



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**



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

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



**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**

**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, Produkten, 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](http://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](mailto: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

# ECOLOGÍA, BIOTECNOLOGÍA Y CONSERVACIÓN DEL GÉNERO *Abies* EN MÉXICO

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

EDITORES

Universidad Veracruzana  
Instituto de Biotecnología y Ecología Aplicada



# Agradecimientos

Los editores de este libro agradecemos, por sus aportaciones y su valioso tiempo, a todos los colegas revisores anónimos de los capítulos. También agradecemos a Luis Jerónimo Salazar Pérez por su importante trabajo en la edición de este libro. De igual manera, agradecemos a los autores, coautores y sus instituciones por sus contribuciones, su paciencia y entusiasmo.

## **Prólogo**

Los bosques de oyamel de México se localizan en las montañas más altas, específicamente se distribuyen entre los 2,400 y 3,600 m sobre el nivel del mar. Representan relictos de los extensos bosques boreales que avanzaron hacia el sur durante los períodos de glaciación, cuando los climas fríos descendieron en las latitudes tropicales. Los bosques de oyamel están representados por el género *Abies* y también han sido afectados por el cambio de uso de suelo, actualmente se restringen a  $45,000 \pm 5,000$  ha. Los árboles del género *Abies* son ampliamente utilizados para leña, árboles de navidad, coronas navideñas, madera para la construcción, tajamanil (techos para casas) y utensilios domésticos, entre otros usos. Este libro representa el esfuerzo de investigadores de siete instituciones distribuidos a lo largo del país, quienes han estado realizando una amplia diversidad de estudios que van desde la aplicación de la biología molecular hasta el establecimiento de plantaciones. De esta manera, éste libro está constituido por once capítulos distribuidos en tres partes temáticas; Ecología, Biotecnología y Conservación. Constituye el primer libro en México que integra diversos temas en una sola obra sobre el género *Abies*, aporta información útil para la definición de líneas de investigación y estrategias para la conservación y manejo del género *Abies* en México. Cabe mencionar que todos los capítulos del libro fueron arbitrados, por lo menos, por dos colegas expertos en el tema.

# TABLA DE CONTENIDOS

<b>ECOLOGÍA .....</b>	<b>1</b>
CAPÍTULO 1 .....	2
Dinámica poblacional de <i>Abies guatemalensis</i> , una especie en peligro de extinción.....	2
Resumen.....	3
Introducción .....	3
Materiales y Métodos .....	4
<i>Estructura poblacional en bosques contrastantes</i> .....	5
<i>Estimación de la fecundidad de árboles adultos</i> .....	7
Modelo de proyección poblacional .....	8
<i>Construcción de la matriz de proyección</i> .....	8
Resultados .....	10
Discusión .....	16
Conclusiones .....	17
Agradecimientos .....	18
Bibliografía .....	18
CAPÍTULO 2 .....	21
Dinámica poblacional de <i>Abies hickelii</i> (Flous et Gaussen) en el Pico de Orizaba, Veracruz, México....	21
Resumen.....	22
Introducción .....	22
Materiales y métodos.....	23
Resultados .....	26
Discusión .....	32
Conclusiones .....	35
Bibliografía .....	36
Apéndice. Matrices para las diferentes simulaciones .....	39
CAPÍTULO 3 .....	43
Estructura y composición de especies de los bosques <i>Abies vejarii</i> Martínez en Coahuila, México.....	43
Resumen.....	44
Introducción .....	44
Materiales y Métodos .....	45
Metodología.....	47
Resultados y Discusión.....	47
Agradecimientos .....	54
Bibliografía .....	54
Anexo 1 .....	58
CAPITULO 4 .....	61
Variación estacional y altitudinal de carbono, nitrógeno y fósforo en suelo y su relación con la densidad de arbollado del bosque de <i>Abies religiosa</i> en el Parque Nacional Cofre de Perote.....	61
Resumen.....	62
Introducción .....	62
Métodos y materiales .....	64
Resultados .....	67
Discusión .....	74
Agradecimientos .....	77
Bibliografía .....	77
CAPÍTULO 5 .....	81
Simbiosis ectomicorrízica y diversidad de hongos ectomicorrízicos en dos estados sucesionales del bosque de <i>Abies religiosa</i> (H. B. K.) Schl. et Cham., del Parque Nacional Cofre de Perote, Veracruz.....	81
Resumen.....	82
Introducción .....	82
Materiales y métodos .....	83
Resultados .....	88

Discusión .....	100
Conclusiones .....	105
Agradecimientos .....	105
Bibliografía .....	105
<b>CAPÍTULO 6 .....</b>	<b>112</b>
Riqueza de hongos ectomicorrícos presentes en un gradiente altitudinal y térmico en un bosque de <i>Abies</i> en Veracruz .....	112
Resumen.....	113
Introducción .....	113
Métodos.....	115
Resultados .....	117
Discusión .....	125
Conclusiones .....	127
Bibliografía .....	128
Material Suplementario .....	133
<b>BIOTECNOLOGÍA .....</b>	<b>136</b>
<b>CAPÍTULO 7 .....</b>	<b>137</b>
Avances en la aplicación de herramientas biotecnológicas en <i>Abies religiosa</i> (Kunth Schltdl. et Cham.) y <i>Abies hickelii</i> (Flous & Gausen) .....	137
Biotecnologías basadas en la propagación vegetativa .....	139
Biotecnologías basadas en el uso de marcadores bioquímicos y moleculares .....	141
Variación molecular en <i>A. religiosa</i> .....	148
Bibliografía .....	150
<b>CAPÍTULO 8 .....</b>	<b>155</b>
Efecto del hidro y bio–acondicionamiento sobre la germinación de semillas de <i>Abies religiosa</i> y <i>A. hickelii</i> .....	155
Resumen.....	156
Introducción .....	156
Materiales y métodos .....	158
Resultados .....	159
Discusión .....	161
Conclusiones .....	162
Bibliografía .....	162
<b>CONSERVACIÓN .....</b>	<b>166</b>
<b>CAPÍTULO 9 .....</b>	<b>167</b>
Ecología Evolutiva y Conservación de los <i>Abies</i> de México y Centroamérica: Sistemática, filogenia y genética de poblaciones .....	167
Resumen.....	168
Introducción .....	168
Sistemática, filogenia y macroevolución del género <i>Abies</i> .....	171
Relaciones filogenéticas de los <i>Abies</i> que habitan México y Centroamérica.....	173
Genética de poblaciones, diversidad y estructura genética de los <i>Abies</i> en México y Guatemala .....	175
Perspectivas para la Conservación de los <i>Abies</i> en México y Centroamérica .....	179
Bibliografía .....	181
Apéndice 1 .....	185
<b>CAPÍTULO 10 .....</b>	<b>186</b>
Distribución, variación morfológica-genética, manejo y conservación de <i>Abies guatemalensis</i> .....	186
Resumen.....	187
Introducción .....	187
Descripción botánica .....	188
Distribución geográfica.....	190
Variación morfológica y genética .....	192
Condiciones ecológicas.....	194
Regeneración y crecimiento .....	197

Manejo y conservación .....	197
Conclusiones .....	200
Agradecimientos .....	201
Bibliografía .....	201
CAPÍTULO 11 .....	206
En búsqueda de árboles elite <i>in situ</i> para la producción de árboles de navidad en la región del Cofre de Perote .....	206
Resumen.....	207
Introducción .....	207
Métodos y Materiales .....	209
Resultados .....	210
Discusión .....	212
Conclusiones .....	214
Agradecimientos .....	214
Bibliografía .....	214
INDICE DE INSTITUCIONES PARTICIPANTES .....	217



## CAPÍTULO 2

# Dinámica poblacional de *Abies hickelii* (Flous et Gaussien) en el Pico de Orizaba, Veracruz, México

Carlos H. Ávila-Bello<sup>1</sup>, Lauro López-Mata<sup>2</sup>, María del Carmen Mandujano<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Facultad de Ingeniería en Sistemas de Producción Agropecuaria, Universidad Veracruzana. Carretera Acayucan-Catemaco, Acayucan, Ver. 96000, carlavila@uv.mx. <sup>2</sup>Programa de Botánica, Colegio de Postgraduados, Montecillo, Estado de México, México 56230, lauro@colpos.mx. <sup>3</sup>Departamento de Ecología de la Biodiversidad. Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado Postal 70-275, Coyoacán, México, D. F. 04510. mcmandu@miranda.ecologia.unam.mx

## Resumen

*Abies hickelii* es una especie de oyamel o abeto en peligro de extinción, su distribución en México se limita a Chiapas, Oaxaca y Veracruz. En este último estado forman parte de los bosques que protegen la cuenca del río Jamapa, en la región central del estado de Veracruz. Su área de distribución se utiliza para pastoreo y extracción forestal. Con el fin de evaluar la tasa intrínseca de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ), se realizó un estudio demográfico con base en matrices de transición tipo Lefkovitch. Se establecieron seis sitios permanentes de 1000 m<sup>2</sup> cada uno, en los que se marcaron plántulas, juveniles y árboles adultos, para registrar las probabilidades de sobrevivencia, muerte y tránsito, así como fenología y fecundidad. Se模拟aron los efectos de incendios y la cosecha de árboles (entre 15 a 40 cm de DAP), sobre las probabilidades de persistencia, transición y fecundidad. Los estadios en los que  $\lambda$  es más sensible son juveniles II y adultos I. Los datos, representados en triángulo demográfico, indican que la especie invierte 99% de los valores de elasticidad en supervivencia. La tasa de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ) fue de  $0.99 \pm 0.07$ , lo que indica que la población está en equilibrio numérico. La mayor contribución a  $\lambda$  deriva de la supervivencia. Las tasas reproductivas se concentran en la etapa de adulto, sin embargo es importante llevar a cabo observaciones durante un año de producción masiva de semillas. La tasa de crecimiento ( $\lambda$ ) es muy sensible a cambios en la supervivencia de juveniles II y a la cosecha, por lo que esta etapa representa el cuello de botella para la persistencia de la población. El modelo de matriz utilizado es una herramienta fundamental para el uso sustentable de estos bosques.

## Introducción

Los modelos demográficos son herramientas útiles que permiten explorar la dinámica de una población en detalle (Piñero *et al.*, 1984; Horvitz y Schemske, 1995; Golubov *et al.*, 1999), para la conservación y protección de especies en peligro de extinción o amenazadas, así como para planear el manejo y aprovechamiento de poblaciones de especies útiles para los seres humanos (Caswell, 2000; 2001) o para controlar plagas (Shea y Kelly, 1998). Con base en estos modelos es factible establecer las bases para el uso sustentable de bosques o selvas (Escalante *et al.*, 2004). Los estudios detallados de bosques de coníferas son escasos, entre los más completos se encuentran los de Franco y Sarukhán (1979), para *Pinus hartwegii* Lindl.; los de Suzán *et al.*, 2002 con *Pinus nelsoni* Shaw y *Pinus cembroides* Zucc.; los de Enright y Ogden (1979), para estudiar los bosques de *Araucaria* spp. y *Notofagus*. Estos autores utilizaron modelos de matrices algebraicas para deducir la tendencia de esas poblaciones. Platt *et al.* (1988), estudiaron la dinámica poblacional de *Pinus palustris* Mill. y Díaz *et al.* (2000), encontraron que el fuego y la cosecha de árboles tienen importantes efectos demográficos tanto en el reclutamiento como en la distribución por edades de *Pinus lagunae* (Rob.-Pass.) Passini. Sin embargo, son pocos los estudios demográficos en bosques de abetos u oyameles.

En México se encuentran nueve especies del género *Abies*, todas, con excepción de *A. concolor* (Gordon & Glend.) Lindl. ex Hildebr. y *A. guatemalensis* Rheder, son endémicas. En el estado de Veracruz, se distribuyen *Abies hickelii* Flous et Gaussen, *A. religiosa* (Kunth) Schldl. & Cham. y *A. vejari* Martínez, las tres han sido objeto de diversos estudios, incluyendo la composición florística en el Cofre de Perote (Narave, 1985), la diversidad genética (Aguirre-Planter *et al.*, 2000), los cambios y características estructurales en gradientes altitudinales (Ávila *et al.*, 1994). *A. hickelii* tiene una distribución disyunta y restringida (Ávila *et al.*, 1994; Ávila-Bello y López-Mata, 2001), adicionalmente, de acuerdo

con la Norma Ecológica Mexicana, se encuentra en peligro de extinción (NOM-059-ECOL-2000). Se distribuye en los estados de Chiapas, Oaxaca y Veracruz; en el Pico de Orizaba, los bosques de esta especie cubren aproximadamente 362 ha, distribuidas desde 2700 hasta 3600 m sobre el nivel del mar y son parte de la cubierta forestal que protege la subcuenca del río Jamapa, que pertenece a su vez a la cuenca del río Papaloapan. La especie domina las zonas de alta montaña del estado de Veracruz, México. Crece en lugares frescos y húmedos, en suelos profundos, ácidos, altamente orgánicos (Ávila *et al.*, 1994, Ávila-Bello y López-Mata, 2001). Es un árbol monoico con conos caducos, produce grandes cantidades de semillas aproximadamente cada seis años, al igual que otras especies del género (Kohyama 1982; Houle, 1999), aunque algunos árboles aislados pueden producir semillas en los años intermedios. Es una especie anemófila y las plántulas suelen establecerse en las proximidades de los árboles adultos en áreas ligeramente sombreadas o bajo arbustos de *Baccharis conferta* Kunth (escobilla). Las semillas no forman banco de semillas y germinan durante la temporada de lluvias, entre julio y septiembre. En el Pico de Orizaba, el área donde la distribución se utiliza para pastoreo de rebaños mixtos de ovejas y cabras, además de tala constante. El trabajo tuvo como propósitos evaluar la tasa intrínseca de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ), obtener datos demográficos como base para el uso sustentable de estos bosques y proyectar el comportamiento futuro de la población. Con base en análisis prospectivos y de perturbación se estimó el efecto de los regímenes de incendios y la cosecha en la dinámica poblacional de la especie.

## Materiales y métodos

### Área de estudio

El Pico de Orizaba se localiza entre los 19° 01' 48" de latitud norte y los 97° 12' 38" de longitud oeste, en el Eje Neovolcánico, tiene una dirección norte-sur y se le conoce también como Citlaltépetl (Anónimo, 1988). El Pico de Orizaba se formó en el Pleistoceno, sus laderas poseen notables depósitos de arenas volcánicas que se extienden hacia abajo en forma de abanicos; las bases de la sierra sobre las que se encuentra se originaron en el Oligoceno; sus flancos presentan lava de color gris claro u oscuro, brechas, tobas, arenas y bombas basálticas (Johnson, 1970). De acuerdo con Anónimo (1988), el Pico de Orizaba está formado por rocas de composición andesítica, aunque Ferrusquía (1998), menciona que estos cuerpos rocosos son tardicenozoicos, constituidos fundamentalmente por paquetes alternativos de lavas andesíticas y basálticas, así como piroclastos, de acuerdo con este último autor la geología estructural y tectónica de la zona es poco conocida. Sin embargo, los rasgos más distintivos de esta provincia son las estructuras volcánicas formadas por conos cineríticos y volcanes compuestos, así como los derrames lávicos (Anónimo, 1988). Las rocas ígneas que afloran presentan estructura de diques y mantos en forma de tronco; las rocas sedimentarias presentan plegamientos ocasionados por esfuerzos compresivos de la Orogenia Laramídica. El río más importante en el Pico de Orizaba es el Jamapa, pertenece a la cuenca alta del río Papaloapan (Anónimo, 1988). La variación de climas es amplia, de acuerdo con el gradiente altitudinal, va de templado subhúmedo (C(w<sub>2</sub>)b) (García, 1970; Soto, 2007, com. pers.) a semifrío (BS<sub>1</sub>); el régimen de lluvias es de verano, este último es largo y fresco e isotermal, es decir, con oscilación de temperatura mensual inferior a 5° C y marcha de temperatura tipo Ganges. La precipitación total es de 1698 mm anuales. La temperatura media es de 9.3° C y los extremos van de 27° C en mayo a -4° C en enero. Se registran en promedio 238 días nublados y 146 con neblina durante el año. Es importante mencionar que fenómenos climáticos como los nortes, tienen un efecto importante sobre los bosques de *A. hickelii* ya

que crean condiciones de mayor humedad; la temperatura baja a menos de 10° C, especialmente entre los meses de noviembre a marzo. De acuerdo con Madrigal-Sánchez (1968) y Álvarez del C. (1987), la precipitación en bosques de *A. religiosa* del centro del país se encuentra entre los 1082 a 1286 mm anuales, mientras que en los bosques de *A. hickelii* puede llegar hasta 1700 mm. Estas condiciones son las que han propiciado la existencia de los bosques de *A. hickelii* en Veracruz (Ávila-Bello, y López-Mata, 2001); adicionalmente, estas características permiten que estas masas forestales prácticamente no interrumpan su crecimiento y desarrollo (Rzedowski, 1978). Los suelos son de tipo andosol, derivados de cenizas volcánicas, presentan horizontes A/B/C profundos y con capa superficial friable y obscura por su alto contenido de materia orgánica, su estructura es masiva y se fragmenta a grano fino (Cisneros, 1981). La fauna del área pertenece a la zona natural tropical alta (Álvarez y de Lachica, 1972), de acuerdo con Ceballos y Oliva (2005) y Morales Mavil *et al.* (2007), la riqueza de vertebrados en el Pico de Orizaba se estima en 211 especies, con 37 endemismos y 53 especies en riesgo. Resalta el alto porcentaje de endemismos para la herpetofauna con 66.67% para anfibios y 41.67% para reptiles; sin embargo, el 77.78% de los primeros y el 50% de los segundos se encuentran en alguna categoría de riesgo.

#### *Sitios de muestreo*

Se llevó a cabo un censo de plántulas, juveniles y árboles adultos en tres sitios permanentes de 1000 m<sup>2</sup> cada uno, con una repetición por sitio, todos los individuos fueron marcados y numerados secuencialmente. Los sitios se localizaron entre 2900 y 3100 m de altitud, con exposición N. Cada sitio fue dividido en 20 parcelas de 5 X 10 m, numeradas secuencialmente, se eligió una de ellas al azar para anotar datos de plántulas y juveniles.

#### *Estadios*

La población se estructuró con base en criterios biológicos más que numéricos (Horvitz y Schemske, 1995), esto permitió observar las transiciones y la persistencia en cada una de los estadios seleccionados. Puesto que el número de estadios afecta a los valores de elasticidad (Enright *et al.*, 1995), éstos se definieron visualmente con base en la presencia de hojas verdaderas y altura (plántulas); altura y diámetro a la altura del pecho (DAP a 1.30 m del suelo) para árboles jóvenes y, DAP y observación de presencia de conos para adultos, adicionalmente se realizó un ANOVA y prueba de Tukey para determinar diferencias significativas en el crecimiento, fecundidad y supervivencia ( $P \leq 0.05$ ) entre estadios. Con base en estos análisis, el ciclo biológico de *A. hickelii* se dividió en siete etapas: plántulas I (altura  $\leq 20$  cm,  $n = 2000 \text{ ha}^{-1}$ ); plántulas II (altura de 20.1 a 40 cm,  $n = 1000 \text{ ha}^{-1}$ ), plántulas III (40.1 a 80 cm,  $n = 2600 \text{ ha}^{-1}$ ), juveniles I (altura de 80.1 a 3 cm de DAP,  $n = 4400 \text{ ha}^{-1}$ ); juveniles II (3.1 a 7.4 cm DAP,  $n = 1400 \text{ ha}^{-1}$ ); adultos I (7.5 a 25 cm de DAP,  $n = 940 \text{ ha}^{-1}$ ) y adultos II (25.1 a 90 cm de DAP,  $n = 270 \text{ ha}^{-1}$ ).

#### *Modelo matricial*

De acuerdo con la anterior clasificación por estadios, se elaboró un modelo matricial en el que cada elemento ( $a_{ij}$ ) representa la contribución promedio por individuo del estadio ( $j$ ) al estadio ( $i$ ) en una unidad de tiempo (Caswell, 2001). De acuerdo con Lefkovitch (1965), la serie de ecuaciones que se obtienen se pueden expresar en una matriz cuadrada del tipo  $\mathbf{n}_{(t+1)} = \mathbf{An}$ , donde  $\mathbf{n}_{(t)}$  representa el vector de abundancia en el tiempo  $t$  o  $t+1$  y  $\mathbf{A}$ , la matriz cuadrada de los elementos  $a_{ij}$ . Cuando la matriz ( $\mathbf{A}$ ) se multiplica por el vector de abundancia  $\mathbf{n}_{(t)}$ , el resultado es un nuevo vector ( $\mathbf{n}$ ) en el tiempo  $t + 1$ . Con el uso de álgebra matricial y después

de muchas repeticiones, se alcanza una distribución estable en la población (Silvertown, 1987; Gotelli, 1998). El resultado es un conjunto de estadísticas demográficas como la tasa finita de incremento poblacional ( $\lambda$ ), la distribución estable ( $w$ ) y el valor reproductivo ( $v$ ). Dado que estos estadísticos son parte de las funciones vitales de la población (Caswell, 2001), se pueden usar para calcular los valores de sensibilidad y elasticidad. De acuerdo con de Kroon *et al.* (1986), un valor alto de elasticidad para cualquier estadio indica que cambios pequeños en el mismo afectarán  $\lambda$ . Los valores de sensibilidad se calcularon usando la fórmula  $s_{ij} = \partial\lambda / \partial a_{ij} = v_i w_j / vw$ , donde  $\partial$  es la derivada parcial de  $\lambda$ ,  $v_i$  representa el *iésimo* elemento del vector reproductivo ( $v$ ) en el vector característico,  $w_j$  representa el *jésimo* elemento en el vector de distribución estable ( $w$ ), finalmente  $vw$  es el producto de ambos vectores (i.e., un escalar, Caswell, 2001). El índice de sensibilidad se extendió, por comparación, para conocer las contribuciones del tránsito de cada estadio del ciclo de vida al crecimiento poblacional, a un índice de elasticidad (de Kroon *et al.*, 2000). Éste se calcula con base en la fórmula  $e_j = s_{ij} \times (a_{ij}/\lambda)$ , cuyos elementos representan los cambios proporcionales en  $\lambda$  obtenidos a su vez de los cambios proporcionales en cada elemento  $a_{ij}$ .

La presencia de incendios severos en los sitios uno y dos durante 1998 sirvió como base para simular el efecto de este tipo de fenómenos en el bosque. Por ello, la matriz principal se elaboró con los datos del sitio tres; el análisis se llevó a cabo con MATLAB<sup>®</sup> (The Math Works, 1995).

### *Simulaciones*

Los análisis de simulación prospectiva permiten averiguar cuánto se modifica  $\lambda$  en función de los cambios en las tasas vitales (Caswell, 2000), lo que en su caso ayuda a planificar esfuerzos de manejo para elevar el valor de  $\lambda$ . Se manipularon los valores  $a_{ij}$ , basados en su alta sensibilidad, de plántulas I y II, así como de todos los juveniles para observar el efecto de los incendios sobre  $\lambda$  en los sitios uno y dos.

Los efectos del aprovechamiento se simularon sólo en árboles con DAPs entre 15 y 40 cm, ya que estos son el tipo de individuos normalmente aprovechados en la región, todos fueron numerados y sometidos a cuatro diferentes intensidades de aprovechamiento (20, 40, 60 y 80%) (ver matrices 2, 3, 4 y 5 en el Apéndice). Las tasas de fecundidad se ajustaron si alguno de los individuos aprovechados se encontraba en reproducción. Los resultados de los análisis prospectivos se ordenaron en el triángulo demográfico, en él, las elasticidades sumadas para el proceso demográfico del crecimiento se representan por la letra  $G$ ; del tiempo de permanencia o estasis en la misma categoría por  $L$  y la fecundidad por  $F$  (Silvertown *et al.*, 1992 y 1993). Para calcular la contribución relativa de cada uno de estos eventos a  $\lambda$ , se utilizó la matriz de elasticidad.

### *Fecundidad*

El período de observación no coincidió con un año de producción masiva de semillas, sólo el 10% de los árboles adultos de la muestra se encontraban en la fase reproductiva. Se presentó una considerable variación en la producción de semillas ( $\bar{X} = 6896.62$ ,  $s^2 = 8964.66$ , para adultos I y  $\bar{X} = 46864$ ,  $s^2 = 36777.16$ , para adultos II). La producción de semillas se calculó dividiendo el número de árboles adultos en reproducción en cada estadio por el número total de árboles en ese estadio y multiplicándolo por el número total de semillas producidas en el

estadio correspondiente. El resultado se utilizó como el valor de fecundidad en la matriz de transición.

## Resultados

### Densidad

El análisis de la matriz de *A. hickelii* mostró que la población está en equilibrio ( $\lambda = 0.99 \pm 0.07$ , ver matriz 1 en el Apéndice). Las probabilidades de persistencia y de transición en las tres primeras etapas son bajas en comparación con la mortalidad ( $>60\%$ ). Las tasas de mortalidad son más altas en los tres estadios de árbol joven, pero se estabilizan de juveniles II hasta llegar a adultos. La producción de semillas es baja, seguramente porque las observaciones no coincidieron con un año de producción masiva de semillas. La densidad de población varió en cada etapa, disminuyendo de plántulas I hasta adultos II; aunque fue casi igual para plántulas y juveniles, 5600 y 5800 individuos por ha, respectivamente, ambas categorías tienen una densidad casi cinco veces mayor que la de los adultos (1210 individuos). Sin embargo, se observó un aumento en plántulas III y juveniles I. La densidad disminuye a medida que aumenta el tamaño, de manera que las plántulas representan el 44% de la población, los juveniles el 46% y los adultos el 10% (Figura 1).

**Figure 1**

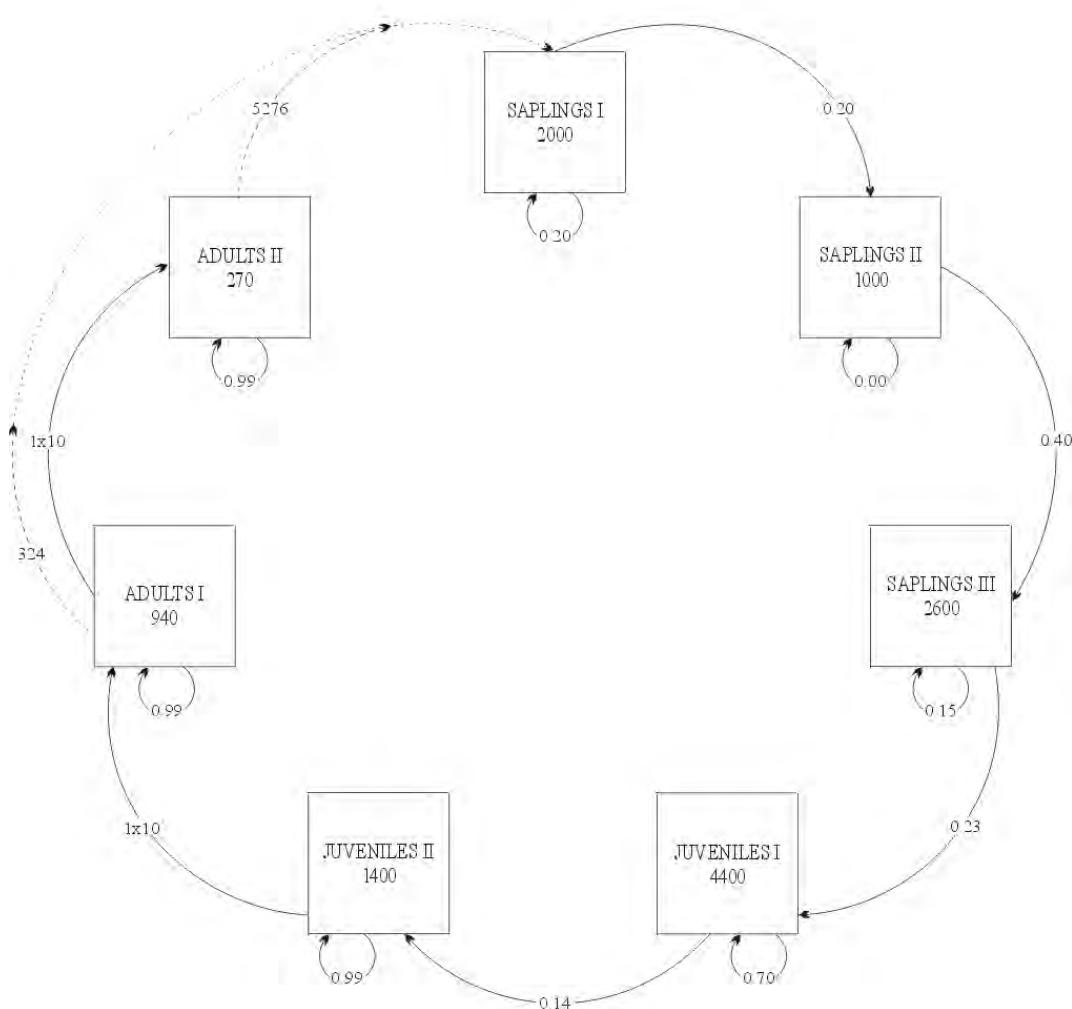


Figura 1. Diagrama del ciclo de vida de *Abies hickelii* en el Pico de Orizaba, Veracruz, México. Los rectángulos representan las etapas en que se dividió la población; los números dentro de los rectángulos la densidad de individuos por hectárea; las fracciones entre cada etapa son las probabilidades de transición; los valores por debajo de cada estadio las probabilidades de permanencia; las flechas punteadas representan el número de semillas que potencialmente se incorporan a la población

#### *Estructura de la población y distribución estable*

La estructura observada difiere ligeramente de una estructura estable, especialmente en las primeras cuatro etapas, que tienen una frecuencia relativa mucho más grande que en la estructura estable. Cuando los datos se sometieron a una prueba de G o de máxima verosimilitud (Krebs, 1999), la diferencia entre los dos fue significativa ( $P = 5.39$ ;  $gl = 6$  y  $P < 0.05$ ). También es de destacar la mayor frecuencia relativa en juveniles II, que están en la etapa pre-reproductiva. En estadio de adultos, los valores de frecuencia son más bajos en ambas estructuras (Figura 2a y 2b).

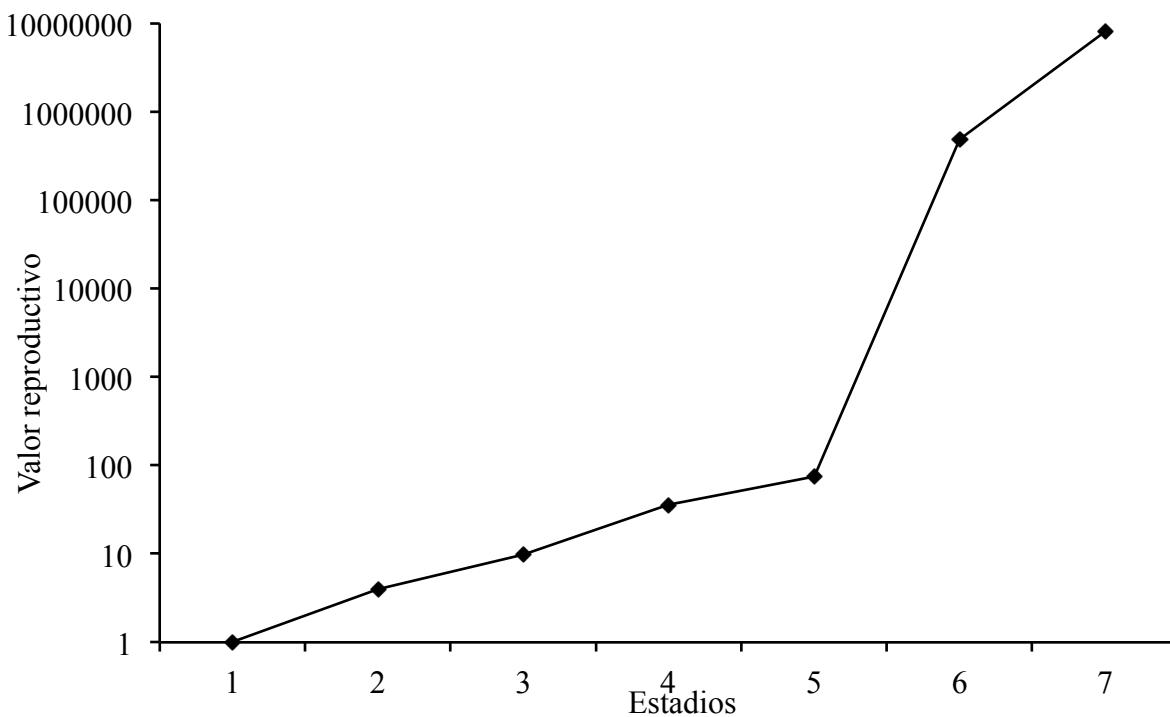


Figura 2a. Valor reproductivo de los diferentes estadios de *Abies hickelii* (escala logarítmica) en el Pico de Orizaba, Veracruz, México. Obsérvese la baja contribución de las plántulas y árboles jóvenes al valor reproductivo debido a la ausencia de transición a la etapa adulta.

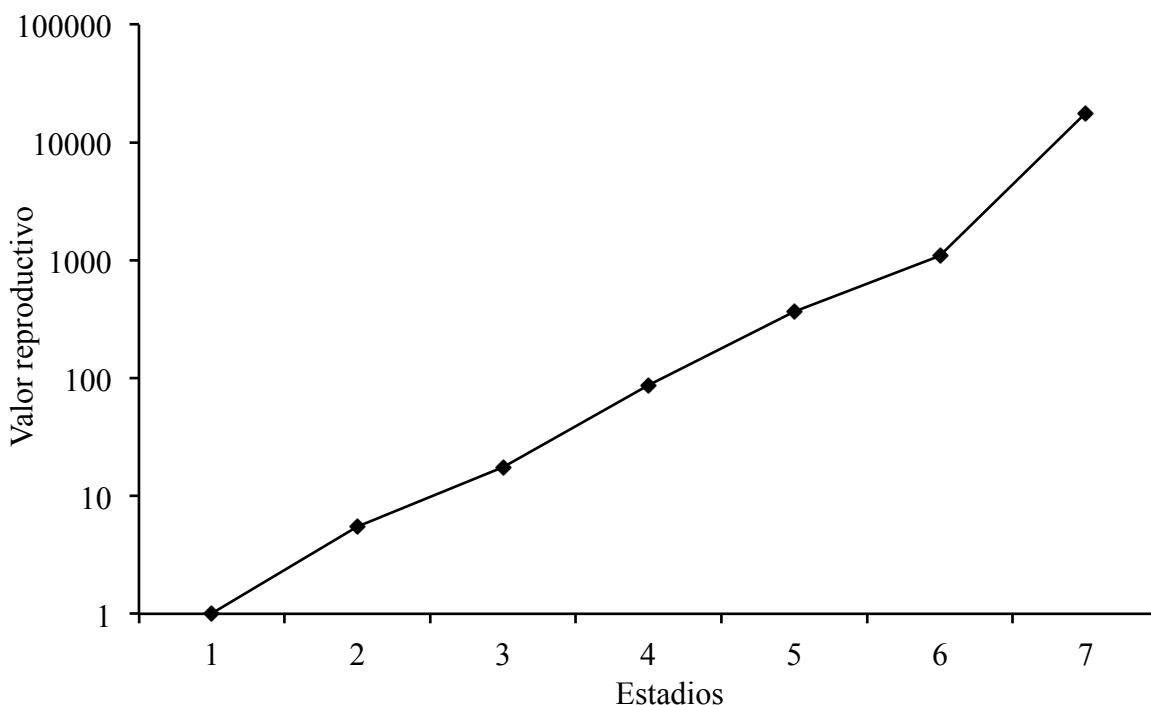


Figura 2b. Valores reproductivos de la población *Abies hickelii* (escala logarítmica) en el Pico de Orizaba, Veracruz, México al simular la transición de juveniles II a adultos. Es notoria la contribución de plántulas II al valor de reproducción de los adultos, la curva toma una forma exponencial.

### *Fecundidad y valor reproductivo*

*Abies hickelii* inicia la reproducción cuando alcanza 7.5 de DAP. El único árbol que se encontró en reproducción con esta talla en el área de estudio tenía cinco conos.

Los conos presentan entre 220 y 270 escamas, cada escama dos semillas, excepto para las más pequeñas en la parte superior y la parte inferior del cono, que pueden no presentar semillas o ser rudimentarias. La producción de semillas es muy variable, en algunos casos se observaron individuos de 20 ó 30 cm de DAP con el mismo número de conos que individuos de 10 ó 20 cm de DAP (Tabla 1). El valor reproductivo se concentra en las etapas adultas (Figuras 2a y 2b) es muy interesante observar que, en ausencia de transición de juveniles II a la etapa adulta, la fecundidad de este último estadio aumenta; del mismo modo, al simular la transición de juveniles II a la etapa adulta, la diferencia entre los valores de reproductivos puede ser de más de tres a 40 veces.

Tabla 1. Producción de conos y semillas en una muestra de 11 árboles de *Abies hickelii* localizados a 3100 m sobre el nivel del mar en el Pico de Orizaba, Veracruz, México.

Estadio	DAP (cm)	Altura (m)	Número de conos	Número de semillas
Adultos I	16.3	10.4	6	2424
Adultos II	34.3	15	6	2424
Adultos II	30	19.2	17	6868
Adultos II	33	24.4	33	13332
Adultos II	59.5	26	69	27876
Adultos II	25.2	18	89	35956
Adultos II	32.9	30.2	108	43632
Adultos II	38.8	32	118	47672
Adultos II	39.5	22	154	62216
Adultos II	92	42	201	81204
Adultos II	52.3	37	252	101808

### *Análisis de sensibilidad y elasticidad*

De acuerdo con los valores de elasticidad,  $\lambda$  es mucho más sensible en los estadios de juveniles y adultos etapas I (Tabla 2). Los valores de elasticidad para la supervivencia representan casi el 99% de la inversión energética de población de *A. hickelii*. El valor de la sensibilidad es mayor en Juveniles II, esto significa que esta etapa se debe examinar con más cuidado ya que no se observó tránsito de estos individuos a la etapa adulta (Tabla 3), en este estado de desarrollo pasan varios años, y sugiere que requieran de muchos recursos para transitar a la siguiente fase del ciclo de vida.

Tabla 2. Matriz de elasticidades para la población de *Abies hickelii* en el Pico de Orizaba, Veracruz, México.

Plántulas I	Plántulas II	Plántulas III	Juveniles I	Juveniles II	Adultos I	Adultos II
0.000084	0	0	0	0	0.000331	$8.1 \times 10^{-7}$
0.000332	0	0	0	0	0	0
0	0.000332	0.000059	0	0	0	0
0	0	0.000332	0.000800	0	0	0
0	0	0	0.000332	0.497918	0	0
0	0	0	0	0.000332	0.497918	0
0	0	0	0	0	0.0000008	0.001223

Tabla 3. Matriz de sensibilidades para la población de *Abies hickelii* en el Pico de Orizaba, Veracruz, México.

Plántulas I	Plántulas II	Plántulas III	Juveniles I	Juveniles II	Adultos I	Adultos II
0.000416	0.000084	0.000040	0.000031	0.006706	0.000001	$1.5 \times 10^{-10}$
0.001647	0.000332	0.000158	0.000125	0.026511	0.000004	$6.0 \times 10^{-10}$
0.004079	0.000823	0.000391	0.000310	0.065659	0.000009	$1.5 \times 10^{-9}$
0.014910	0.003010	0.001432	0.001133	0.239987	0.000036	$5.4 \times 10^{-9}$
0.030956	0.006249	0.002973	0.002353	0.498250	0.000075	$1.3 \times 10^{-8}$
204.677	41.321	19.661	15.558	3294.319	0.498250	$7.5 \times 10^{-5}$
3324.775	671.223	319.378	252.724	53512.742	8.093	0.001224

### Simulación de aprovechamiento

Los cuatro niveles de simulación de aprovechamiento (20, 40, 60 y 80%) tuvieron un efecto importante en la sensibilidad del estadio de juveniles II, como puede verse claramente en la inversión que realizan en supervivencia las plantas en este estadio (Figura 4), el valor de  $\lambda$  en estos casos fue de 0.99. La estructura estable se concentra exclusivamente en juveniles II, a diferencia de la estructura original, en la que los estadios precedentes también están representados.

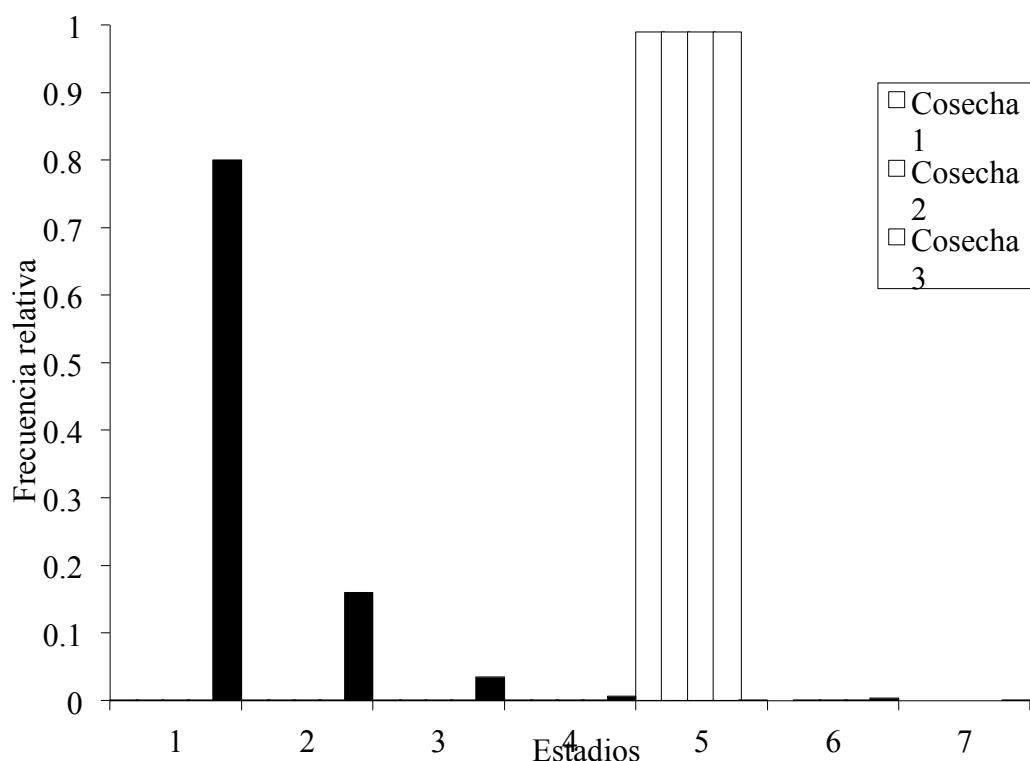


Figura 4. Comparación de la estructura estable al simular aprovechamiento y fuego. Cosecha 1 = 20%; cosecha 2 = 40%; cosecha 3 (60%) y cosecha 4 (80%). Los árboles cosechados se encuentran entre 15 a 40 cm DAP.

#### *Simulación de incendios*

La simulación de incendios hizo que la estructura de la población estable tomara una forma de J invertida en la que predominaban los individuos juveniles (Figura 5). Se encontraron diferencias significativas entre las estructuras observadas y estable (el valor de G varió entre 5.43 a 5.45;  $gl= 6 P <0.05$ ). Sin embargo, si no se presenta transición de juveniles II a adultos los incendios disminuyen la tasa finita de crecimiento poblacional.

Los análisis prospectivos mostraron que la tasa de crecimiento poblacional aumenta ( $\lambda = 1.03$ ) cuando los efectos del fuego se combinaron con la transición de juveniles II a adultos, aunque la tasa se mantuvo cerca del equilibrio. La inversión de las especies en la supervivencia disminuyó (81%) y aumentaron tanto el crecimiento como la fecundidad (16% y 3%, respectivamente), ver los valores de 2 y 4 en la Figura 4.

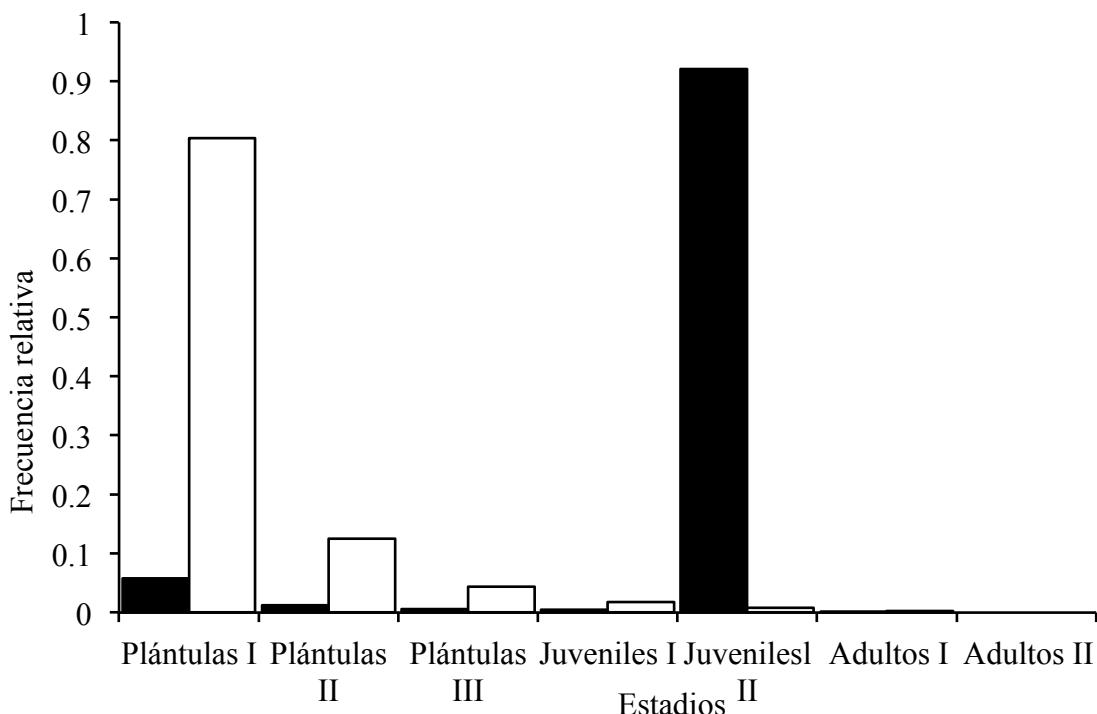


Figura 5. Estructura estable observada (barras oscuras) y estructura estable al simular la transición de un individuo en la etapa de juvenil II a adultos (barras blancas), en *Abies hickelii* del Pico de Orizaba, Veracruz, México, esta última muestra una curva en forma de J invertida.

#### *Simulación de transiciones*

Del mismo modo, cuando fue simulada la transición de un solo individuo del estadio de juveniles II a adulto, la población podría crecer a una tasa mucho mayor ( $\lambda = 1.29$ ) (Figura 4 valor 4). La estructura de la población estable se asemeja a una J invertida (Figura 5). En este caso, *Abies hickelii* invierte 53% en la supervivencia, 40% en el crecimiento y el 7% en la fecundidad (Figura 4). Al igual que en las otras simulaciones, se encontró que el valor reproductivo de las especies se concentra en las dos categorías de adultos, mientras que el valor de los juveniles aumentó ligeramente (Figura 3b).

## Discusión

#### *Densidad, estructura poblacional y dinámica*

La densidad actual de *Abies hickelii* puede ser una respuesta a los diferentes eventos de incendios que se han presentado en la zona desde 1998, aunque los años siguientes han sido menos graves, por lo que cualquier predicción sobre el crecimiento de la población debe hacerse con precaución, sobre todo por la fuerte variación en la dinámica, tamaño de la población y su distribución (Horvitz y Schemske 1995; Mandujano *et al.*, 2001). El valor de  $\lambda$  de *Abies hickelii* se encuentra en equilibrio numérico. La alta mortalidad de plántulas es frecuente, no sólo entre las coníferas (Kohyama, 1982; Platt *et al.*, 1988; Begin *et al.*, 2001; Suzán *et al.*, 2002; Akira y Akira, 2008), sino también entre muchas especies de herbáceas

(Harper, 1977), sin embargo, esto no parece afectar críticamente la tasa finita de crecimiento de la población de *A. hickelii*.

La estructura poblacional observada refleja un fenómeno de reclutamiento periódico, una característica frecuentemente observada en las especies de *Abies* (Houle, 1999) y de *Pinus* (Suzán *et al.*, 2002), aunque es posible que la transición de un estadio a otro se produzca bajo circunstancias específicas, como la formación de claros. La estructura también indica que el reclutamiento de árboles jóvenes no es constante, debido sobre todo a la perturbación continua del bosque por el pastoreo, la cosecha e incendios ocasionales; a diferencia de lo observado por Hett y Loucks (1976), en *A. balsamea*, así como en *Picea engelmannii* Parry ex Engelm., *Pinus ponderosa* P. Lawson & C. Lawson y *Pinus palustris* Mill. (Parker y Peet, 1984; Platt *et al.*, 1988).

En la estructura estable, los individuos pre-reproductivos presentan mayor frecuencia relativa, presentando valores altos de sensibilidad y elasticidad, en este sentido, Enright y Ogden (1979), así como Piñero *et al.*, (1984), indican que las etapas más críticas para una población arbórea son aquellas cercanas a la primera reproducción. Coincidentemente, en *A. hickelii* la etapa más crítica es la de juveniles II. Por lo tanto, al aplicar programas de manejo o presentarse incendios, es muy importante tener cuidado con este estadio, ya que  $\lambda$  es muy sensible en esta etapa. De acuerdo con las observaciones, un aumento en  $\lambda$  se refleja en una contribución de los juveniles a la supervivencia, fenómeno indicado también por Heppell *et al.* (2000) y que al parecer se observa después de un incendio.

### *Fecundidad*

Los adultos hacen la mayor contribución a la fecundidad de *Abies hickelii*, particularmente los adultos II, fenómeno compartido por otras especies iteróparas, tan disímiles como tortugas o cactáceas (Crouse *et al.*, 1987; Platt, *et al.*, 1988; Mandujano *et al.*, 2001; Suzán *et al.*, 2002) (Figura 3) lo que confirma que las especies de vida larga tienen altos valores de elasticidad para la supervivencia y bajos valores de elasticidad para la fertilidad (Silvertown *et al.*, 1993). El valor reproductivo se concentra en estadios adultos, sin embargo, los valores observados para los adultos en la Figura 3a podrían aumentar el riesgo de muerte y la posibilidad de reproducirse en el futuro (Silvertown, 1987). Al mismo tiempo, es posible que el fuego pudiera funcionar como una señal ambiental para el inicio de la reproducción, como ocurre en otras especies como *Pinus banksiana* Lamb. o *Acer saccharinum* L. (Kelly y Sork, 2002), pero es algo que debe analizarse con detalle y depende fuertemente de la intensidad y la frecuencia del incendio ya que las poblaciones pueden decrecer severamente (Suzán *et al.*, 2002; Kelly y Sork, 2002).

### *Simulaciones*

Las simulaciones en la población de *Abies hickelii* mostraron que el mayor efecto sobre  $\lambda$  se puede atribuir a la ausencia de transición a la categoría de adultos, sin embargo, el fuego y los aprovechamientos también pueden jugar un papel importante. El primero parece no tener consecuencias significativas en la estructura de la población estable, bajo estas condiciones se presenta con forma de J invertida (Figura 5), muy diferente de la estructura observada (Figura 5), pero similar a la de *Pinus lagunae* (Díaz *et al.*, 2000), *Fagus grandifolia* Ehrh. (Batista *et al.*, 1998) y *P. palustris* (Platt *et al.*, 1988). El efecto habría sido diferente si los incendios hubiesen afectado a jóvenes pre-reproductivos o adultos. Bajo estas condiciones, la supervivencia (81%), los valores de crecimiento (16%) y fecundidad (3%) siguen un patrón

similar al observado por Batista *et al.* (1998) para *Fagus grandifolia*, con valores de  $\lambda$  cercanos al equilibrio (1.01 y 0.95). Por el contrario, habría un efecto positivo en el crecimiento de la población, si los juveniles II transitan a la categoría de adultos I, alcanzaría una tasa de crecimiento de hasta 1.29. Esto daría lugar a una estructura como la observada por Platt *et al.* (1988) y Díaz *et al.* (2000). Cuando se simuló la transición de un solo individuo pre-reproductivo a adulto la respuesta fue similar a la de *Mammillaria magnimamma* Haw., una hierba iterópara (Rosas y Mandujano, 2002). Las simulaciones sin embargo, no presentaron diferencias significativas entre la estructura de la población observada y la estructura estable. Todos los valores de  $\lambda$  fueron cercanos al equilibrio, lo que puede ser un reflejo del comportamiento general de la población, aun cuando algunos de los estadios se encontraban en crecimiento y otros disminuyendo. Este patrón también se relaciona con el bajo efecto que tiene la supervivencia en el cambio en  $\lambda$ , ya que simulaciones que implican transito de juveniles sí incrementen el valor de  $\lambda$ .

La ubicación de *A. hickelii* en el triángulo demográfico corresponde al vértice que representa una mayor supervivencia (Figura 3), una estrategia similar a la de otras coníferas como *Sequoia sempervirens* (D. Don) Endl., *Pinus palustris* y *Araucaria* spp. (Silvertown *et al.*, 1993). Otras especies iteróparas como *Pachycereus pringlei* (S. Watson) Britton & Rose y *Neobuxbaumia tetetzo* (J. M. Coul.) Backeb. también muestran una estrategia similar (Rosas y Mandujano, 2002). El proceso de crecimiento lento de *A. hickelii*, resulta en altos valores de elasticidad para la supervivencia. De acuerdo con Silvertown *et al.* (1993) y Heppell *et al.* (2000), las especies iteróparas con bajas tasas de crecimiento generalmente tienen altos valores de elasticidad para la supervivencia y bajos para la fertilidad. Sin embargo, la alta inversión en la supervivencia hecha por *A. hickelii* podría ser una respuesta a las condiciones ambientales de sequía seguidas por un año más húmedo, para lograr una mayor eficiencia reproductiva. Lo anterior coincide con los resultados de Houle (1999), quien menciona baja producción de semillas en relación con altas temperaturas y fenómenos meteorológicos inusuales. Del mismo modo, el efecto de una mayor concentración de CO<sub>2</sub> debida a incendios, es la inhibición en la producción de estomas, ello disminuye la pérdida de agua, pero también la tasa de crecimiento (Smith y Smith, 2001). Cuando se simuló la transición de juveniles II a la etapa adulta, el crecimiento jugó un papel fundamental en la determinación de la tasa finita de crecimiento poblacional, fenómeno observado en *Pedicularis furbishiae* S. Watson y *Cirsium vulgare* (Savi) Airy Shaw por Silvertown *et al.* (1995).

**Figure 3**

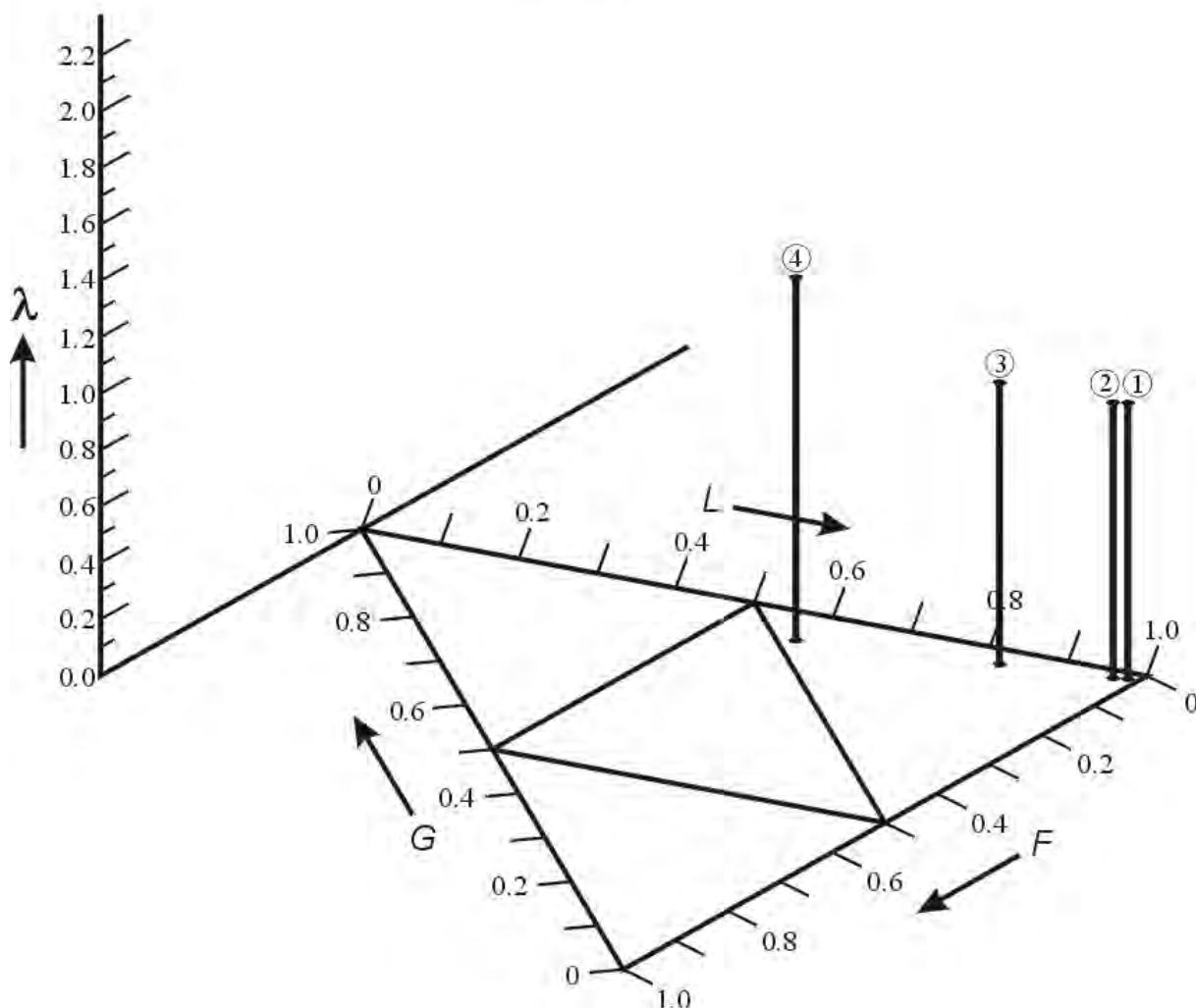


Figura 3. Proyección en un espacio tridimensional de las elasticidades de *Abies hickelii* en el Pico de Orizaba, Veracruz, México. El número 1 representa la inversión de las especies en las condiciones observadas; el 2, los efectos de los cuatro niveles de cosecha simulados (20, 40, 60 y 80%) y el fuego, en ambas posiciones  $\lambda$  tiene un valor de 0.99 ; el 3 representa el efecto del fuego combinado con la transición de un juvenil en etapa pre-reproductiva a adultos y el 4 la simulación de la transición de un juvenil en etapa pre-reproductiva a adultos sin fuego y cosecha. Las letras en el triángulo son L para el tiempo de vida, G para el crecimiento y F para la fecundidad.

## Conclusiones

El modelo matricial presentado es una herramienta fundamental para el manejo sustentable de los bosques de coníferas como *Abies hickelii*. Sin embargo, no debe perderse de vista la alta tasa de deforestación y la transformación de los hábitats, presiones con la que ninguna población puede persistir. En este estudio, la tasa finita de crecimiento poblacional se encuentra en equilibrio. La supervivencia hace la mayor contribución a  $\lambda$ , las etapas pre-reproductivas requieren la mayor atención ya que son las más delicadas para la conservación

y manejo sustentable de la especie, idealmente se debe evitar aprovechar los árboles que se encuentran en estos estadios. Las tasas de reproducción se concentran en los adultos, aunque la especie no parece invertir mucho en esta fase. Es necesario observar la fase reproductiva en un año de producción masiva de semillas, que en coníferas puede tener oscilaciones bi-anuales e incluso tri-anuales (Suzán *et al.*, 2002). Las simulaciones de incendios y aprovechamiento mostraron que esta última y la ausencia de transición de los individuos pre-reproductivos al estadio de adultos tienen un mayor efecto sobre  $\lambda$ . Aunque la población también se mantuvo en equilibrio numérico. Algunos aspectos importantes de la dinámica poblacional de *A. hickelii* que merecen ser estudiados son la estocasticidad ambiental y demográfica, los análisis de ciclos y la genética de la especie. Adicionalmente es urgente implementar programas de reforestación en los que participen los productores, especialmente en zonas críticas cercanas al río Jamapa, en donde la cobertura del bosque casi ha desaparecido. Establecer viveros comunitarios dentro de la zona de distribución del bosque de oyamel, ello aseguraría el establecimiento de los arbolitos, explorar la segura existencia de micorrizas nativas y su uso para acelerar el crecimiento en vivero y pronta plantación. Por supuesto, el área en donde se encuentran los oyametales, dentro del Parque Nacional Pico de Orizaba debe utilizarse exclusivamente para ecoturismo, ésta actividad debe ser llevada a cabo por los productores, con la debida capacitación. En las zonas cercanas podrían establecerse plantaciones de arbolitos de navidad, tanto con *A. hickelii* como con *Pinus ayacahuite* C. Ehrenb. ex Schltdl. Y en las zonas agrícolas, sistemas agroforestales o agrosilvopastoriles.

## Bibliografía

- Aguirre-Planter, E., G. R Furnier y L. E., Eguiarte. 2000. Low levels of genetic variation within and high levels of genetic differentiation among populations of species of *Abies* from southern Mexico and Guatemala. American Journal of Botany 87(3): 362–371.
- Álvarez del C., C. 1987. La vegetación de la Sierra del Ajusco. Instituto Nacional de Antropología e Historia. Cuaderno de trabajo N° 33. 74 p.
- Álvarez, S. y T. F. de Lachica, 1972. Zoogeografía de los vertebrados de México. En: El escenario geográfico. Recursos naturales. INAH. SEP. México, D. F. pp. 221-296.
- Akira S., M y K. Akira. 2008. Different survival among life stages contributes to co-dominance of *Abies maresii* and *Abies vaitchii* in sub-alpine old growth forest. Journal of Vegetation Science 19: 239-244.
- Ávila, C. H., J. R. Aguirre y E. García. 1994. Variación estructural del bosque de oyamel (*Abies hickelii* Flous et Gaussem) en relación con factores ambientales en el Pico de Orizaba, México. Investigación Agraria. Sistemas y Recursos Forestales 3: 5–17.
- Ávila-Bello, C. H. y L. López-Mata. 2001. Distribución y análisis estructural de *Abies hickelii* Flous et Gaussem en México. Interciencia 26: 244-251.
- Anónimo. 1988. Síntesis geográfica, noménclator y anexo cartográfico del estado de Veracruz. INEGI. Guanajuato, Gto. 69 p.
- Batista, W. B., W. J., Platt y Machiavelli, R. 1998. Demography of a shade tolerant tree (*Fagus grandifolia*) in a hurricane-disturbed forest. Ecology 79: 38-53.
- Begin, E., J., Begin, L., Bélanger, L-P. Rivest, y S., Tremblay. 2001. Balsam fir self-thinning relationship and its constancy among ecological regions. Can. Jour. For. Res. 31: 950-959.
- Caswell, H. 2000. Prospective and retrospective analysis: their roles in conservation biology. Ecology 81: 619-627.
- Caswell, H. 2001. Matrix Population Models: Construction, Analysis and Interpretation.

2<sup>nd</sup> edn. Sinauer Associates Inc., USA. 722 p.

- Ceballos, G. y G. Oliva (Coords.). 2005. Los mamíferos silvestres de México. Fondo de Cultura Económica. México, D. F. 986 p.
- Cisneros, V. M. 1981. Estudio para la caracterización del medio geográfico regional de la zona central del estado de Veracruz. Centro Regional Universitario Oriente. Universidad Autónoma Chapingo. Huatusco, Ver. 22 p.
- Crouse, D. T., L. B. Crowder y H., Caswell, 1987. A stage-based population model for loggerhead sea turtles and implications for conservation. *Ecology* 68: 1412-1423.
- Díaz, S., C., Mercado y S. Álvarez-Cárdenas. 2000. Structure and population dynamics of *Pinus lagunae* M-F- Passini. *For. Eco. Manage.* 134: 249-256.
- Enright, N. y J., Ogden. 1979. Application of transition matrix in forest dynamics: *Araucaria* in Papua New Guinea and *Nothofagus* in New Zealand. *Aust. J. Ecol.* 4: 3 – 23.
- Enright, N., M. Franco y J., Silvertown. 1995. Comparing plant life histories using elasticity analysis: the importance of life span and the number of life-cycle stages. *Oecologia* 104: 79-84.
- Escalante, S., S., Montaña y R. Orellana. 2004. Demography and potential use of the liana palm, *Desmoncus orthacanthos* Martius (Arecaceae), in southern Quintana Roo, Mexico. *For. Ecol. Manag.* 187: 3-18.
- Ferrusquía, I. 1988. Geología de México: una sinopsis. En: Ramamoorthy T. P. Bye R., Lot A. Fa J. (Eds.). Diversidad biológica de México. Orígenes y distribución. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. Pp. 3-108.
- Franco, M. y J. Sarukhán. 1979. Un modelo de Simulación de la Productividad Forestal de un Bosque de Pino. Premio Nacional Forestal. Subsecretaría Forestal y de la Fauna. Secretaría de Agricultura y Recursos Hídricos. 71 p.
- García, E. 1970. Los climas del estado de Veracruz. *An. Inst. Biol. UNAM* 41(1):3-42.
- Golubov, J., M. C., Mandujano, M., Franco, C., Montaña, L. E., Eguiarte y J., López Portillo. 1999. Demography of the invasive woody perennial *Prosopis glandulosa* (honey mesquite). *J. Ecol.* 87: 955-962.
- Gotelli, N. J. 1998. A Primer of Ecology. 2<sup>nd</sup> edn. Sinauer Associates Inc. Sunderland. 236 p.
- Harper, J. L. 1977. Population Biology of Plants. Academic Press. London. 892 p.
- Heppell, S. S., H. Caswell, y L. B., Crowder. 2000. Life histories and elasticities patterns: perturbation analysis for species with minimal demographic data. *Ecology* 81: 654-665.
- Hett, J. M. y O. L., Loucks. 1976. Age structure models of balsam fir and eastern hemlock. *J. Ecol.* 64: 1029-1044.
- Horvitz, C. C. y D. W., Schemske. 1995. Spatiotemporal variation in demographic transitions of a tropical understory herb: projection matrix analysis. *Ecol. Monog.* 65. 155–192.
- Houle, G. 1999. Mast seeding in *Abies balsamea*, *Acer saccharum* and *Betula alleghaniensis* in an old growth, cold temperate forest of north-eastern North America. *J. Ecol.* 87: 413-422.
- Johnson, E. 1970. Morfogénesis y clasificación de algunos perfiles derivados de cenizas volcánicas del Pico de Orizaba, Puebla y Veracruz. Tesis profesional. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. 78 p.
- Kelly, D. y Sork, V. L. 2002. Mast seedling in perennial plants: why, How, Where? *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 33: 427-447.
- Kohyama, T. 1982. Studies on the *Abies* population on Mt. Shimagare II. Reproductive and life history traits. *Bot. Mag. (Tokyo)* 95: 167–181.
- Krebs, C. 1999. Ecological Methodology. 2<sup>nd</sup> edn. Benjamin Cummings. California. 620 p.

- de Kroon, H., Plaisier, A., van Groenendaal, J. M. y Caswell, H. 1986. Elasticity: the relative contribution of demographic parameters to population growth rate. *Ecology* 67 (5): 1427–1431.
- de Kroon, H., A., van Groenendaal, J.y Ehrlén, J. 2000. Elasticities: a review of methods and model limitations. *Ecology* 81: 607-618.
- Lefkovitch, L. P. 1965. The study of populations growth in organisms grouped by stages. *Biometrics* 21: 1-18.
- Mandujano, M. C., Montaña, C., Franco, M., Golubov, J. y Flores-Martínez, A. 2001. Integration of demographic annual variability in a clonal desert cactus. *Ecology* 82(2): 344-359.
- Morales-Mávil, J. E., Suárez-Domínguez, E., Bello-Gutiérrez, J., Villa-Cañedo, J., Mestizo-Rivera, L. R., Enríquez-Roa, J., Bello-Sánchez, E. A., Corona-López, C., Barradas-García, H. H. y Martínez-Barradas, E. R. 2007. Riqueza, diversidad y distribución de anfibios, reptiles y mamíferos en las Áreas Naturales Protegidas del estado de Veracruz. Informe presentado al CONACYT, Universidad Veracruzana 92 p.
- Narave, H. 1985. La vegetación de Perote, Veracruz, México. *Biótica* 10: 35–64.
- Norma Ecológica Mexicana. 2000. Norma Oficial Mexicana. NOM-ECOL-2000. Diario oficial de la Federación 35–45.
- Parker, A. J. y Peet, R. K. 1984. Size and age structure of conifer forests. *Ecology* 5: 1685-1689.
- Piñero, D., Martínez-Ramos, M. y Sarukhán, J. 1984. A population model of *Astrocarium mexicanum* and a sensitivity analysis of its finite rate of increase. *J. Ecol.* 72, 977-991.
- Platt, J. W., Evans, G. W. y Rathbun, S. L. 1988. The population dynamics of a long-lived conifer (*Pinus palustris*). *Am. Nat.* 131: 491–525.
- Rosas B., M. D. y Mandujano, M. C. 2002. La diversidad de historias de vida de cactáceas, aproximación por el triángulo demográfico. *Cactáceas y suculentas mexicanas* 47: 33-41.
- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Limusa. México, D. F. 431 p.
- Shea, K. y D., Kelly. 1996. Estimating biocontrol agent impact with matrix models: *Carduus nutans* in New Zealand. *Ecol. Appl.* 8, 824 – 832.
- Silvertown, J. 1987. Introduction to Plant Population Ecology. 2<sup>nd</sup> edn. Longman Scientific and Technical, Essex. 229 p.
- Silvertown, J., Franco, M. y Menges, E. 1992. A demographic interpretation of Grime's triangle. *Func. Ecol.* 6: 130-136.
- Silvertown, J., Franco, M., Pisanty, I. y Mendoza, A. 1993. Comparative plant demography—relative importance of life-cycle components to finite rate of increase in woody and herbaceous perennials. *J. Ecol.* 81: 465-476.
- Silvertown, J., Franco, M. y Menges, E. 1995. Interpretation of elasticity matrices as an aid to the management of plant populations for conservation. *Conserv. Biol.* 10 (2): 591-597.
- Smith, R. L. y Smith, T. M. 2000. Ecología. Adisson Wesley. Madrid. 642 p.
- Suzán-Azpiri, H., Sánchez-Ramos, G., Martínez-Avalos, J. G., Villa Melgarejo S. y Franco, M. 2002. Population structure of *Pinus nelsonii* Shaw, an endemic pinyon pine in Tamaulipas, Mexico. *For. Eco. Manage.* 165: 193–203.
- The Math Works. 1995. Matlab. Prentice Hall, Englewood Cliffs, N J.

## Apéndice. Matrices para las diferentes simulaciones

Matriz por estadios de *Abies hickelii*.

	Plántulas I	Plántulas II	Plántulas III	Juveniles I	Juveniles II	Adultos I	Adultos II	v	w
Plántulas I	0.2	0	0	0	0	324	5276	1	0.057
Plántulas II	0.2	0	0	0	0	0	0	3.95	0.011
Plántulas III	0	0.4	0.15	0	0	0	0	9.79	0.005
Juveniles I	0	0	0.23	0.7	0	0	0	35.78	0.004
Juveniles II	0	0	0	0.14	0.99	0	0	74.29	0.921
Adultos I	0	0	0	0	0.0000001	0.99	0	491242.02	0.0001
Adultos II	0	0	0	0	0.0000001	0.99	0.99	7979707.88	$2.10 \times 10^{-13}$

$$\lambda = 0.99$$

Matriz por estadios al simular la cosecha del 20% de árboles adultos entre 15 y 40 cm of DAP.

	Plántulas I	Plántulas II	Plántulas III	Juveniles I	Juveniles II	Adultos I	Adultos II	v	w
Plántulas I	0.2	0	0	0	0	321	4910	1	0.0003
Plántulas II	0.2	0	0	0	0	0	0	3.95	0.00006
Plántulas III	0	0.4	0.15	0	0	0	0	9.77	0.00003
Juveniles I	0	0	0.23	0.7	0	0	0	35.70	0.00002
Juveniles II	0	0	0	0.14	0.99	0	0	73.96	0.999
Adultos I	0	0	0	0	0.0000001	0.86	0	2469.19	$7.68 \times 10^{-7}$
Adultos II	0	0	0	0	0.0000001	0.85	0.85	35084.87	$5.4 \times 10^{-13}$

$$\lambda = 0.99$$

Matriz por estadios al simular la cosecha del 40% de los árboles adultos entre 15 y 40 cm de DAP.

	Plántulas I	Plántulas II	Plántulas III	Juveniles I	Juveniles II	Adultos I	Adultos II	v	w
Plántulas I	0.2	0	0	0	0	324	5090	1	0.0001
Plántulas II	0.2	0	0	0	0	0	0	3.95	0.00003
Plántulas III	0	0.4	0.15	0	0	0	0	9.77	0.00001
Juveniles I	0	0	0.23	0.7	0	0	0	35.70	0.00001
Juveniles II	0	0	0	0.14	0.99	0	0	73.96	0.999
Adultos I	0	0	0	0	0.0000001	0.74	0	1295.99	$3 \times 10^{-7}$
Adultos II	0	0	0	0	0.0000001	0.69	16979.90	0.69	$1.33 \times 10^{-13}$

$$\lambda = 0.99$$

Matriz por estadios al simular la cosecha del 60% de los árboles adultos entre 15 y 40 cm of DAP.

	Plántulas I	Plántulas II	Plántulas III	Juveniles I	Juveniles II	Adultos I	Adultos II	v	w
Plántulas I	0.2	0	0	0	0	324	4730	1	0.0001
Plántulas II	0.2	0	0	0	0	0	0	3.95	0.00002
Plántulas III	0	0.4	0.15	0	0	0	0	9.77	0.000009
Juveniles I	0	0	0.23	0.7	0	0	0	35.74	0.000007
Juveniles II	0	0	0	0.14	0.99	0	0	73.96	0.999
Adultos I	0	0	0	0	0.0000001	0.59	0	810.00	0.0000002
Adultos II	0	0	0	0	0.0000001	0.62	12783.74	0.62	$6.75 \times 10^{-14}$

$$\lambda = 0.99$$

Matriz por estadios al simular la cosecha del 80% de los árboles adultos entre 15 y 40 cm of DAP.

	Plántulas I	Plántulas II	Plántulas III	Juveniles I	Juveniles II	Adultos I	Adultos II	v	w
Plántulas I	0.2	0	0	0	0	321	4550	1	0.00008
Plántulas II	0.2	0	0	0	0	0	0	3.95	0.00001
Plántulas III	0	0.4	0.15	0	0	0	0	9.77	0.0000008
Juveniles I	0	0	0.23	0.7	0	0	0	35.70	0.000006
Juveniles II	0	0	0	0.14	0.99	0	0	73.95	0.999
Adultos I	0	0	0	0	0.0000001	0.51	0	668.75	0.0000002
Adultos II	0	0	0	0	0	0.0000001	0.31	6688.22	$3.06 \times 10^{-14}$

$$\lambda = 0.99$$

Matriz por estadios al simular el efecto del fuego en plántulas y juveniles.

	Plántulas I	Plántulas II	Plántulas III	Juveniles I	Juveniles II	Adultos I	Adultos II	v	w
Plántulas I	0.1	0	0	0	0	324	5276	1	0.796
Plántulas II	0.2	0	0	0	0	0	0	4.45	0.160
Plántulas III	0	0.2	0.08	0	0	0	0	22.02	0.035
Juveniles I	0	0	0.15	0.13	0	0	0	133.63	0.006
Juveniles II	0	0	0	0.13	0.28	0	0	884.03	0.001
Adultos I	0	0	0	0	0.0000001	0.99	0	6276674243	0.0003
Adultos II	0	0	0	0	0	0.0000001	0.99	16649694408	0.0001

$$\lambda = 0.99$$

Matriz por estadios al simular el tránsito de un individuo en el estadio juveniles II a adultos I.

	Plántulas I	Plántulas II	Plántulas III	Juveniles I	Juveniles II	Adultos I	Adultos II	v	w
Plántulas I	0.1	0	0	0	0	324	5276	1	0.802
Plántulas II	0.2	0	0	0	0	0	0	4.65	0.155
Plántulas III	0	0.2	0.8	0	0	0	0	23.99	0.032
Juveniles I	0	0	0.15	0.13	0	0	0	152.10	0.005
Juveniles II	0	0	0	0.13	0.28	0	0	1054.13	0.009
Adultos I	0	0	0	0	0.1	0.99	0	7915.82	0.002
Adultos II	0	0	0	0	0	0.00000001	0.99	128895.77	$5.63 \times 10^{-9}$

$$\lambda = 1.03$$

Matriz por estadios al simular el tránsito de un individuo en el estadio juveniles II a adulto.

	Plántulas I	Plántulas II	Plántulas III	Juveniles I	Juveniles II	Adultos I	Adultos II	v	w
Plántulas I	0.2	0	0	0	0	324	5276	1	0.803
Plántulas II	0.2	0	0	0	0	0	0	5.44	0.124
Plántulas III	0	0.4	0.15	0	0	0	0	17.50	0.043
Juveniles I	0	0	0.23	0.7	0	0	0	86.71	0.017
Juveniles II	0	0	0	0.14	0.99	0	0	364.33	0.08
Adultos I	0	0	0	0	0.1	0.99	0	1086.49	0.02
Adultos II	0	0	0	0	0	0.00000001	0.99	17692.29	$9.04 \times 10^{-10}$

$$\lambda = 1.29$$







## I want morebooks!

Buy your books fast and straightforward online - at one of the world's fastest growing online book stores! Environmentally sound due to Print-on-Demand technologies.

Buy your books online at  
**[www.get-morebooks.com](http://www.get-morebooks.com)**

---

¡Compre sus libros rápido y directo en internet, en una de las librerías en línea con mayor crecimiento en el mundo! Producción que protege el medio ambiente a través de las tecnologías de impresión bajo demanda.

Compre sus libros online en  
**[www.morebooks.es](http://www.morebooks.es)**

OmniScriptum Marketing DEU GmbH  
Heinrich-Böcking-Str. 6-8  
D - 66121 Saarbrücken  
Telefax: +49 681 93 81 567-9

[info@omnascriptum.com](mailto:info@omnascriptum.com)  
[www.omnascriptum.com](http://www.omnascriptum.com)

Scriptum 







Printed by  
**Schaltungsdienst Lange o.H.G., Berlin**





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

Los bosques de oyamel de México se localizan en las montañas más altas, específicamente se distribuyen entre los 2,400 y 3,600 m sobre el nivel del mar. Representan relictos de los extensos bosques boreales que avanzaron hacia el sur, durante los períodos de glaciaciación, cuando los climas fríos descendieron en las latitudes tropicales. Los bosques de oyamel están representados por el género *Abies* y también han sido afectados por el cambio de uso de suelo, actualmente se restringen a  $45,000 \pm 5,000$  ha. Este libro representa el esfuerzo de investigadores de siete instituciones distribuidos a lo largo del país, quienes han estado realizando una amplia diversidad de estudios que van desde la aplicación de la biología molecular hasta el establecimiento de plantaciones. De esta manera, éste libro está constituido por once capítulos distribuidos en tres partes temáticas; Ecología, Biotecnología y Conservación. Constituye el primer libro en México que integra diversos temas en una sola obra sobre el género *Abies*, aporta información útil para la definición de líneas de investigación y estrategias para la conservación y manejo del género *Abies* en México.

Dra. María del Rosario Pineda López. Investigadora de INBIOTECA-UV.  
Doctora por la Universidad Santiago de Compostela. Dr. Lázaro R.  
Sánchez Velásquez. Investigador de INBIOTECA-UV. Doctor en Ciencias  
por la Facultad de Ciencias de la UNAM. Dr. Juan Carlos Noa  
Carrazana. Investigador de INBIOTECA-UV. Doctor en Ciencias en  
Biotecnología de Plantas.



**978-3-659-07185-0**

**editorial académica española**