

Ecología

Estructura poblacional y parámetros demográficos de *Pinus hartwegii* en un bosque de alta montaña de la Faja Volcánica Transmexicana

Population structure and demographic parameters of Pinus hartwegii in a high mountain forest of the Trans-Mexican Volcanic Belt

José Luis Reyes-Ortiz ^a y Lauro López-Mata ^{b, *}

^a Colegio de Postgraduados, Secretaría de Ciencia, Humanidades, Tecnología e Innovación, Posgrado en Botánica, Campus Montecillo, Carretera Federal México-Texcoco Km. 36.5 Montecillo, 56264 Texcoco de Mora, Estado de México, México

^b Colegio de Postgraduados, Posgrado en Botánica, Campus Montecillo, Carretera Federal México-Texcoco Km. 36.5 Montecillo, 56264 Texcoco de Mora, Estado de México, México

*Autor de correspondencia: lauro@colpos.mx (L. López-Mata)

Recibido: 13 agosto 2025; aceptado: 8 abril 2026

Resumen

En México, *Pinus hartwegii* Lindl. define el límite altitudinal de la distribución arbórea cuyos bosques están amenazados por disturbios naturales y antropogénicos, principalmente, debido al cambio climático. Los objetivos del estudio fueron: *a)* analizar la estructura poblacional de *P. hartwegii* en el monte Tláloc, Estado de México y su variabilidad en 3 niveles altitudinales, y *b)* examinar las fuentes y los riesgos de mortalidad. Se establecieron 12 parcelas circulares de 19.95 m de radio, en 3 altitudes. Se censaron y midieron todos los árboles de *P. hartwegii* con diámetro a la altura del pecho ≥ 1 cm y el diámetro del cuello de rebrotes e individuos ≤ 1.4 m de altura. Además, se censaron los rebrotes, árboles reproductivos dañados y muertos y las posibles causas de daño y muerte. La estructura del bosque reveló una regeneración continua, similar a una J-invertida. La densidad de plántulas fue baja, pero la de rebrotes fue alta, lo que alude al nicho de persistencia como estrategia de regeneración vegetativa complementaria, al nicho de regeneración vía semillas. Ambos nichos son funcionalmente complementarios y aseguran que la regeneración natural y las tasas de reemplazo ocurran temporalmente a distintas tasas.

Palabras clave: Regeneración; Plántulas; Persistencia; Rebrotos; Reclutamiento; Daños; Mortalidad

Abstract

In Mexico, the forests of *Pinus hartwegii* Lindl. determine the upper altitudinal limit of tree distribution or treeline, which are at risk due to both natural and human-induced disturbances, mainly climate change, and could threaten their population viability. The objectives of this study were: *a)* to analyze the population structure of *P. hartwegii* on Mount Tláloc, Estado de México, and its variability at 3 different altitudinal levels, and *b)* to examine the sources and risks of mortality. Twelve circular plots with a radius of 19.95 m were set up at 3 altitudes. All *P. hartwegii* trees with a diameter at breast height ≥ 1 cm, as well as the collar diameter of sprouts and individuals ≤ 1.4 m height, were surveyed and measured. In addition, sprouts, reproductive trees, damaged and dead trees, and the possible causes of damage and death were recorded. The structure of the forest revealed a continuous regeneration, similar to an inverted J. Seedling density was low, but sprouting density was high, suggesting the persistence niche as a complementary vegetative regeneration strategy to seed-based regeneration niche. Both niches are functionally complementary and ensure that natural regeneration and replacement rates occur at different paces over time.

Keywords: Regeneration; Seedlings; Persistence; Sprouting; Recruitment; Damages; Mortality

Introducción

Entre las coníferas, *Pinus* es de los géneros más diversos (Gernandt y Pérez de la Rosa, 2014), con amplia distribución en el hemisferio norte (Keeley, 2012), de afinidad con el reino Paleártico y de enorme importancia para la humanidad (Critchfield y Little, 1966; MacDonald et al., 1998; Richardson y Rundel, 1998; Richardson et al., 2007). México alberga la más alta concentración de especies del género *Pinus* del mundo con 61 especies, de las cuales aproximadamente 50% son nativas del país (Farjon, 2017; Gernandt y Pérez de la Rosa, 2014). *Pinus hartwegii* Lindl. es una especie que, en México, define el límite altitudinal de la distribución arbórea, entre 4,150 y 4,300 m snm (Beaman, 1962; Lauer, 1978; Steinmann et al., 2021). Sin embargo, se han registrado individuos excepcionalmente aislados de *P. hartwegii* en las estribaciones de los volcanes Citlaltépetl y Popocatepetl a 4,500 m snm (Steinmann et al., 2021).

Los bosques de *P. hartwegii* dominan las cumbres de alta montaña de las regiones volcánicas de México (Beaman, 1962; Miranda y Hernández-Xolocotzi, 1963). Se distribuyen en la sierra Madre Occidental, la sierra Madre Oriental, la Faja Volcánica Transmexicana, la sierra Madre del Sur y la sierra de Chiapas y América Central (Farjon y Styles, 1997; Farjon, 2017). Toleran bajas temperaturas, nevadas frecuentes, vientos fuertes (Farjon, 2017; Rzedowski, 1978), suelos someros, rocosos y pobres en nutrientes minerales (Rzedowski, 1978). Esta especie rebrota profusamente después de perturbaciones ocasionadas por incendios, presenta una serie de adaptaciones para resistir el fuego (Rodríguez-Trejo, 2004) y se estima que su ciclo semillero ocurre cada 6 o 7 años (Patiño, 1973). Además, provee servicios ambientales hidrológicos, de captura de carbono y

promueve la formación del suelo (Endara-Agramont et al., 2013; Rojas-García et al., 2019). Recientemente, se estimó que el bosque maduro de *P. hartwegii* en el país ocupa una extensión cercana a 5,584 km² (Sáenz-Ceja et al., 2022). Sin embargo, se anticipa una reducción en su extensión y en su crecimiento, como respuesta al cambio climático (Astudillo-Sánchez et al., 2017; García-Amorena et al., 2021; Gómez-Pineda et al., 2020; Manzanilla-Quiñones et al., 2019; Ricker et al., 2007).

La cobertura actual del bosque de *P. hartwegii* en el monte Tláloc, Estado de México, alcanza, aproximadamente, 81.18 km² (Endara-Agramont et al., 2022). Investigaciones en esta zona han mostrado que el crecimiento de la especie se ve principalmente afectado por el aumento de la temperatura en las cotas más bajas de su distribución (Astudillo-Sánchez et al., 2017). Se estima que aproximadamente 22.73 km² (28%) del bosque de *P. hartwegii* en el monte Tláloc está infestado por *Arceuthobium vaginatum* (Humb. et Bonpl. ex Willd.) J.Presl y *A. globosum* Hawksw. et Wiens. Esta infestación por muérdago varía con la altitud, siendo más evidente en áreas de menor cobertura forestal y en individuos con diámetro mayor a 7.5 cm (Endara-Agramont et al., 2022). Debido a la relevancia ecológica, usos, manejo y amenazas antropógenas (Pérez-Suárez et al., 2022), es pertinente investigar la estructura poblacional de *P. hartwegii*, que incluya a todos los estadios de desarrollo que conforman su ciclo de vida, como base para analizar y proyectar su dinámica poblacional (Bader et al., 2007; Chapman y Reiss, 1999; Hutchings, 1996; White, 1985).

El bosque de *P. hartwegii* está sujeto a perturbaciones naturales y antropógenas. Entre las primeras se encuentran: vientos fuertes, incendios de diferente magnitud, intensidad y frecuencia, y la incidencia de parásitas como el muérdago. Entre las segundas están

las ocasionadas por usos locales (extracción de leña y madera), manejo, cambio en el uso del suelo, turismo y las ocasionadas por el cambio climático. Debido a estas, se infiere que la estructura poblacional de *P. hartwegii* dentro de su rango de distribución altitudinal en el monte Tláloc es heterogénea. Asimismo, se espera que factores como la frecuencia de rebrotes y la infestación por muérdago varíen significativamente con la altitud, lo cual podría incidir en la estructura y regeneración del bosque. Los objetivos de este trabajo fueron: *a)* estimar la estructura y densidad poblacional de *P. hartwegii* en 3 niveles altitudinales del bosque; *b)* comparar estos atributos poblacionales entre niveles altitudinales; *c)* determinar cuáles son los potenciales factores que podrían influir en estos atributos de la especie; y *d)* evaluar la variación en la frecuencia de rebrotes y la infestación por muérdago en diferentes niveles altitudinales, analizando su relación con la estructura y densidad del bosque. La hipótesis de trabajo es que las poblaciones de *P. hartwegii* presentan diferencias estructurales significativas, asociadas a la altitud y a las perturbaciones antropogénicas, principalmente las debidas a extracciones de árboles de talla comercial.

Materiales y métodos

El bosque de *P. hartwegii* en el monte Tláloc, Estado de México, se localiza entre las coordenadas 19°23'43" - 19°28'37" N, 98°42'51" - 98°48'12" O, a elevaciones de 3,500 a 4,100 m snm. El clima de la región es templado húmedo, con una temporada de lluvias de mayo a octubre y una época seca de noviembre a abril, aunque con lluvias intermitentes. La precipitación anual promedio oscila entre 900 y 1,000 mm, con presencia frecuente de niebla, rocío y nevadas esporádicas. La temperatura media anual varía entre 6.5 y 10 °C (García, 2004; Morgado-González et al., 2019). Desde 1955, se ha reportado un aumento de 2 °C en la temperatura máxima y una disminución de 62 mm en la precipitación (Astudillo-Sánchez et al., 2017). Los suelos del área son de origen volcánico, con colores que van del marrón grisáceo oscuro al muy oscuro. Son profundos y presentan variabilidad en su contenido de materia orgánica que oscila entre 7% y 36%, con una textura que puede ser franco o franco-arenoso y un pH que varía de 4.5 a 6.3 (Sánchez-González y López-Mata, 2003).

En la franja de distribución natural de *P. hartwegii*, se seleccionaron 3 niveles altitudinales: superior a 3,850 m snm., inferior a 3,550 m snm e intermedio a 3,750 m snm. En éstos, se establecieron 4 parcelas permanentes de observación (PPO) de 1,250 m² (5,000 m² por nivel altitudinal) de forma circular, con radio de 19.95 m.

En cada PPO, todos los árboles de *P. hartwegii* con diámetro a la altura del pecho (DAP) \geq 1.0 cm fueron censados, etiquetados, numerados y su DAP medido con cinta diamétrica. De cada individuo en pie de *P. hartwegii* se registró su estado: vivo, muerto, dañado, tipo de daño (curvo, inclinado, postrado, recto y roto, dañado del ápice, infestado por muérdago) y los factores de riesgo de los individuos muertos (curvo, inclinado, roto, seco y tocón). Además, se confirmó la presencia o ausencia de conos y su dehiscencia en árboles reproductivos como medida aproximada de la fenología reproductiva más reciente. Así mismo, a todos los individuos de *P. hartwegii* con DAP < 1 cm se les midió la altura al ápice y el diámetro del cuello (DC) en su base, medido con un vernier digital. Adicionalmente, a todos los tocones en las PPO se les midieron 2 diámetros perpendiculares y se contaron como árboles extraídos o aprovechados. Simultáneamente, se contabilizó el número de rebrotes que emergieron de los tocones después de un incendio superficial inducido y se midió el diámetro del cuello con un vernier digital y la altura del rebrote dominante con una cinta métrica. En presencia de rebrotes múltiples en el mismo tocón progenitor y ante la ausencia de un rebrote dominante, se estimó su cobertura del grupo de rebrotes. Los rebrotes múltiples se integraron a la primera categoría (definida más adelante), junto con las plántulas y los arbolitos, ya que, en conjunto todos ellos representan el potencial de regeneración del bosque. En todos los individuos censados de *P. hartwegii*, se estimó cualitativamente y a simple vista el porcentaje de infestación y especie de muérdago (*Arceuthobium vaginatum* o *A. globosum*) que lo produjo. El criterio empleado fue cualitativo y enteramente subjetivo, designándose visualmente la presencia y el porcentaje de infestación sobre el árbol huésped, incluyendo su tallo y ramas parasitadas. Se realizó la prueba de Kruskal-Wallis para contrastar el porcentaje de infestación entre niveles altitudinales. Previamente, se verificaron los supuestos de normalidad (prueba de Shapiro-Wilk) y homogeneidad de varianzas (prueba de Levene). Cuando se detectaron diferencias significativas ($p < 0.05$), se aplicó la prueba post-hoc de Dunn, con corrección de Bonferroni para identificar posibles contrastes entre niveles altitudinales con el paquete "Tydiverse" en R v4.0.1 (Wickham et al., 2019).

Con base en la información obtenida, se analizó la densidad y estructura diamétrica de los individuos vivos y muertos, tanto para el bosque (12 PPO) como por nivel altitudinal (4 PPO). Estos análisis se evaluaron para los distintos estadios de desarrollo o DAP de los árboles agrupados en las siguientes categorías o clases diamétricas: plántulas, rebrotes, arbolitos, juveniles, prerreproductivos precoces y adultos. En este trabajo,

consideramos a las plántulas como aquellos individuos desarrollados a partir de semillas o de altura < 10 cm. Rebrotos, son renuevos vegetativos que emergen de yemas periféricas generalmente de la base remanente del tallo primario extraído o tocón o ambos y después de un incendio superficial (Del Tredici, 2001). Las plántulas provienen de semillas, son de origen sexual y los rebrotos son de origen vegetativo, pero ambos representan vías de regeneración alternas con probabilidades distintas de supervivencia y crecimiento. Los arbolitos son individuos pequeños, con altura ≥ 10 y ≤ 140 cm y $DC \leq 2$ cm. Los rebrotos múltiples sin tallo dominante se integraron a la primera categoría, junto con las plántulas y los arbolitos, ya que, en conjunto todos ellos representan el potencial de regeneración del bosque. Juveniles son los individuos con $DAP \geq 2.1$ y ≤ 10 cm. Los árboles prerreproductivos tienen $DAP \geq 10.1$ cm y ≤ 20 cm. Los adultos, son árboles con $DAP \geq 20.1$ cm, los cuales fueron reproductivos activos o no activos, agrupados en clases diamétricas a intervalos de 10 cm por categoría.

Las diferencias en la densidad total de individuos vivos y muertos entre los 3 niveles altitudinales se evaluaron con la prueba de chi-cuadrada, seguida de comparaciones por pares con corrección de Bonferroni con significancia $p = 0.05$. Posteriormente, se aplicó una prueba de chi-cuadrada de homogeneidad para analizar la asociación entre el nivel altitudinal y la distribución de los estadios de desarrollo. Ante la presencia de diferencias significativas se utilizaron los residuales ajustados, como análisis post-hoc, considerándose significativos aquellos con $|\text{valor}| > 1.96$, $p < 0.05$.

El análisis estructural basado en estas categorías es fundamental para recuperar datos ligados a las consecuencias de las extracciones, el uso, manejo y dinámica poblacional de *P. hartwegii* en el monte Tlálloc. Las distribuciones de las frecuencias diamétricas observadas en los individuos vivos y muertos se ajustaron a una distribución log-normal con el paquete “fitdistrplus” de R v4.0.1 (Delignette-Muller y Dutang, 2015). Para evaluar las diferencias en la densidad de individuos reproductivos (con presencia de conos) entre categorías diamétricas, se ajustó un modelo lineal generalizado con distribución binomial negativa (GLM-NB). Este modelo, implementado con el paquete “MASS” (Venables y Ripley, 2002), se aplicó a los conteos por categoría debido a la sobredispersión observada en los datos ($\theta = 1.44$). Se aplicaron contrastes polinómicos ortogonales para identificar tendencias significativas y se realizaron comparaciones post-hoc de Tukey con el paquete “multcomp” (Hothorn et al., 2008), ajustando los p-valores mediante el método de una etapa. Las medias marginales estimadas, junto con sus intervalos

de confianza asimétricos de 95%, se calcularon en escala logarítmica y se transformaron a la escala original de conteos. La agrupación por letras, que indica diferencias significativas entre categorías ($p < 0.05$), se obtuvo utilizando el paquete “emmeans” (Lenth, 2025). Todos los análisis estadísticos se realizaron con el software R, versión 4.0.1 (R Core Team, 2020).

Resultados

El número total de individuos vivos en las 12 PPO (15,000 m²) fue de 1,412 (tabla 1), equivalente a 941 individuos ha⁻¹. De éstos, 0.92% pertenece a la categoría de plántulas (n = 13); el 9.3% son rebrotos (n = 132) y el 19.4% son arbolitos (n = 274). El 30.3% pertenece a la clase juvenil con DAP de 2.1 a 10 cm (n = 424); 17.4% son árboles con DAP de 10.1 a 20 cm (n = 246) y contienen a aquellos que se reproducen por primera vez en la población; 11.3% son árboles reproductivos con DAP de 20.1 a 30 cm (n = 159), y 11.6% son árboles reproductivos (n = 164), agrupados en 5 categorías a intervalos de 10 cm de DAP (fig. 1).

Los individuos más pequeños, que incluyen los estadios de plántula, rebrote, arbolitos y juveniles son los más abundantes, mientras que las categorías diamétricas más grandes disminuyen paulatinamente a medida que los diámetros se incrementan. La distribución diamétrica de *P. hartwegii* a escala del bosque (1.5 ha) corresponde a un patrón sesgado a la derecha (fig. 1c), el cual tiende a repetirse solo en los niveles altitudinales superior e intermedio (fig. 2a, c). En el nivel inferior, la distribución de frecuencias diamétricas fue muy diferente debido a la baja densidad de plántulas, rebrotos, arbolitos y juveniles (fig. 2e), aunque la función probabilística de su modelo poblacional se ajusta a una función similar (fig. 2f). Los resultados mostraron que no existen diferencias estadísticamente significativas en la distribución de frecuencias diamétricas entre los 3 niveles altitudinales ($\chi^2 = 0.656$, $p = 0.721$). La distribución log-normal ajustada describe un proceso decreciente de densidad poblacional en función de las categorías diamétricas (fig. 2b, d, f).

Por otra parte, el número total de árboles que presentaron algún tipo de daño fue de 481 (34%) (fig. 3). De éstos, los árboles adultos fueron los más dañados (37%, n = 179), seguidos de las categorías prerreproductivos precoces (28.1%, n = 135) y juvenil (28.3%, n = 136) (fig. 3a). El daño fue estadísticamente significativo ($\chi^2 = 311.55$, $gl = 18$, $p < 0.001$), indicando que éste varía entre los estadios de desarrollo a lo largo de los 3 niveles altitudinales. El daño se triplicó del nivel superior (12.4%) al intermedio (37.5%) y se quintuplicó del superior al inferior (62.3%). Los individuos adultos

Tabla 1

Estructura poblacional agrupada en categorías de tamaño o estadios de desarrollo y parámetros reproductivos de los árboles adultos en el bosque de *Pinus hartwegii* y en los 3 niveles altitudinales. FR: Frecuencia relativa. N con conos: corresponde al número de individuos activamente reproductivos.

	Niveles altitudinales															
	Superior				Intermedio				Inferior				Bosque			
Estadio (intervalo de clase en cm)	N	FR (%)	N con conos	FR (%)	N	FR (%)	N con conos	FR (%)	N	FR (%)	N con conos	FR (%)	N	FR (%)	N con conos	FR (%)
Plántulas (altura < 10 cm)	1	0.2	-	-	12	2.1	-	-	0	0	-	-	13	0.9	-	-
Rebrotos	99	19.5	-	-	32	5.6	-	-	1	0.3	-	-	132	9.3	-	-
Arbolitos (10-140 cm de altura y DC ≤ 2 cm)	119	23.4	-	-	119	21	-	-	36	10.7	-	-	274	19.4	-	-
Juveniles (DAP 2.1-10)	151	29.7	-	-	181	31.9	-	-	92	27.3	-	-	424	30	-	-
Prerreproductivos precoces (DAP 10.1-20)	64	12.6	0	0	111	19.6	13	18.6	71	21.1	14	16.7	246	17.4	27	15.9
Adultos I (DAP 20.1-30)	28	5.5	3	18.8	51	9	24	34.3	80	23.7	32	38.1	159	11.3	59	34.7
Adultos II (DAP 30.1-40)	19	3.7	6	37.5	39	6.9	24	34.3	29	8.6	18	21.4	87	6.2	48	28.2
Adultos III (DAP 40.1-50)	13	2.6	5	31.3	8	1.4	3	4.3	20	5.9	14	16.7	41	2.9	22	12.9
Adultos IV (DAP 50.1-60)	7	1.4	0	0	6	1.1	3	4.3	2	0.6	1	1.2	15	1.1	4	2.4
Adultos V (DAP 60.1-70)	3	0.6	1	6.3	5	0.9	3	4.3	3	0.9	3	3.6	11	0.8	7	4.1
Adultos VI (DAP > 70.1)	4	0.8	1	6.3	3	0.5	0	0	3	0.9	2	2.4	10	0.7	3	1.8
Total	508		16		567		70		337		84		1,412		170	

y prerreproductivos precoces mostraron proporciones de daño (55.4% y 54.9%) significativamente mayores que las de los rebrotos (0.8%), arbolitos (10.9%) y juveniles (32.1%). El daño se incrementó 70 veces desde el estadio más joven (rebrote) hasta el más maduro (adultos). Los daños principales fueron ocasionados por la infestación de 2 especies de muérdagos enanos: *Arceuthobium vaginatum* y *A. globosum* (76.6%, n = 383). La presencia de infestación por *A. globosum* ocurrió solo en los niveles altitudinales superior e intermedio, mientras que la de *A. vaginatum* se restringió al nivel inferior. La infestación por los muérdagos enanos mostró diferencias significativas entre los niveles altitudinales (Kruskal-Wallis: $\chi^2 = 7.30$, $p = 0.030$, $gl = 2$, $n = 1,412$). El análisis post-hoc de Dunn

mostró que el nivel inferior presentó mayor infestación que el nivel superior ($z = 2.48$, $p = 0.019$), con valores promedio de 15 vs. 10%, respectivamente. No hubo diferencias significativas entre otros pares de niveles ($p > 0.05$). En segundo lugar, se encuentran los árboles con el tallo roto (8%, n = 40), la mayoría de éstos en la categoría prerreproductiva. Por último, los individuos postrados en el suelo corresponden a las categorías arbolitos y juveniles (7.8%, n = 39; fig. 3b).

La tabla 1 muestra que las proporciones de individuos vivos son de 36% en el nivel superior (n = 508), 40.1% en el nivel intermedio (n = 567) y 23.9% en el nivel inferior (n = 337). El análisis de la densidad total de individuos reveló diferencias altamente significativas entre niveles

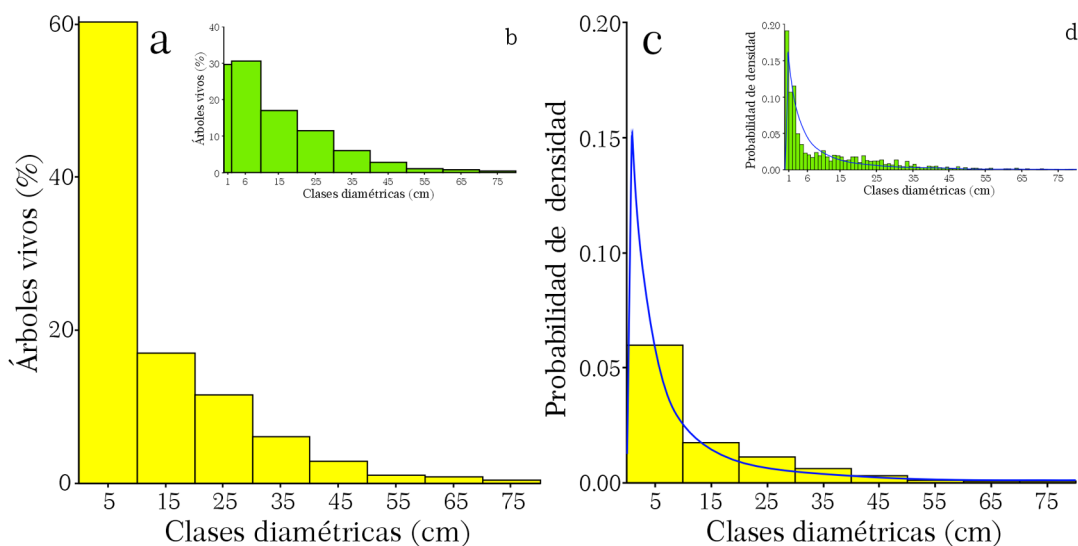


Figura 1. Estructura poblacional del bosque de *Pinus hartwegii* en el monte Tláloc. a) Disminución de las clases diamétricas a medida que éstas incrementan su tamaño que corresponde a un patrón sesgado a la derecha; b) misma tendencia aun diferenciando la categoría inicial que incluyó a rebrotes, plántulas, arbolitos y juveniles; c) ajuste a una función lognormal de las clases diamétricas; d) misma tendencia que c, aun si se numeran por separado la inclusión de rebrotes, plántulas, arbolitos y juveniles. Estos ajustes demuestran que en ambos casos el logaritmo de las categorías diamétricas sigue una distribución normal.

altitudinales ($\chi^2 = 60.64$, $gl = 2$, $p < 0.001$). El análisis post hoc con corrección de Bonferroni para comparaciones múltiples mostró diferencias significativas en la densidad de individuos entre el nivel inferior y los demás niveles ($p < 0.001$). La comparación entre los niveles intermedio y superior no fue significativa ($p = 0.216$). Además, la frecuencia relativa de los estadios de desarrollo difiere entre niveles altitudinales ($\chi^2 = 203.41$, $gl = 12$, $p < 0.001$), considerándose significativos los residuales ajustados con $|\text{valor}| > 1.96$ ($p < 0.05$). Por ejemplo, las plántulas están ausentes en el nivel inferior ($n = 0$; residual = -2.02), pero su abundancia es mayor en el nivel intermedio ($n = 12$; residual = 3.84). En cuanto a los rebrotes, son más abundantes en el nivel superior ($n = 99$; residual = 9.57) en comparación con el nivel intermedio ($n = 32$; residual = 3.82) e inferior ($n = 1$; residual = -6.38). El número máximo de rebrotes múltiples provenientes de un mismo individuo alcanzó 71 en el nivel superior y 29 en el nivel intermedio. El estadio comprendido por los árboles adultos es más abundante en el nivel inferior con 9.2% ($n = 137$; residual = 8.31), seguido del nivel intermedio con 7.9% ($n = 112$; residual = -2.14) y del nivel superior con 5.2% ($n = 74$; residual = -5.20).

El número de árboles reproductivos, con presencia de conos, sumó 170 (29.9%), de los cuales 4.7% ($n = 27$) son árboles que se reprodujeron por primera vez, pertenecientes a la categoría prerreproductivos precoces < 20 cm de DAP (tabla 1). De los árboles reproductivos, solo 16 (9.4%) se reprodujeron en el nivel superior, 70 (41.2%) en el nivel intermedio y 84 (49.4%) en el nivel inferior, con diferencias entre los 3 niveles altitudinales ($F_{2, 81} = 6.952$; $p = 0.0001$). La prueba de Tukey indicó que las diferencias ocurrieron entre el nivel superior y los otros 2 niveles ($p = 0.0001$), pero no entre los niveles intermedio e inferior ($p = 0.545$). Por otra parte, el modelo binomial negativo indicó que el número de individuos reproductivos varió significativamente entre las categorías diamétricas (devianza = $142.42 - 84.32 = 58.10$, $\chi^2 = 58.10$, $gl = 6$, $p < 0.001$). Los valores de las medias ajustadas y los intervalos de confianza asimétricos de 95% se emplearon para detectar diferencias significativas ($p > 0.05$) entre categorías mediante la prueba de Tukey (fig. 4). Los árboles adultos de *P. hartwegii* producen conos consistentemente a partir de un DAP ≥ 20 cm. Debe mencionarse que, dentro de las PPO, se encontraron 4 árboles reproductivos con DAP < 10 cm, pero no se

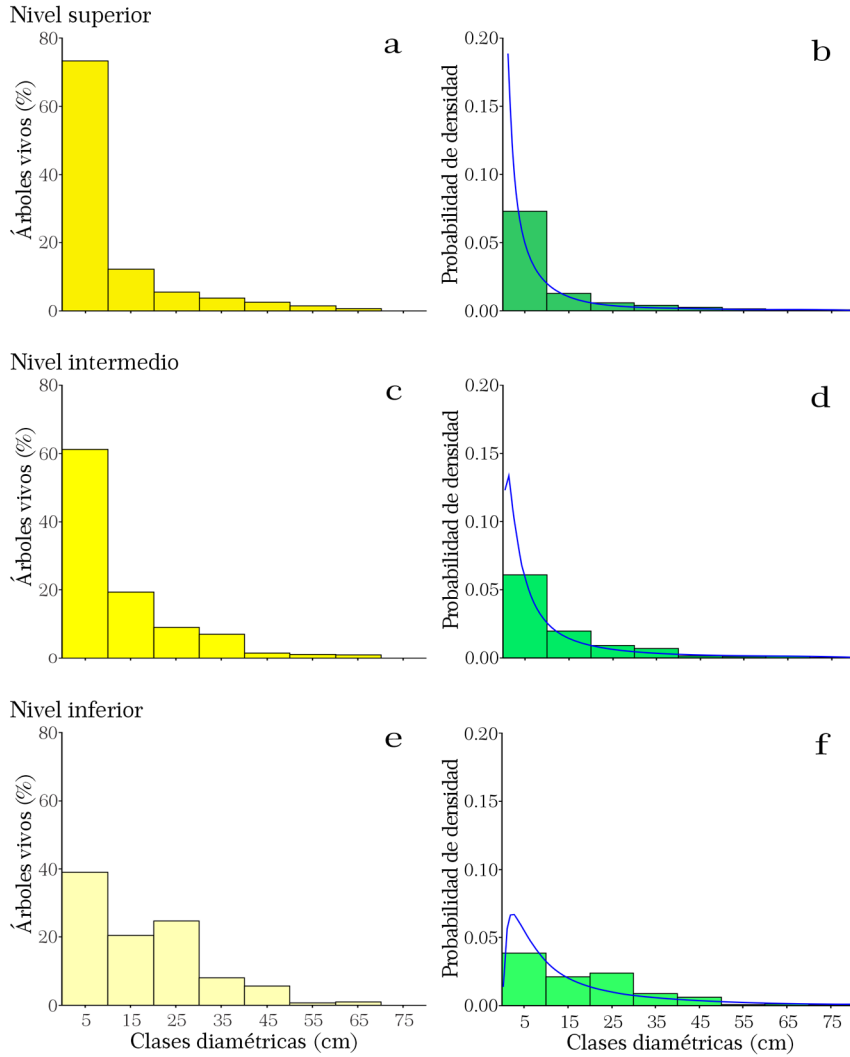


Figura 2. Estructura poblacional de *Pinus hartwegii* por nivel altitudinal. a, c, e) Describen un patrón decreciente de categorías diamétricas conforme estas incrementan su tamaño; b, d, f) muestran la distribución lognormal a la que se ajustaron sus respectivas distribuciones diamétricas y confirman que el logaritmo de las clases diamétricas tienen una distribución normal.

incluyeron en su categoría diamétrica porque fueron considerados árboles aberrantes, creciendo sobre roca y bajo condiciones estresantes. Estos individuos son árboles cuya edad está asociada con su reproducción, pero no su DAP, como el resto de los individuos reproductivos en las PPO.

El total de árboles muertos de *P. hartwegii* en las 12 parcelas fue de 265 (tabla 2), que representan 15.8% del total de árboles censados ($n = 1,677$; vivos y muertos). De los árboles muertos, 15.5% ($n = 41$) murieron en el nivel superior, 48.7% ($n = 129$) en el intermedio y 35.8% ($n = 95$)

en el inferior. El análisis de la densidad total de individuos muertos reveló diferencias altamente significativas entre niveles altitudinales ($\chi^2 = 44.59$, $gl = 2$, $p < 0.001$). El nivel inferior presentó una mortalidad significativamente menor que los niveles intermedio y superior ($p < 0.001$). No se encontraron diferencias significativas entre los niveles intermedio y superior ($p < 0.069$). El porcentaje máximo de muertes ocurrió en el nivel intermedio, en la categoría juvenil (64%, $n = 169$) y fue significativamente más abundante (residual = 6.61) comparado con los adultos y los prerreproductivos (residuales = -5.11 y

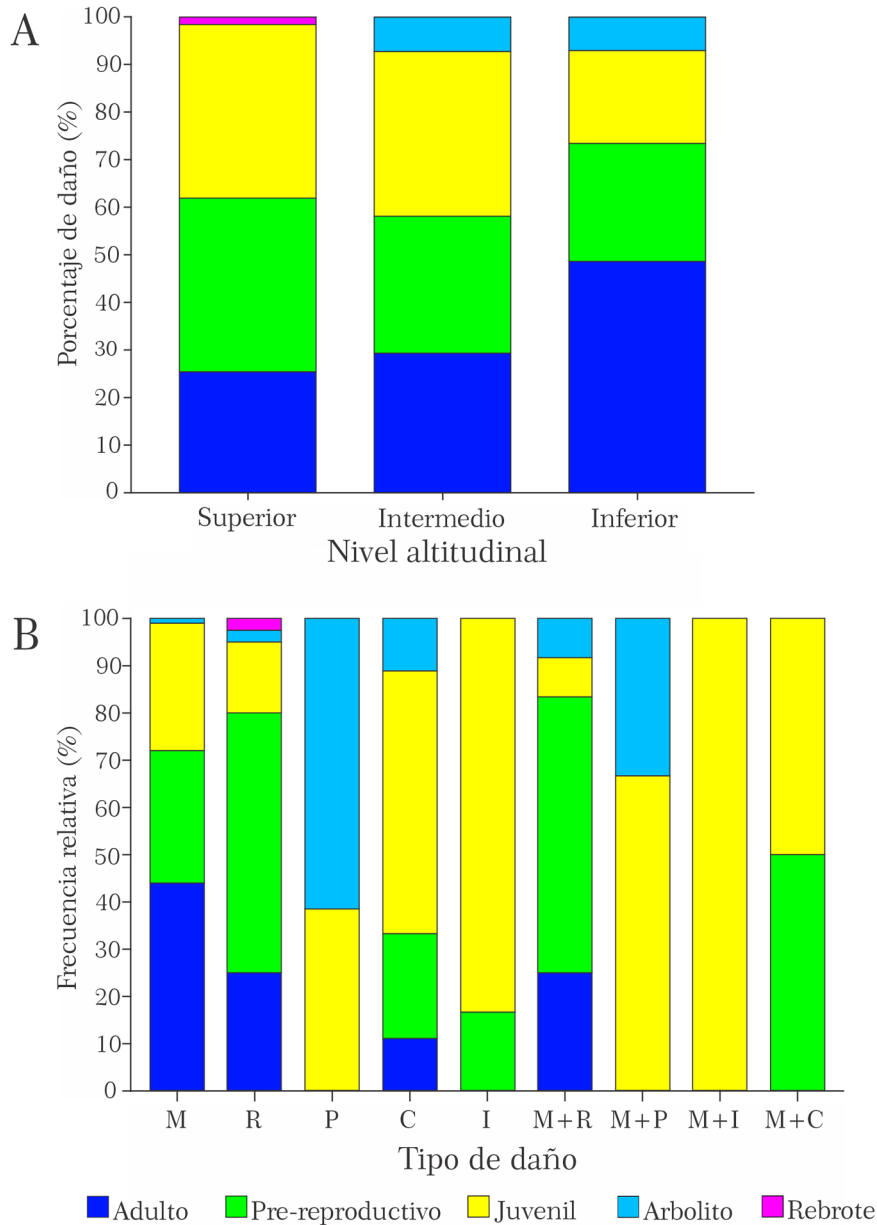


Figura 3. A) Distribución porcentual de los daños en *Pinus hartwegii* según el nivel altitudinal y el estadio de desarrollo. Las barras apiladas muestran la proporción relativa de daños, donde cada nivel suma 100%; B) frecuencia relativa de daños individuales y combinados según el estadio de desarrollo de *P. hartwegii*. Las letras del eje X son: M = muérdago, R = roto, P = postrado, C = curvo, I = inclinado, M + R = muérdago + roto, M + P = muérdago + postrado, M + I = muérdago + inclinado, M + C = muérdago + curvo. El símbolo + indica la combinación de daños.

-3.78, respectivamente). De los 169 juveniles muertos, 40% se presentó en el nivel intermedio (n = 106), 9.4% en el superior (n = 25) y 14.3% en el inferior (n = 38). La prueba de χ^2 indicó diferencias significativas entre

los niveles altitudinales ($\chi^2 = 67.18$, gl = 2, $p < 0.001$). El nivel intermedio presentó diferencias significativas con los niveles inferior y superior ($p < 0.001$), mientras que estos últimos no difieren entre sí ($p = 0.304$). El estadio

Tabla 2

Individuos muertos de *Pinus hartwegii*. FR: Frecuencia relativa; FRA: frecuencia relativa acumulada.

	Nivel altitudinal											
	Superior			Intermedio			Inferior			Bosque		
Estadio de desarrollo (Intervalo de clase en cm)	N	FR (%)	FRA (%)	N	FR (%)	FRA (%)	N	FR (%)	FRA (%)	N	FR (%)	FRA (%)
Arbolitos (10-140 cm de altura y DC ≤ 2 cm)	1	2.4	2.4	4	3.1	3.1	1	1	1	6	2.3	2.3
Juveniles (DAP 2.1-10)	25	61	63.4	106	82.2	85.3	38	40	41.1	169	63.7	66
Prerreproductivo precoces (DAP 10.1-20)	6	14.6	78	15	11.6	96.9	33	34.7	75.8	54	20.4	86.4
Adultos I (DAP 20.1-30)	1	2.4	80.5	1	0.8	97.7	8	8.42	84.2	14	5.3	91.7
Adultos II (DAP 30.1-40)	5	12.2	92.7	0	0	97.7	12	12.6	96.8	13	4.9	96.6
Adultos III (DAP 40.1-50)	1	2.4	95.1	1	0.8	98.5	2	2.1	98.9	4	1.5	98.1
Adultos IV (DAP 50.1-60)	2	4.9	100	0	0	98.5	0	0	98.9	2	0.8	98.9
Adultos V (DAP 60.1-70)	0	0	100	2	1.5	100	0	0	98.9	2	0.8	99.6
Adultos VI (DAP > 70.1)	0	0	100	0	0	100	1	1	100	1	0.4	100
Total	41			129			95			265		

prerreproductivo siguió en mortalidad con solo 54 árboles muertos (20.4%). La distribución de frecuencias de árboles muertos por clase diamétrica en las 1.5 ha muestreadas corresponde a un patrón de J-invertida, con reducciones progresivas de mortalidad en función de las categorías diamétricas (fig. 5a). El patrón probabilístico de densidad de árboles muertos decrece monotónicamente a través de las categorías diamétricas (fig. 5b). Sin embargo, este patrón, no fue evidente al examinarse por nivel altitudinal (0.5 ha⁻¹) debido a la presencia de cambios discretos, abruptos o ausencias de mortalidad entre algunas categorías diamétricas (fig. 6).

Los factores de muerte identificados fueron: árboles secos (66.04%, n = 175), rotos (16.60%, n = 44), extraídos o tocones (12.83%, n = 34), encorvados (3.02%, n = 8) y árboles inclinados (1.51%, n = 4). Los factores de muerte de mayor frecuencia (secos y rotos) se presentaron en diferente proporción entre los estadios juvenil (n = 123) y prerreproductivos (n = 14), los cuales fueron los más afectados. De las causas de muerte, los árboles secos estaban en pie y sin daños físicos visibles. En cambio, los árboles rotos presentaron daños en el ápice o en el tronco.

Discusión

El patrón observado de distribución diamétrica en el bosque sugiere una alta capacidad de regeneración de *P. hartwegii*, en el que la densidad individual de las

categorías iniciales asegura el reemplazo generacional. La regeneración puede deberse al establecimiento de nuevos individuos a partir de semillas o rebrotes de individuos con el tallo principal dañado, extraído o muerto. Este modelo probabilístico de densidad, corresponde a una estructura poblacional característica de una especie cuya regeneración ocurre mediante el proceso de abatimiento progresivo de diámetros a medida que estos incrementan su tamaño. Tal distribución y la ausencia de cambios abruptos o discretos entre categorías diamétricas sugieren que el reclutamiento es relativamente continuo en el bosque y en los 3 niveles altitudinales y corresponde a un patrón J-invertida o sigmoide-rotado (Leak, 1965).

Los trabajos realizados por Alfaro-Ramírez et al. (2017), Bermúdez-Rodríguez (2018) y Murrieta-Hernández et al. (2014) manifestaron la existencia de una mayor densidad poblacional en categorías diamétricas menores a 20 cm. Nuestros resultados confirman este patrón, aunque con densidades diferentes. En este trabajo, 60% de los individuos (562 ind. ha⁻¹) se concentraron en la categoría diamétrica inicial (≤ 10 cm). Esta densidad es notablemente menor a los 4,730 ind. ha⁻¹ documentados por Bermúdez-Rodríguez (2018) para DAP < 7.5 cm, mientras que la proporción relativa (60%) es comparable con 49.9% reportado por Murrieta-Hernández et al. (2014) para la categoría diamétrica de 0.5 a 10.4 cm. Estos autores sugieren que este patrón de distribución diamétrica es el resultado de la extracción selectiva, legal

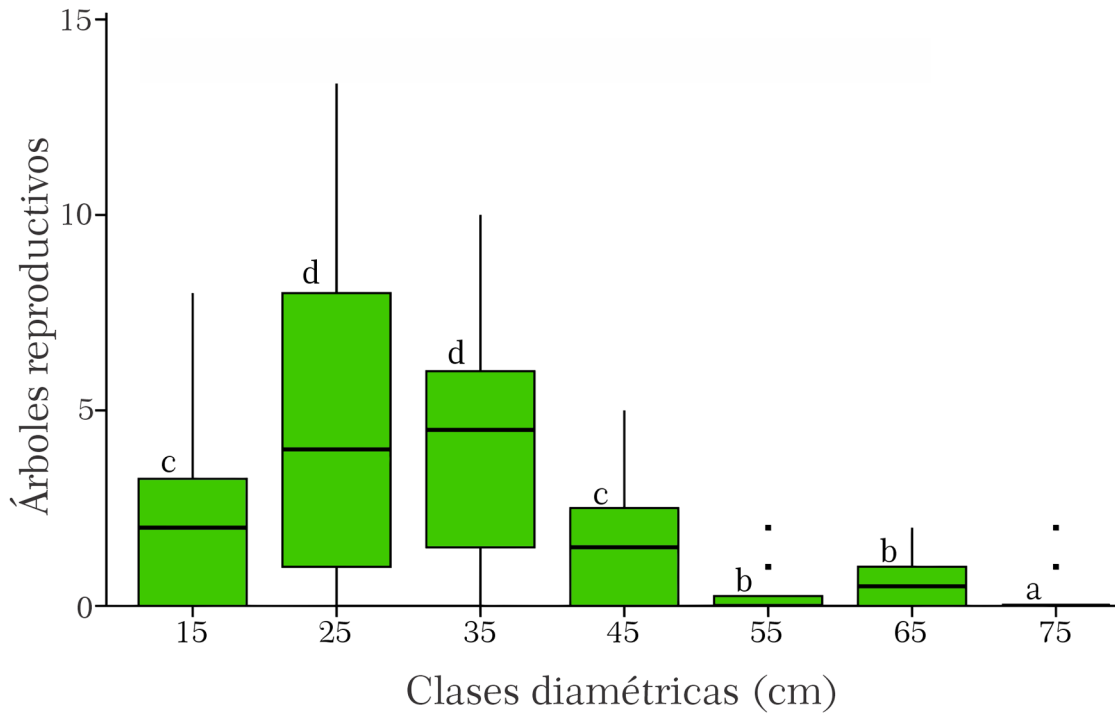


Figura 4. Número de individuos reproductivos (con conos) de *Pinus hartwegii* por categoría diamétrica. Las medias ajustadas (\pm IC de 95%) se obtuvieron mediante un modelo binomial negativo (GLM-NB). Letras distintas indican diferencias significativas entre categorías (prueba de Tukey, $p < 0.05$). Los intervalos de confianza asimétricos reflejan la transformación exponencial en la escala logarítmica del modelo.

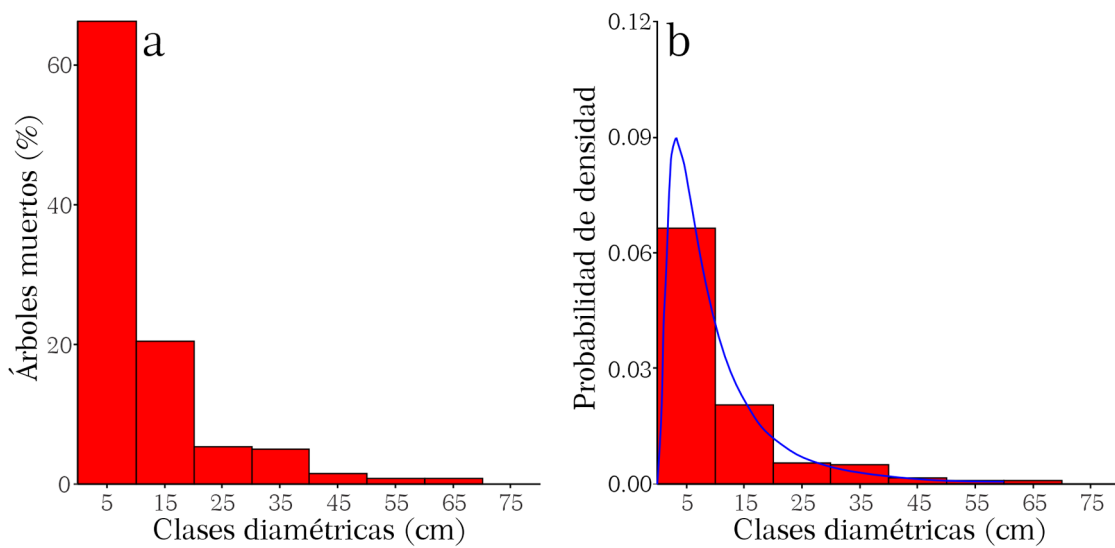


Figura 5. Distribución de frecuencias de individuos muertos de *Pinus hartwegii*. a) En el bosque (1.5 ha); b) distribución log-normal de la probabilidad de densidad de individuos muertos en el bosque.

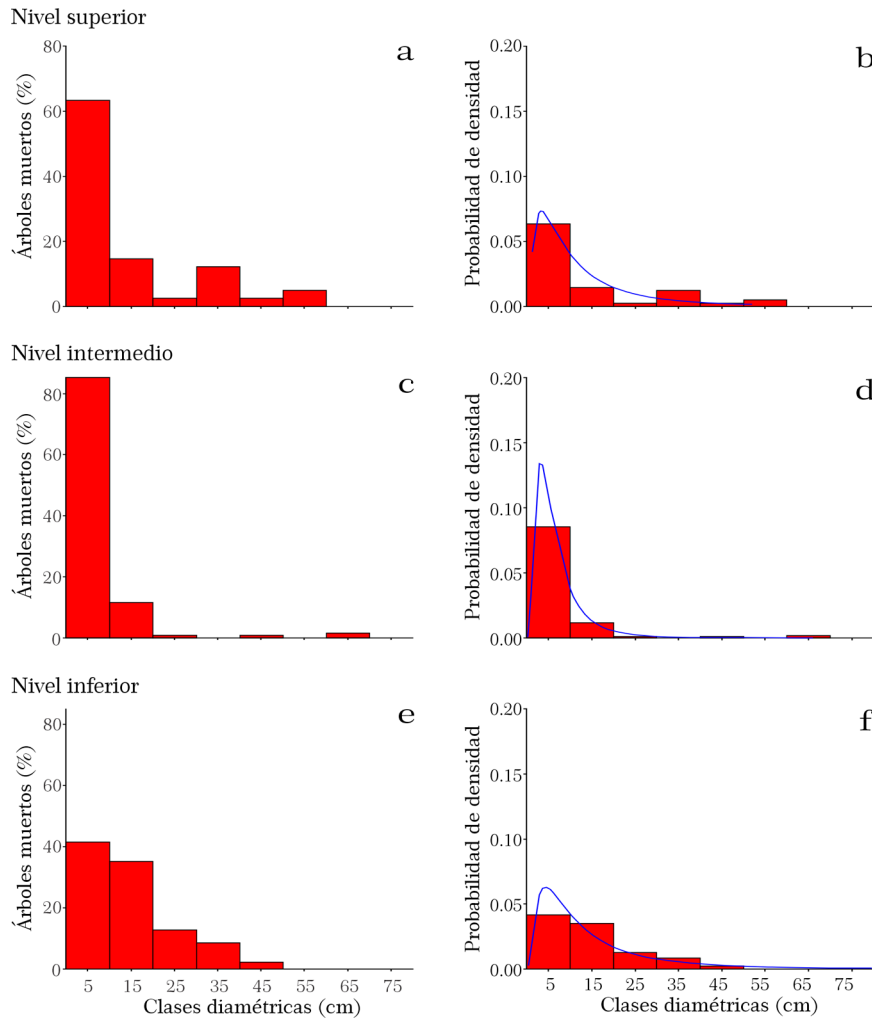


Figura 6. Estructura poblacional de los individuos muertos de *Pinus hartwegii* según el nivel altitudinal (a, c, e) y la función probabilística de las respectivas estructuras poblacionales, ajustadas (b, d, f).

e ilegal, de individuos de talla comercial, que ocasiona la baja densidad actual de árboles adultos.

La densidad poblacional de *P. hartwegii* reportada por Colohua-Citláhua et al. (2024), Murrieta-Hernández et al. (2014), Alfaro-Ramírez et al. (2017) y Bermúdez Rodríguez (2018), varía ampliamente (25-5,300 árboles ha^{-1}). Estas densidades reflejan diferencias ecológicas asociadas a variaciones en altitud y heterogeneidad ambiental de las localidades y a diferencias metodológicas en el tamaño de la unidad de muestreo, en los criterios de inclusión de los individuos o en la extrapolación a valores por hectárea. En el Cofre de Perote, Murrieta-Hernández et al. (2014) emplearon 20 parcelas de 100 m^2 e identificaron microhábitats de alta regeneración (2,150-5,300 árboles

ha^{-1}). En este trabajo, 49.4% de los individuos tuvieron diámetros de 0.5 a 10.4 cm, a lo que ellos sugirieron llamar dominancia de juveniles tempranos. Sin embargo, extrapolar linealmente la densidad poblacional a partir de parcelas pequeñas podría sobreestimar dichas densidades y subestimar la heterogeneidad de las categorías diamétricas que se presentan en superficies y espacios de mayor tamaño. Por otra parte, Colohua-Citláhua et al. (2024) caracterizaron la estructura de *P. hartwegii* en rodales en el Parque Nacional Pico de Orizaba. Su trabajo se realizó a 3,700 y 3,900 m snm en 8 zonas con 3 sitios de 1,000 m^2 por zona y 4 exposiciones (norte, sur, este y oeste). En su análisis se incluyeron árboles con DAP ≥ 5 cm, lo que excluyó a las plántulas y juveniles tempranos,

con DAP < 5 cm, limitando con ello la caracterización de la regeneración natural. Las densidades reportadas por estos autores variaron de 113 a 593 árboles ha⁻¹.

En el Nevado de Toluca, Alfaro-Ramírez et al. (2017) establecieron 30 parcelas de 400 m² y registraron una densidad promedio de 37 árboles por parcela (925 árboles ha⁻¹) a una altitud de 4,043 m. Estos autores también reportaron que la densidad de *P. hartwegii* se redujo gradualmente a lo largo del gradiente altitudinal, registrando hasta un árbol por parcela a una altitud de 4,096 m (25 árboles ha⁻¹). Si bien se reportan individuos clasificados como regeneración (DN ≤ 10 cm; altura 0.3-4.0 m), estos corresponden en realidad a juveniles pequeños (altura ≥ 1.3 m) y no a regeneración temprana propiamente dicha. Esto genera un vacío de información sobre estadios clave como el de establecimiento de plántulas, la supervivencia inicial y la transición crítica hacia el estrato juvenil (≥ 1.3 m de altura). Asimismo, Bermúdez-Rodríguez (2018) registró una densidad promedio de 192 árboles ha⁻¹ con DAP > 7.5 cm, con valores mínimos de 158 árboles ha⁻¹ entre 3,400 y 3,500 m snm y máximos de 233 árboles ha⁻¹ a 3,900 m snm. Este mismo autor reportó una amplia variación en la densidad de plántulas de *P. hartwegii*, que va desde 31 a 216 individuos ha⁻¹ a lo largo del gradiente altitudinal analizado (3,400 a 4,100 m snm). Dicha estimación se obtuvo mediante muestreo en transectos con un área de 142.72 m². Bermúdez-Rodríguez (2018) consideró como plántulas a individuos con una altura < 30 cm, aunque esta altura podría incluir a individuos de otros estadios de desarrollo, lo que sugiere una sobreestimación en la densidad de plántulas. Con el muestreo extensivo de 1.5 ha (12 PPO de 1,250 m²) e intensivo, que incluyó a todos los estadios desde plántulas, rebrotes, arbolitos, juveniles y prerreproductivos hasta las categorías de adultos, se registró una mayor heterogeneidad espacial. Este enfoque complementado con la interpolación a 1 ha proporciona bases más sólidas para estimar la densidad poblacional, caracterizar la estructura poblacional y los procesos de regeneración natural del bosque de *P. hartwegii*. Por otra parte, la extrapolación de la densidad de plántulas de áreas pequeñas a hectáreas puede resultar sesgada ya que se excluye una proporción de la variabilidad espacial asociada al proceso de regeneración natural en bosques con topografía accidentada y gradientes locales pronunciados. Por tanto, excluir de los análisis a los estadios iniciales del ciclo de vida de *P. hartwegii*, omite componentes críticos de su dinámica poblacional y sesga la percepción de su resiliencia, después de perturbaciones, extracciones o eventos climáticos extremos.

La densidad de plántulas es un indicador del número potencial de individuos que podrían establecerse, crecer,

reproducirse y llegar a ser componentes de los bosques dominados por una especie. Sin embargo, se desconoce el nicho de regeneración *sensu* Grubb (1977) de *P. hartwegii*, entendido como aquellos requerimientos necesarios del ambiente físico y biológico asociados con la germinación de semillas, la supervivencia y establecimiento de las plántulas. La noción del nicho de regeneración está íntimamente relacionada con los riesgos de mortalidad en el estadio de plántula, así como la proporción de daños durante su establecimiento.

En el monte Tláloc, los estadios de plántula y rebrote varían entre los niveles altitudinales e influyen en la estructura poblacional de *P. hartwegii*. La densidad de plántulas fue mayor en el nivel intermedio (3,750 m snm) y tuvo limitaciones significativas en los extremos altitudinales. Este patrón sugiere la presencia de condiciones ecológicas satisfactorias en altitudes intermedias, mientras que en los extremos superior e inferior podrían estar experimentando umbrales críticos para su establecimiento.

En cambio, en el Nevado de Toluca a 3,880 m snm, Rojas-García (2020) consignó un promedio de 5,414 ± 50.45 plántulas por ha⁻¹ en un rodal con exposición este y 0 plántulas en uno con exposición oeste. Con este estudio, tal discrepancia podría atribuirse a que el último año semillero de *P. hartwegii* ocurrió hace 5 o 6 años, por lo que es probable que la gran mayoría de esa cohorte de plántulas haya muerto. Por ello, resulta crucial evaluar el nicho de regeneración *sensu* (Grubb, 1977) de *P. hartwegii* a fin de comprender íntegramente sus patrones de supervivencia, riesgos de mortalidad y factores causales asociados a esta.

Mientras Rojas-García (2020) incluyó a todos los individuos con altura < 30 cm sin tomar en cuenta su origen (semillas o rebrotes), nuestro enfoque consistió en definir previamente una plántula como aquellos individuos desarrollados de semilla, con un solo tallo y altura a su ápice < 10 cm. Este criterio excluye no solo plantas con altura ≥ 10 cm, sino también aquellas con ramificaciones laterales o de origen vegetativo. Este criterio, concentra el conteo numérico de individuos desde los estadios iniciales del desarrollo y dependientes de las reservas de la semilla. Así, la densidad registrada en este trabajo, refleja únicamente la regeneración natural inicial, mientras que Rojas-García (2020) incluyó un rango más amplio de regeneración, considerando individuos de mayor tamaño.

La capacidad de producción de rebrotes en árboles dañados y, en especial, en coníferas, es un suceso relativamente común (Burrows, 2021). De acuerdo con Yerena-Yamalle et al. (2023), la regeneración por rebrote, después de un incendio, es más eficiente en individuos jóvenes de *Pinus* que en árboles de mayor edad. El

rebrote, por lo tanto, podría resultar en una estrategia funcional que contribuya a restablecer más rápidamente la estructura poblacional de *P. hartwegii* después de perturbaciones ocasionadas por extracciones seguidas de incendios superficiales de los pastos en el estrato rasante. Esto sugiere que la capacidad de rebrote en *P. hartwegii* está ligada preponderantemente con la persistencia de los árboles dañados, e impacta positivamente su resiliencia y la del bosque a expensas de cambios en la estructura de sus rodales. Las plántulas y los rebrotes deben resistir daños frecuentes, como incendios superficiales o severos de copa, que pueden retrasar su reclutamiento en el estrato arbóreo.

Ante la ocurrencia de incendios frecuentes, las semillas deben germinar, desarrollar y producir suficientes reservas radiculares para sobrevivir al siguiente incendio. Sin embargo, dado que los incendios en el bosque de *P. hartwegii* suelen ser frecuentes (Rodríguez-Trejo, 2004), los rebrotes deben crecer rápidamente para evitar daños irreversibles. El rebrote a partir de tejidos vegetativos remanentes es una estrategia que asegura la persistencia prolongada de individuos de *P. hartwegii* y compensa la regeneración del bosque donde la producción de semillas podría ser un factor limitante. La producción de rebrotes como estrategia de persistencia, compensa el crítico proceso demográfico de la mortalidad de semillas, la germinación y el establecimiento de plántulas en años semilleros, los cuales fluctúan a intervalos periódicos entre 6 y 7 años (Patiño, 1973).

De acuerdo con Del Tredici (2001), en los límites de distribución de una especie, la producción de un número grande de rebrotes de un árbol muerto o dañado puede garantizar que un rebrote llegue a dominar en el individuo. En el monte Tláloc, se observaron contrastes marcados en la capacidad de rebrote entre los 3 niveles altitudinales. La mayor intensidad de rebrote en el nivel superior sugiere una respuesta para enfrentar perturbaciones bajo condiciones ambientales más restrictivas que en los otros 2 niveles.

La regeneración por rebrotes podría compensar la ausencia de regeneración por plántulas entre años semilleros o en años limitados por la producción de semillas. Bond y Midgley (2001) propusieron la hipótesis del nicho de persistencia, que complementa, pero difiere ecológica y sustancialmente del nicho de regeneración de Grubb (1977). El nicho de persistencia es un concepto multidimensional de condiciones ambientales y biológicas bajo las cuales se alcanza la estabilidad demográfica multigeneracional, mediante el reclutamiento episódico exitoso y resiliencia funcional frente a disturbios estacionales o prologados (incendios, heladas, sequías). Bond y Midgley (2001) sugieren emplear el concepto de

nicho de persistencia para estudiar los modos en que las plantas establecidas persisten *in situ* por generaciones conservando su constitución genética. Claramente, cuando un árbol muere y cae, o es talado, los claros de luz generados pueden ser colonizados por plántulas y por los rebrotes de árboles caídos, dañados o extraídos. Estos rebrotes tienen intrínsecamente capacidad para crecer más rápido que las plántulas, por lo que pueden rellenar más rápidamente el claro de luz que les dio origen.

De acuerdo con Bond y Midgley (2001), la habilidad de rebrotar puede tener un fuerte impacto en la dinámica poblacional de las especies. Esta capacidad disminuye los efectos de las perturbaciones y compensa la dependencia de las semillas para mantener y promover la persistencia de la población. Los rebrotes impactan directamente, las transiciones de un estadio o tamaño a otro de menor envergadura, incrementando la probabilidad de supervivencia y crecimiento de ese estadio e incrementando la eventual reproducción de esos individuos. Por lo que, las probabilidades de transición demográfica en estas tasas vitales contribuirán a una mejor comprensión de la regulación y la dinámica poblacional de *P. hartwegii*. Evidentemente, los rebrotes aprovechan y hacen uso de los recursos almacenados en el tallo remanente o en el tejido subterráneo del árbol dañado o muerto (Del Tredici, 2001).

La producción de conos de *P. hartwegii* presentó un patrón inversamente proporcional a la altitud. A mayor altitud, menor producción y viceversa. Andrade-Gómez (2019) observó un patrón similar en el número de individuos reproductivos en el monte Tláloc y el Nevado de Toluca. La producción de conos disminuye con el aumento de la altitud, lo cual fortalece la idea de la compensación mediante la producción de rebrotes de árboles dañados de *P. hartwegii* en el monte Tláloc. La regeneración natural vía producción de semillas y éxito relativo del nicho de regeneración puede compensarse mediante el proceso vegetativo del nicho de persistencia de los árboles dañados en rodales de *P. hartwegii*. Bajo el predominio de las perturbaciones antropógenas y naturales, tanto el nicho de regeneración (Grubb, 1977) como el nicho de persistencia (Bond y Midgley, 2001) se complementan como impulsores cruciales de la dinámica poblacional de *P. hartwegii*. En este contexto, *P. hartwegii* podría compensar su reclutamiento hasta el dosel a tasas y velocidades variables (rebrotos vs. semillas) asegurando su regeneración natural y con el tiempo, mantener o incrementar su diversidad genética.

En cuanto a los daños por muérdagos, nuestros resultados revelaron que 34% de los árboles censados de *P. hartwegii* presentaron infestación por *Arceuthobium* spp., con mayor incidencia en adultos. La afectación por

A. globosum ocurre en los niveles altitudinales superior e intermedio, mientras que la de *A. vaginatum* se restringió al nivel inferior. Esto sugiere que la infestación por ambas especies depende en gran medida de diferencias significativas en sus requerimientos ecológicos. Los individuos adultos son los más afectados, seguidos de los estadios juvenil y prerreproductivo, lo cual indica baja vulnerabilidad en etapas tempranas. Esta infestación diferencial podría tener explicación en el mecanismo de dispersión de ambas especies de *Arceuthobium*, cuyas semillas pueden ser dispersadas por un vector biológico, preferentemente aves, viento o ambas.

Las aves son un componente faunístico en el bosque de *P. hartwegii* del monte Tláloc, estas podrían tener preferencias de movimiento por el dosel de árboles altos y de copa grande versus árboles de altura más reducida y copa más pequeña. De este modo, los árboles más pequeños y de copa reducida podrían ser los menos favorecidos para el movimiento de aves en el bosque, frente a los más altos y de copa más amplia. Por otra parte, los vientos fuertes que son muy comunes en el monte Tláloc, a altitudes superiores a 3,500 m, podrían tener la capacidad de mover eficazmente las semillas de *Arceuthobium* entre las copas de los árboles adultos, a una distancia relativamente corta entre ellos. La velocidad del viento y la distancia mínima entre árboles para que la dispersión balística o la anemócora se presentaran como síndrome de dispersión de *Arceuthobium*, serían variables críticas para la infestación. Cabe señalar que estos mecanismos de dispersión son compatibles y pueden actuar simultáneamente en el bosque de *P. hartwegii*.

Un patrón similar de infestación por *Arceuthobium* se reportó por Queijeiro-Bolaños y Cano-Santana (2015) en el Parque Nacional Iztaccíhuatl-Popocatepetl, aunque se sugirió que no era una amenaza en ese momento. En cambio, Endara-Agramont et al. (2022) reportaron que en el Área de Protección de Flora y Fauna Nevado de Toluca y en el monte Tláloc, ambas especies de muérdago afectaron a individuos entre 10 y 25 cm de DAP. Además, existe un incremento en la infestación sobre individuos juveniles pasando de 4% reportado por Endara-Agramont et al. (2022) a 27% en esta investigación. Tal incremento podría explicarse por la falta de intervención de saneamiento precautorio en el bosque (comunicación personal de ejidatarios). La infestación creciente en el bosque, de no atenderse oportunamente, puede significar un factor de riesgo de mortalidad elevado con impacto negativo sobre su estructura.

La mortalidad de árboles es un proceso demográfico que impacta la estructura y dinámica poblacional del bosque de *P. hartwegii*. En el monte Tláloc, la acción de ventarrones y ráfagas intermitentes de vientos fuertes

provoca la caída y desenraizamiento de árboles completos, o la ruptura de tallos de árboles altos. Ante esta situación, es muy probable que los daños en el ápice o el tronco de los juveniles se debieran a la caída de árboles desenraizados, a la caída de ramas grandes o tallos rotos por la acción de vientos fuertes.

El análisis de los factores de riesgo y causales de las tasas de mortalidad de individuos en el bosque permite comprender los procesos que, en gran medida, regulan la dinámica poblacional. Su estudio es clave para identificar las causas subyacentes, que modulan los patrones y tasas de supervivencia de los individuos en distintos estadios de desarrollo. El porcentaje de mortalidad de árboles en la categoría de juveniles indica claramente que estos son los más vulnerables y que su muerte impacta directamente el reclutamiento de árboles del dosel. Sin embargo, el decaimiento en mortalidad de individuos en todas las categorías diamétricas sigue un patrón que tiende a disminuir conforme se incrementa el diámetro de los árboles. En cambio, en otras investigaciones, el patrón de mortalidad específico del tamaño o diámetro es completamente distinto y evidente. Rubio-Camacho et al. (2023) encontraron que la mortalidad de individuos de *P. montezumae* entre 1989 y 1995 fue muy similar entre ellos, principalmente en individuos con diámetro menor a 30 cm. Por otra parte, Kuuluvainen et al. (2017) encontraron que 90.1% de los árboles muertos de *P. sylvestris* ocurrió en la categoría de 20-30 cm de diámetro, evidenciando un patrón de mortalidad específico del diámetro.

En el ámbito de la gestión forestal, prácticas como la extracción selectiva o el aclareo alteran la densidad arbórea, afectando la estabilidad de los árboles remanentes. Aunque ciertas intervenciones buscan mitigar riesgos, su éxito depende de un equilibrio entre intensidad, magnitud y frecuencia de las intervenciones. Gómez-Pineda et al. (2023) analizaron cómo las sequías exacerbaban los brotes de descortezadores en los bosques templados de México. La vulnerabilidad y riesgos de mortalidad varía según la etapa de desarrollo: individuos jóvenes y árboles maduros enfrentan presiones distintas. Mientras los primeros son sensibles a estrés hídrico y perturbaciones abruptas (Lalor et al., 2023; Lloret 2012; Nixon et al., 2025), los segundos pueden sufrir daños estructurales por eventos climáticos extremos prolongados (Bennett et al. 2015; Stovall et al., 2019).

En el trabajo experimental de Lalor et al. (2023) se mostró que la sequía y la presencia de olas de calor influyeron en la mortalidad de árboles juveniles de distintas especies. En cambio, a escala global, Bennett et al. (2015) mostraron que durante sequías severas los árboles de mayor tamaño presentan tasas de mortalidad más elevadas que árboles pequeños, lo que refleja un

patrón de vulnerabilidad dependiente del tamaño o edad en varios biomas. Tal mortalidad se debe, en parte, a que los árboles más grandes pueden tener mayores demandas de agua y mayor vulnerabilidad hidráulica, que los hacen más sensibles a sequías prolongadas, además de presentar resiliencia reducida a mayor edad o tamaño.

Aunado a lo anterior, las perturbaciones como ráfagas de viento fuertes pueden causar daños mecánicos directos a árboles de mayor tamaño e inducir su mortalidad según su vulnerabilidad estructural individual. En presencia de perturbaciones físicas intensas, la mortalidad de árboles grandes puede estar influenciada por la profundidad de los suelos y sus propiedades físicas, por su patrón de crecimiento y por la heterogeneidad de especies arbóreas en la comunidad. Factores como plagas (principalmente descortezadores), enfermedades fúngicas, especies invasoras y contaminación, al interactuar con el estrés abiótico, exacerbaban el riesgo de mortalidad. La sequía, en particular, emerge como un detonante crítico al limitar recursos esenciales y debilitar la resistencia natural. En conjunto, estos elementos revelan un fenómeno multifactorial, donde la interacción entre disturbios, resiliencia biológica e intervenciones humanas pasadas define en gran medida el destino de los bosques.

Esta investigación caracterizó integralmente la estructura y los parámetros demográficos de *Pinus hartwegii* en 1.5 ha del monte Tláloc, incorporando el censo de todos los estadios de desarrollo. La distribución diamétrica mostró un patrón sesgado a la derecha, consistente con una J-invertida y un ajuste log-normal robusto, lo que sugiere un reclutamiento relativamente continuo y estabilidad estructural a corto y mediano plazo. La amplia base de individuos en estadios iniciales respalda un reemplazo generacional activo. Sin embargo, la densidad total fue menor que la reportada en parcelas pequeñas, lo que evidencia la importancia de muestreos extensivos para evitar sobreestimaciones de la regeneración y sesgos de extrapolación.

Aunque la distribución diamétrica no difirió significativamente entre los niveles altitudinales, sí se registraron diferencias en la densidad y la frecuencia relativa de los estadios de desarrollo. El nivel inferior presentó menor densidad y ausencia de plántulas; el intermedio, mayor abundancia de plántulas; y el superior, una elevada frecuencia de rebrotes. Esto indica que la altitud no influye en la estructura global del bosque, sino en la intensidad de los procesos demográficos subyacentes. En consecuencia, la hipótesis de diferencias estructurales relacionadas con la altitud se confirma parcialmente: la heterogeneidad se manifiesta principalmente en la composición por estadios de desarrollo, en contraste con la distribución diamétrica general.

La baja proporción de plántulas (0.92%) contrasta significativamente con la elevada frecuencia de rebrotes (9.3%), especialmente en el nivel superior, lo que evidencia la relevancia del nicho de persistencia como complemento del nicho de regeneración. En ambientes restrictivos, la regeneración vegetativa compensa la limitada regeneración sexual, asegurando la continuidad estructural incluso en ausencia de eventos semilleros recientes. La dinámica poblacional no depende exclusivamente del reclutamiento sexual, sino de la interacción funcional entre los nichos de persistencia y de regeneración.

La producción de conos disminuyó con el incremento de la altitud, con diferencias significativas entre el nivel superior y los otros 2 niveles. La reproducción ocurre de manera consistente a partir de árboles con DAP \geq 20 cm, lo que define el umbral funcional de ingreso al estadio reproductivo. La menor proporción de árboles reproductores en el nivel superior refuerza la importancia demográfica de los rebrotes en condiciones extremas. Esta evidencia indica que la contribución relativa del nicho de regeneración frente al nicho de persistencia varía espacialmente a lo largo de los niveles altitudinales.

Cerca de un tercio de los individuos presentó daños, principalmente causados por muérdagos enanos (*Arceuthobium vaginatum* y *A. globosum*), responsables de 76.6% de los casos. La distribución altitudinal diferenciada de estas especies y el incremento de la infestación en juveniles sugieren una intensificación del parasitismo, potencialmente asociada a la falta de saneamiento. De persistir esta tendencia, podría reducir la supervivencia y la fecundidad en los estadios reproductivos, alterando gradualmente la estructura poblacional de *P. hartwegii*.

La mortalidad total de árboles fue moderada (15.8%) y se concentró en los juveniles (64%). Este hallazgo demográfico sugiere un posible cuello de botella en la transición de la categoría juvenil a la prerreproductiva. Aunque la estructura general actual sugiere estabilidad, la elevada mortalidad juvenil podría limitar el reclutamiento futuro bajo escenarios de mayor estrés. Las principales causas de muerte (árboles secos y rotos) reflejan la acción combinada del estrés fisiológico y las perturbaciones mecánicas, como los vientos fuertes, propios de la alta montaña.

Desde una perspectiva integradora, los resultados muestran que la estructura poblacional de *P. hartwegii* en el monte Tláloc está regulada por la interacción de 3 procesos demográficos: reclutamiento sexual episódico, persistencia vegetativa postperturbación y mortalidad dependiente del estadio de desarrollo. El balance actual entre estos procesos mantiene la estabilidad estructural, pero es sensible a perturbaciones acumulativas, incluidos el parasitismo y los disturbios antropogénicos, como

incrementos térmicos o reducciones de la precipitación regional debidos al cambio climático. Las implicaciones ecológicas son claras: el bosque presenta resiliencia estructural sustentada en la complementariedad de nichos, pero dicha resiliencia es finita. La disminución de plántulas en el nivel inferior y la reducción de la reproducción en el nivel superior sugieren que el rango altitudinal completo podría experimentar desplazamientos diferenciales en escenarios de cambio climático. Asimismo, el aumento de la infestación por *Arceuthobium* podría amplificar la mortalidad en estadios reproductivos, lo que comprometería la regeneración futura.

En síntesis, el bosque de *P. hartwegii* en el monte Tláloc mantiene actualmente una estructura demográfica funcional y un reemplazo generacional activo. No obstante, la marcada variación altitudinal en densidad, regeneración, reproducción e infestación indica que su estabilidad depende de un delicado balance entre la regeneración sexual y la persistencia vegetativa. La vulnerabilidad diferencial de los juveniles y los adultos sugiere que los cambios en la frecuencia o la intensidad de las perturbaciones podrían alterar rápidamente su estabilidad. Por tanto, sugerimos que la conservación y el manejo adaptativo de estos bosques deben considerar la protección de estadios juveniles, el monitoreo sistemático de infestaciones de muérdago y la evaluación periódica de las tasas de reclutamiento y de mortalidad a lo largo de su gradiente altitudinal. Finalmente, la inclusión de todos los estadios de desarrollo de *P. hartwegii*, permitió detectar procesos ecológicos relevantes en el análisis demográfico integral que son indispensables para evaluar su viabilidad poblacional.

Agradecimientos

Agradecemos a los ejidatarios de “Pueblos Unidos de la Montaña” por permitirnos llevar a cabo esta investigación en el monte Tláloc. El primer autor agradece a la Secretaría de Ciencia, Humanidades, Tecnología e Innovación (Secihti) por la beca posdoctoral otorgada para realizar este proyecto. Agradecemos al Posgrado en Botánica del Colegio de Postgraduados por el apoyo financiero e infraestructura para desarrollar la presente investigación. Agradecemos el apoyo de Gabriel Arroyo, Teresa Terrazas y Natalia Castelán por su valiosa colaboración en la toma de datos de campo.

Referencias

Alfaro-Ramírez, F. U., Arredondo-Moreno, J. T., Pérez-Suárez, M. y Endara-Agramont, A. R. (2017). *Pinus hartwegii* Lindl. treeline ecotone: structure and altitudinal limits

- at Nevado de Toluca, Mexico. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 23, 261–273. <https://doi.org/10.5154/r.rchscfa.2016.10.055>
- Andrade-Gómez, K. A. (2019). *Indicadores reproductivos y germinación de semillas de Pinus hartwegii* (Tesis de maestría). Colegio de Postgraduados, Montecillo, Texcoco, Estado de México.
- Astudillo-Sánchez, C. C., Villanueva-Díaz, J., Endara-Agramont, A. R., Nava-Bernal, G. E. y Gómez-Albores, M. A. (2017). The influence of climate on *Pinus hartwegii* Lindl. recruitment at the Alpine tree line ecotone in Monte Tlaloc, Mexico. *Agrociencia*, 51, 105–118.
- Bader, M. Y., Rietkerk, M. y Bregt, A. K. (2007). Vegetation structure and temperature regimes of tropical alpine treelines. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 39, 353–364.
- Beaman, J. H. (1962). The timberlines of Iztaccihuatl and Popocatepetl, Mexico. *Ecology*, 43, 337–385. <https://doi.org/10.2307/1933367>
- Bennett, A. C., McDowell, N. G., Allen, C. D. y Anderson-Teixeira, K. J. (2015). Larger trees suffer most during drought in forests worldwide. *Nature Plants*, 1, 15139. <https://doi.org/10.1038/nplants.2015.139>
- Bermúdez-Rodríguez, L. (2018). *Efecto de la extracción forestal sobre la estructura y regeneración del bosque de Pinus hartwegii en el Nevado de Toluca* (Tesis de maestría). Universidad Autónoma del Estado de México, Toluca, Estado de México.
- Bond, W. J. y Midgley, J. J. (2001). Ecology of sprouting in woody plants: the persistence niche. *Trends in Ecology & Evolution*, 16, 45–51. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(00\)02033-4](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)02033-4)
- Bond, W. J. y Midgley, J. J. (2003). The evolutionary ecology of sprouting in woody plants. *International Journal of Plant Sciences*, 16, S103–S114. <https://doi.org/10.1086/374191>
- Burrows, G. E. (2021). Gymnosperm resprouting —a review. *Plants*, 10, 2551. <https://doi.org/10.3390/plants10122551>
- Chapman, J. L. y Reiss, M. J. (1999). *Ecology: principles and application*. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Colohua-Citláhua, B., Gómez-Guerrero, A., Correa-Díaz, A. y Vargas-Hernández, J. J. (2024). Estructura y caracterización de rodales de *Pinus hartwegii* Lindl. en el Parque Nacional Pico de Orizaba. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales*, 15, 28–54. <https://doi.org/10.29298/rmcf.v15i83.1433>
- Critchfield, W. B. y Little, E. L. (1966). *Geographic distribution of the pines of the world*. U.S. Department of Agriculture, Forest Service. Miscellaneous Publication 991. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.66393>
- Del Tredici, P. (2001). Sprouting in temperate trees: a morphological and ecological review. *The Botanical Review*, 67, 121–140.
- Delignette-Muller, M. L. y Dutang, C. (2015). *Fitdistrplus*: an R package for fitting distributions. *Journal of Statistical Software*, 64, 1–34. <https://doi.org/10.18637/jss.v064.i04>
- Endara-Agramont, A. R., Calderón-Contreras, R., Nava-Bernal, G. y Franco-Maass, S. (2013). Analysis of fragmentation

- processes in high-mountain forest of the centre of Mexico. *American Journal of Plant Sciences*, 4, 697–704. <https://doi.org/10.4236/ajps.2013.43A088>
- Endara-Agramont, A. R., Heredia-Bobadilla, R. L., García-Almaraz, L. A., Luna-Gil, A. A., Franco-Maass, S. y Cibrián-Llenderal, V. D. (2022). Factores asociados con la distribución espacial de muérdagos enanos en dos poblaciones de *Pinus hartwegii* del centro de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 93, e935008. <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2022.93.5008>
- Farjon, A. (2017). *A handbook of the World's conifers*. Leiden, The Netherlands: Brill.
- Farjon, A. y Styles, B. T. (1997). *Pinus (Pinaceae)*. Flora Neotropica Monograph 75. New York, NY: The New York Botanical Garden.
- García, E. (2004). *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen*. México D.F.: Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México.
- García-Amorena, I., Moreno-Amat, E., Aulló-Maestro, M. E., Mateo-Sánchez, M. C., Merino-De-Miguel, S., Ribalaygua, J. et al. (2021). Combining remote sensing and species distribution modelling to assess *Pinus hartwegii* response to climate change and land use from Izta-Popo National Park, Mexico. *Land*, 10, 1037. <https://doi.org/10.3390/land10101037>
- Gernandt, D. S. y Pérez-de la Rosa, J. A. (2014). Biodiversidad de Pinophyta (coníferas) en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85, S126–S2133. <https://doi.org/10.7550/rmb.32195>
- Gómez-Pineda, E., Saénz-Romero, C., Ortega-Rodríguez, J. M., Blanco-García, A., Madrigal-Sánchez, X., Lindig-Cisneros, R. et al. (2020). Suitable climatic habitat changes for Mexican conifers along altitudinal gradients under climatic change scenarios. *Ecological Applications*, 30, e02041. <https://doi.org/10.1002/eap.2041>
- Grubb, P. J. (1977). The maintenance of species richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Reviews*, 52, 107–45. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1977.tb01347.x>
- Hothorn, T., Bretz, F. y Westfall, P. (2008). Simultaneous inference in general parametric models. *Biometrical Journal*, 50, 346–363. <https://doi.org/10.1002/bimj.200810425>
- Hutchings, M. J. (1996). The structure of plant populations. En M. J. Crawley (Ed.), *Plant ecology* (pp. 325–358). Sunderland, Massachusetts: Blackwell Science. <https://doi.org/10.1002/9781444313642.ch11>
- Keeley, J. E. (2012). Ecology and evolution of pine life histories. *Annals of Forest Science*, 69, 445–453. <https://doi.org/10.1007/s13595-012-0201-8>
- Kuuluvainen, T., Aakala, T. y Várkonyi, G. (2017). Dead standing pine trees in a boreal forest landscape in the Kalevala National Park, northern Fennoscandia: amount, population characteristics and spatial pattern. *Forest Ecosystem*, 4, 12. <https://doi.org/10.1186/s40663-017-0098-7>
- Lalor, A. R., Law, D. J., Breshears, D. D., Falk, D. A., Field, J. P., Loehman, R. A. et al. (2023). Mortality thresholds of juvenile trees to drought and heatwaves: implications for forest regeneration across a landscape gradient. *Frontiers in Forests and Global Change*, 6, 1198156. <https://doi.org/10.3389/ffgc.2023.1198156>
- Lauer, W. (1978). Timberline studies in Central Mexico. *Arctic and Alpine Research*, 10, 383–396. <https://doi.org/10.2307/1550769>
- Leak, W. B. (1965). The J-shaped probability distribution. *Forest Science*, 11, 405–409. <https://doi.org/10.1093/forestscience/11.4.405>
- Lenth, R. V. (2025). *emmeans: estimated marginal means, aka least-squares means*. (versión 1.11.0) [software de computadora]. <https://CRAN.R-project.org/package=emmeans>
- Lloret, F. (2012). Vulnerabilidad y resiliencia de ecosistemas forestales frente a episodios extremos de sequía. *Ecosistemas*, 21, 85–90. <https://doi.org/10.7818/ECOS.2012.21-3.11>
- MacDonald, G. M., Cwynar, L. C. y Whitlock, C. (1998). The late Quaternary history of pines in northern North America. En D. M. Richardson (Ed.), *Ecology and biogeography of Pinus* (pp. 122–150). Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Manzanilla-Quñones, U., Aguirre-Calderón, O. A., Jiménez-Pérez, J., Treviño-Garza, E. J. y Yerena-Yamalle, J. I. (2019). Distribución actual y futura del bosque subalpino de *Pinus hartwegii* Lindl. en el Eje Neovolcánico Transversal. *Madera y Bosques*, 25, e2521804. <https://doi.org/10.21829/myb.2019.2521804>
- Miranda, F. y Hernández-Xolocotzi, E. (1963). Los tipos de vegetación en México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 28, 29–179.
- Morgado-González, G., Gómez-Guerrero, A., Villanueva-Díaz, J., Terrazas, T., Ramírez-Herrera, C. y Hernández-de la Rosa, P. (2019). Densidad de la madera de *Pinus hartwegii* Lindl. en dos niveles altitudinales y de exposición. *Agrociencia*, 53, 645–660.
- Murrieta-Hernández, D. M., Pineda-López, M. R., Noa-Carranza, J. C., Mata-Rosas, M., Zulueta-Rodríguez, R. y Flores-Estévez, N. (2014). The structure of *Pinus hartwegii* at the Cofre de Perote, Veracruz, Mexico. *Open Journal of Forestry*, 4, 291–301.
- Nixon, B., Hammond, W., Zou, C. y Zhai, L. (2025). Stronger tree size-mortality association with increasing droughts and basal areas: A meta-analysis. *Ecological Indicators*, 172, 113326.
- Patiño, V. F. (1973). Floración, fructificación y recolección de conos y aspectos sobre semillas de pinos mexicanos. *Bosques y Fauna*, 10, 20–30.
- Pérez-Suárez, M., Ramírez-Albores, J. E., Vargas-Hernández, J. J. y Alfaro-Ramírez, F. U. (2022). A review of the knowledge of Hartweg's pine (*Pinus hartwegii* Lindl.): current situation and the need for improved future projections. *Trees*, 36, 25–37. <https://doi.org/10.1007/s00468-021-02221-9>
- Queijeiro-Bolaños, M. E. y Cano-Santana, Z. (2015). Dinámica temporal de la infestación por muérdago enano

- (*Arceuthobium globosum* y *A. vaginatum*) en Zoquiapan (Parque Nacional Iztaccihuatl Popocatepetl), México. *CienciaUAT*, 9, 6–14.
- R Core Team. (2020). *R: a language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing. <http://www.R-project.org/>
- Richardson, D. M. y Rundel, P. W. (1998). Ecology and biogeography of *Pinus*: an introduction. En D. M. Richardson (Ed.), *Ecology and biogeography of Pinus* (pp. 3–46). Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Richardson, D. M., Rundel, P. W., Jackson, S. T., Teskey, R. O., Aronson, J., Bytnerowicz, A., et al. (2007). Human impacts in pine forests: past, present, and future. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 38, 275–297. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.38.091206.095650>
- Ricker, M., Gutiérrez-García, G. y Daly, D. C. (2007). Modeling long-term tree growth curves in response to warming climate: Test cases from a subtropical mountain forest and a tropical rainforest in Mexico. *Canadian Journal of Forest Research*, 37, 977–989. <https://doi.org/10.1139/X06-304>
- Rodríguez-Trejo, D. A. (2004). Ecología del fuego en el ecosistema de *Pinus hartwegii* Lindl. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 7, 145–151.
- Rojas-García, F. (2020). *Impacto de la extracción selectiva de arbolado sobre el crecimiento radial en bosque de coníferas del Estado de México (Tesis doctoral)*. Colegio de Postgraduados, Montecillo, Texcoco, Estado de México.
- Rojas-García, F., Fredericksen, T. S., Vázquez-Lozada, S. y Endara-Agramont, A. R. (2019). Impact of timber harvesting on carbon storage in montane forests of central Mexico. *New Forests*, 50, 1043–1061. <https://doi.org/10.1007/s11056-019-09714-z>
- Rubio-Camacho, E. A., Hesselbarth, M. H. K., Flores-Garnica, J. G. y Acosta-Mireles, M. (2023). Tree mortality in mature temperate forests of central Mexico: a spatial approach. *European Journal of Forest Research*, 142, 565–577. <https://doi.org/10.1007/s10342-023-01542-3>
- Rzedowski, J. (1978). *Vegetación de México*. México D.F.: Editorial Limusa.
- Sáenz-Ceja, E., Arenas-Navarro, M. y Torres-Miranda, A. (2022). Prioritizing conservation areas and vulnerability analyses of the genus *Pinus* L. (Pinaceae) in Mexico. *Journal for Nature Conservation*, 67, 126171. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2022.126171>
- Sánchez-González, A. y López-Mata, L. (2003). Clasificación y ordenación de la vegetación del norte de la Sierra Nevada, a lo largo de un gradiente altitudinal. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica*, 74, 47–71.
- Steinmann, V. W., Arredondo-Amezcuca, L., Hernández-Cárdenas, R. A. y Ramírez-Amezcuca, Y. (2021). Diversity and origin of the Central Mexican alpine flora. *Diversity*, 13, 31. <https://doi.org/10.3390/d13010031>
- Stovall, A. E. L., Shugart, H. y Yang, X. (2019). Tree height explains mortality risk during an intense drought. *Nature Communications*, 10, 4385. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-12380-6>
- Venables, W. N. y Ripley, B. (2002). *Modern applied statistic with S (4th. Ed.)*. New York: Springer.
- White, J. (Ed.). (1985). *The population structure of vegetation*. Dordrecht, The Netherlands: Dr W. Junk Publishers. <https://doi.org/10.1007/978-94-009-5500-4>
- Wickham, H., Averick, M., Bryan, J., Chang, W., McGowan, L. D., François, R. et al. (2019). Welcome to the tidyverse. *Journal of Open Source Software*, 4, 1686. <https://doi.org/10.21105/joss.01686>
- Yerena-Yamallel, J. I., García-Ortuño, V. del P., Cuéllar-Rodríguez, L. G. y Reyna-González, Á. M. (2023). Efecto de la severidad de incendio en brotes de *Pinus* en Santiago, Nuevo León. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales*, 14, 159–179.