

# NICHO DE REGENERACIÓN DE *ABIES RELIGIOSA* (KUNTH) SCHLTDL. & CHAM. EN EL MONTE TLÁLOC, PARQUE NACIONAL IZTACCÍHUATL-POPOCATÉPETL, MÉXICO

## REGENERATION NICHE OF *ABIES RELIGIOSA* (KUNTH) SCHLTDL. & CHAM. ON MOUNT TLÁLOC, IZTACCÍHUATL-POPOCATÉPETL NATIONAL PARK, MÉXICO

 VICTOR HERNÁNDEZ RAMÍREZ<sup>1</sup>,  LAURO LÓPEZ-MATA<sup>1\*</sup>,  JUAN ANTONIO CRUZ-RODRÍGUEZ<sup>2</sup>, Y  MARIO LUNA CAVAZOS<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Posgrado en Botánica, Colegio de Postgraduados. Texcoco, Estado de México, México.

<sup>2</sup> Departamento de Agroecología, Universidad Autónoma Chapingo. Texcoco, Estado de México, México.

\*Autor de Correspondencia: [laurolopezmata@gmail.com](mailto:laurolopezmata@gmail.com); [lauro@colpos.mx](mailto:lauro@colpos.mx)

### Resumen

**Antecedentes:** Los factores físicos y biológicos involucrados en la supervivencia y riesgos de mortalidad de plántulas, son importantes para comprender los procesos naturales asociados con su establecimiento en un contexto espacio-temporal.

**Objetivos:** Identificar qué factores ambientales definen el nicho de regeneración de *Abies religiosa* con base en la supervivencia y riesgos de mortalidad de sus plántulas.

**Métodos:** Se establecieron 17 parcelas de 1 m<sup>2</sup> y en ellas, todas las plántulas de la cohorte 2019 fueron localizadas, numeradas y medidas en altura, número de hojas embrionarias, número de nudos y daños visibles y seguidas durante un año. Se determinaron las propiedades del suelo circundante a las parcelas. En cada parcela, se tomaron fotografías hemisféricas y con base en ellas, el dosel se estratificó en dos categorías: parcialmente cerrado y abierto. Los análisis se realizaron con los procedimientos LIFETEST y LIFEREG de SAS.

**Resultados:** Las curvas de supervivencia de las plántulas fueron distintas entre las categorías de dosel (Log-Rank:  $\chi^2 = 8.35$ , gl = 1,  $P < 0.05$ ). La probabilidad de supervivencia bajo dosel abierto fue mayor ( $0.29 \pm 0.01$ ) que bajo dosel parcialmente cerrado ( $0.20 \pm 0.01$ ). Las variables con efectos positivos en los tiempos de supervivencia fueron: altura y número de nudos; proporción de luz directa, densidad aparente del suelo, temperatura media, humedad media y su coeficiente de variación, y la variación de la saturación de humedad del suelo.

**Conclusiones:** Estas covariables definen el nicho de regeneración de *A. religiosa*.

**Palabras clave:** Análisis longitudinal, demografía, oyamel, supervivencia.

### Abstract

**Background:** The physical and biological factors involved in the survival and mortality risks of seedlings are important to understand the natural processes associated with their establishment in a spatio-temporal context.

**Objectives:** Identify which environmental factors define the regeneration niche of *Abies religiosa* based on the survival and mortality risks of its seedlings.

**Methods:** Seventeen plots of 1 m<sup>2</sup> were established and all the seedlings of the 2019 cohort were located, numbered and measured in height, number of embryonic leaves, number of nodes and visible damage and followed for a year. The properties of the soil surrounding the plots were determined. In each plot, hemispheric photographs were taken and based on them, the canopy was stratified into two categories: partially closed and open. Analyses were performed with the SAS LIFETEST and LIFEREG procedures.

**Results:** The seedling survival curves were different between the canopy categories (Log-Rank:  $\chi^2 = 8.35$ , gl = 1,  $P < 0.05$ ). The probability of survival under open canopy was higher ( $0.29 \pm 0.01$ ) than under partially closed canopy ( $0.20 \pm 0.01$ ). The variables with positive effects on survival times were: height and number of nodes; proportion of direct sunlight, bulk density of the soil, mean temperature, mean humidity and its coefficient of variation, and the variation of the soil saturation point.

**Conclusions:** These covariates define the regeneration niche of *A. religiosa*.

**Keywords:** Demography, fir, longitudinal analysis, survival.

**L**os análisis de la supervivencia y riesgos de mortalidad de plántulas de árboles son de importancia prioritaria para comprender su destino y el curso potencial de regeneración natural de los bosques. La supervivencia de plántulas durante los primeros días y semanas después de su emergencia es un cuello de botella de extraordinaria importancia en el ciclo de vida de las plantas (Leck *et al.* 2008). Durante la fase de plántula, ocurren los más altos riesgos de muerte y elevadas tasas de mortalidad, por lo que es un estadio determinante en los procesos de regeneración natural de los bosques (Kitajima & Fenner 2000).

La noción de nicho de regeneración fue propuesta por Grubb (1977) para referirse a todos los requerimientos necesarios del ambiente físico y biológico asociados con la germinación de semillas, la supervivencia y establecimiento de las plántulas. Esta noción es una expresión íntimamente relacionada con aquellos procesos ecológicos idóneos para la germinación, el establecimiento y reclutamiento de individuos juveniles. Una vez germinada la semilla, el crecimiento, mantenimiento y defensa de las plántulas dependen de los recursos finitos que contiene la semilla, hasta el agotamiento completo de ellos. La independencia de la plántula de los recursos de la semilla significa que deberá enfrentar con éxito los múltiples factores de riesgo o morir. Por esta razón es pertinente valorar la importancia de los factores ambientales y biológicos que ponen en riesgo la supervivencia de las plántulas.

En particular, las perturbaciones ocurridas en el dosel del bosque ocasionan aperturas de distintos tamaños que impactan diferencialmente, en espacio y tiempo, el ambiente físico y la regeneración natural. Las perturbaciones del dosel de tamaño pequeño ( $< 100 \text{ m}^2$ ), impactan las condiciones ambientales del sotobosque, particularmente a nivel del piso forestal, así como las propiedades físicas y químicas de los suelos (He *et al.* 2015). En el estrato rasante del suelo forestal, la radiación solar (directa, difusa y global), la temperatura y contenido del agua del suelo son críticos para el establecimiento de las plántulas de *Abies religiosa* (Kunth) Schltl. & Cham., y la regeneración natural del bosque.

Las variaciones de las propiedades del suelo bajo la influencia de los claros de luz tienen un peso relativo crítico en la germinación de semillas, en el establecimiento de plántulas, en el reclutamiento de individuos y de la estructura y dinámica de los bosques (Canham & Marks 1985, Platt & Streng 1989, Yamamoto 2000). Por lo tanto, un estudio de las propiedades físicas y químicas de los suelos en los claros del bosque puede proporcionar una mejor comprensión de la capacidad del suelo en el suministro de agua y nutrientes a las plantas.

En los análisis que intentan explicar las bajas tasas de supervivencia de plántulas se han empleado predictores tanto biológicos como ambientales con los cuales presumiblemente están correlacionados. Entre los predictores más sobresalientes están: la cobertura vegetal (Beckage *et al.* 2005), disturbios por incendios inducidos por descargas eléctricas (Ángeles-Cervantes & López-Mata 2009), distancia a los árboles progenitores (Packer & Clay 2003), el microclima (Blennow & Lindkvist 2000), la humedad en el suelo (Rey & Alcántara 2000, Caspersen & Kobe 2001, Arrieta & Suárez 2005), las aperturas de claros de luz en dosel (Lara-González *et al.* 2009), la disponibilidad de la luz y las afectaciones de las propiedades físicas y químicas de los suelos (Baraloto *et al.* 2005, Curt *et al.* 2005, Kunstler *et al.* 2005, He *et al.* 2015), la herbivoría (Osunkjoya *et al.* 1992), la capacidad fotosintética de las plántulas (Johnson & Smith 2005), el tamaño y crecimiento de las plántulas (Cruz-Rodríguez & López-Mata 2004) y la masa de las semillas (Leishman & Westoby 1994).

En esta investigación, se plantea un examen detallado de las causas probables de mortalidad y los factores de riesgo que se traducen en probabilidades variables de supervivencia de las plántulas de *A. religiosa*. El análisis de las causas de mortalidad de las plántulas es un componente valioso para una mejor comprensión del nicho de regeneración de *A. religiosa*. En este contexto, la hipótesis subyacente es que, en el sotobosque, el ambiente de luz y ciertas propiedades fisicoquímicas de los suelos definen el nicho de regeneración de *A. religiosa*. El ambiente de luz ocasionado por aperturas de tamaño variable en el dosel y los suelos bajo la influencia de ellos, mejoran las probabilidades de supervivencia de plántulas reduciendo sus riesgos de mortalidad. De aquí se derivan las siguientes interrogantes: ¿qué parámetros del ambiente de luz son de mayor importancia relativa en la supervivencia de las plántulas de *A. religiosa*?; ¿qué factores físicos y químicos de los suelos son los más importantes en la supervivencia de las plántulas? y ¿qué variables intrínsecas de las plántulas de *A. religiosa* son más relevantes para su supervivencia durante las primeras semanas de vida, y para su establecimiento futuro? Para responder a estas preguntas, se plantearon los siguientes objetivos: 1) analizar la supervivencia y riesgos de mortalidad de una cohorte de plántulas de *A.*

*religiosa* y, 2) evaluar la importancia relativa de las propiedades edáficas, el ambiente de luz y los daños ocasionados por entes biológicos y físicos, sobre la mortalidad y supervivencia de plántulas. Para lograrlo, se optó por un análisis demográfico y seguimiento periódico del destino de una cohorte de las plántulas de *A. religiosa*, tal que aporte a una mejor comprensión de su nicho de regeneración *sensu* Grubb (1977).

## Materiales y métodos

**Zona de estudio.** El área de estudio se localiza en el declive occidental del Monte Tláloc ( $19^{\circ} 23' 43''$ - $19^{\circ} 28' 37''$  latitud norte y  $98^{\circ} 42' 51''$ - $98^{\circ} 48' 12''$  longitud oeste), correspondiente a la parte norte del Parque Nacional Iztaccíhuatl-Popocatépetl. El clima en la zona de estudio corresponde a un templado-húmedo con una precipitación media anual entre 900 y 1,200 mm. El régimen de lluvias es en verano y la temperatura media va de los 10 a los 14 °C.

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 fracos) (Sánchez-González & López-Mata 2003), cuyos valores de pH varían de 5.5 a 7.1. Esta porción del Parque Nacional corresponde a los bosques de la zona templada subhúmeda de las regiones montañosas de México (Rzedowski 2006) y han sido intensamente perturbados por actividades humanas. Estos bosques proporcionan servicios ecosistémicos diversos, 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.

**Especie de estudio.** En este trabajo se consideró como plántula a los individuos de *A. religiosa* recién emergidos y que mantenían sus hojas embrionarias. Dado que *A. religiosa* no forma banco de semillas (*sensu* Román Ibarra 2002, Leck *et al.* 2008), se tuvo la certeza de que los individuos evaluados pertenecen a la cohorte de 2019. Algunos de ellos iniciaron la producción de hojas verdaderas sobre el primer conjunto de ramillas insertas en el primer nudo del tallo constituyendo su módulo fundamental de desarrollo. Este primer módulo es el inicio del desarrollo de la arquitectura de *A. religiosa*, que se ajusta al modelo de Massart (Hallé *et al.* 1978). Este modelo está definido por un tallo ortotrópico, monopódico, con crecimiento rítmico que produce regularmente ramas en los puntos de crecimiento del meristemo del tallo. Los puntos de crecimiento forman un nudo a partir del cual se extienden las ramas plagiotorpicas y verticiladas (Hallé *et al.* 1978) que al morir dejan cicatrices visibles sobre el tallo.

Los bosques de *A. religiosa* son parte de los extensos bosques boreales que migraron durante las glaciaciones (Rzedowski 2006). En México, los bosques de *A. religiosa* están compuestos de fragmentos de tamaños variables, que difieren en composición, estructura, fases de desarrollo y sucesión secundaria inducidas por perturbaciones naturales y antropógenas. Estas perturbaciones alteran su biomasa en pie, las funciones de sus ciclos biogeoquímicos e inducen una mayor vulnerabilidad a plagas, enfermedades, invasiones biológicas y contaminación del aire (Fenn *et al.* 2002, Alvarado-Rosales & Hernández-Tejeda 2002, Montoya *et al.* 2020). Las perturbaciones más importantes en estos bosques son la deforestación, la apertura de tierras para la agricultura, el pastoreo, los incendios y el aprovechamiento selectivo de madera (Madrigal 1967, Challenger 1998, Montoya *et al.* 2020).

**Localización de parcelas de observación y supervivencia de plántulas.** Se seleccionó un bosque fisionómicamente dominado por *A. religiosa* sobre una ladera con orientación oeste, localizada a los  $19^{\circ} 25' 59''$  N y  $98^{\circ} 44' 57.5$  O y 3400 m snm.

En este bosque se ubicaron 17 parcelas de  $1 \text{ m}^2$  ( $1 \text{ m} \times 1 \text{ m}$ ) 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, medidas y evaluadas a intervalos periódicos de tres semanas durante 12 meses, de agosto de 2019 a septiembre de 2020. El seguimiento de plántulas consistió en el registro de su estado: viva o muerta y 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) ramoneo por consumo total o parcial de tallos, ramas, acículas y hojas embrionarias; c) pudrición por patógenos en tallos, acículas, ramas y hojas embrionarias; d) desecación evidenciada 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 y e) remoción de plántulas por extracción de musgo y hongos que realizan los habitantes de la zona.

*Ambiente de luz.* El ambiente lumínico en el que se desarrollan las plántulas se infirió a partir de la adquisición de fotografías hemisféricas 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 Coolpix E-5400 provista con un lente hemisférico (Fish-eye FC-E9, 0.2x), con un ángulo de visión de 180°, orientada hacia el norte magnético y nivelado horizontalmente. Las fotografías se analizaron con el software HemiView® (Rich *et al.* 1999), 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 en cada parcela fueron: la proporción de aperturas en el dosel, proporción de luz directa (DIR), proporción de luz difusa (DIF) y proporción global del sitio (GLO). Los porcentajes de apertura del dosel por parcela se agruparon en dos categorías: doseles parcialmente cerrados y doseles abiertos, cuyos valores de la media ± error estándar y el rango (mínimo-máximo) fueron: 0.211 ± 0.003 y 0.191 - 0.221; y 0.228 ± 0.002 y 0.222 - 0.236, respectivamente. Una prueba de Kruskal-Wallis (R Core Team 2020) mostró que hay diferencias estadísticas significativas entre ambas condiciones de dosel.

*Ambiente edáfico.* El ambiente edáfico de las plántulas en las parcelas se infirió a partir de las propiedades físicas y químicas de los suelos. Se recolectaron seis muestras compuestas de suelo de un kilogramo aproximadamente, tomadas a 20 cm de profundidad de cada esquina de las parcelas. Las propiedades de los suelos determinadas fueron: contenido de Nitrógeno (N; %), Fosforo (P; mg Kg<sup>-1</sup>), Potasio (K; Cmol Kg<sup>-1</sup>), Sodio (Na; Cmol Kg<sup>-1</sup>), sulfatos (SO<sub>4</sub><sup>2-</sup>; Cmol Kg<sup>-1</sup>), pH, porcentaje de materia orgánica, densidad aparente (g cm<sup>-3</sup>) y porcentajes de arcilla, arena y limo. Las propiedades físicas y químicas de los suelos se determinaron siguiendo la norma oficial mexicana, NOM-021-SEMARNAT-2000 (SEMARNAT 2000), que establece las especificaciones de fertilidad, salinidad y clasificación de suelos, estudio, muestreo y análisis. Por otro lado, se colocaron seis registradores de datos (Extech Instruments, Modelo RHT10®) en el suelo a 10 cm de profundidad en las proximidades de las parcelas, configurados para registrar cada 10 minutos la humedad, temperatura mínima, máxima y punto de saturación. La información registrada se descargó en cada re-censo y de sus estadísticas se seleccionó valor mínimo, máximo, media y coeficientes de variación.

*Análisis de supervivencia.* En virtud de que es prácticamente imposible conocer el tiempo exacto a la muerte (T) de las plántulas, los análisis de supervivencia y riesgos de mortalidad se llevaron a cabo conforme el diseño de censos por intervalos (Allison 2010). 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 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 2012).

El efecto de las variables intrínsecas y ambientales sobre los tiempos de supervivencia se estimaron con el modelo de máxima verosimilitud mediante el procedimiento LIFEREG (SAS 2012). El procedimiento LIFEREG ajusta modelos paramétricos a datos de tiempos de muerte, que se registran bajo el esquema de censos en inter-

valos y permite analizar variables categóricas con valores múltiples (Allison 2010). Los coeficientes de regresión y sus errores estándar ( $\beta_i \pm ee$ ) 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. Los coeficientes de regresión de las variables ( $\beta_i$ ) se transformaron con la función  $100(e^{\beta_i} - 1)$ , que estima el porcentaje esperado de aumento en los tiempos de supervivencia por cada unidad de incremento en la covariable si el resto de las variables permanecen sin cambios (Allison 2010).

## Resultados

Se registraron 1,565 plántulas de la cohorte 2019 distribuidas en las 17 parcelas. La densidad inicial promedio  $\pm$  una desviación estándar por parcela fue de  $92.1 \pm 29.8$  plántulas  $m^{-2}$  con variación de 41 a 126 plántulas  $m^{-2}$ . En el último censo las plántulas vivas remanentes fueron 336 con densidad promedio por parcela de  $19.8 \pm 12.9$  plántulas  $m^{-2}$ , con un mínimo de 1, un máximo de 54. El porcentaje final de plántulas muertas fue de 75.8 al 12<sup>avo</sup> mes de seguimiento. Los riesgos de mortalidad de plántulas bajo ambos doseles a lo largo del año fueron heterogéneos y diferentes entre ellos. En ambas condiciones de dosel, los riesgos máximos se observaron durante la estación seca del año, pero los riesgos fueron distintos dependiendo de la apertura del dosel.

*Supervivencia de plántulas de A. religiosa, condición de dosel.* Las categorías de dosel seleccionadas a partir de los valores de la proporción de aperturas en el dosel fueron: dosel parcialmente cerrado ( $0.211 \pm 0.003$ ) y dosel abierto o con claros de luz en el dosel ( $0.228 \pm 0.002$ ), las cuales resultaron significativamente distintas (Kruskal-Wallis;  $\chi^2 = 14.075$ ,  $g.l. = 1$ ,  $P \leq 0.05$ ). De las 1,565 plántulas, 1,017 se localizaron bajo dosel parcialmente cerrado y las restantes 548 bajo claros de luz.

El porcentaje de plántulas muertas bajo dosel parcialmente cerrado fue de 79 % ( $n = 803$ ) mientras que bajo claros de luz fue de 70.1 % ( $n = 384$ ). En cambio, el porcentaje de plántulas vivas a la semana 53 bajo dosel parcialmente cerrado fue de 17.9 % ( $n = 182$ ) mientras que bajo claros de luz fue de 28.1 % ( $n = 154$ ).

Las causas posibles de mortalidad de plántulas de *A. religiosa* se muestran en el [Tabla 1](#). 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 remoción de musgo u hongos fue la causa de muerte de menor impacto durante las 53 semanas de seguimiento.

Las curvas de supervivencia de plántulas bajo las dos condiciones de dosel se muestran en la [Figura 1](#). Al final de las 53 semanas de seguimiento, la probabilidad de supervivencia de las plántulas bajo claros de luz fue de  $0.29 \pm 0.019$ , mientras que bajo dosel parcialmente cerrado fue de  $0.20 \pm 0.012$ . Las curvas de supervivencia bajo las dos condiciones de dosel fueron distintas (Log-Rank:  $\chi^2 = 8.35$ ,  $gl = 1$ ,  $P = 0.0038$ ). Bajo condiciones de dosel parcialmente cerrado se tuvieron las más altas probabilidades de riesgo de muerte ([Figura 2](#)). Sin embargo, durante los intervalos comprendidos en las primeras 13 y las últimas ocho semanas de seguimiento (45 a 53), los riesgos de mortalidad fueron los más bajos ( $< 0.03$ ). En cambio, hubo 30 semanas (de la 14 a la 45) en las que los riesgos de mortalidad se incrementaron, llegando a sus máximos durante las semanas 26 bajo claros de luz y en la 20 en el dosel parcialmente cerrado ([Figura 2](#)).

*Supervivencia de plántulas sobre musgo y suelo directo.* La fracción de plántulas que emergieron sobre suelo directo y musgo fue de 79.3 % ( $n = 1241$ ) y 20.7% ( $n = 324$ ), respectivamente. A la semana 53, la probabilidad de supervivencia de plántulas sobre suelo directo fue de  $0.309 \pm 0.026$ , mientras que sobre musgo fue de  $0.217 \pm 0.011$ . Las curvas de supervivencia de plántulas emergidas en ambas condiciones ([Figura 3](#)) fueron distintas (Log-Rank:  $\chi^2 = 20.63$ ,  $gl = 1$ ,  $P < 0.0001$ ), por lo que la supervivencia de plántulas sobre musgo es una condición de mayor riesgo para su establecimiento.

Nicho de regeneración de *Abies religiosa*

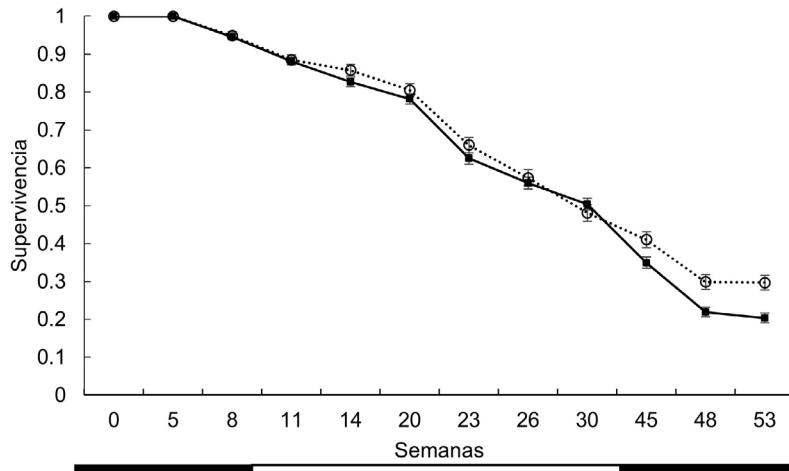
**Tabla 1.** Fluctuaciones en las tasas y posibles fuentes de mortalidad de una cohorte de plántulas de *Abies religiosa* durante 53 semanas en el Monte Tláloc.

Censos (Semana)	Muertes (Acum.)	Vivas (N)	Desapa- recidas (%)	Fuentes de mortalidad potencial				
				Daño físico (%)	Herbivoría (%)	Pudrición por hongos (%)	Desección (%)	Extracción de musgo u hongos (%)
1	83	1481	1	1	17	58	7	0
(5)	(83)		(0.01)	(0.1)	(1.1)	(3.7)	(0.4)	(0)
2	101	1378	3	2	20	76	2	1
(8)	(184)		(0.02)	(0.1)	(1.3)	(4.9)	(0.1)	(0.1)
3	71	1308	3	14	24	19	14	0
(11)	(255)		(0.02)	(0.9)	(1.5)	(1.2)	(0.9)	(0)
4	74	1232	4	14	14	25	15	6
(14)	(329)		(0.03)	(0.9)	(0.9)	(1.6)	(1.0)	(0.4)
5	236	943	57	43	61	17	91	25
(20)	(565)		(3.6)	(2.7)	(3.9)	(1.1)	(5.8)	(1.6)
6	113	868	19	68	6	12	16	11
(23)	(678)		(1.2)	(4.3)	(0.4)	(0.8)	(1.0)	(0.7)
7	106	760	21	23	43	13	26	0
(26)	(784)		(1.3)	(1.5)	(2.7)	(0.8)	(1.7)	(0)
8	193	567	21	88	37	25	42	1
(30)	(977)		(1.3)	(5.6)	(2.4)	(1.6)	(2.7)	(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
				(75.8 %)	(21.5 %)	(2.7 %)	(16.5 %)	(2.8 %)

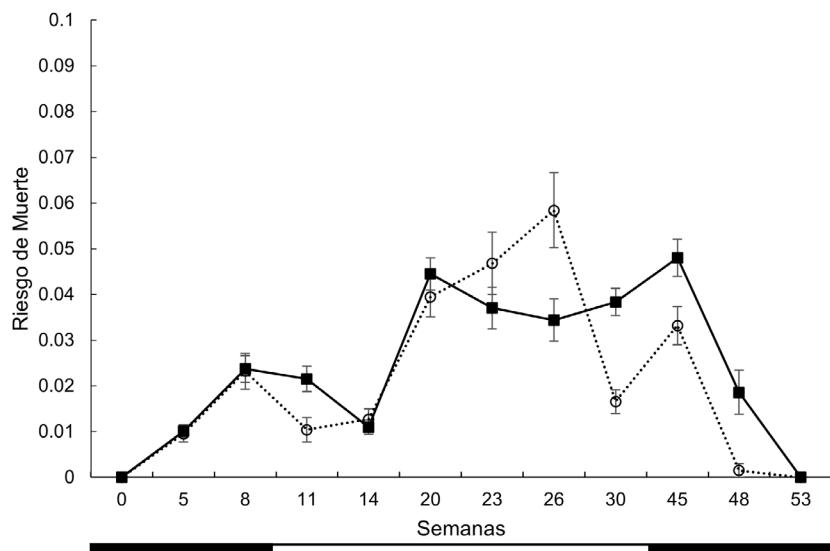
**Tabla 2.** Coeficientes de regresión de máxima verosimilitud ( $\beta_i \pm$  error estándar) de las covariables cualitativas y cuantitativas, para los tiempos de supervivencia de una cohorte de plántulas de *Abies religiosa*.

Variables	g.l.	Coeficientes de regresión ( $\beta \pm$ ee)	$\chi^2$	P
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
Herbivoría	1	-3.8799 $\pm$ 1703.699	0	0.9982
Pudrición	1	-4.241 $\pm$ 1703.699	0	0.998
Desecación	1	-3.5567 $\pm$ 1703.699	0	0.9983
Remoción	1	-3.7747 $\pm$ 1703.699	0	0.9982
Sin daño aparente	1	0	0	0.9982
Ambiente de Luz				
VisSky	1	-3.4933 $\pm$ 2.6488	1.74	0.1872
DIF	1	12.1786 $\pm$ 6.446	3.57	0.0588
DIR	1	99.6181 $\pm$ 49.8326	4	0.0456
GLO	1	-109.309 $\pm$ 55.3059	3.91	0.0481
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 $\pm$ 0.3124	12.33	0.0004
MO	1	0.0354 $\pm$ 0.0422	0.7	0.4024
Na	1	0	-	-
SO <sub>4</sub>	1	0	-	-
Temperatura del suelo	T <sub>med</sub>	0.5221 $\pm$ 0.1371	14.5	0.0001
	T <sub>min</sub>	0.004 $\pm$ 0.0099	0.16	0.6884
	T <sub>max</sub>	-0.004 $\pm$ 0.0141	0.08	0.7783
	T <sub>CV</sub>	-0.0124 $\pm$ 0.0082	2.27	0.1322
Humedad del suelo	H <sub>med</sub>	0.1186 $\pm$ 0.0325	13.29	0.0003
	H <sub>min</sub>	0.0028 $\pm$ 0.0029	0.9	0.3424
	H <sub>max</sub>	-0.0491 $\pm$ 0.0163	9.04	0.0026
	H <sub>CV</sub>	0.1059 $\pm$ 0.0203	27.31	<.0001
Punto de Saturación de humedad	D <sub>med</sub>	-0.5372 $\pm$ 0.1306	16.91	<.0001
	D <sub>min</sub>	-0.0062 $\pm$ 0.008	0.61	0.4347
	D <sub>max</sub>	-0.019 $\pm$ 0.007	7.3	0.0069
	D <sub>CV</sub>	0.0549 $\pm$ 0.0097	32.31	<.0001

### Nicho de regeneración de *Abies religiosa*



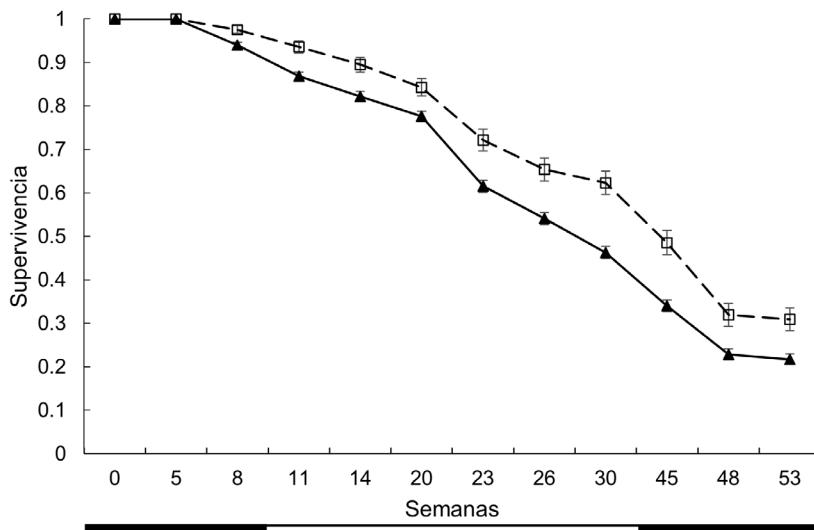
**Figura 1.** Cambios en la supervivencia de la cohorte 2019 de plántulas ( $\pm$  error estándar) de *Abies religiosa* bajo dosel parcialmente cerrado (cuadros) y claros de luz (círculos) en el Monte Tlaloc. Barra negra representa la estación lluviosa (mayo a octubre) y barra blanca la estación seca del año (noviembre a abril).



**Figura 2.** Riesgos de mortalidad ( $\pm$  error estándar) de la cohorte de plántulas 2019 bajo condiciones de claros de luz (círculos) y dosel parcialmente cerrado (cuadros) en el monte Tlaloc. Barra negra representa la estación lluviosa (mayo a octubre) y barra blanca la estación seca del año (noviembre a abril).

En la [Figura 4](#) se evidencia que los riesgos de muerte de las plántulas fueron consistentemente mayores en aquellas que emergieron sobre musgo que sobre suelo directo. Los riesgos más elevados de mortalidad se presentaron entre las semanas 20 a 45, con un máximo en la semana 26 en plántulas sobre musgo y en la semana 45 en suelo directo. Los riesgos más bajos de mortalidad se presentaron después de la semana 45 y durante las primeras 14 semanas de censos.

*Influencia de covariables ambientales en la supervivencia de plántulas.* El modelo exponencial fue seleccionado con base en la magnitud del valor de log-likelihood (-1371.2). De acuerdo con Allison (2010), las menores magnitudes de este valor para cada modelo corresponden a mejores ajustes de los datos a las distribuciones comparadas. La [Tabla 2](#) muestra el análisis de regresión y las variables con efectos significativos en los tiempos de supervivencia de las



**Figura 3.** Tasas de supervivencia de plántulas ( $\pm$  error estándar) que emergieron sobre suelo directo (cuadros) y sobre musgo (triángulos). Barra negra representa la estación lluviosa (mayo a octubre) y barra blanca la estación seca del año (noviembre a abril).

plántulas de *A. religiosa*. Las variables con efectos positivos fueron: altura y número de nudos, mientras aquella con efectos negativos fue el número de hojas embrionarias. En cuanto al ambiente edáfico, la densidad aparente y las variables derivadas de temperatura y humedad del suelo presentaron efectos en los tiempos de supervivencia. Para el ambiente lumínico, la variable con efecto significativo positivo fue la proporción de luz directa (DIR), mientras que la proporción de luz global (GLO) estimó efectos negativos.

La transformación  $100(e^{\beta_i} - 1)$  predice 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, el incremento en el número de hojas embrionarias disminuye los tiempos de supervivencia de las plántulas hasta en un 4.3 %. Por otra parte, las covariables del ambiente edáfico incrementan considerablemente los tiempos de supervivencia de las plántulas de *A. religiosa*. Un incremento en una unidad de la densidad aparente del suelo incrementa 199 % los tiempos de supervivencia de las plántulas. Por su parte, un aumento de 1 °C en la temperatura media del suelo ( $T_{med}$ ) extiende un 68.5 % los tiempos de supervivencia, mientras que la humedad media y su variabilidad amplían 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 ( $D_{med}$ ) y la máxima ( $D_{max}$ ), reducen significativamente los tiempos de supervivencia hasta en un 41.6 %, mientras que la variabilidad de este ( $Dcv$ ) lo incrementa en un 5.6 y 1.8 %, respectivamente.

## Discusión

**Variables intrínsecas de las plántulas.** La altura de las plántulas y el número de nudos incidieron positivamente en los tiempos de supervivencia. 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 la producción de raíz, tallo, hojas embrionarias, hasta el desarrollo suficiente de tejido fotosintético y raíces. El crecimiento, la producción del primer nudo en el tallo y la generación de hojas verdaderas son buenos indicadores del desempeño de las plántulas y les faculta para enfrentar las fuertes presiones selectivas ejercidas sobre ellas.

La asignación de energía al crecimiento inicial es crítica para su supervivencia; los recursos de la semilla se agotan con el crecimiento en un tiempo relativamente corto. La producción de hojas embrionarias tiende a favorecer la ganancia de carbono, pero no son suficientes a medida que la plántula continúa su crecimiento. La transición de

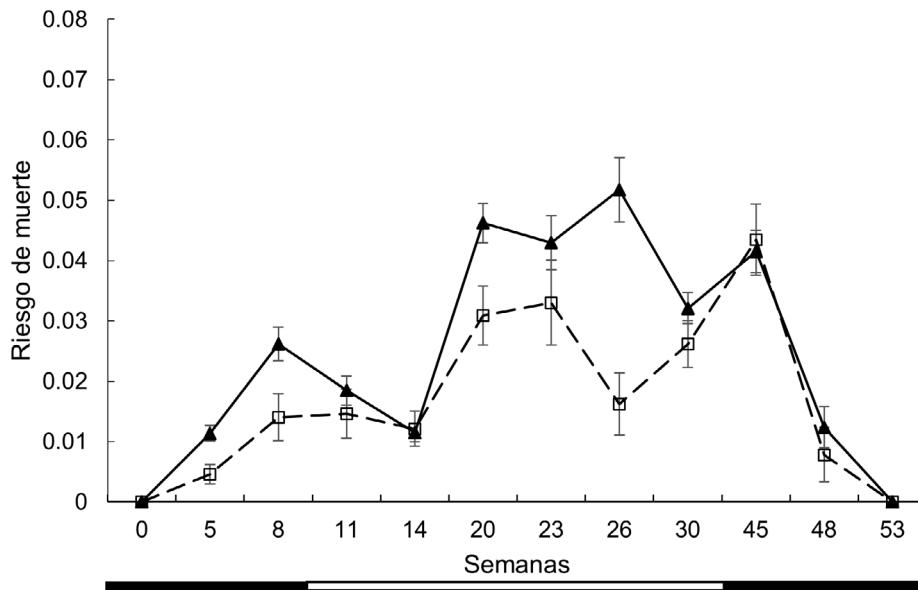


Figura 4. Fluctuación en los riesgos de mortalidad de las plántulas ( $\pm$  error estándar) de *Abies religiosa* sobre musgo (triángulos) y sobre suelo directo (cuadros). Barra negra representa la estación lluviosa (mayo a octubre) y barra blanca la estación seca del año (noviembre a abril).

plántulas con hojas embrionarias a plántulas con hojas verdaderas producidas en las ramillas del primer nudo, es crucial para su supervivencia. Estos aspectos morfológicos influencian las estrategias de asignación de recursos y favorecen el nicho de regeneración de la especie. Kitajima & Myers (2008) mencionan que estas estrategias ecofisiológicas favorecen la supervivencia mediada por un balance positivo de carbono en plántulas. La producción de hojas verdaderas favorece el balance positivo de carbono incrementando los tiempos de supervivencia de la plántula a la vez que se independiza de los recursos de la semilla. En cambio, la asignación de energía a la producción de un mayor número de hojas embrionarias reduce las probabilidades de supervivencia de las plántulas. Es factible que, si los recursos finitos de la semilla se asignan a la producción de un mayor número de hojas embrionarias, se hará a costa del crecimiento del tallo, y de la producción de ramillas y hojas verdaderas. La diferencia entre asignar energía a la producción inicial de hojas embrionarias sobre el tallo o al crecimiento del tallo y producción de ramillas con hojas verdaderas hace la diferencia entre la supervivencia y muerte de las plántulas de oyamel. Moles & Leishman (2008) encontraron que un tallo de mayor tamaño y hojas verdaderas debe proporcionar un mejor acceso al agua, a los minerales y a la luz, que una plántula con solo hojas embrionarias.

Las plántulas tienen probabilidades de supervivencia más altas bajo claros de luz que bajo dosel parcialmente cerrado. La supervivencia de plántulas está directamente relacionada con la proporción de radiación solar directa (DIR) que penetra a través de los claros de luz e incide sobre ellas. Las plántulas bajo claros de luz sobreviven mejor que bajo dosel parcialmente cerrado ya que están expuestas a mayores niveles de radiación solar directa. La condición de claros de luz integradas a las covariables edáficas y su variabilidad impactan positivamente los tiempos de supervivencia de las plántulas de *A. religiosa*. La contribución relativa de ellos en orden descendiente es: proporción de luz directa, densidad aparente del suelo, temperatura media, humedad media y su coeficiente de variación, y la variación del punto de saturación. Nuestros resultados sugieren que las aperturas de claros de luz y la consecuente proporción de luz directa que incide sobre las plántulas de *A. religiosa* activan su fotosíntesis, coadyuva a su mantenimiento y mejoran su supervivencia. Johnson & Smith (2005) estudiaron la supervivencia y mortalidad de plántulas de *Abies fraseri* (Pursh) Poiret en función de la fotosíntesis y sus relaciones hídricas bajo condiciones de aperturas de dosel o dosel parchado y dosel abierto o sin dosel. Ellos concluyen que la ganancia de carbono fue mayor en plántulas bajo condiciones de dosel abierto que bajo dosel parchado. Las plántulas de *A. fraseri* en dosel abierto asimilaron de 3.3 a 4.5 veces más carbón que bajo dosel parchado. Las plántulas de *A. fraseri* redujeron su ganancia de carbono

debido, principalmente, a limitaciones de incidencia de luz solar, lo que ocasionó una mortalidad de hasta 98 % bajo dosel cerrado versus 79 % bajo doseles abiertos (Johnson & Smith 2005). Por otra parte, los trabajos de Marañón *et al.* (2004) sobre el nicho de regeneración en bosques mediterráneos evidenciaron que la fotosíntesis de las plántulas se activa más efectivamente bajo condiciones de aperturas en el dosel que bajo condiciones de dosel cerrado. Además, los resultados en diversos trabajos en ecosistemas de templados revelan que tanto las aperturas en el dosel como la incidencia de radiación solar directa incrementan la heterogeneidad tanto de la temperatura superficial como de humedad relativa y propiedades físicas y químicas de los suelos (Scharenbroch & Bockheim 2007, He *et al.* 2015, Matiz-León *et al.* 2019).

La densidad aparente del suelo es susceptible de generar condiciones adecuadas para el desarrollo de las primeras raíces de las plántulas de *A. religiosa*. Sus bajos valores (media = 1.05 g cm<sup>-3</sup>, rango 0.89-1.16) revelan que son suelos porosos, bien drenados y no compactados, lo que beneficia el crecimiento y configuración del sistema radicular de las plántulas y el suministro de agua y nutrientes a ellas. La densidad aparente de los suelos de este trabajo, son muy similares a la de la Reserva de la Biosfera Volcanes (< 1 g cm<sup>-3</sup>) encontrados por Cruz-Flores *et al.* (2020). He *et al.* (2015) encontraron que las propiedades físicas del suelo, incluidos sus espacios porosos que son determinantes de la densidad aparente, se mejoran bajo la influencia de pequeños claros de luz en el dosel del bosque. Estos autores, encontraron que la humedad del suelo, la capacidad de retención de agua y su absorción por las plantas, mejoró con la composición relativa de la porosidad del suelo. En nuestro trabajo, la baja densidad aparente de los suelos y su asociación con las aperturas en el dosel del bosque, promueven el nicho de regeneración de *A. religiosa*. Los resultados de He *et al.* (2015) respaldan congruentemente a los nuestros, y apoyan la idea de que la densidad aparente del suelo, aunque es un componente hasta ahora poco estudiado, contribuye a la generación de micrositios idóneos y adecuados para la regeneración natural de *A. religiosa*.

Es evidente que tanto la temperatura superficial como la humedad del suelo son modificadas por la radiación solar que penetra a través de las aperturas del dosel, y que estas prolongan también los tiempos de supervivencia de las plántulas. Sin embargo, incrementos abruptos en ambas variables pueden tener resultados desfavorables en la supervivencia de las plántulas, y en tal caso ambas resultarán en filtros ecológicos para su reclutamiento.

La supervivencia de plántulas emergidas sobre suelo directo fue considerablemente mayor que las emergidas sobre musgo. La desecación de plántulas es la fuente principal de mortalidad, lo que sugiere un suministro deficiente o una ineficaz captura de agua por las plántulas. En contraste, la saturación máxima (100 %) de humedad en el suelo tuvo efectos negativos sobre las plántulas, las cuales murieron al ser atacadas y debilitadas por hongos patógenos. El ataque por hongos es la segunda fuente de mortalidad de plántulas, lo que sugiere que estos enemigos naturales circunscriben la regeneración natural de *A. religiosa* a las condiciones propiciadas por los claros de luz en el dosel. Los resultados sugieren que la disponibilidad de agua en el suelo para las plántulas es crítica ya que su exceso favorece el ataque y proliferación de hongos, mientras que su deficiencia promueve su muerte por desecación. Los riesgos de muerte tienden a ser mayores bajo condiciones de dosel parcialmente cerrado. Bajo estas condiciones, las plántulas están más expuestas a saturación prolongada en la humedad del suelo y al daño físico por caída de ramas, así como a un ambiente de luz reducido.

La supervivencia de plántulas de la cohorte de *A. religiosa* fue mayor bajo condiciones de claros en el dosel que bajo dosel parcialmente cerrado. Mientras que los riesgos de mortalidad durante la estación seca del año y bajo condiciones de dosel parcialmente cerrado fueron altos y sostenidos; en cambio, bajo dosel abierto los riesgos de mortalidad fueron heterogéneos e inconsistentemente sostenidos.

Los cambios en las covariables ambientales, mediados por las aperturas en el dosel del bosque favorecen el crecimiento en altura de las plántulas y la producción de ramillas y hojas verdaderas, y estos a su vez los tiempos de supervivencia. La importancia individual de covariables que contribuyen proporcional y favorablemente a la supervivencia de las plántulas fueron: proporción de luz directa, densidad aparente del suelo, temperatura media, humedad media y su coeficiente de variación. En conjunto estas covariables están íntimamente relacionadas entre sí y definen el nicho de regeneración de *A. religiosa* desde sus fases iniciales de desarrollo y durante el primer año de su ciclo de vida.

## Agradecimientos

Agradecemos a los ejidatarios de “Pueblos Unidos de la Montaña” por permitirnos la realización de esta investigación en el Monte Tláloc. Agradecemos a J.C. Rosales, I. Rosales y Y. L. Pelcastre por su ayuda y colaboración en la toma de datos de campo. El autor principal agradece al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por la beca otorgada para realizar sus estudios de Maestría en Ciencias en Botánica, así como al Posgrado en Botánica del Colegio de Postgraduados y al Departamento de Agroecología de la Universidad Autónoma Chapingo por los apoyos para realizar esta investigación. Agradecemos las revisiones anónimas de dos árbitros, las cuales ayudaron a mejorar sustancialmente el manuscrito original.

## Literatura citada

- Alvarado-Rosales D, Hernández-Tejeda T. 2002. Decline of sacred fir in the Desierto de los Leones National Park. In: Fenn M, de Bauer LI, Hernández-Tejeda T, eds. *Urban air pollution and forests: resources at risk in the Mexico City Air Basin*. New York: Springer-Verlag. pp. 243-260. DOI: [https://doi.org/10.1007/978-0-387-22520-3\\_10](https://doi.org/10.1007/978-0-387-22520-3_10)
- Allison P. 2010. *Survival analysis using the SAS® System: A practical guide*. USA, Cary, North Carolina: SAS Publishing. ISBN 978-1-59994-640-5
- Ángeles-Cervantes E, 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. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.2289>
- Arrieta S, Suárez F. 2005. Spatial patterns of seedling emergence and survival as a critical phase in holly (*Ilex aquifolium* L.) woodland recruitment in Central Spain. *Forest Ecology and Management* **205**: 267-282. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.10.009>
- Baraloto C, Goldberg D, Bonal D. 2005. Performance trade-offs among tropical tree seedlings in contrasting microhabitats. *Ecology* **86**: 2461-2472. DOI: <https://doi.org/10.1890/04-1956>
- Beckage B, Lavine M, Clark J. 2005. Survival of tree seedlings across space and time: estimates from long-term count data. *Journal of Ecology* **93**: 1177-1184. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2005.01053.x>
- Blennow K, Lindkvist L. 2000. Models of low temperature and high irradiance and their application to explaining the risk of seedling mortality. *Forest Ecology and Management* **135**: 289-301. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(00\)00287-5](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00287-5)
- Canham CD, Marks PL. 1985. The response of woody plants to disturbance patterns of establishment and growth. In: Pickett TA, White PS, eds. *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Londres: Academic Press, Inc. pp 197-216. DOI: <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-554520-4.50016-2>
- Caspersen J, Kobe R. 2001. Interspecific variation in sapling mortality in relation to growth and soil moisture. *Oikos* **92**: 160-168. DOI: <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2001.920119.x>
- Challenger A. 1998. *Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México. Pasado, presente y futuro*. México, DF: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. ISBN 970-9000-02-0.
- Cruz-Flores G, Guerra-Hernández EA, Valderrábano-Gómez JM, 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**: 781-793. DOI: <https://doi.org/10.28940/terra.v38i4.421>
- Cruz-Rodríguez JA, López-Mata L. 2004. Demography of the seedling bank of *Manilkara zapota* (L.) Royen, in a subtropical rain forest of Mexico. *Plant Ecology* **172**: 227-235. DOI: <https://doi.org/10.1023/B:VEGE.0000026341.46440.f5>
- Curt T, Coll L, Prévosto B, Balandier P, Kunstler G. 2005. Plasticity in growth, biomass allocation and root morphology in beech seedlings as induced by irradiance and herbaceous competition. *Annals of Forest Science* **62**: 51-60. DOI: <https://doi.org/10.1051/forest:2004092>

- Fenn M, de Bauer MLI, Hernández-Tejeda T. eds. 2002. *Urban air pollution and forests: resources at risk in the Mexico City Air Basin*. New York: Springer-Verlag. <https://doi.org/10.1007/978-0-387-22520-3>
- Grubb PJ. 1977. The maintenance of species richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Reviews* **52**: 107-145. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1977.tb01347.x>
- Hallé F, Oldeman RAA, Tomlinson PB. 1978. *Tropical Trees and Forests. An architectural analysis*. Berlin-Heidelberg-New York: Springer-Verlag. pp. 441. ISBN: 978-3-642-81190-6.
- He Z, Liu J, Su S, Zheng S, Xu D, Wu Z, Hong W, Wang J. 2015. Effects of Forest Gaps on Soil Properties in *Casuaropsis kawakamii* Nature Forest. *Plos one* **10**: e0141203. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0141203>
- Johnson DM, Smith WK. 2005. Refugial forests of the southern Appalachians: photosynthesis and survival in current-year *Abies fraseri* seedlings. *Tree Physiology* **25**: 1379-1387. DOI: <https://doi.org/10.1093/treephys/25.11.1379>
- Kitajima K, Fenner M. 2000. Ecology of Seedling Regeneration. In: Fenner M, ed. *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. London: CAB Publishing, pp 331-359. ISBN: 9780851994321. <http://dx.doi.org/10.1079/9780851994321.0331>
- Kitajima K, Myers JA. 2008. Seedling ecophysiology: strategies toward achievement of positive net carbon balance. In: Leck MA, Parker VT, Simpson RL. eds. *Seedling Ecology and Evolution*. Cambridge: Cambridge University Press. Pp. 172-188. ISBN 978-0-521-87305-5
- Kunstler G, Curt T, Bouchaud M, Lepart J. 2005. Growth, mortality, and morphological response of European beech and downy oak along a light gradient in sub-Mediterranean forest. *Canadian Journal of Forest Research* **35**: 1657-1668. DOI: <https://doi.org/10.1139/x05-097>
- Lara-González R, Sánchez-Velásquez LR, Corral-Aguirre J. 2009. Regeneración de *Abies religiosa* en claros del dosel versus sotobosque, Parque Nacional Cofre de Perote, México. *Agrociencia* **43**: 739-747.
- Leck MA, Parker VT, Simpson R, 2008. *Seedling Ecology and Evolution*. Cambridge: Cambridge University Press. ISBN: 978-0-521-87305-5
- Leishman MR, Westoby M. 1994. The role of large seed size in shaded conditions: experimental evidence. *Functional Ecology* **8**: 205-214. DOI: <https://doi.org/10.2307/2389903>
- Madrigal SX. 1967. *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, México, DF: Instituto Nacional de Investigaciones Forestales.
- Marañón T, Camarero JJ, Castro-Gutiérrez J, Díaz-Esteban M, Espelta JM, Hampe A, Jordano P, Valladares F, Verdú M, Zamora R. 2004. Heterogeneidad ambiental y nicho de regeneración. In: Valladares F, ed. *Ecología del Bosque Mediterráneo en un Mundo Cambiante*. Madrid: Ministerio de Medio Ambiente, pp. 69-49. ISBN: 84-8014-552-8
- Matiz-León JC, Rodríguez-Rodríguez G, 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**: 71-88. DOI: <https://doi.org/10.18273/revbol.v41n2-2019004>
- Moles AT, Leishman MR. 2008. The seedling as part of a plant's life history strategy. In: Leck MA, Parker VT, Simpson RL. eds. *Seedling Ecology and Evolution*. Cambridge: Cambridge University Press. pp. 189-1238. ISBN 978-0-521-87305-5
- Montoya E, Guzmán-Plazola RA, López-Mata L. 2020. Fragmentation dynamics in an *Abies religiosa* forest of central Mexico. *Canadian Journal of Forest Research* **50**: 680-688. DOI: <https://doi.org/10.1139/cjfr-2019-0235>
- Osunkjoya OO, Ash JE, Hopkins MS, Graham AW. 1992. Factors affecting survival of tree seedlings in North Queensland rainforests. *Oecologia* **91**: 569-578. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00650333>
- Packer A, Clay K. 2003. Soil pathogens and *Prunus serotina* seedling and sapling growth near conspecific trees. *Ecology* **84**: 108-119. DOI: [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2003\)084\[0108:SPAPSS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2003)084[0108:SPAPSS]2.0.CO;2)
- Platt WJ, Streng DR. 1989. Gaps in forest ecology. Special Feature: Treefall Gaps and Forest Dynamics. *Ecology* **70**: 535-576. DOI: <https://doi.org/10.2307/1940194>
- R Core Team. 2020. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/>

- Rey PJ, Alcántara JM. 2000. Recruitment dynamics of a fleshy-fruited plant (*Olea europaea*): connecting patterns of seed dispersal to seedling establishment. *Journal of Ecology* **88**: 622-633. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2000.00472.x>
- Rich PM, Wood J, Vieglais DA, Burek K, Webb N. 1999. *Hemiview Manual*, version 2.1. Delta-T Devices, Ltd. <https://delta-t.co.uk/wp-content/uploads/2020/02/HemiView-User-Manual- 2.1.pdf> (accessed August 20, 2020)
- Román Ibarra R. 2002. *Ecología de semillas y plántulas de Abies religiosa (HBK) Schl. et Cham. en el parque nacional “Cumbres del Ajusco”*. BSc. Thesis. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Rzedowski J. 2006. Bosque de Coníferas. In: Rzedowski J, ed. *Vegetación de México*. Ciudad de México, México: 1ra. Edición digital, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Págs. 295-327. ISBN: 9681800028.
- Sánchez-González A, López-Mata L. 2003. Clasificación y ordenación de la vegetación del norte de la Sierra Nevada, a lo largo de un gradiente altitudinal. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica* **74**: 47-71.
- SAS. 2012. Statistical Analysis System. V.9.0 ed. SAS. Institute. Inc. N.C. USA: Cary.
- Scharenbroch BC, Bockheim JC. 2007. Impacts of forest gaps on soil properties and processes in old growth northern hardwood-hemlock forests. *Plant Soil* **294**: 219-233. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11104-007-9248-y>
- SEMARNAT [Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales]. 2020. *Anuario Estadístico de la Producción Forestal 2017*. <http://dsiappsdev.semarnat.gob.mx/datos/portal/publicaciones/2020/2017.pdf> (accessed November 16, 2020).
- SEMARNAT. 2000. Norma Oficial Mexicana NOM-021-RECNAT-2000, que establece las especificaciones de fertilidad, salinidad y clasificación de suelos. Estudios, muestreo y análisis. *Diario Oficial*, 31 de diciembre de 2002.
- Yamamoto SI. 2000. Forest gap dynamics and tree regeneration. *Journal of Forest Research* **5**: 223-229. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF02767114>

---

**Editor de sección:** Miguel Olvera Vargas

VHR, diseñó y condujo las observaciones de campo, realizó los análisis estadísticos y escribió el artículo. LLM y JACR, concibieron la idea, diseñaron las observaciones de campo, revisaron los análisis estadísticos y escribieron el artículo. MLC, diseñó las observaciones de campo, revisó los análisis estadísticos y escribió el artículo.