



COLEGIO DE POSTGRADUADOS

INSTITUCIÓN DE ENSEÑANZA E INVESTIGACIÓN EN CIENCIAS AGRÍCOLAS

CAMPUS MONTECILLO

POSTGRADO EN BOTÁNICA

**DINÁMICA POBLACIONAL DE
PLÁNTULAS DE *Abies religiosa* (Kunth)
Schltdl. & Cham EN EL NORTE DE LA
SIERRA NEVADA**

VÍCTOR HERNÁNDEZ RAMÍREZ

T E S I S
PRESENTADA COMO REQUISITO PARCIAL
PARA OBTENER EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS

MONTECILLO, TEXCOCO, ESTADO DE MÉXICO

2021

La presente tesis titulada: **Dinámica poblacional de plántulas de *Abies religiosa* (Kunth) Schtdl. & Cham en el Norte de la Sierra Nevada**, realizada por el alumno: **Víctor Hernández Ramírez**, bajo la dirección del Consejo Particular indicado, ha sido aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

MAESTRO EN CIENCIAS
BOTÁNICA

CONSEJO PARTICULAR



CONSEJERO

Dr. Lauro López Mata



ASESOR

Dr. Juan Antonio Cruz Rodríguez



ASESOR

Dr. Mario Luna Cavazos

Montecillo, Texcoco, Estado de México, abril de 2021

Dinámica poblacional de plántulas de *Abies religiosa* (Kunth) Schltdl. & Cham en el Norte de la Sierra Nevada

Víctor Hernández Ramírez, M. C.

Colegio de Postgraduados, 2021

RESUMEN

El conocimiento de los factores involucrados en la supervivencia de plántulas es muy importante para comprender los procesos naturales que determinan su establecimiento en un espacio a través del tiempo. El objetivo de esta investigación fue identificar los patrones de supervivencia de plántulas de *A. religiosa*, así como los posibles factores bióticos o abióticos involucrados. Se establecieron 17 parcelas de 1 m² donde todas las plántulas de la cohorte 2019 fueron localizadas, numeradas y medidas en altura, número de hojas embrionarias, número de nudos y daños visibles dando seguimiento durante un año. Se determinaron y registraron propiedades del suelo circundante a las parcelas. En cada parcela, se tomaron fotografías hemisféricas como medidas indirectas del ambiente lumínico, con ello, el dosel se estratificó en dos categorías: parcialmente cerrado y abierto. Los datos se analizaron con los procedimientos LIFETEST y LIFEREG de SAS. Los resultados indican que la probabilidad de supervivencia de las plántulas bajo dosel parcialmente cerrado fue de 0.20 ± 0.01 y de 0.29 ± 0.01 en dosel abierto. Las curvas de supervivencia de las plántulas fueron heterogéneas entre las categorías de dosel (Log-Rank: $\chi^2 = 8.35$, $gl=1$, $p<0.05$). Las variables con efectos significativos y positivos en los tiempos de supervivencia fueron: altura y número de nudos, densidad aparente, humedad y temperatura del suelo, así como radiación solar global y directa. Los cambios en estas variables favorecen el crecimiento y supervivencia de las plántulas estudiadas definiendo así su nicho de regeneración.

Palabras clave: Nicho de regeneración, coníferas, demografía, análisis longitudinal

Population dynamics of seedlings of *Abies religiosa* (Kunth) Schltdl. & Cham in the northern Sierra Nevada

Víctor Hernández Ramírez, M. C.

Colegio de Postgraduados, 2021

ABSTRACT

Knowledge of the factors involved in seedling survival is essential to understand the natural processes that determine its establishment in a space over time. The objective of this research was to identify the survival patterns of *A. religiosa* seedlings and the possible biotic or abiotic factors involved. Seventeen 1 m² plots were established where all seedlings of the 2019 cohort were located, numbered, and measured for height, number of embryonic leaves, number of nodes and visible damage and followed for one year. Soil properties surrounding the plots were determined and recorded. In each plot, hemispheric photographs were taken as indirect measures of the light environment, and the canopy was stratified into two categories: partially closed and open. Data were analyzed with SAS procedures LIFETEST and LIFEREG. Results indicate that the probability of seedling survival under partially closed canopy was 0.20 ± 0.01 and 0.29 ± 0.01 in open canopy. Seedling survival curves were heterogeneous among canopy categories (Log-Rank: $\chi^2 = 8.35$, $g1 = 1$, $p < 0.05$). Variables with significant and positive effects on survival times were height and number of nodes, bulk density, soil moisture and temperature, as well as global and direct solar radiation. Changes in these variables favored the growth and survival of the seedlings studied, thus defining their regeneration niche.

Key words: Niche regeneration, conifers, demographics, longitudinal analysis

DEDICATORIA

A Dios, por iluminar mi mente y corazón. Por fortalecerme en cada paso.

A mis padres, Marcela y Juan Camilo, por ser mi apoyo en la vida, por su guía, amor y enseñanza; por sus consejos y acompañamiento para llegar a ser lo que ahora soy. A mis hermanos y sus familias que me impulsan a ser mejor cada día.

A Julio, que ha sido mi motor, mi fuerza y mi apoyo en cada proyecto, en cada meta y en cada día. Con quien he compartido éxitos y fracasos, penas y alegrías y quien siempre ha tenido las palabras correctas para impulsarnos.

A Doña Vero, Doña Cele, Iván y Yessy, por su invaluable amistad, cariño, apoyo físico y moral que me ha motivado a seguir adelante.

A todos mis profesores de cada etapa académica que siempre me inspiraron y motivaron a seguir adelante.

A mi maestra María de la Luz T. Pulido Salas, quien partió antes de ver concluida esta etapa en la que sus enseñanzas de vida me daban herramientas para enfrentar cualquier reto.

A mi Jerry querido, quien partió en los momentos más difíciles de mi nueva vida, quien me acompañó en cada momento, en cada toma de datos, desvelos y momentos difíciles. Con quien hacía equipo perfecto y siempre tenía una expresión o juego con el cual sabía hacerme reír.

Para todos ustedes con todo mi amor

Víctor

AGRADECIMIENTOS

Al Colegio de Postgraduados por la preparación académica que me ha brindado durante mi estancia en esta noble institución.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por la beca otorgada para la realización de mis estudios de maestría.

Al posgrado en Botánica que me brindo los conocimientos y asesorías necesarios para culminar mi maestría, agradezco incansablemente el apoyo del personal administrativo y personal académico.

A los miembros de mi consejo particular, quienes me guiaron en este camino y me enseñaron lo valioso y profundo que es el mundo de la investigación. Al Dr. Lauro López Mata por su invaluable guía y soporte durante este proceso. Al Dr. Juan Antonio Cruz Rodríguez por su confianza, y asesoría académica y al Dr. Mario Luna Cavazos por sus valiosos comentarios y revisiones durante el desarrollo de este trabajo.

A los miembros de “Ejidos Unidos de la Montaña” por permitir realizar la investigación en el Monte Tláloc y por todas las facilidades brindadas durante el trabajo de campo.

A mi familia y amigos que colaboraron en la toma de datos: M.C. Yessica Lizbeth Pelcastre Aquino y M.C. Iván Rosales Paredes. A la M. C. Maryeli Aguirre Zamora por sus comentarios durante la redacción del trabajo. Agradecimiento especial al Dr. Julio César Rosales Paredes por su apoyo invaluable en cada etapa de esta investigación. Sepan que su colaboración fue fundamental para la finalización de este proceso.

CONTENIDO

RESUMEN	iv
ABSTRACT.....	v
DEDICATORIA	vi
AGRADECIMIENTOS	vii
LISTA DE CUADROS.....	ix
LISTA DE FIGURAS.....	x
I. INTRODUCCIÓN	1
II. REVISIÓN DE LITERATURA	4
Bosques de <i>Abies</i> en México	4
Distribución de los Bosques de <i>Abies</i> en México.....	5
Estado actual de los Bosques de <i>Abies</i> en México	5
Importancia de los Bosques de <i>Abies</i>	5
Género <i>Abies</i>	6
Descripción de <i>Abies religiosa</i> (Kunth) Schltldl. & Cham.	7
Factores ambientales y su relación con plántulas de <i>A. religiosa</i>	8
<i>Abies religiosa</i> en la Sierra Nevada.....	10
Estudio de la radiación solar en el sotobosque	11
III. MATERIALES Y MÉTODOS	14
Zona de estudio.....	14
Localización de parcelas de observación y supervivencia de plántulas	14
Ambiente de luz.....	15
Ambiente edáfico.....	16
Análisis de supervivencia	16
IV. RESULTADOS.....	19
Supervivencia de plántulas de <i>A. religiosa</i> bajo dos categorías de dosel.....	19
Supervivencia de plántulas sobre musgo y suelo directo	25
Influencia de variables ambientales en la supervivencia de plántulas de <i>A. religiosa</i>	26
V. DISCUSIÓN	30
Variables intrínsecas de las plántulas	34
VI. CONCLUSIONES	35
VII. LITERATURA CITADA	36

LISTA DE CUADROS

Cuadro 1. Covariables incluidas en el análisis de supervivencia.....	18
Cuadro 2. Fluctuaciones en las tasas y posibles fuentes de mortalidad de una cohorte de plántulas de <i>Abies religiosa</i> durante 53 semanas en el Monte Tláloc	21
Cuadro 3. Coeficientes de regresión de máxima verosimilitud ($\beta_i \pm$ error estándar) de las covariables cualitativas y cuantitativas, para los tiempos de supervivencia de una cohorte de plántulas de <i>Abies religiosa</i>	28

LISTA DE FIGURAS

<i>Figura 1.</i> Plántulas de <i>Abies religiosa</i> , cohorte 2019 en estadios de desarrollo progresivo.	3
<i>Figura 2.</i> Cambios en la supervivencia de la cohorte 2019 de plántulas (\pm error estándar) de <i>Abies religiosa</i> bajo dosel parcialmente cerrado (cuadros) y dosel abierto (círculos) en el Monte Tláloc. Barra oscura representa la época de lluvia y barra blanca la época seca.....	24
<i>Figura 3.</i> Riesgos de mortalidad (\pm error estándar) de la cohorte de plántulas 2019 bajo condiciones de dosel abierto (círculos) y dosel parcialmente cerrado (cuadros) en el Monte Tláloc. Barra oscura representa la época de lluvia y barra blanca la época de seca	24
<i>Figura 4.</i> Tasas de supervivencia de plántulas (\pm error estándar) que emergieron sobre suelo directo (cuadros) y sobre musgo (triángulos). Barra oscura representa la época de lluvia y barra blanca la época seca	25
<i>Figura 5.</i> Fluctuación en los riesgos de mortalidad de las plántulas (\pm error estándar) de <i>Abies religiosa</i> sobre musgo (triángulos) y sobre suelo directo (cuadros). Barra oscura representa la época de lluvia y barra blanca la época seca.....	26

I. INTRODUCCIÓN

El estudio de la supervivencia de plántulas es de suma importancia para entender el curso que sigue el repoblamiento natural de los bosques (Ángeles-Cervantes y López-Mata, 2009). Por lo anterior, se han sumado esfuerzos para identificar los procesos naturales en favor o en contra del establecimiento y desarrollo de diferentes especies. Un ejemplo de esto, son los estudios realizados por Ángeles-Cervantes y López-Mata (2009), Arista (1993), Cruz-Rodríguez y López-Mata (2004) que han evaluado plantas en distintas condiciones con el fin de conocer y entender la supervivencia de diferentes especies en bosques y selvas.

Los bosques de la zona templada subhúmeda de las regiones montañosas de México (Rzedowski, 2006) han sido intensamente perturbados por actividades humanas. Estos bosques proporcionan servicios ecosistémicos importantes, además de ser fuente de recursos naturales maderables y no maderables (SEMARNAT, 2020). En particular, los bosques que rodean la cuenca endorreica del Valle de México cobran especial importancia por estar localizados en una de las zonas más pobladas del mundo.

La investigación realizada por Sánchez-González y López-Mata (2003) abordó al bosque de *Abies* como uno de los tipos de vegetación predominantes en el Monte Tláloc, que se presenta a partir de los 3100 a 3500 m de altitud (Sánchez-González y López-Mata, 2003).

La regeneración natural en las comunidades naturales mediada por la dispersión de semillas es de suma importancia, puesto que en ellas se almacena la información genética que permitirá a las plántulas enfrentar el cúmulo de presiones selectivas y adversidades físicas en el sotobosque. Sin embargo, las características heredadas a la planta no son determinantes para la supervivencia o mortalidad. Una vez emergidas dependen de sí mismas para sobrevivir creando una relación con el ambiente que propiciará su desarrollo o mitigará los efectos de agentes de riesgo; por lo que, se debe conocer y entender la relación de los factores ambientales en la supervivencia de las plántulas para el adecuado entendimiento de los procesos naturales de regeneración (Grubb, 1977).

El nicho de regeneración, según Grubb (1977) es una expresión de los requisitos para una alta probabilidad de éxito en el reemplazo de un individuo maduro por otro en la siguiente generación y está altamente relacionado con diversos procesos como la germinación en sitios seguros, establecimiento y desarrollo de los individuos jóvenes. Los procesos demográficos que condicionan la regeneración como la disponibilidad de micro sitios adecuados para el

establecimiento tienen lugar de forma dependiente al micro hábitat. Por consiguiente, la distribución espacial de semillas y plántulas influirá decisivamente sobre sus probabilidades de supervivencia (Marañón *et al.*, 2004).

Se sabe que, los patrones de vegetación se ven afectados principalmente por la humedad del suelo y los gradientes de luz (Promis, 2013), así como las frecuentes perturbaciones que crean combinaciones micro topográficas y de luz que condicionan esquemas de reclutamiento (Battaglia *et al.*, 2000). Estos factores involucrados en el nicho de regeneración de *A. religiosa* pueden verse influenciados por un conjunto de covariables edáficas, lumínicas, interacciones positivas (i.e. endo/ectomicorrizas) o negativas (i.e. enemigos naturales), por lo que se deben establecer las claves ecológicas, con énfasis en los aspectos demográficos, para la gestión, conservación y restauración de los bosques (Marañón *et al.*, 2004).

Diversos factores ambientales como la radiación solar (Álvarez-Moctezuma *et al.*, 2012), y los incendios (Ángeles-Cervantes y López-Mata, 2009) intervienen en la supervivencia de las plántulas de *A. religiosa*. Por lo que, es muy importante entender la relación puntual entre las causas que determinan la mortalidad de la especie en condiciones de muy poca intervención humana.

Las poblaciones de *A. religiosa*, específicamente en sus estados iniciales, están sujetas a presiones tales como caídas de ramas y troncos, incendios y extracción de madera, mismas que podrían afectar la condición y procesos naturales de repoblación. Por tanto, es importante tener en cuenta factores físicos, biológicos y antrópicos que puedan interferir particularmente en la incorporación, supervivencia y establecimiento de nuevos individuos.

Debido a la complejidad y variabilidad morfológica de las plantas en sus primeras semanas de vida, es complicado obtener una descripción de plántula aplicable a todas ellas. Los intentos por definir este concepto (Fenner, 1987; Font-Quer, 1953) solo dejan ambigüedades y respaldan la dificultad de concentrar a todas las plantas con sus variaciones en un solo concepto. Por esto, de acuerdo con Fenner (1987), será de mayor apoyo contextualizar el concepto de plántula para cada investigación. Observaciones de campo y el trabajo de Román (2002) permite afirmar que las semillas de *A. religiosa* no forman un banco de semillas en el suelo (sensu Leck, Parker y Simpson, 2008). En esta investigación, las plántulas son provenientes de semillas recientemente germinadas, que conservan sus hojas embrionarias aun habiendo iniciado la producción de hojas verdaderas sobre el primer conjunto de ramillas insertas en el primer nudo del tallo (Figura 1).

Se infiere que la supervivencia de plántulas de *A. religiosa* está influenciada por factores edáficos, aperturas en el dosel, por la caída de ramas y árboles, y probablemente, por enemigos naturales (i.e. patógenos).

En las zonas con dosel abierto es más probable el establecimiento y desarrollo de plántulas de *A. religiosa*, debido a que este facilita la entrada de luz, haciéndola disponible para las plántulas. Los suelos con mayor concentración de nutrientes y materia orgánica, aportan el sustento necesario que favorece el crecimiento y desarrollo de raíces, lo que facilita el establecimiento de las plántulas de *A. religiosa*.

Debido a lo anterior, el objetivo general de la investigación fue examinar la dinámica poblacional de plántulas de *A. religiosa*, a fin de identificar sus patrones de supervivencia y riesgo de mortalidad en el Monte Tláloc ubicado al norte de la Sierra Nevada. Y particularmente, se pretende estimar la influencia de las propiedades edáficas y del ambiente lumínico (apertura del dosel) en las tasas de supervivencia y mortalidad de plántulas de *A. religiosa* en el Monte Tláloc.



Figura 1. Plántulas de *Abies religiosa*, cohorte 2019 en estadios de desarrollo progresivo.

II. REVISIÓN DE LITERATURA

Bosques de *Abies* en México

Aun cuando el bosque de *Abies* no cubre grandes superficies de terreno, estos bosques sobresalen entre el conjunto de las comunidades vegetales dominadas por coníferas. Tal hecho se debe principalmente a las condiciones ecológicas particulares en que se desarrollan y de cuya existencia son indicadores, destacan asimismo por su majestuosidad y belleza (Rzedowski, 2006). Se considera al bosque de *Abies* de México, como uno de los componentes del “boreal forest” y aunque no se explican las razones de haberle puesto tal nombre, probablemente se deba a las similitudes florísticas, faunísticas, fisionómicas y ecológicas con las grandes masas forestales que cubren las porciones septentrionales de Norte América y Eurasia, conocidas también con el nombre de “taiga”. Estas semejanzas son prueba clara de que, al menos un buen número de los elementos de los bosques mexicanos de *Abies* tuvo su origen a partir de la biota que arribó por el lado norte, probablemente en épocas en que el clima favorecía su expansión y migración. Las divergencias de mayor envergadura entre los bosques de *Abies* de México y de las latitudes superiores residen en las condiciones climáticas, a las que están sometidos los unos y los otros. (Rzedowski, 2006).

En México, este tipo de vegetación está prácticamente confinada a sitios de alta montaña, por lo común entre 2 400 y 3 600 m de altitud, pues entre estas cotas se localiza cuando menos el 90% de la superficie que ocupa. Requieren para su desarrollo condiciones de humedad elevada, la precipitación media anual es por lo común superior a 1 000 mm, distribuida en más de 100 días de lluvia. De acuerdo con Rzedowski (2006) los bosques de oyamel que se observan en México a menudo están protegidos de la acción de vientos fuertes y de la insolación intensa. En muchos sitios se encuentra limitado a cañadas o barrancas más o menos profundas que ofrecen un microclima especial. No se desarrollan sobre terrenos planos o poco inclinados, pero tal hecho quizá se deba a la escasez de esos terrenos en la zona montañosa y en parte a la influencia humana, se citan pendientes de 17 a 60% para el valle de México.

Distribución de los bosques de *Abies* en México

Rzedowski (2006) menciona que la distribución geográfica de los bosques de *Abies* en México es extremadamente dispersa y localizada. En la mayor parte de los casos la comunidad se presenta en forma de manchones aislados, muchas veces restringidos a un cerro, una ladera, o a una cañada. Las áreas continuas de mayor extensión se presentan en las serranías que circundan al Valle de México y le siguen en importancia las correspondientes a las montañas sobresalientes del Eje Volcánico Transversal, como por ejemplo el pico de Orizaba, el Cofre de Perote, el Nevado de Toluca, el Tancítaro, el Nevado de Colima y algunas otras más (Rzedowski, 2006).

Estado actual de los bosques de *Abies* en México

Los desmontes y la tala inmoderada constituyen los mecanismos más importantes mediante los cuales el hombre afecta al bosque de *Abies*. Los primeros se realizan fundamentalmente con el propósito de utilizar el terreno para fines agrícolas y han hecho disminuir significativamente las extensiones forestales. En muchas zonas densamente pobladas lo único que se ha respetado son las laderas demasiado abruptas para cualquier tipo de agricultura (Rzedowski, 2006).

El pastoreo, aun cuando se lleva a cabo de forma intensa en muchas partes, no parece tan perjudicial para este tipo de vegetación como lo es para los pinares, pues el ganado que mayormente se explota aquí es el ovino y este no es muy destructor. Además, los bosques de *Abies*, por ser más húmedos y por no poseer tanta abundancia de gramíneas en el estrato herbáceo, no son tan fácilmente afectados por el fuego. En general, en regiones donde la comunidad existe en forma de grandes masas forestales, los incendios son excepcionales, pero en sitios donde se presenta a manera de pequeños manchones rodeados por otros tipos de vegetación, su frecuencia y acción son mucho más marcadas (Rzedowski, 2006).

Importancia de los bosques de *Abies*

Los oyameles se localizan dentro de los primeros cinco recursos maderables de México (SEMARNAT, 2020), sumado a los servicios ambientales que proporcionan, como la captación y filtración de agua, la generación de oxígeno, la captación de carbono, la retención del suelo

y el refugio que proporcionan a especies clave, como la mariposa monarca (Gómez-Gómez, 2004; Cayuela, 2006; citados por Martínez-Méndez *et al.*, 2016).

De las coníferas mexicanas, *Pinus* y *Abies*, tienen la mayor riqueza de especies en nuestro país y a pesar de que su regeneración se ha logrado de forma exitosa mediante reproducción de planta cultivada en vivero para muchas especies de *Pinus*, para el género *Abies* no ha dado el mismo resultado y su regeneración natural, por lo general, es mejor en sitio con bajo disturbio (Nieto de Pascual, 2004).

Además de su extensa distribución y de su bella apariencia, los bosques e individuos de *Abies* son un gran recurso de alto valor económico, *A. religiosa* es una de las especies más apreciadas, a partir de las características anatómicas de su madera y de sus propiedades físicas y mecánicas tanto para la producción de bienes artesanales como para la industria forestal (Nieto de Pascual, 2004).

Género *Abies*

Es uno de los géneros más antiguos, con gran diversidad representada por 47 especies (Fonseca, 2016), que ha sido reclasificada en 39 especies y 17 variedades las cuales se localizan principalmente en el hemisferio norte (Nieto de Pascual, 2004).

Para México, el número de especies de *Abies* es variable según la fuente (Martínez, 1953; Nieto de Pascual, 2004) pues existen discrepancias taxonómicas importantes respecto a las nuevas especies. No obstante, con base en el registro de los principales herbarios nacionales se tienen identificadas nueve especies y siete variedades (Nieto de Pascual, 2004).

Taxonómicamente el género *Abies* presenta serias dificultades, pues con frecuencia se encuentran formas intermedias de especies bien diferenciadas entre sí en las zonas donde coinciden. Aparentemente, la polinización cruzada entre las poblaciones de *Abies* puede ser

uno de los factores más importantes que causa dificultades en la delimitación taxonómica entre especies (Nava-Cruz *et al.*, 2006).

El género *Abies* tiene centro de diversidad en México, fomentada por la heterogeneidad orográfica y climática del país (Martínez, 1953). Aparentemente, con las glaciaciones de hace 60 millones de años, existieron varios eventos de migración desde lo que hoy es Estados Unidos hacia México (Rzedowski, 2006). Las especies de *Abies* del norte del país están distribuidas principalmente en las Sierra Madre Oriental y Occidental y pudieron haber experimentado flujo génico entre sí durante las glaciaciones (Nava-Cruz *et al.*, 2006).

Descripción de *Abies religiosa* (Kunth) Schltdl. & Cham.

Árbol monoico de 35 a 40 m de altura, en ocasiones hasta 60 m, y diámetro normal hasta de 1.80 m con hojas perennifolias. Sus estróbilos son estructuras reproductivas masculinas y femeninas que se presentan desde diciembre, su fructificación se presenta de noviembre a enero, la dispersión de las semillas ocurre entre marzo y abril (CONAFOR, 2014).

Produce los estróbilos femeninos en el tercio superior de la copa, mientras que los masculinos se desarrollan en las partes media e inferior. Las semillas en las brácteas se disponen en pares, siendo fértiles ambas, a diferencia de otras coníferas en las que una de ellas es abortiva. Se les ha descrito como “...cuneado oblongas, de 9 a 10 mm de largo por 5 mm de ancho, con alas de 22 a 25 mm de largo por 10 a 15 mm de ancho, redondeada hacia adentro y con el borde externo finamente eroso” (Martínez, 1953). Son de color amarillo ocre hasta castaño claro, duras, y contienen vejigas de resina en su cubierta (Nieto de Pascual *et al.*, 2003).

Abies religiosa es nativo de las montañas centrales y del sur de México (CONAFOR, 2014; Ángeles-Cervantes y López-Mata, 2009). Crece a altitudes de 3100 a 3500 msnm en bosques frescos y con alta pluviosidad (gran cantidad de lluvia), de veranos húmedos y caída de nieve invernal. Las temperaturas en su hábitat varían entre los -20 °C, una media de 7 a 15 °C hasta máximas de 25 °C. La precipitación media anual es superior a los 1,000 mm.

Los suelos donde se establece el oyamel son muy jóvenes, de origen volcánico (andesitas, basaltos o riolitas), aunque también en suelos someros de textura limo-arenosa, arcillo-arenosa o arenosa con una pedregosidad de ligera a moderada, granular o en bloques, con un pH de 5 a 7, y muy ricos en materia orgánica. El drenaje, la textura, estructura y el contenido de humus son propiedades decisivas en su desarrollo (CONAFOR, 2014; Sánchez-González y López-Mata, 2003; Madrigal, 1964).

Factores ambientales y su relación con plántulas de *A. religiosa*.

La fragmentación del hábitat a causa de diversas fuentes trae consigo cambios en los factores físicos como la composición espectral de la luz, la temperatura y la humedad del aire y del suelo, afectando los procesos de regeneración de las plantas como la producción y germinación de semillas y el establecimiento de nuevos individuos (Martínez-Camacho *et al.*, 2018).

Los bosques de *Abies* están sujetos a disturbios recurrentes, entre los que destacan los incendios forestales, en torno a ello, Ángeles-Cervantes y López-Mata (2009) analizaron la supervivencia de una cohorte de plántulas de *A. religiosa* en diferentes condiciones post incendio. Dichos autores mencionan que este tipo de disturbio puede contribuir a los procesos de regeneración siempre y cuando no sean de alta severidad.

Entre las condiciones evaluadas por Ángeles-Cervantes y López-Mata (2009) se encuentran parches de bosque afectados por incendio superficial, algunos por incendio de copa moderado y otros por incendio de copa severo. De las tres condiciones, los claros ocasionados por incendio de copa moderado, son los que presentaron mayor densidad de plántulas, fortaleciendo la relevancia de los incendios sobre los procesos de regeneración del bosque de *Abies*. Dichos autores mencionan que los claros abiertos en el dosel a causa de incendios, caída de ramas o árboles y la penetración de luz a través de ellos no está plenamente entendida en el género *Abies*. Así mismo, mencionan que una investigación sobre el tema podría colaborar con el entendimiento de los procesos de regeneración de estos bosques.

La supervivencia de las plántulas evaluadas durante 8 años por Ángeles-Cervantes y López-Mata (2009) muestra una mortalidad alta en los primeros 10 a 14 meses, con plántulas afectadas principalmente por caídas de ramas y fuertes lluvias.

En las condiciones afectadas por incendios de copa severa la desecación de las plántulas se les atribuye a los cambios drásticos en la estructura del suelo y su capacidad para almacenar agua. Por el contrario, en la condición afectada por incendios de copa moderada la supervivencia de plántulas fue elevada, debido a que las temperaturas alcanzadas durante el incendio descomponen los compuestos hidrófobos presentes en el suelo, permitiendo una mayor disponibilidad de agua. Sin embargo, los autores sugieren investigar más a fondo los efectos de las propiedades hidrológicas químicas del suelo en la supervivencia de plántulas, lo que podría explicar los niveles de mortalidad en etapas tempranas de la especie (Ángeles-Cervantes y López-Mata, 2009).

El factor luz (radiación solar, luminosidad) del ambiente y su efecto en brinzales de *A. religiosa* fue evaluado por Álvarez-Moctezuma *et al.* (2012). En su estudio colocaron 400 brinzales de un año cubiertos con malla sombra con diferente porcentaje de sombra, provocando una disminución de la intensidad luminosa.

La intensidad luminosa final fue de $6,000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ que fue etiquetada como alta. De los 400 brinzales solo el 23.75% (95 individuos) sobrevivieron a la intensidad luminosa alta, respecto a ello evaluaron la apertura y cierre de estomas, así como el número de hojas. El resultado de este estudio es que los brinzales más resistentes tienen mayor número de hojas en comparación a los brinzales no resistentes, lo que puede ser producto del éxito en la apertura y cierre de estomas. Los autores concluyen que, en las plántulas de *A. religiosa*, se debe considerar a la apertura estomatal como un factor determinante para su supervivencia en condiciones de intensidad luminosa alta (Álvarez-Moctezuma *et al.*, 2012).

Todas estas condiciones desfavorables para el crecimiento, desarrollo y productividad son consideradas factores de estrés que puedan estar afectando a las plántulas de *A. religiosa*; tales elementos pueden ser de naturaleza biótica o abiótica, por exceso o por defecto (Yepes y Buckeridge, 2011).

Abies religiosa en la Sierra Nevada

Diversas investigaciones realizadas en la zona de la Sierra Nevada han integrado a *A. religiosa*. Una de las principales investigaciones consistió en la clasificación y ordenación de la vegetación de la Sierra Nevada, donde se estableció el bosque de *Abies* como uno de los tipos de vegetación, el cual, se presenta en la zona desde los 3100 a 3500 m de altitud (Sánchez-González y López-Mata, 2003).

Posteriormente, se realizó una investigación donde se analiza la semejanza florística entre los bosques de *A. religiosa* de la Faja Volcánica Transmexicana (Ferrusquía, 1998), cuyo resultado integra los bosques de *Abies* de la Sierra Nevada (incluido el Monte Tláloc) con los bosques del Parque Nacional Cumbres del Ajusco y del Corredor Biológico Chichinautzin (Sánchez-González *et al.*, 2005).

La flora del bosque de *Abies* en el Monte Tláloc fue investigada por Sánchez-González *et al.* (2006), quien exploró el bosque durante 16 meses consecutivos y registró 44 familias, 94 géneros y 137 especies. Tres cuartas partes de las especies pertenecen a 15 familias, destacando *Asteraceae*, *Geraniaceae*, *Onagraceae*, *Pinaceae*, *Poaceae* y *Scrophulariaceae*. La mayoría de las familias y los géneros son de amplia distribución; aproximadamente 88% de las especies son exclusivas de América de las cuales, 32% son endémicas de México y 31% de México-Centroamérica. Solamente el 6.6% de las especies recolectadas son exóticas, lo que sugiere que los cambios en la composición florística del bosque son consecuencia de las actividades humanas (Sánchez-González *et al.*, 2006).

La supervivencia de una cohorte de plántulas de *A. religiosa* fue evaluada durante 8 años por Ángeles-Cervantes y López-Mata (2009) bajo diferentes condiciones post incendio. Los resultados sugieren que las probabilidades de supervivencia más altas resultaron en la condición de incendio de copa moderado lo que sugiere que éstos son parte integral del nicho de regeneración *sensu* Grubb (1977) de *A. religiosa* (Ángeles-Cervantes y López-Mata, 2009).

La fragmentación del bosque de *Abies* en el Monte Tláloc fue analizada por Montoya *et al.* (2020) mediante uso de imágenes satelitales de alta resolución tomadas en 2005, 2010, 2015 y 2018. Dichos autores mencionan que un proceso de fragmentación está aumentando en polígono estudiado lo que provoca que el bosque de *Abies* pierda cobertura forestal y sea remplazado por otros tipos de vegetación. Además, sus resultados muestran que el bosque de *Abies* ha disminuido un 22% (durante 13 años) y que su dinámica de regeneración natural está siendo afectada por factores como reforestaciones con otras especies, y un lento proceso de regeneración natural.

Estudio de la radiación solar en el sotobosque

Los ecosistemas boscosos, tanto nativos como cultivados, poseen una estructura foliar denominada “dosel”, conformada por el conjunto de copas de los árboles que lo componen (Cabrelli, Rebotaro y Efron, 2006). En general, el dosel forestal atenúa significativamente la cantidad de Radiación Fotosintéticamente Activa (RAFA) que llega al piso forestal (Cabrelli, Rebotaro y Efron, 2006).

La radiación disponible influye en numerosos procesos fisiológicos, morfo genéticos y reproductivos de plantas y animales, y afecta de forma muy significativa al funcionamiento del ecosistema (Valladares, 2006). Es ampliamente reconocido que, bajo el dosel de un bosque se genera un microclima que se halla fuertemente regulado por la cantidad y calidad de radiación solar que ingresa al mismo (Cabrelli, Rebotaro y Efron, 2006).

El componente de la radiación solar que se usa en la fotosíntesis es la radiación fotosintéticamente activa (RAFA; 400 a 700 nm). Luz y RAFA se usan a menudo como sinónimos, debido a sus rangos espectrales similares. La RAFA se mide en términos del número total o flujo de fotones que llegan por unidad de tiempo y se expresa como densidad de flujo de fotones fotosintéticos. Los cambios en la densidad de flujo de fotones espacial y temporal en el sotobosque se han relacionado con variaciones en la estructura del dosel, la distribución del follaje, y las interacciones entre la posición del sol, las condiciones de nubosidad del cielo y la ubicación de los espacios en el dosel. (Promis *et al.*, 2012).

Según Valladares (2006), la forma en la que el dosel influye en la cantidad de radiación lumínica del sotobosque depende de la proporción de radiación directa y difusa que llega al ecosistema. En bosques cerrados, la luz del sotobosque está compuesta fundamentalmente por radiación difusa y una fracción escasa, pero funcionalmente muy valiosa, de radiación directa aportada por los destellos de sol o “sunflecks” (rayitos de sol) (Valladares, 2004).

La intensidad de la radiación directa depende de la posición del sendero aparente del sol, el cual, depende a su vez de la latitud y de la estación del año, así como de características atmosféricas como su transmisividad y la nubosidad del lugar. La penetración de la radiación directa hasta el sotobosque, depende de la localización y tamaño de las aperturas del dosel y de la arquitectura y altura del dosel (Valladares, 2006).

Promis y Cruz (2009) refieren que la luz bajo el dosel forestal es cambiante en tiempo y espacio, para su medición es necesario tomar muchas muestras mediante un número fijo de sensores estáticos o móviles en el rodal, de ésta manera se caracterizan las condiciones promedio de luminosidad interior de éste. En otros casos, es necesario realizar mediciones puntuales de la luminosidad, para estudiar a nivel local, el crecimiento de árboles individuales de la regeneración del sotobosque en el rodal (Promis y Cruz, 2009).

Grant (1997) citado por Promis (2013) menciona que, para entender la dinámica de los bosques es importante comprender el comportamiento de la radiación solar en el interior de éstos, debido a que, la calidad e intensidad de dicha radiación afecta los patrones de regeneración de las plantas, tales como la germinación, el establecimiento, el crecimiento y la supervivencia (Promis, 2013). Dicha idea es respaldada por Promis *et al.* (2012), quienes afirman que la disponibilidad de luz en el sotobosque es un factor limitante para la supervivencia y el crecimiento de las plantas.

La formación de claros en el dosel del bosque determina grandes cambios, tanto en las condiciones de luz como de temperatura, humedad y riqueza de nutrientes del suelo, llegando incluso, a condicionar la ordenación de las especies vegetales a lo largo de gradientes según sus requerimientos de luz, temperatura, agua y nutrientes (Valladares, 2004).

En teoría, las mediciones de la estructura del dosel arbóreo se basan en que, la probabilidad de que la luz pase a través del dosel sería proporcional a la longitud de su trayectoria, y al tipo, densidad, distribución y orientación del follaje. Así, a través de técnicas matemáticas, es posible calcular la fracción de claros en el dosel, el porcentaje de aperturas del dosel e índices de área foliar entre otros datos (Promis y Cruz, 2009).

Por otro lado, las relaciones geométricas entre la tierra y el sol son bien conocidas y existe una variedad de modelos matemáticos para estimar: la cantidad y calidad de la radiación solar incidente sobre la superficie de la tierra. Al relacionar esta información de geometría solar, con la distribución de aperturas de dosel calculada mediante el uso de las fotografías hemisféricas, se puede estimar la proporción de la radiación solar directa, difusa o global en el interior del bosque, respecto de la potencial calculada sobre el dosel arbóreo (Promis y Cruz, 2009).

El conocer la información sobre la luz que llega al sotobosque así como sus causas y consecuencias puede servir de apoyo para tomar decisiones en pro de la gestión de los ecosistemas forestales, conservar su biodiversidad, favorecer su regeneración natural, entre otras cosas (Valladares, 2006).

La fotografía Hemisférica es el resultado de emplear una cámara digital y un lente con distancia focal extremadamente corta y campo visual de 180°, conocidos como lentes hemisféricos (Mauro-Díaz, Lencinas y del Valle., 2014). La fotografía hemisférica se usa como un medio para estimar la luz del sotobosque y algunas variables de la estructura del dosel. Estudios han demostrado un alto nivel de concordancia entre la medición de la luz del sotobosque, las estructuras del dosel y las estimaciones de transmisión de luz de las fotografías hemisféricas (Promis *et al.*, 2012).

Las fotografías se toman enfocando hacia el dosel con una cámara fotográfica (actualmente digital), en la que se encuentra montada una lente ojo de pez o lente hemisférico, ésta técnica es aprobada para estimar la transmisión de la radiación solar bajo el dosel (Promis, 2013).

La ciencia incursionó en el uso de fotografías hemisféricas desde inicios del siglo (Hill, 1924) y desde entonces se ha utilizado en diferentes disciplinas, principalmente en ciencias forestales (Promis y Cruz, 2009; Valladares, 2006). También se ha empleado para la determinación de

diferentes características del dosel como apertura, tamaño y número de claros en el dosel, transmisión de luz e índices de área foliar (Gastélum *et al.*, 2018).

III. MATERIALES Y MÉTODOS

Zona de estudio

El área de estudio se localiza en la provincia morfo tectónica de la Faja Volcánica Transmexicana (Ferrusquía, 1998), en la región norte de la Sierra Nevada sobre el declive oeste del Monte Tláloc, entre los 19° 23' 43" y 19° 28' 37" latitud norte y los 98° 42' 51" y 98°48'12" longitud oeste.

En ésta área, distinguen tres subtipos climáticos:

El primero, se presenta en las áreas planas más cercanas a los lomeríos y corresponde a un clima templado subhúmedo, con una precipitación media anual de 700 mm. Presenta régimen de lluvias en verano y una temperatura media anual entre 12 y 18 °C. La oscilación térmica varía entre 5 y 7 °C. En la zona de lomeríos, se presenta el segundo subtipo climático. Este corresponde a un clima templado subhúmedo, con una precipitación media anual entre los 800 y 900 mm. Presenta régimen de lluvias en verano con temperatura media anual entre 12 y 18 °C, la oscilación térmica varía de entre 5 y 7 °C. El tercer subtipo se presenta en las laderas montañosas en la parte más alta del Monte Tláloc, el clima es templado subhúmedo, con una precipitación media anual entre 900 y 1200 mm. Con régimen de lluvias en verano y la temperatura media anual entre 10 y 14 °C. La oscilación térmica tiene el mismo rango que los subtipos climáticos anteriores. (Ortiz y Cuanalo, 1977; Sánchez-González y López-Mata, 2003).

Los suelos son incipientes, de textura gruesa en las proximidades del cono cinerítico del Tláloc y en el resto del área negros, profundos, muy ricos en materia orgánica y de textura media (migajones o francos) (Sánchez-González y López-Mata, 2003), los valores de pH van de 5.5 a 7.1.

Localización de parcelas de observación y supervivencia de plántulas

Se seleccionó un bosque fisionómicamente dominado por *A. religiosa* sobre una ladera con orientación oeste, ubicado a los 19° 25' 59" N y 98° 44' 57.5 W y 3400 m snm.

En el sitio se ubicaron 17 parcelas de 1 m² (1 m ×1 m) dentro de las cuales se marcaron y numeraron todas las plántulas de la cohorte 2019. A cada plántula se le midió su altura (cm) y se le registró el número de hojas embrionarias, la presencia y número de nudos en su tallo y su emergencia sobre musgo o suelo directo.

Las plántulas fueron re-censadas, re-medidas y evaluadas a intervalos periódicos de tres semanas durante 12 meses, de agosto de 2019 a septiembre de 2020. La evaluación consistió en el registro de su estado: viva, dañada o muerta. Se registraron los daños ocasionados por enemigos naturales (herbívoros, patógenos), así como daños debidos a caídas de ramas.

Los daños y causas potenciales de muerte se asociaron con: a) daño físico en los tallos, ramas, acículas y hojas embrionarias; b) herbivoría o ramoneo por consumo total o parcial de tallos, ramas, acículas y hojas embrionarias; c) patógenos o pudrición, presencia de manchas rojas en tallos, acículas, ramas y hojas embrionarias; d) desecación, por clorosis o amarillamiento total o parcial de tallos, ramas, acículas y hojas embrionarias, pérdida de turgencia en tallos o desecación total de la plántula; e) remoción de plántulas por extracción de musgo y hongos

Ambiente de luz

El ambiente lumínico en el que se desarrollan las plántulas se infirió a partir de la adquisición de fotografías del dosel tomadas directamente en el centro de cada parcela y a un metro de altura del suelo. Las fotografías se tomaron con una cámara Nikon provista con un lente hemisférico con un ángulo de visión de 180°, orientada en dirección al norte magnético. La cámara se mantuvo en una estructura de soporte conocida como mono-pie que permite la nivelación del equipo fotográfico.

Las fotografías se analizaron con el software HEMIVIEW ® configurado con los datos de latitud, longitud, altitud de las parcelas y fecha de adquisición de cada fotograma. Las variables seleccionadas del ambiente de luz de las plántulas en cada parcela fueron: porcentaje de apertura del dosel (VisSky), proporción de luz directa (DSF), la proporción de luz difusa (ISF) y la proporción global del sitio (GSF).

Los porcentajes de apertura del dosel por parcela (VisSky) se agruparon en dos categorías: doseles parcialmente cerrados y abiertos, cuyas diferencias fueron estadísticamente significativas según la prueba de Kruskal-Wallis (R Core Team, 2020).

Ambiente edáfico

El ambiente edáfico asociado con la supervivencia de las plántulas de *A. religiosa* se infirió a partir de las propiedades físicas y químicas de los suelos cercanos a las parcelas de observación. Dichas propiedades fueron determinadas a partir de la toma de seis muestras compuestas de suelo y siguiendo una agrupación de parcelas en función de su proximidad.

Las muestras se conformaron por la extracción de aproximadamente 1 kg de suelo de cada esquina de la parcela. Esta parte del suelo se extrajo a 20 cm de profundidad y se mezclaron en una bandeja de plástico limpia y mezclando con una pala de jardinero de metal. Se siguieron las indicaciones de la NOM-021-RECNAT-2000 la cual especifica que se deben ir retirando dos cuartos de la mezcla total y seguir con el mezclado hasta obtener una muestra compuesta de 1.5 kg.

Las propiedades de los suelos determinados fueron: contenido de Nitrógeno (N; %), Fosforo (P; mg Kg⁻¹), Potasio (K; Cmol Kg⁻¹), Sodio (Na; Cmol Kg⁻¹), sulfatos (SO₄: Cmol Kg⁻¹), pH, porcentaje de materia orgánica, densidad aparente (g cm⁻³) y porcentajes de arcilla, arena y limo. Las muestras de suelo fueron analizadas en el laboratorio de física de suelos, en el Posgrado de Edafología del Colegio de Postgraduados, siguiendo las especificaciones de la misma Norma Oficial Mexicana.

Por otro lado, la temperatura, humedad relativa y punto de rocío en el suelo se obtuvieron mediante el registro de estas variables con seis USB, dataloggers. Estas herramientas fueron colocadas en el suelo a diez centímetros de profundidad en seis sitios, agrupando las parcelas según la proximidad.

Los datalogger se configuraron (software RHT10 ®) para registrar la humedad, temperatura y punto de rocío cada 10 minutos. Se descargó la información registrada durante los intervalos entre cada re censo. Al finalizar los censos, se obtuvieron estadísticas descriptivas del conjunto de datos para cada intervalo de tiempo y del conjunto de resultados estadísticos descriptivos se seleccionó media, máximo, mínimo y coeficiente de variación de la temperatura, humedad relativa y el punto de rocío en el suelo.

Se generó una matriz de datos de las covariables asociadas a las plántulas en cada parcela que incluyó los valores de los ambientes de luz, edáficos y las variables de las plántulas

Análisis de supervivencia

Los análisis de supervivencia y riesgos de mortalidad se llevaron a cabo conforme el diseño de censos por intervalos (Allison, 2010), dado que es imposible conocer el tiempo exacto a la

muerte (T) de las plántulas. La función de supervivencia empleada fue $S(t)=Pr\{T>t\}=1-F(t)$, donde $S(t)$ es la probabilidad de supervivencia de una plántula después de un tiempo t y $F(t)$ es una función de distribución acumulada. El riesgo de mortalidad quedó definido por el número de plántulas muertas por intervalo de tiempo, dividido por el número de sobrevivientes en el mismo intervalo. La función de riesgo de mortalidad estima la probabilidad de que una plántula muera en un intervalo de tiempo dado (Allison, 2010).

Ambas funciones se obtuvieron con el método de tablas de vida de datos agrupados, mediante el procedimiento LIFETEST (SAS Institute, 2012). LIFETEST estima las probabilidades de supervivencia y riesgo de mortalidad para datos que proporcionan: a) los límites de los intervalos, b) el número de muertes en cada intervalo, y c) el número de casos censados en cada intervalo. Este procedimiento permite comparar pares de curvas de supervivencia, y probar la hipótesis nula, de que las funciones de supervivencia son idénticas entre pares de curvas (Allison, 2010). Las curvas de supervivencia estimadas se compararon con la prueba de Mantel y Haenszel, conocida como Log-Rank (SAS Institute, 2012).

El efecto de las variables cuantitativas, altura, número de hojas embrionarias y nudos, tipos de daños y los ambientes de luz y edáficos sobre los tiempos de supervivencia (Cuadro 1) se estimaron con el modelo de máxima verosimilitud mediante el procedimiento SAS LIFEREG (SAS Institute, 2012).

El procedimiento LIFEREG ajusta modelos paramétricos a datos de tiempos de muerte, que se registran bajo el esquema de censos en intervalos y permite, además, analizar variables categóricas con valores múltiples (Allison, 2010).

Los coeficientes de regresión y sus errores estándar ($\beta_i \pm$ erro estándar) se mejoraron con base en una prueba de bondad de ajuste, para establecer el tipo de distribución de los tiempos en los que ocurrieron las muertes. La distribución observada se comparó con las distribuciones teóricas Weibull, Exponencial, Gamma, Log-logística y Log-normal. Se seleccionó el modelo con mayor ajuste con base en la magnitud del valor de log-likelihood que, de acuerdo con Allison (2010), las magnitudes menores corresponden a mejores ajustes.

Los coeficientes de regresión de las variables cuantitativas (β_i) se transformaron con la función $100(e^{\beta_i} - 1)$, que estima el porcentaje de incremento en el tiempo de supervivencia esperado por unidad de incremento en la covariable si no se presentan cambios en las demás (Allison, 2010).

Cuadro 1. Covariables incluidas en el análisis de supervivencia

Origen	Variable	Abreviación/ Clave	
Variables intrínsecas	Altura	Alt	
	Número de hojas embrionarias	H_E	
	Numero de nudos	Nud	
	Daños visibles	Daño físico	1
		Herbivoría	2
		Pudrición o presencia de hongos	3
		Desecación y clorosis	4
		Remoción de material	5
		Sanas, sin daño aparente	6
	Ambiente edáfico	Contenido de NPK	N, P, K
Porcentaje de arcilla, arena y limo		Arena, Arcilla, Limo	
Propiedades y contenido de los suelos		Potencial de Hidrogenoides (pH)	pH
		Densidad aparente (Dap)	Dap
		Porcentaje de materia orgánica (MO)	MO
		Contenido de sodio (Na)	Na
		Contenido de sulfatos (SO ₄)	SO
Temperatura		Media	T _{med}
		Mínimo	T _{min}
		Máximo	T _{max}
		Coefficiente de Variación	T _{CV}
Porcentaje de humedad		Media	H _{med}
		Mínimo	H _{min}
	Máximo	H _{max}	
	Coefficiente de Variación	H _{CV}	

	Media	D_{med}
Dew Point o	Mínimo	D_{min}
Punto de Rocío	Máximo	D_{max}
	Coefficiente de Variación	D_{CV}
<hr/>		
Ambiente lumínico	Porcentaje de apertura del dosel	VisSky
	Proporción de luz difusa	ISF
	Proporción de luz directa	DSF
	Proporción de luz global	GSF

IV. RESULTADOS

Se registró un total de 1565 plántulas en las 17 parcelas, con una densidad inicial promedio (\pm desviación estándar) de 92.1 ± 29.8 plántulas m^{-2} . La densidad inicial de plántulas tuvo una variación de 41 a 126 plántulas m^{-2} . Al final del estudio, fueron censadas las 336 plántulas remanentes, cuya densidad por parcela disminuyó a 19.8 ± 12.9 plántulas m^{-2} , con un mínimo de 1 y máximo de 54. De aquí que el porcentaje total de muertes al final del estudio fue de 75.8%.

Supervivencia de plántulas de *A. religiosa* en dos categorías de dosel

Originalmente se consideraron tres condiciones de dosel (Abierto, Intermedio y Cerrado). El porcentaje de apertura de dosel fue diferente en al menos una de ellas (Kruskal-Wallis; $\chi^2 = 14.075$, g.l.: 2, $p = 0.00087$). La prueba de comparación múltiple después de Kruskal-Wallis ($p \leq 0.05$) indica que, la condición de dosel intermedio es similar a la condición de dosel cerrado, por lo que fueron consideradas como una sola. Y con base en lo anterior se definieron solo dos categorías dosel abierto y dosel parcialmente cerrado

Del total de 1565 plántulas censadas al inicio del estudio, 1017 se encontraron bajo dosel parcialmente cerrado y 548 bajo dosel abierto.

Con relación al número de plántulas totales presentes en cada condición de dosel, las parcelas bajo la condición “parcialmente cerrado” presentaron el mayor porcentaje de plántulas muertas (78.95%), en la condición abierto, el porcentaje de plántulas muertas fue de 70.07%.

El mayor porcentaje de plántulas que permanecieron vivas a la semana 53 fueron las establecidas en la condición de dosel abierto (28.10%), con relación al porcentaje remanente de 17.89 en la condición dosel parcialmente cerrado (Cuadro 2).

En cuanto a las plántulas censuradas, el mayor porcentaje de estas se presentó en la condición parcialmente cerrado (3.14%), bajo la condición dosel abierto, el porcentaje de plántulas censuradas a la semana 53 fue de 1.82 (Cuadro 2).

Cuadro 2. Fluctuaciones en las tasas y posibles fuentes de mortalidad de una cohorte de plántulas de *Abies religiosa* durante 53 semanas en el Monte Tláloc.

Censos (Semanas)	Muertes (Acum.)	Vivas (N)	Desaparecidas (%)	Fuentes de mortalidad				
				Daño físico (%)	Herbivoría (%)	Pudrición por hongos (%)	Clorosis (%)	Extracción de musgo u hongos (%)
1 (5)	83 (83)	1481	1 (0.01)	1 (0.1)	17 (1.1)	58 (3.7)	7 (0.4)	0 (0)
2 (8)	101 (184)	1378	3 (0.02)	2 (0.1)	20 (1.3)	76 (4.9)	2 (0.1)	1 (0.1)
3 (11)	71 (255)	1308	3 (0.02)	14 (0.9)	24 (1.5)	19 (1.2)	14 (0.9)	0 (0)
4 (14)	74 (329)	1232	4 (0.03)	14 (0.9)	14 (0.9)	25 (1.6)	15 (1.0)	6 (0.4)
5 (20)	236 (565)	943	57 (3.6)	43 (2.7)	61 (3.9)	17 (1.1)	91 (5.8)	25 (1.6)
6 (23)	113 (678)	868	19 (1.2)	68 (4.3)	6 (0.4)	12 (0.8)	16 (1.0)	11 (0.7)
7 (26)	106 (784)	760	21 (1.3)	23 (1.5)	43 (2.7)	13 (0.8)	26 (1.7)	0 (0)
8 (30)	193 (977)	567	21 (1.3)	88 (5.6)	37 (2.4)	25 (1.6)	42 (2.7)	1 (0.1)

9	187	367	34	2	0	3	182	0
(45)	(1164)		(2.2)	(0.1)	(0)	(0.2)	(11.6)	(0)
10	16	347	38	4	0	0	12	0
(48)	(1180)		(2.4)	(0.3)	(0)	(0)	(0.8)	(0)
11	7	336	42	0	0	3	4	0
(53)	(1187)		(2.7)	(0)	(0)	(0.2)	(0.3)	(0)
Totales	1187	336	42	259	222	251	411	44
	(75.8%)	(21.5%)	(2.7%)	(16.5%)	(14.2%)	(16%)	(26.3%)	(2.8%)

Las causas posibles de mortalidad de plántulas de *A. religiosa* se muestran en el cuadro 2. El daño ocasionado por desecación o clorosis fue la causa más importante asociada a la muerte de plántulas, seguido de los daños físicos y por pudrición o presencia de patógenos. El daño por extracción de musgo u hongos fue la causa de muerte de menor impacto durante las 53 semanas de seguimiento.

Las curvas de supervivencia de plántulas para las dos condiciones de dosel (Figura 2) presentaron diferencias estadísticamente significativas. (Log-Rank: $\chi^2 = 8.35$, $gl=1$, $p = 0.0038$).

Al final de la evaluación (53 semanas de seguimiento), el promedio de la supervivencia (\pm error estándar) de las plántulas en dosel abierto fue de 0.29 ± 0.019 , mientras que en dosel parcialmente cerrado fue de 0.20 ± 0.012 . Como consecuencia, en condiciones de dosel parcialmente cerrado se tuvieron las probabilidades más altas de riesgo de muerte (Figura 3).

Las curvas de riesgo indican que después de la semana 30 los riesgos de mortalidad fueron mayores en el dosel parcialmente cerrado que en dosel abierto periodo que corresponde a la época seca del año. En la época lluviosa los riesgos de mortalidad fueron mayores en la condición dosel parcialmente cerrado

Las probabilidades de riesgo de mortalidad bajas (< 0.03) ocurrieron durante las primeras 13 semanas y entre las semanas 45 a 53. En cambio, entre las semanas 15 a 45 los riesgos de mortalidad se incrementaron substancialmente, llegando a sus máximos durante las semanas 26 en el dosel abierto y en la 20 en el dosel parcialmente cerrado (Figura 3).

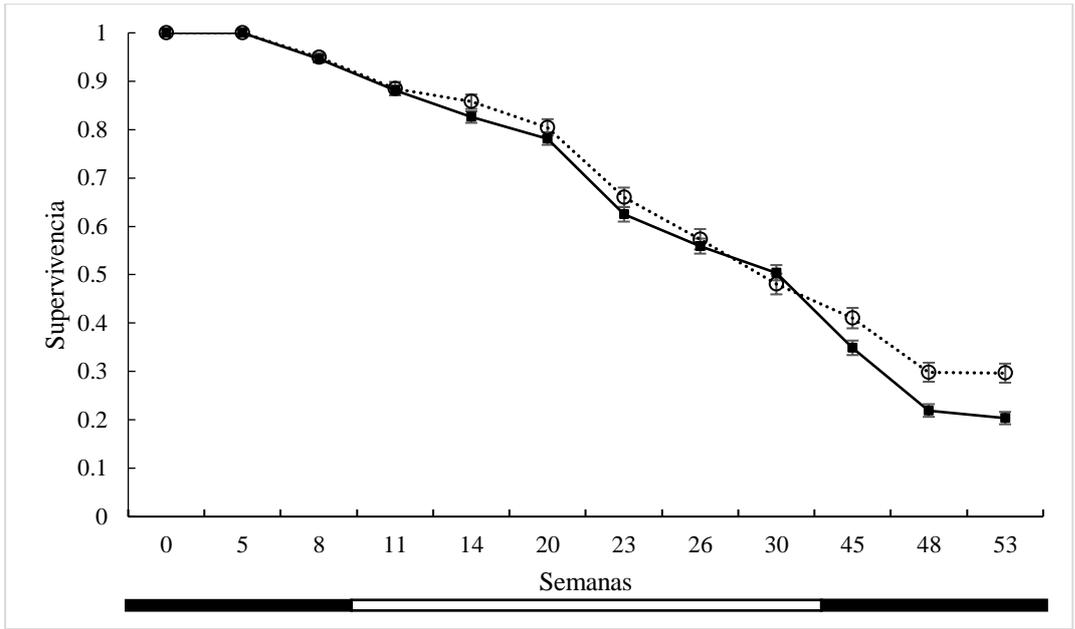


Figura 2. Cambios en la supervivencia de la cohorte 2019 de plántulas (\pm error estándar) de *Abies religiosa* en dosel parcialmente cerrado (■) y dosel abierto (○) en el Monte Tláloc. Barra oscura representa la época de lluvia y barra blanca la época seca

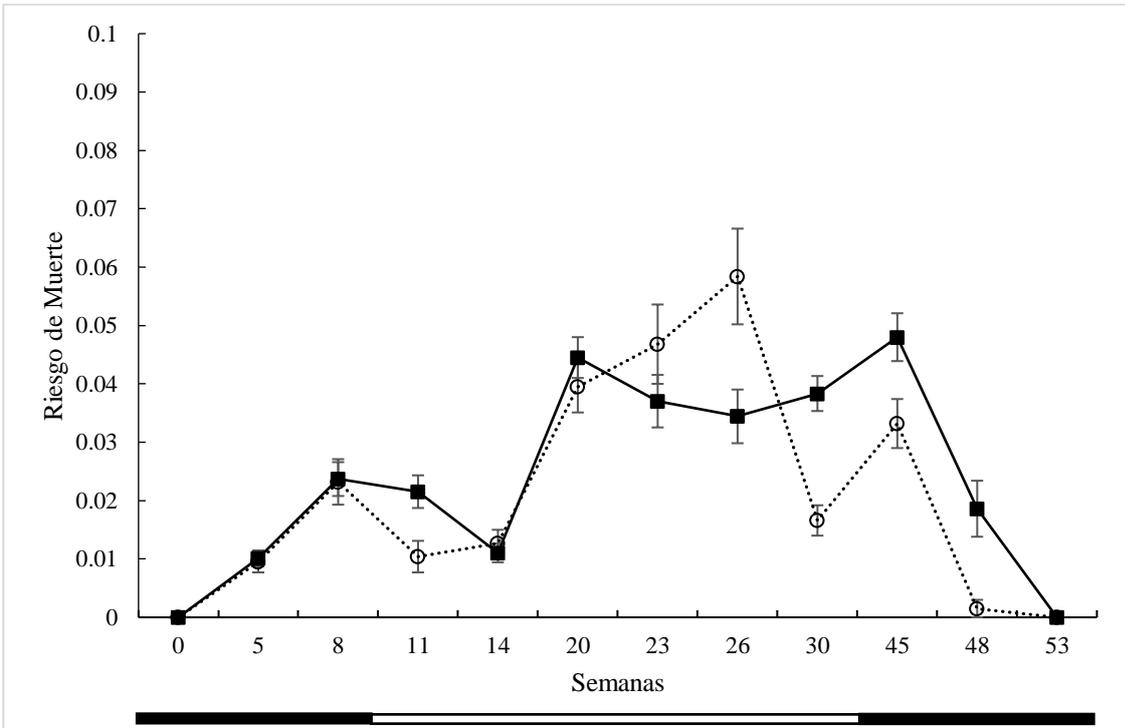


Figura 3. Riesgos de mortalidad (\pm error estándar) de la cohorte de plántulas 2019 en condiciones de dosel abierto (○) y dosel parcialmente cerrado (■) en el Monte Tláloc. Barra oscura representa la época de lluvia y barra blanca la época de seca

Supervivencia de plántulas sobre musgo y suelo directo

El número de plántulas registradas sobre suelo directo fue de 1241 (79.3%) y de 324 (20%) sobre musgo, respectivamente.

Las curvas de supervivencia de las plántulas emergidas en condición musgo y suelo (Figura 4) fueron estadísticamente diferentes (Log-Rank: $\chi^2 = 20.63$, $gl=1$, $p < 0.0001$)

En la semana 53, la probabilidad de supervivencia (\pm error estándar) de plántulas sobre suelo directo fue de 0.309 ± 0.026 , mientras que sobre musgo fue de 0.217 ± 0.011 , por lo que la supervivencia de plántulas sobre musgo es una condición de mayor riesgo para su establecimiento.

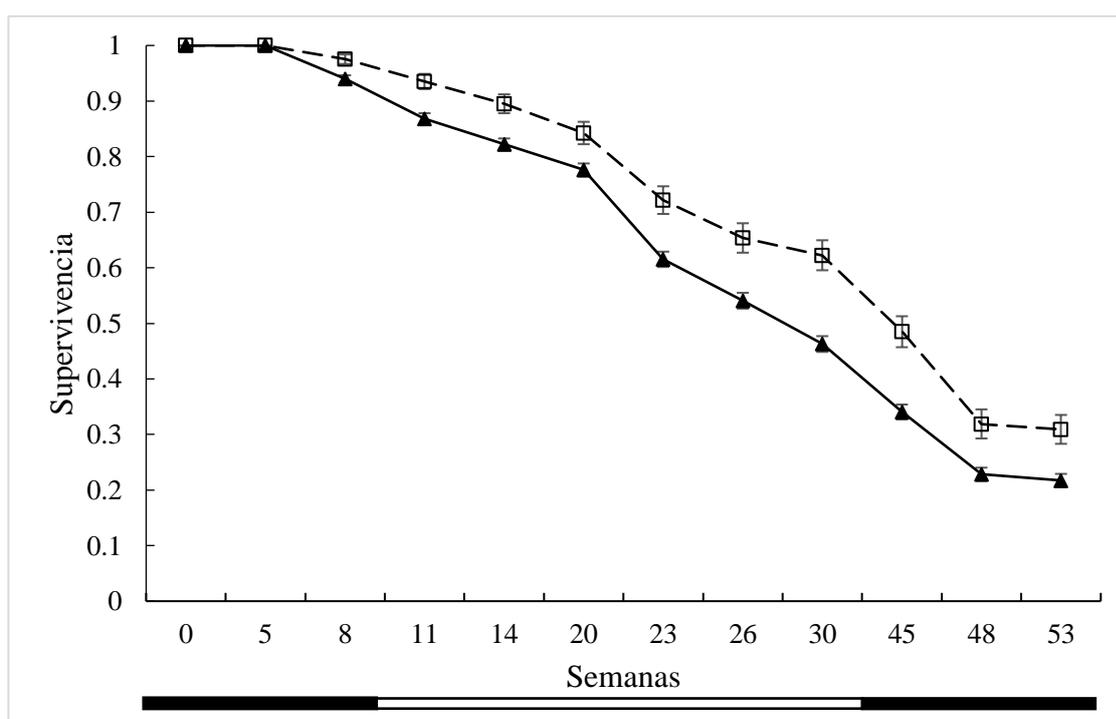


Figura 4. Tasas de supervivencia de plántulas (\pm error estándar) que emergieron sobre suelo directo (□) y sobre musgo (▲). Barra oscura representa la época de lluvia y barra blanca la época seca

Los riesgos de mortalidad de las plántulas fueron consistentemente mayores en aquellas que emergieron sobre musgo que sobre suelo directo (Figura 5). Para las dos condiciones los riesgos más elevados de mortalidad se presentaron entre las semanas 20 a 45. Las plántulas sobre musgo presentaron un máximo en la semana 26 (época seca) y en la semana 45 en suelo directo (época lluviosa).

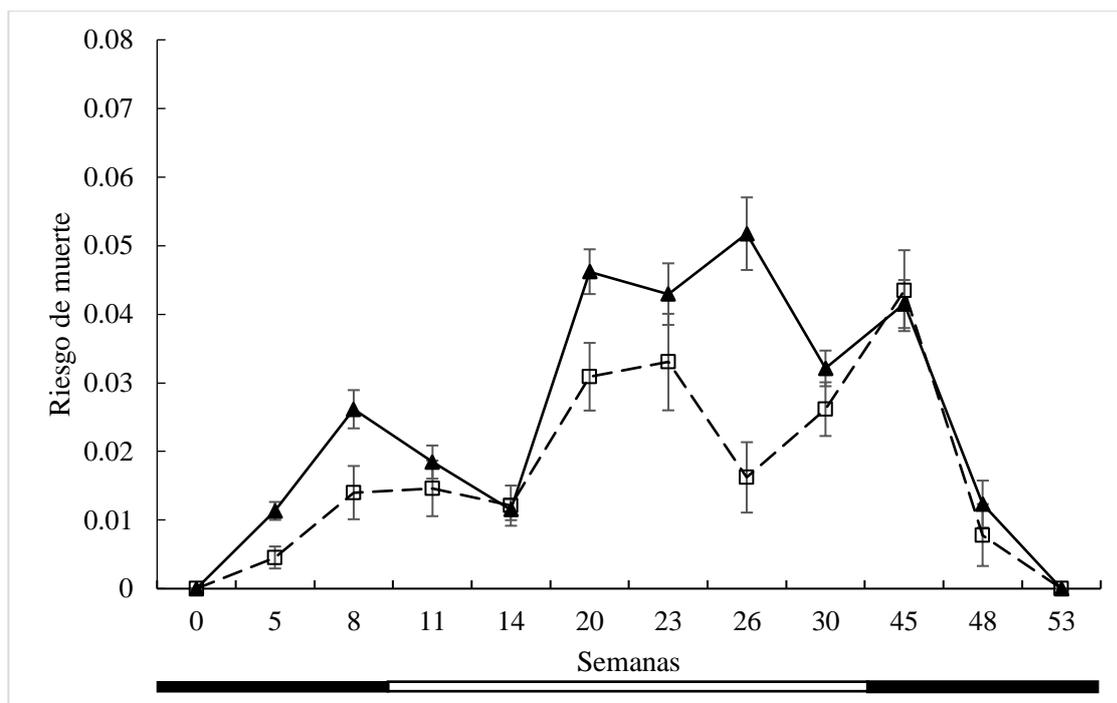


Figura 5. Fluctuación en los riesgos de mortalidad de las plántulas (\pm error estándar) de *Abies religiosa* sobre musgo (▲) y sobre suelo directo (□). Barra oscura representa la época de lluvia y barra blanca la época seca

Influencia de variables ambientales en la supervivencia de plántulas de *A. religiosa*

La regresión de los tiempos de sobrevivencia y su relación con las variables intrínsecas y ambientales se analizaron con el modelo Exponencial. Este modelo fue seleccionado con base en la magnitud del valor de log-likelihood (-1371.249) que, de acuerdo con Allison (2010), las menores magnitudes corresponden a mejores ajustes, correspondiendo, en este caso la menor magnitud al modelo Exponencial.

Las variables intrínsecas que presentaron coeficientes de regresión significativos y positivos fueron: altura ($p = 0.0384$) y número de nudos ($p < 0.0001$). La presencia de hojas embrionarias presentó coeficiente de regresión significativo pero negativo ($p < 0.0001$)

Los tipos de daño no presentaron coeficientes de regresión significativos.

En cuanto al ambiente edáfico, de las propiedades determinadas de las muestras de suelo, solo la densidad aparente presentó efectos significativos en los tiempos de supervivencia ($p = 0.0004$).

De las variables derivadas de temperatura y humedad del suelo, solo presentaron efectos significativos positivos la temperatura y humedad media y los coeficientes de variación de la

humedad y del punto de rocío o punto de saturación (Cuadro 3). No se estimaron coeficientes de regresión significativos para las propiedades químicas

Para el ambiente lumínico, la variable con efecto significativo positivo fue proporción de luz directa (DSF, $p = 0.045$), la proporción de luz global (GSF, $p = 0.0481$) se estimó con efectos significativos negativos. Para el porcentaje de apertura del dosel (VisSky) y la proporción de luz difusa (ISF) no se estimaron coeficientes de regresión significativos (Cuadro 3).

Cuadro 3. Coeficientes de regresión de máxima verosimilitud ($\beta_i \pm$ error estándar) de las covariables cualitativas y cuantitativas, para los tiempos de supervivencia de una cohorte de plántulas de *Abies religiosa*.

Origen	Variables	g.l.	Coeficientes de regresión ($\beta \pm EE$)	χ^2	p
	Intercepto	1	-2.6325 \pm 1703.702	0	0.9988
Variables intrínsecas	Altura	1	0.0271 \pm 0.0131	4.29	0.0384
	Hojas embrionarias	1	-0.0442 \pm 0.0066	44.43	<.0001
	Número de nudos	1	0.1589 \pm 0.0214	55.37	<.0001
Daños visibles	Tipo de daño	5			
	Físico	1	-3.7404 \pm 1703.699	0	0.9982
	Ramoneo	1	-3.8799 \pm 1703.699	0	0.9982
	Pudrición / patógenos	1	-4.241 \pm 1703.699	0	0.998
	Desecación / clorosis	1	-3.5567 \pm 1703.699	0	0.9983
	Remoción de material	1	-3.7747 \pm 1703.699	0	0.9982
	Sin daño aparente	1	0	0	0.9982
Ambiente edáfico	N	1	0	.	.
	P	1	0	.	.
	K	1	0	.	.
	Arcilla	1	-0.0001 \pm 0.0155	0	0.9962
	Arena	1	0.0084 \pm 0.0155	0.3	0.5869
	Limo	1	0	-	-
	pH	1	-0.1144 \pm 0.221	0.27	0.6046

	Dap		1	1.0968 ± 0.3124	12.33	0.0004
	MO		1	0.0354 ± 0.0422	0.7	0.4024
	Na		1	0	-	-
	SO ₄		1	0	-	-
	Temperatura	T_{med}	1	0.5221 ± 0.1371	14.5	0.0001
		T _{min}	1	0.004 ± 0.0099	0.16	0.6884
		T _{max}	1	-0.004 ± 0.0141	0.08	0.7783
		T _{CV}	1	-0.0124 ± 0.0082	2.27	0.1322
	Humedad	H_{med}	1	0.1186 ± 0.0325	13.29	0.0003
		H _{min}	1	0.0028 ± 0.0029	0.9	0.3424
		H_{max}	1	-0.0491 ± 0.0163	9.04	0.0026
		H_{CV}	1	0.1059 ± 0.0203	27.31	<.0001
	Punto de rocío (Dew Point)	D_{med}	1	-0.5372 ± 0.1306	16.91	<.0001
		D _{min}	1	-0.0062 ± 0.008	0.61	0.4347
		D_{max}	1	-0.019 ± 0.007	7.3	0.0069
		D_{CV}	1	0.0549 ± 0.0097	32.31	<.0001
Ambiente lumínico	VisSky		1	-3.4933 ± 2.6488	1.74	0.1872
	ISF		1	12.1786 ± 6.446	3.57	0.0588
	DSF		1	99.6181 ± 49.8326	4	0.0456
	GSF		1	-109.309 ± 55.3059	3.91	0.0481

La transformación $100(e^{\beta i} - 1)$ indica que el aumento de un centímetro en la altura o adición de un nudo en el tallo incrementa en 2.7 y 17.2% los tiempos de supervivencia respectivamente. Por el contrario, la permanencia y mayor número de hojas embrionarias disminuye hasta en un 4.3% los tiempos de supervivencia de las plántulas.

El incremento en una unidad de la densidad aparente incrementa 199% los tiempos de supervivencia. Un incremento en 1 °C en la temperatura media (T_{med}) del suelo incrementa 68.5% los tiempos de supervivencia, mientras que la humedad media y su variabilidad incrementan los tiempos de supervivencia de las plántulas en un 12.6 y 11.1% respectivamente. En cambio, un incremento porcentual de uno en la humedad máxima del suelo (H_{max}) reduce un 4.7% la supervivencia de plántulas.

Finalmente, la saturación promedio de humedad en los suelos (D_{med}) reduce significativamente los tiempos de supervivencia de plántulas hasta en un 41.6%, mientras que la variabilidad de este y su valor máximo, los incrementa en un 5.6 y 1.8%, respectivamente.

V. DISCUSIÓN

La densidad de plántulas registrada para el bosque de *Abies religiosa* en el Monte Tláloc es superior a la reportada para la misma especie en el Parque Nacional el Chico, México (Ángeles-Cervantes y López-Mata, 2009). Del mismo modo, para el Parque Nacional Cofre de Perote de acuerdo con Lara-González *et al.* (2009) y para *Abies pinsapo* en la Sierra de Cádiz, España (Arista, 1994).

La supervivencia de plántulas en condiciones de dosel abierto fue significativamente mayor que en la condición parcialmente cerrado. La condición de dosel abierto, debida principalmente a la apertura de claros de luz, está directamente relacionada con la proporción de luz que incide directamente sobre las plántulas. En esta situación, las plántulas están expuestas a niveles de radiación solar mayores lo que les permite tener una respuesta fotosintética positiva, tal que las plántulas sobreviven mejor en doseles abiertos.

La apertura de claros y la proporción de luz directa que perciben las plántulas afecta también a la densidad aparente del suelo superficial (< 20 cm de profundidad), su temperatura y humedad promedios, así como la variación de la humedad y el punto de rocío. Nuestros resultados sugieren que, en conjunto, los factores ambientales tienen impacto positivo en los tiempos de supervivencia de las plántulas. Sin embargo, el análisis individual de estos factores varía en

términos de sus contribuciones relativas sobre la supervivencia de las plántulas. Así, en orden descendiente de importancia relativa fueron: proporción de luz directa, densidad aparente del suelo, temperatura media, humedad media y su coeficiente de variación, y la variación del punto de rocío del aire a nivel del suelo.

La proporción de luz directa (DSF), es decir, aquella proporción de luz que logra penetrar por las aperturas del dosel hasta el fotopunto está directamente relacionada con la fotosíntesis de las plántulas. Una vez que la plántula hace uso de sus fotoreceptores, le permiten no depender al 100% de las reservas contenidas en la semilla (Marañón *et al.*, 2004) y procesar recursos, empleando la luz disponible en su ambiente. De acuerdo con Moretti *et al.* (2019), a medida que la luz atraviesa el dosel de los árboles, su intensidad disminuye y se enriquece proporcionalmente en rojo lejano, luz que es absorbida, de manera preferencial, por las hojas de las plantas.

Además, esta variable tiene efectos en la temperatura superficial del suelo (Matiz-León *et al.*, 2019; Scharenbroch y Bockheim, 2007), y propician condiciones para el desarrollo de las plántulas bajo el dosel. Lo anterior concuerda con lo establecido por Venier *et al.* (2013) quienes mencionan que algunas especies leñosas se establecen, preferentemente, bajo el dosel de los árboles donde se resguardan de las altas temperaturas y la radiación solar directa. En estos sitios, con predominancia de luz derivada de las filtraciones del dosel, las plántulas se encuentran en una condición de menor evaporación del agua del suelo, lo que genera disminución en la tensión hídrica y en la transpiración en las hojas. En condiciones de luz directa se podrían presentar daños en los componentes fotosintéticos de las hojas y se reducen las tasas de asimilación de CO₂ (Yepes y Buckeridge, 2011; Cabrera, 2002).

Moretti *et al.* (2019) señalan que el conocimiento de los ambientes lumínicos, generados por la dinámica natural del dosel y los requerimientos de las especies, nos permitirán entender el funcionamiento de los ecosistemas. Para el caso de *A. religiosa* permite describir los micro-sitios en los que la incorporación de nuevos individuos será exitosa. De acuerdo con la información obtenida *A. religiosa* se establece en condiciones de dosel que permiten el paso de luz directa al sotobosque.

Otra de los factores que favorecen la supervivencia de las plántulas es la densidad aparente del suelo. La disminución en la densidad aparente mejora las condiciones para el desarrollo de raíces, lo que facilita la absorción de nutrimentos y la fijación y soporte en el suelo (Gaitan *et al.*, 2005). Las densidades reportadas en este estudio coinciden con lo reportado por Cruz-

Flores *et al.* (2020), quienes reportan densidades menores a 1 g cm^{-3} en bosques de la reserva de la Biosfera Volcanes. Es importante destacar que la disminución en una unidad en la densidad aparente del suelo incrementa el tiempo de supervivencia en 199%. Densidades aparentes menores se asocian con suelos no compactados y de acuerdo con Gaitán *et al.* (2005) esto beneficia al sistema radical y por lo tanto al consumo de agua y nutrientes. He *et al.* (2015) reportan que las propiedades del suelo, incluido el espacio poroso (determinante de la densidad aparente), se mejoran en pequeñas aperturas del dosel debido a la presencia de raíces pequeñas, mantenimiento de la humedad y continua deposición de materia orgánica. En consecuencia, las plantas establecidas en esas condiciones tendrán mejores condiciones de humedad por el incremento en la cantidad de poros. Los resultados de He *et al.* (2015) respaldan los nuestros y apoyan la teoría de que la densidad aparente del suelo contribuye en la generación de micrositios adecuados para el repoblamiento de *A. religiosa*.

De acuerdo con Gaitán *et al.* (2005), la densidad aparente se incrementa con la profundidad y a medida que el contenido de materia orgánica y la actividad biológica se reduce. Las plántulas de *A. religiosa* presentan un sistema radical superficial que alcanza una profundidad donde las propiedades del suelo son favorables. La mayor supervivencia de plántulas en estas condiciones podría facilitar el desarrollo de sus raíces hasta alcanzar el suelo mineral y los recursos ahí contenidos. En este sentido, las plántulas emergidas sobre musgo tienen dificultades para insertar sus raíces en el suelo y disminuyen sus probabilidades de supervivencia. No obstante que el suelo del sotobosque está cubierto, en gran medida, por musgo, en esta condición no se generan condiciones de micrositio favorables para el establecimiento de plántulas de *A. religiosa*, es decir no forman parte de su nicho de regeneración (Grubb, 1977).

La temperatura juega un papel importante en el desarrollo de las plántulas y de acuerdo con Yepes y Buckeridge (2011), la mayoría de las plantas terrestres están adaptadas a temperaturas entre 5 y 40 °C. Superar este intervalo podría generar condiciones de estrés. La temperatura del suelo se ve influenciada principalmente por la radiación solar y las aperturas del dosel lo que a su vez genera cambios en la temperatura y humedad del sotobosque. Si se incrementa un grado Celsius la temperatura media del suelo en que se desarrollan las plántulas, estas tendrían un incremento del 68.5% en su tiempo de supervivencia. Incrementos mayores o abruptos en la temperatura del suelo genera condiciones no favorables. No obstante, se requiere un estudio a profundidad del incremento en la temperatura del suelo y su relación con la supervivencia de plántulas de *A. religiosa*.

Las variaciones en el contenido de humedad del suelo (medida a través de su coeficiente de variación), fue otro de los factores determinantes en los tiempos de supervivencia de las plántulas de *A. religiosa*. La heterogeneidad de las condiciones de humedad dentro de los diferentes intervalos de evaluación no influyó negativamente en los tiempos de supervivencia de las plántulas. Es probable, por lo tanto, que la variación en este parámetro no sea extrema. Sin embargo, es claro que los valores de temperatura y humedad son uno de los principales filtros ecológicos en el reclutamiento de las poblaciones de árboles y arbustos (Marañón *et al.*, 2004). Esta situación ha sido reportada también para otras especies (Caspersen y Kobe, 2001; Kobe, 2006), las cuales muestran un incremento en los riesgos de muerte con la disminución de la humedad del suelo. Por lo que, la respuesta al déficit hídrico será uno de los principales componentes del nicho de regeneración de *A. religiosa*.

Como ya se indicó la supervivencia de plántulas emergidas sobre musgo tuvo una notable diferencia con aquellas emergidas sobre el suelo directamente. Es sabido que el musgo actúa como una esponja ya que absorbe una gran cantidad de humedad y la mantiene por un corto tiempo. Esta humedad es aprovechada por las plántulas de *A. religiosa* lo que les permite mantenerse vivas durante el inicio de la época seca. Sin embargo, cuando esta humedad termina las probabilidades de supervivencia de las plántulas disminuyen. A pequeña escala, la heterogeneidad en la disponibilidad de agua, combinada con la respuesta de las plántulas, permite la separación de sus patrones de regeneración de las especies (Marañón *et al.*, 2004), por lo que se reitera que el musgo no es parte del nicho de regeneración de *A. religiosa*.

Sin embargo, los incrementos en la humedad del suelo, que alcanzaron un valor máximo del 100%, generaron efectos negativos en los tiempos de supervivencia, situación que se ha relacionado con la proliferación de patógenos limitando la regeneración en sitios específicos (Marañón *et al.*, 2004). Además, la saturación de humedad también genera condiciones de estrés hídrico por anoxia y predispone a las hojas a sufrir fotoinhibición (Cabrera, 2002). Mientras no se alcancen niveles de saturación el incremento en el valor medio de la humedad del suelo incrementa los tiempos de supervivencia.

El punto de rocío o “dew point” es una temperatura a la cual se satura la atmósfera con vapor de agua y empieza a condensarse hasta formar gotas de rocío, neblina o escarcha. (Martínez y Lira, 2008). En la determinación de variables sobre esta propiedad, solo el coeficiente de variación presentó efectos significativos positivos. Esta variación puede apoyar las condiciones óptimas para el desarrollo de las plántulas de *A. religiosa*. Debido a que no es una variación

grande, se apoya en la temperatura media para crear ambientes seguros y húmedos que, bajo la protección del dosel de agentes desecantes, incrementan la probabilidad de supervivencia de las plántulas (Villagara *et al.*, 2011). Sin embargo, el valor medio y máximo del punto de rocío presentaron efectos negativos, lo que sugiere que, estas temperaturas pueden estar interfiriendo en los procesos de desarrollo de las plántulas, limitando así su supervivencia.

La evaluación de los tiempos de supervivencia en relación con los valores medios y máximos del punto de rocío evidencia que la supervivencia está directamente asociada con los niveles de humedad. Valores más altos de punto de rocío se asocian con menores tiempos de supervivencia. Sin embargo, en aquellos periodos donde el coeficiente de variación de este parámetro fue mayor, las plántulas estuvieron sometidas tanto a condiciones húmedas como a condiciones secas. Esto propició que el aumento en el coeficiente de variación se asociara con un incremento en los tiempos de supervivencia. Al comenzar la condensación se incrementa la disponibilidad de agua para la absorción por las raíces. Sin embargo, dependiendo de la saturación de agua de la atmosfera, se puede retrasar las muertes por desecación o favorecer la proliferación de patógenos.

Los efectos de las variables ambientales sobre la supervivencia de plántulas de *A. religiosa* se expresan en conjunto al analizar los resultados en las dos condiciones de dosel y la estacionalidad de las lluvias. Durante la época húmeda, el riesgo de mortalidad es mayor en dosel parcialmente cerrado. A pesar de que se incrementa la disponibilidad de agua tanto en el suelo como en el ambiente, el exceso de humedad genera condiciones de estrés para las plántulas y propicia el desarrollo de patógenos. En la estación seca la situación se invierte y el riesgo de mortalidad es mayor en la condición de dosel abierto, en virtud de que la mayor proporción de luz que llega al sotobosque favorece la desecación. Nuestros resultados son similares a los reportados por Johnson y Smith (2005) en *A. fraseri*, dado que al final de la evaluación se observó que en la condición de dosel abierto la supervivencia de plántulas fue mayor. Esto significa que para el año de evaluación el riesgo de mortalidad por exceso de humedad fue mayor que el riesgo de mortalidad por desecación. Esta idea se refuerza por la menor supervivencia de las plántulas que emergieron sobre musgo, condición que presenta un mayor contenido de humedad en el periodo de lluvias.

VARIABLES INTRÍNSECAS DE LAS PLÁNTULAS

El incremento en la altura de las plántulas, producto de la producción de nudos, ramas y hojas verdaderas es de suma importancia para la supervivencia de plántulas de *A. religiosa*. Este

incremento es un indicador del desempeño de las plántulas ya que les capacita para enfrentar las fuerzas selectivas del ambiente sobre ellas. El incremento en altura en la fase inicial de emergencia de las plántulas está directamente asociado con la movilización de recursos desde la semilla a las demás estructuras de la plántula (tallos, hojas embrionarias, nudos, ramas, hojas verdaderas y raíz) (Kozłowski y Pallardy, 1997), y con las condiciones lumínicas que permite tener un balance positivo de carbono y contribuye a su independencia de los recursos de la semilla (Marañón *et al.*, 2004; Quero *et al.*, 2004). Seguramente, la transición a la producción del primer nudo y ramillas que contienen las hojas verdaderas es crítica para su supervivencia.

En contraste, la producción de un mayor número de hojas embrionarias tuvo efectos negativos en la supervivencia de las plántulas. Es factible que la asignación de los recursos de la semilla a la producción de hojas embrionarias se realice a costa del crecimiento del tallo, ramillas y hojas verdaderas (Kozłowski y Pallardy, 1997). El contraste sutil entre asignar energía a la producción inicial de hojas embrionarias o al crecimiento del tallo y producción de ramillas con hojas verdaderas, hace la diferencia entre la supervivencia y muerte de las plántulas.

En la condición de dosel abierto y con el incremento en proporción de luz directa, las hojas embrionarias tienen una reducida capacidad de fotosintetizar y, expuestas a radiación solar altas, se produce el cierre estomático y disminuye la transpiración (Álvarez-Moctezuma *et al.*, 2012; Kozłowski y Pallardy, 1997). Al tratarse de tejido sensible, pueden dañarse los componentes fotosintéticos (Cabrera, 2002). Estos procesos tienen un efecto negativo en el desarrollo de la plántula, es por ello por lo que, a pesar de tener un número alto de hojas embrionarias, no presentan una respuesta benéfica en doseles abiertos como lo tienen las plántulas con hojas verdaderas.

Sin embargo, esta investigación no cuenta con evidencia suficiente para validar esta teoría, por lo que se sugiere estudiar la supervivencia de las plántulas evaluando su actividad fotosintética e intercambio de gases.

VI. CONCLUSIONES

La supervivencia de plántulas de la cohorte de *Abies religiosa* es mayor en condiciones de dosel abierto que en dosel parcialmente cerrado.

Los riesgos de mortalidad de plántulas fueron relativamente similares, y mostraron diferencias a partir de la estación seca, durante la cual las probabilidades de muerte fueron inconsistentes y cambiantes en las dos condiciones de dosel.

Los cambios en las covariables ambientales mediados por las aperturas en el dosel del bosque de *Abies religiosa*, favorecen el crecimiento en altura de las plántulas y su supervivencia durante su primer año. Estas condiciones ambientales están íntimamente relacionadas entre sí y definen el nicho de regeneración (sensu Grubb, 1977) durante las fases iniciales del ciclo de vida de *Abies religiosa*.

Los factores ambientales que influyen en los tiempos de supervivencia son principalmente los relacionados con temperatura y humedad del suelo. Éstos a su vez, propiciados por la vegetación natural, condiciones de apertura del dosel, alcance de radiación solar al sotobosque y humedad ambiental.

La influencia positiva y negativa de estos factores debe ser analizada con mayor detalle y complementada con el estudio de la actividad fotosintética de las plántulas; con el fin de determinar profundamente los efectos en las tasas de mortalidad o supervivencia de las plántulas de *A. religiosa* en sus primeros años de vida.

VII.LITERATURA CITADA

- Álvarez-Moctezuma, J. G., Ortiz-Reyes, A. D., Sahagún-Castellanos, J., y Peña-Lomelí, A. 2012. Perfiles de RAPD asociados con la resistencia a la intensidad luminosa alta en brinzales. *Revista mexicana de ciencias forestales*, 3(12): 71-86.
- Allison, P. D. 2010. *Survival analysis using the SAS® System: A practical guide, Segunda edición*. Cary, North Carolina, USA.
- Ángeles-Cervantes, E., y López-Mata, L. 2009. Supervivencia de una cohorte de plántulas de *Abies religiosa* bajo diferentes condiciones postincendio. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, (84): 25-33.
- Arista, M. 1993. Germinación de las semillas y supervivencia de las plántulas de *Abies pinsapo* Boiss. *Acta Botánica Malacitana*, 18: 13-177
- Arista, M. 1994. Supervivencia de las plántulas de *Abies pinsapo* Boiss. en su hábitat natural. *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, 51(2): 194-198.
- Battaglia, L. L., Fore, S. A., y Sharitz, R. R. 2000. Seedling emergence, survival and size in relation to light and water availability in two bottomland hardwood species. *Journal of Ecology*, 88(6): 1041-1050.

- Cabrelli, D., Rebottaro, S., y Efron, D. 2006. Caracterización del dosel forestal y del microambiente lumínico en rodales con diferente manejo, utilizando fotografía hemisférica. *Quebracho - Revista de Ciencias Forestales*, (13): 17-25.
- Cabrera, H. 2002. Respuestas ecofisiológicas de plantas en ecosistemas de zonas con clima mediterráneo y ambientes de alta montaña. *Revista chilena de Historia natural*, 75(3): 625-637.
- Caspersen, J., y Kobe, R. 2001. Interspecific variation in sapling mortality in relation to growth and soil moisture. *Oikos*, 92: 160-168
- CONAFOR. 2014. *Abies religiosa (Kunth Schltdl. et Cham.). Reforestación-Fichas técnicas*. Comisión Nacional Forestal. Recuperado de: <http://www.conafor.gob.mx:8080/documentos/docs/13/873Abies%20religiosa.pdf>
- Cruz-Flores, G., Guerra-Hernández, E. A., Valderrábano-Gómez, J. M., y Campo-Alvés, J. 2020. Indicadores de calidad de suelos en bosques templados de la Reserva de la Biosfera los Volcanes, México. *Revista Terra Latinoamericana*, 38(4): 781-793.
- Cruz-Rodríguez, J. A., y López-Mata, L. 2004. Demography of the seedling bank of *Manilkara zapota* (L.) Royen, in a subtropical rain forest of Mexico. *Plant Ecology*, 172(2): 227-235.
- Fenner, M. 1987. Seedlings. *New phytologist*, (106): 35-47.
- Ferrusquía, V. F. 1998. Geología de México: una sinopsis. En: Ramamoorthy, T, P., R. Bye, A. Lot y J. Fa. (eds). *Diversidad biológica de México. Orígenes y distribución* (3-108). México: Instituto de Biología, UNAM.
- Fonseca, R. M. 2016. Los *Abies* u oyamales. *Ciencias*, (120-121): 112-115. Recuperado de: <https://www.revistacienciasunam.com/es/202-revistas/revista-ciencias-120-121/2018-los-abies-u-oyamales.html>
- Font Quer, P. 1953. *Diccionario de botánica*. Barcelona: Labor
- Gaitán, J. J., Penón, E. A., y Costa, M. C. 2005. Distribución de raíces finas de *Eucalyptus globulus* ssp. *maidenii* y su relación con algunas propiedades del suelo. *Ciência Florestal*, 15(1): 33-41.
- Gastélum, P. A. P., Hernández R. V. J., Martínez, V. A., de la Rosa, P. H., y Campos A. G. 2018. Disponibilidad de luz bajo dosel en rodales de *Abies religiosa*. *Madera y bosques*, 24(3): 15-34
- Grubb, P. J. 1977. The maintenance of species richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Reviews*, 52(1): 107-145.
- He, Z., Liu, J., Su, S., Zheng, S., Xu, D., Wu, Z., ... Li-Ming, W. 2015. Effects of Forest Gaps on Soil Properties in *Castanopsis kawakamii* Nature Forest. *PLoS ONE*, 10(10), 0141203
- Hill, R. 1924. A lens for whole sky photographs. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society*, 50(211):227-235.

- Johnson, D. M., y Smith, W. K. 2005. Refugial forests of the southern Appalachians: photosynthesis and survival in current-year *Abies fraseri* seedlings. *Tree Physiology*, 25(11): 1379-1387.
- Kobe, R. K. 2006. Sapling growth as a function of light and landscape-level variation in soil water and foliar nitrogen in northern Michigan. *Oecologia*, 147: 119–133
- Kozłowski, T. T. y Pallardy, S. G. 1997. Seed Germination and Seedling Growth. En: Kozłowski, T. T. y Pallardy, S. G., eds, *Growth Control in Woody Plants*. Academic Press. pp, 14-71
- Lara-González, R., Sánchez-Velásquez, L. R., y Corral-Aguirre, J. 2009. Regeneración de *Abies religiosa* en claros del dosel versus sotobosque, Parque Nacional Cofre de Perote, México. *Agrociencia*, 43(7): 739-747.
- Leck, M.A., Parker, V.T., Simpson, R., 2008. *Seedling Ecology and Evolution*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Madrigal, S. X. 1964. Contribución al conocimiento de la ecología de los bosques de oyamel *Abies religiosa* (HBK) Schl. Et Cham) en el Valle de México, *Boletín técnico 18*, Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, México.
- Marañón, T., Camarero, J. J., Castro Gutiérrez, J., Díaz Esteban, M., Espelta, J. M., Hampe, A., Jordano, P., Valladares, F., Verdú, M., Zamora, R. 2004. Heterogeneidad ambiental y nicho de regeneración. En: Valladares, F (Ed). *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. Madrid: Ministerio de Medio Ambiente. pp. 69-49.
- Martínez, E., y Lira, L. 2008. *Cálculo de la Temperatura de Punto de Rocío a Diferentes Valores de Presión*. In Simposio de Metrología (22). Santiago de Querétaro, México.
- Martínez, M. 1953. *Las Pinaceas Mexicanas*. México D. F.: Secretaría de Agricultura y Ganadería. Subsecretaría de Recursos Forestales y de Caza.
- Martínez-Camacho, Y. D., Castillo-Argüero, S., Martínez-Orea, Y., y Sánchez-Coronado, M. E. 2018. Ecofisiología de la germinación de *Acaena elongata* (Rosaceae), una especie indicadora de perturbación de un bosque templado, al sur de la Ciudad de México. *Revista mexicana de biodiversidad*, 89(3): 806-814.
- Martínez-Méndez, N., Aguirre-Planter, E., Eguiarte, L. E., y Jaramillo-Correa, J. P. 2016. Modelado de nicho ecológico de las especies del género *Abies* (Pinaceae) en México: Algunas implicaciones taxonómicas y para la conservación. *Botanical Sciences*, 94(1): 5-24.
- Matiz-León, J. C., Rodríguez-Rodríguez, G., y Alfaro-Valero, C. 2019. Modelos de temperatura del suelo a partir de sondeos superficiales y sensores remotos para el área geotérmica de Paipa, Boyacá-Colombia. *Boletín de Geología*, 41(2): 71-88.
- Mauro-Díaz, G., Lencinas, J. D., y del Valle, H. 2014. Introducción a la fotografía hemisférica en ciencias forestales. *Madera y bosques*, 20(1): 109-117.
- Montoya, E., Guzmán-Plazola, R. A., y López-Mata, L. 2020. Fragmentation dynamics in an *Abies religiosa* forest of central Mexico. *Canadian Journal of Forest Research*, 50(7): 680-688.

- Moretti, A. P., Olguin, F. Y., Pinazo, M. A., Gortari, F., Vera Bahima, J., y Graciano, C. 2019. Supervivencia y crecimiento de un árbol nativo maderable bajo diferentes coberturas de dosel en el Bosque Atlántico, Misiones, Argentina. *Ecología Austral*, 29: 099-111.
- Nava-Cruz, Y., Espinosa-García, F. y Furnier-Whitelaw, G. 2006. Niveles y patrones de variación química en resinas de las hojas del género *Abies* del norte de México. *Agrociencia*, 40(2): 229-238. Recuperado de: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=30240208>.
- Nieto de Pascual, P. C. 2004. *Regeneración de oyamel (Abies religiosa (HBK) Schltdl. et Cham.) bajo condiciones naturales y controladas*. (Tesis doctoral). Facultad de Ciencias, Posgrado en Ciencias Biológicas. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Nieto de Pascual, P. C., Musálem, M. y Ortega, A., J. 2003. Estudio de algunas características de conos y semillas de *Abies religiosa* (HBK) Schl. et Cham. *Agrociencia*, 37(5): 521-531.
- Ortiz S., C. y Cuanalo de la C., H. 1977. *Levantamiento Fisiográfico del Área de Influencia de Chapingo*. Chapingo, Estado de México: Colegio de Postgraduados, Escuela Nacional de Agricultura.
- Promis, Á. 2013. Medición y estimación del ambiente lumínico en el interior del bosque: Una revisión. *Revista Chapingo serie ciencias forestales y del ambiente*, 19(1): 139-146
- Promis, A. Caldentey, J. y Cruz, G. 2012. Evaluating the usefulness of hemispherical photographs as a means to estimate photosynthetic photon flux density during a growing season in the understorey of *Nothofagus pumilio* forests. *Plant Biosystems*, (146)1: 237-243
- Promis, A., y Cruz, G. 2009. Fotografías hemisféricas: un método para estimar estructuras del dosel arbóreo e iluminación en el interior del bosque. *Revista Bosque Nativo*, 44: 12-15.
- Quero, J. L., Marañón, T., y Villar, R. 2004. Tasas de fotosíntesis en plántulas de alcornoque y roble en distintos micrositios dentro del sotobosque. *Almoraima*, 31: 101-110.
- R Core Team. 2020. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>
- Román, I. R. 2002. *Ecología de semillas y plántulas de Abies religiosa (HBK) Schl. et Cham. en el parque nacional "Cumbres del Ajusco"*, (Tesis de Licenciatura) Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México. México DF.
- Rzedowski, J. 2006. Bosque de Coníferas. *Vegetación de México*. Ciudad de México, México: 1ra. Edición digital, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- 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(1): 47-71.

- Sánchez-González, A., López-Mata, L., y Granados-Sánchez, D. 2005. Semejanza florística entre los bosques de *Abies religiosa* (HBK) Cham. & Schltdl. de la Faja Volcánica Transmexicana. *Investigaciones geográficas, Boletín del Instituto de Geografía, UNAM*, (56): 62-76.
- Sánchez-González, A., López-Mata, L., y Vibrans, H. 2006. Composición y patrones de distribución geográfica de la flora del bosque de oyamel del Cerro Tláloc, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, (79): 67-78.
- SAS Institute. 2012. Statistical Analysis Software SAS/STAT®. SAS Institute Inc., Cary, North Carolina, USA, Version 9.0
- Scharenbroch, B. C., y Bockheim, J. C. 2007. Impacts of forest gaps on soil properties and processes in old growth northern hardwood-hemlock forests. *Plant Soil*, 294(1): 219 – 233
- SEMARNAT. 2020. *Anuario Estadístico de la Producción Forestal 2017*. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. Recuperado de: <https://www.gob.mx/cms/uploads/attachment/file/542586/2017.pdf>
- Valladares, F. 2004. Cambio global y ambiente lumínico en ecosistemas forestales mediterráneos: Consideraciones ecológicas e implicaciones para la gestión. *Cuadernos de la Sociedad Científica Española de Ciencias Forestales*, 20: 37-46.
- Valladares, F. 2006. La disponibilidad de luz bajo el dosel de los bosques y matorrales Ibéricos estimada mediante fotografía hemisférica. *Ecología*, 20: 11-30
- Venier, P., Cabido, M., Mangeaud, A., y Funes, G. 2013. Crecimiento y supervivencia de plántulas de cinco especies de *Acacia* (Fabaceae), que coexisten en bosques secos neotropicales de Argentina, en distintas condiciones de disponibilidad de luz y agua. *Revista de Biología Tropical*, 61 (2): 583-594.
- Villagra, P. E., Giordano, C. V., Álvarez, J. A., Cavagnaro, J. B., Guevara, A., Sartor, C. E., ... y Greco, S. E. 2011. Ser planta en el desierto: estrategias de uso de agua y resistencia al estrés hídrico en el Monte Central de Argentina. *Ecología Austral*, 21: 29-42.
- Yepes, A., y Buckeridge, M. S. 2011. Respuestas de las plantas ante los factores ambientales del cambio climático global (Revisión). *Colombia forestal*, 14 (2): 213-232.