edition. Blackwell Science, Inc.
- IUCN. 2013.2. The International Union for Conservation of Nature, Red List of Threatened SpeciesTM. http://cms.iucn.org/about/work/programmes/species/our_work/index.cfm#SIS
- Lefkovich, L.P. 1965. The study of population growth in organisms grouped by stages. *Biometrics* 21:1-18.
- López-Mata, L. 2013. The impact of seed extraction on the population dynamics of *Pinus maximartinezii*. *Acta Oecologica* 49: 39-44.
- Lorimer, C.G. 1989. Relative effects of small and large disturbances on temperate hardwood forest structure. *Ecology* 70: 565-567.
- Menges, 2000b. Applications of population viability analyses in plant Conservation. *Ecology Bulletin* 48: 74-84.
- Moloney, K.A. 1986. A generalized algorithm for determining category size. *Oecologia* 69:176-180.
- Peña Jimenez, A. y Neyra González, L. 1998. Amenazas a la biodiversidad, págs. 157-181. En: La diversidad biológica de México: Estudio de País, CONABIO, Comisión Nacional para el conocimiento y uso de la Biodiversidad, México. Distrito Federal.
- R Development Core Team. 2009. R: A language and enviroment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. <http://www.R-project.org>.
- Sánchez Colón, S., Flores Martínez, A., Cruz-Leyva, A. y Velázquez A. 2009. Estado y Transformación de los ecosistemas terrestres por causas humanas, págs. 75-129. En: Capital Natural de México, Vol. II: Estado de conservación y tendencias de cambio. Comisión Nacional para el conocimiento y uso de la Biodiversidad, México. Distrito Federal.
- SEMARNAT, 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-2010. Protección ambiental, especies nativas de México de flora y fauna silvestres, categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio. Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación, 48-78. Diciembre 30, 2010.
- Silvertown, J., M. Franco, y E. Menges. 1996. Interpretation of elasticity matrices as an aid to the management of plant populations for conservation. *Conservation Biology* 10: 591-597.
- Silvertown, J., M. Franco, I. Pisanty, y A. Mendoza. 1993. Comparative plant demography – relative importance of life-cycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials. *Journal of Ecology* 81: 465-476.
- Vandermeer, J. 1978. Choosing category size in a stage projection matrix. *Oecologia* 32:79-84.
- van Mantgem, P.J. y Stephenson, N.L. 2005. The accuracy of matrix population model projections for coniferous trees in the Sierra Nevada, California. *Journal of Ecology* 93:737-747. Material suplementario disponible en: <http://www.blackwellpublishing.com/products/journals/suppmat/jec1007/jec1007sm.htm>.

- Werner, P.A. 1975. Predictions of fate from rosette size in teasel (*Dipsacus fullonum* L.).
Oecologia 20:197-201
- Yamamoto, S. 2000. Forest gap dynamics and tree regeneration. Journal of Forest Research
229: 223-229.
- Zar, J.H. 1999. Biostatistical analysis, fourth edition. Prentice Hall, New Jersey.