

00381



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

**POSGRADO EN CIENCIAS
BIOLÓGICAS**

FACULTAD DE CIENCIAS

**REGENERACION DEL OYAMEL (*Abies religiosa*
(HBK) Schltdl. et Cham.) BAJO CONDICIONES
NATURALES Y CONTROLADAS**

TESIS

**QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
DOCTORA EN CIENCIAS (BIOLOGIA)**

PRESENTA

MARIA CECILIA DEL CARMEN NIETO DE PASCUAL POLA

DIRECTOR DE TESIS:

DR. MIGUEL ANGEL MUSÁLEM SANTIAGO

MÉXICO, D.F.

SEPTIEMBRE, 2004



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

ESTA TESIS NO SALE
DE LA BIBLIOTECA

DEDICATORIA

A mi esposo Luis y a mis hijos Ana Ceci y Luis Enrique

A mis hermanos Dulce, José y Lila

A mi sobrino Jorge

A Rose

A Pepo y su imborrable memoria

A todos con mucho amor, y profundo agradecimiento por tenerme fé

Autorizo a la Dirección General de Bibliotecas de la UNAM a difundir en formato electrónico e impreso el contenido de mi trabajo recepcional.

NOMBRE: Ma. Cecilia del Carmen
Trieto de Pascual Pola

FECHA: 27/08'04

FIRMA: Cecilia

CONTENIDO

	Página
RESUMEN	ii
<i>ABSTRACT</i>	iv
AGRADECIMIENTOS	vi
I. INTRODUCCION GENERAL	1
II. ANTECEDENTES	9
III. LAS ZONAS DE ESTUDIO	14
III.1 Campo Experimental Forestal San Juan Tetla	14
III.2 Paraje El Panteón de Río Frío	16
III.3 Estación Experimental Forestal Zoquiapan	17
III.4 Vivero Forestal de Chapingo	19
IV. ESTUDIOS Y EXPERIMENTOS	
IV. 1 Conos y Semillas	21
IV.2 Lluvia de Semillas	35
IV.3 Depredación de las Semillas	50
IV.4 Efecto del Substrato	64
IV.5 Efecto de la Sombra	75
IV.6 Efecto de la Vegetación Asociada	99
V. DISCUSION GENERAL	121
VI. CONSIDERACIONES FINALES	129
VII. LITERATURA CITADA	130

REGENERACION DEL OYAMEL (*ABIES RELIGIOSA* (HBK) SCHLTDL. *ET* CHAM.) BAJO CONDICIONES NATURALES Y CONTROLADAS

RESUMEN

Abies religiosa es el oyamel de mayor distribución territorial en México, y se localiza, preferentemente, sobre el Eje Neovolcánico, en un intervalo altitudinal entre 2300 y 3600 m. Esta especie es muy apreciada por su madera, tanto en la elaboración de artesanías como en la industria forestal.

El objetivo del presente estudio fue evaluar el efecto de factores ambientales relacionados con la germinación, el crecimiento y el desarrollo de esta especie a fin de resolver interrogantes sobre su comportamiento inicial y explicar así lo que puede estar ocurriendo en los bosques donde las poblaciones de oyamel son escasas y su regeneración no sugiere una recuperación prometedora. Se espera que la información obtenida contribuya a subsanar algunas dificultades que se han detectado para lograr el establecimiento de plantaciones forestales de oyamel.

Se colectó material para el análisis de las características físicas de conos y de la capacidad germinativa de sus semillas; esto último, se realizó en el Laboratorio de Germoplasma Forestal del Centro Nacional de Investigación Disciplinaria en Conservación y Mejoramiento de Ecosistemas Forestales (CENID-COMEF) del Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP). Se establecieron experimentos en la Estación Experimental Zoquiapan de la Universidad Autónoma Chapingo (UACH), para determinar niveles de lluvia de semillas y depredación de semillas. Los experimentos de invernadero y de vivero se hicieron en las instalaciones del Vivero Forestal de la UACH, para conocer el efecto del substrato natural sobre la emergencia de plántulas, y el comportamiento de las plántulas bajo diferentes tratamientos de sombra, de substrato y de presencia de especies de sotobosque con las que coexiste en condiciones naturales. Se manejaron semillas de tres procedencias: 1) San Juan Tetla, Puebla; 2) Zoquiapan, Estado de México, y 3) Río Frío, Estado de México.

La producción de semillas fue de alrededor de 23,000/Kg con una proporción alta de estructuras vanas, lo que se tradujo en una

capacidad germinativa cercana al 30%. Predominan los conos medianos entre los 10.10 y los 11.00 cm de largo, pero el ancho no difiere mucho entre los conos de la muestra, pues aunque el intervalo es de 3.60 a 6.10 cm, 95% miden de 4 a 6 cm. El número promedio de semillas por cono es de 280, pero son muy pocos los conos con más de 350 semillas.

La dispersión es anemófila, y la mayoría de las semillas caen cerca del arbolado. Las semillas no son consumidas por aves ni por roedores, en particular, pero se observó una mayor pérdida de material en trampas de libre acceso para ambos tipos de depredador.

Al probar el efecto del substrato forestal, sólo 51% de las semillas manifestaron alguna respuesta. Sobre el suelo natural, se concentró la mayor emergencia; 16% lo hicieron en suelo natural mezclado con hojarasca al 50%, y el menor porcentaje en hojarasca al 100%.

La luz no parece ejercer un efecto diferencial para la germinación pero sí para el desarrollo inicial de las plántulas en términos de crecimiento y supervivencia; esta última fue más exitosa bajo el tratamiento de 70% de sombra durante 18 meses. La altura más destacada (20 cm) se verificó en plántulas que recibieron luz solar al 100%, y la mayor biomasa en las sometidas a 35% de sombra. La mortalidad más severa (78.78%) se produjo en las plántulas bajo 90% de sombra, y las sobrevivientes, manifestaron desarrollos muy pobres en términos de altura y ramificación.

La ausencia de vegetación asociada sí favorece el crecimiento en altura de las plántulas de oyamel, particularmente en aquellas libres de dosel, ya que registraron una diferencia de más de 10 cm con respecto a las que se desarrollaron con herbáceas.

SACRED FIR (*ABIES RELIGIOSA* (HBK) SCHLDTL. *ET* CHAM.) REGENERATION UNDER NATURAL AND CONTROL CONDITIONS

ABSTRACT

Abies religiosa is the Mexican fir with the greatest land distribution in Mexico; it is found along the Eje Neovolcanico mountain chain, between 2300 and 3600 m high. Its wood is appraised too, as it has been traditionally used for handicrafts and industrial purposes.

The aim of this study was to assess the effect of some environmental factors linked with its germination, growth and development, in order to answer some questions about its behaviour at its initial stages in the woods where fir populations are scarce and do not show a promising regeneration. It is expected that this information might be useful to solve some handicaps to achieve successful tree plantations.

A collection of cones was made to study their physical description and their seeds; these was done at the Tree Germplasm Laboratory of CENID-COMEF (INIFAP). At Zoquiapan Forest Experimental Station of Chapingo University (UCh), experiments were carried out to determine seed fall as well as seed depredation. Greenhouse and nursery experiments were carried out at UCh Tree Nursery in order to know the effect that natural forest soil has upon seedling emergency, their behaviour under different shadows as well as with or without the vegetation species it usually grows with under natural conditions. Seeds from three provenances were used: 1) San Juan Tetla, Puebla; 2) Zoquiapan, Estado de Mexico, and 3) Río Frío, Estado de Mexico.

Seed production was about 23,000 seeds per kilogram, with a high rate of empty seeds which turned out into 30 per cent of germination capacity. Medium size cones prevailed, though width is not specially different among them, as 95 per cent measure 4 to 6 cm wide, even though the whole interval is 3.60 to 6.10 cm. Average seed numbers are 280 per cone, but only very few have more than 350.

Seed dispersal is anemophylous and most seeds fall near the parental trees. They are not eaten by birds or rodents, exclusively, though a higher loss were recorded where both predators could access freely.

When substrate effect was tested, only 51 per cent showed any response: most emerged from natural forest soil; 16 per cent, from the 50/50 litter/natural forest soil mixture, and the smallest per cent from 100% litter.

Light does not seem to have a differential effect over germination but it does for seedling first development in terms of growth and survival; the latter was more successful under the 70 per cent shadow treatment after 18 months. The most outstanding height (20 cm) was observed upon seedlings that received 100 per cent sun light percent, and the greatest biomass came from those subjected to 35 shadow per cent. The most severe mortality (78.78 per cent) occurred with seedlings under the 90 per cent shadow treatment, and the surviving plants showed very poor height and branch formation.

Vegetation absence favours fir seedling height growth, specially in those copice free as they became 10 cm taller than those that grew with herbs.

AGRADECIMIENTOS

El desarrollo de este proyecto fue un esfuerzo conjunto, y fue posible gracias al apoyo de distintas instituciones y personas, a quienes deseo destacar mi más sincero agradecimiento, y cuya participación fue como se indica a continuación:

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por haber otorgado una beca-crédito correspondiente a los estudios doctorales durante tres años.

A la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) que, a través del Programa de Apoyo a las Divisiones de Estudios de Postgrado (PADEP) brindó financiamiento al presente estudio durante el primer año de su ejecución.

Al Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP) por haber autorizado los estudios de postgrado que dieron origen a este trabajo, a través del Comité Nacional de Otorgamiento de Becas (CONOBE). Dentro de esta misma institución, al Dr. Carlos Rodríguez Franco, quien fungiera como Director General de la División Forestal durante la fase experimental del presente estudio, por haber concedido las facilidades necesarias para el cumplimiento del trabajo de campo, y de laboratorio, por conducto del Laboratorio de Germoplasma del Centro Nacional de Investigación Disciplinaria sobre Conservación y Mejoramiento de Ecosistemas Forestales (CENID-COMEF), a cuyo personal científico y técnico les estoy profundamente agradecida, por compartir su conocimiento y experiencia para la ejecución de una parte fundamental de las investigaciones que aquí se reúnen. Igualmente, al M. en C. Jorge Ortega Alcalá del Campo Experimental Valle de México (CEVAMEX) y al Dr. Hugo Ramírez Maldonado, Director General de Investigación Forestal, al Lic. Ricardo Rodríguez Piña y al M. en C. Alfonso de la Rosa Vázquez por su generosa ayuda en el análisis estadístico de algunos capítulos y por su paciencia en el largo proceso de obtención del grado.

A la División de Ciencias Forestales y Ambientales de la Universidad Autónoma Chapingo (UACH) por haber permitido el uso de sus instalaciones y la cooperación operativa del personal técnico de la

Estación Experimental Forestal Zoquiapan, y del Vivero Forestal de Chapingo para la realización de algunos experimentos.

Al personal técnico del Vivero Forestal de San Luis Tlaxialtemalco de la Comisión de Recursos Naturales (CORENA) del Gobierno del Distrito Federal (DDF) que recolectó los conos y la semilla procedentes de Río Frío y permitió el uso de algunas instalaciones para su evaluación.

A los miembros del Comité Tutorial, que supervisaron el proyecto de investigación del programa de estudios de doctorado en la Facultad de Ciencias de la UNAM Dr. José Concepción Boyás Delgado, Investigador del Campo Experimental Zacatepec del INIFAP, a la Dra. Ana Elena Mendoza Ochoa, investigadora del Instituto de Ecología de la UNAM de reconocida trayectoria profesional, por su apoyo en aspectos específicos de la tesis y por haber mostrado una actitud siempre amable y positiva al aportar valiosas sugerencias y recomendaciones técnicas y científicas, que lo fueron perfeccionando paulatinamente.

A los sinodales que actuaron como verdaderos maestros al haberme otorgado la oportunidad de recibir su calificada opinión después de haber realizado una profunda revisión del manuscrito: Dra. Alma Delfina Orozco Segovia, Dr. Miguel Martínez Ramos y Dr. J. Emmanuel Rincón Saucedo, del Instituto de Ecología de la UNAM, y Dr. Lauro López Mata del Colegio de Postgraduados.

A mi muy querida amiga la Biól. Marisela C. Zamora Martínez, eminente investigadora del INIFAP, por su dedicación y tiempo destinado a la edición de todo el documento, mediante lo cual contribuyó, de forma importante, a enriquecer la redacción.

Y, finalmente, de forma muy especial, al Dr. Miguel Ángel Musálem S., investigador titular del Campo Experimental Valle de México del INIFAP, experto silvicultor, compañero y amigo siempre, que fungió como Tutor primero y Director de Tesis después, por su extraordinario e irrestricto apoyo en todos los aspectos metodológicos y logísticos del proyecto, y que, por encima de consideraciones académicas, fue determinante para su desarrollo. Así, por su conducto y en su calidad de coordinador nacional y responsable del mismo, fue posible contar con el respaldo del Proyecto Sierra Madre (Convenio Específico CONACYT-INIFAP-FMIAF 820003-K0288T) para financiar el estudio prácticamente en su totalidad.

I. INTRODUCCION GENERAL

El concepto de regeneración sugiere una renovación, que en el contexto forestal se refiere a la de poblaciones de árboles. Implica la producción de nuevos individuos, de forma asexual o sexual, su establecimiento y desarrollo, que permitan restablecer o incrementar su densidad. Están involucrados aspectos genéticos, inherentes a las especies, que les permitirán perpetuar sus características; y los ambientales, que corresponden a los componentes del medio físico. En conjunto, definen el comportamiento de las poblaciones en el espacio y en el tiempo.

Es, también, el resultado de la ocurrencia de ciclos fenológicos y de interacciones ecológicas que hacen posible el repoblamiento de la cubierta vegetal bajo condiciones naturales, lo que aunado al manejo adecuado de los recursos naturales conllevan a la conservación de los ecosistemas. En México la conservación de las especies ha sido preocupación principal por su gran diversidad y endemismo; de ellas, las especies forestales de clima templado y templado-frío, tienen una extensa distribución en el territorio nacional, y son importantes desde el punto de vista económico, porque aportan más del 90% de la materia prima maderable de consumo nacional.

Las coníferas no presentan propagación asexual bajo condiciones naturales, lo que destaca a la semilla como único medio de propagación, aunque se han dado a conocer resultados experimentales en este sentido con especies mexicanas por cultivo de tejidos (Luna *et al.*, 2001; Monjarás *et al.*, 2001).

La producción de flores es el punto de partida de la formación de semillas. Su duración puede variar de un año a otro por efecto del clima, ya que la temperatura, la luz y la humedad son factores importantes para el proceso (Krugman *et al.*, 1974). Por tratarse de organismos monóicos, en su mayoría, esta etapa se verifica para estructuras reproductivas en el mismo individuo.

La fertilización de la célula huevo del gametofito femenino es crítica porque de ella depende la formación de semilla. Continúa el crecimiento de los frutos (conos) que consiste en un incremento notorio de su tamaño y contenido de humedad, tasas respiratorias más altas, acumulación de carbohidratos y minerales. Gradualmente,

los contenidos nutrimentales pasan del cono a las semillas, la respiración disminuye, la humedad se va perdiendo, lo que conduce a su deshidratación y, a la liberación de las semillas (Krugman *et al.*, 1974).

Las semillas dispersadas que caen al suelo pueden ser depredadas. En el caso de que no ocurra así, se verificará la emergencia de plántulas en el substrato forestal. La vida de las plántulas es un largo y vulnerable proceso de la regeneración, pues se involucran en relaciones inter e intraespecíficas al competir por los recursos naturales que les permitirán crecer y establecerse entre las plantas de los diferentes estratos verticales del bosque. Es aquí cuando se presenta una severa mortalidad, misma que se ha asociado con el vigor propio de las plántulas en términos de raíz y diámetro del tallo, y de la acción de la sombra y de los agentes letales (Buchman *et al.*, 1983 *in* Harcombe, 1987).

El desarrollo de individuos que sobreviven y logran rebasar el nivel del sotobosque es incierto, pues a pesar de que registran un reducido número de muertes en esta etapa (Harcombe, 1987) no necesariamente alcanzan el dosel superior y se integran al grupo de los árboles dominantes. En estado juvenil pueden permanecer varios años; cuando coinciden la edad, el vigor, la concentración y otros factores, ocurre la formación de flores femeninas, primero y de flores masculinas, después (Mathews, 1963 *in* Krugman *et al.*, 1974).

De las coníferas mexicanas, *Pinus* y *Abies* tienen la mayor riqueza de especies en nuestro país (Eguiluz, 1977; Franco, 1950) y a pesar de que su regeneración se ha logrado de forma exitosa mediante producción de planta cultivada en vivero para muchas especies del primer género, *Abies* no ha dado los mismos resultados por este medio, y su regeneración natural, por lo general, es mejor en sitios con bajo disturbio, como se observa en muchas especies umbrófilas a las que se les ha definido como altamente dependientes del hábitat.

A. religiosa (HBK.) Schltl. et Cham.¹ forma parte de los acervos de los principales herbarios nacionales y ha sido consignada en 13 entidades federativas, que se localizan sobre el Eje Neovolcánico, (Nieto de Pascual *et al.*, 1998). Es el único taxón del género que alcanza entre 35 y 60 m de altura (Martínez, 1953); su presencia ha

¹ *Abies religiosa* (H.B.K.) Cham. & Schlecht *in* Rzedowski y Rzedowski, 2001.

sido documentada desde la Conquista Española cuando maravilló por su majestuoso porte (Sahagún *in* Moncayo, 1981), caracterizado por su prominente altura, sus diámetros que con frecuencia rebasan 1 m, su forma triangular, cuya base se define por gruesas ramas de más de 8 m de largo, generando con ello una cobertura de 2.00 m², en promedio, que en conjunto imprimen el aspecto de un manto verde a las partes altas de las montañas del Valle de México (Madrigal, 1967).

Además de su extensa distribución y de su bella apariencia, *Abies religiosa* es un recurso de gran valor económico, pues 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 (Gutiérrez-Casillas, 1981), como para la industria forestal (Huerta, 1962; Ortega, 1962).

En los bosques de *Abies religiosa* es común que la densidad forestal sea de 450 individuos/Ha, en promedio, que resulta de una considerable abundancia de plántulas dispuestas en los estratos rasante, herbáceo, y arbustivo, que corresponden a los renuevos y estadios iniciales; de un menor número de árboles mayores a los 10 m, y aún más reducido, de árboles que ocupan el dosel superior, cuya altura media es de 30 m. La profusión de árboles, cuyas edades pueden llegar a ser centenarias, de alturas y diámetros variados, de profundidades de copa de 20 m, y coberturas de 2 ó más metros cuadrados, acompañados por especies vegetales que se distribuyen en el sotobosque, de las cuales Compositae y Leguminosae son predominantes en el estrato herbáceo (Nieto de Pascual, 1987), y los musgos cubren las rocas y los troncos, generan un ámbito húmedo y frío con la escasa luz que se logra filtrar hasta el suelo.

Su intervalo altitudinal, establecido entre 2600 y 3600 m, en el cual se han encontrado los mejores desarrollos de la especie, así como su localización en terrenos de pendientes pronunciadas, especialmente cañadas (Madrigal, 1967; Rzedowski, 1988), han permitido la presencia de rodales protegidos de forma natural, en los que se manifiesta la comunidad en toda su plenitud. Algunos bosques como los descritos se localizan en la Sierra Nevada (Ern, 1972).

En contraste, existen rodales con menos de 30 árboles /ha), individuos adultos de alturas destacadas y diámetros superiores a los 50 cm, asociados con una gran abundancia de formas arbustivas que incluyen leñosas propias del estrato (*Senecio* ssp.), y estados

juveniles de latifoliadas, -como sauces (*Salix* spp.) y ailes (*Alnus* spp.). Se presenta una mayor cobertura de pastos o "zacatones" entre los que destacan *Muhlenbergia macroura* (HBK.) Hitch., *Festuca amplissima* Rupr., *F. toluensis* HBK., *Poa annua* L. etc.; mayor incidencia de luz, por lo tanto, un ambiente menos húmedo y frío. En esa condición, se manifiesta una baja densidad de brinzales y latizales de la especie de interés, y la ausencia de sus renuevos en el estrato rasante (Nieto de Pascual, 1987). El esquema es frecuente en los bosques que rodean al Valle de México, y tiende a generalizarse por el disturbio derivado de las actividades humanas; ya que es ahí donde se asienta la mayor concentración poblacional del país (INEGI, 2001).

La pobre calidad de sitio favorece el desarrollo de árboles de aspecto irregular y frágil, bajas tasas de regeneración y de reclutamiento, lo que da como resultado espacios abiertos o claros que son aprovechados por especies invasoras que coexisten con el oyamel, definiéndose así un paulatino proceso de sustitución de especies, en el que predominarán otras coníferas (*Pinus ayacahuite* var. *veitchii* Shaw.) o betuláceas (*Alnus jorullensis* ssp. *jorullensis* HBK.) (Rzedowski, 1988; Nieto de Pascual y Zamora, 1989), que van eliminando al oyamel del paisaje forestal.

La escasa regeneración se ha atribuido a factores de diversa índole a partir de estudios con distintos enfoques científicos y técnicos, pudiéndose agrupar en tres formas de aproximación: ambiental, genética y silvícola.

Así, desde el punto de vista ambiental, el disturbio o modificación del hábitat se ha asociado con poblaciones reducidas de *A. religiosa* (Fernández, 1987); así como con distintas manifestaciones de daño causadas por incendios, enfermedades y/o plagas (Nieto de Pascual, 1986; Muñoz, 1988; Nieto de Pascual, 1995a), de las cuales los insectos están identificados como agentes principales al actuar sobre el cono y la semilla, entre otras estructuras, lo que provoca severas pérdidas en la aportación anual de germoplasma (Cibrián *et al.*, 1986).

La deshidratación del substrato, por el entubamiento de los ríos que fungieron como fuentes naturales de irrigación, se ha identificado como otra explicación para el grado de deterioro que manifiesta el bosque de oyamel (Vázquez Soto, 1987), en el Desierto de los Leones, D. F. La contaminación atmosférica provocada entre otros

gases, por el ozono, se ha establecido como causa directa de la declinación de los bosques de oyamel del sur de la Ciudad de México (de Bauer y Krupa, 1990; Alvarado *et al.* 1993; Fenn *et al.*, 2002) porque lesiona las hojas, tanto en su lámina, al imprimirle puntuaciones por efectos oxidantes, como en su permanencia y retención en las ramas; pero su repercusión más importante es con respecto a su potencial reproductivo, manifiesto en que reduce la dispersión, la germinación y el crecimiento del polen y de las semillas, e inhibe la floración y la formación de conos (Kozlowski y Constantinidou, 1986).

En relación al germoplasma, *Abies* adolece de limitaciones extensivas a todo el género, como lo son los altos porcentajes de semillas vanas, lo que se asocia con una inadecuada polinización, irregularidades genéticas, y una errática dispersión del polen (Franklin, 1974). Las dificultades en la dispersión del polen y en la polinización pueden estar relacionadas con la posición de las inflorescencias masculinas en la parte media de la copa y las inflorescencias femeninas en la parte apical; así como por la preferencia de las especies de oyamel, de ocupar laderas muy pronunciadas (30 a 90%), lo que hace de la fecundación un proceso restringido y eventual, normado en gran medida, por la velocidad y la dirección del viento.

La semilla de *Abies religiosa* por lo general, tiene porcentajes de viabilidad irregulares, del orden del 15% (Nieto de Pascual, 1995b) o superiores al 80% (Camacho, 1996), lo que depende, entre otras razones, de la calidad de los lotes y de su procedencia y del almacenamiento. Sin embargo, es común que sean inferiores a 50%, valor que tiende a reducirse significativamente en función del tiempo, pues su calidad embrionaria es sensible a la temperatura, forma, y duración del almacenamiento (Camacho y Oliveira, 1988), la viabilidad alcanza porcentajes de 3 ó 4% con una severa pérdida del contenido de humedad, que se ha registrado entre 10 y 11% después de ocho meses en refrigeración entre -3 y 3°C (Carrillo *et al.*, 1980); al año de colecta de las semillas, se espera una pérdida de la viabilidad del 100% (Nepamuceno, 2003 comunicación personal.)²

² Jefe del Laboratorio de Germoplasma Forestal. Centro Nacional de Investigación Disciplinaria en Conservación y Manejo de Ecosistemas Forestales. INIFAP. México, D. F.

A pesar de la experiencia en manejo silvícola y producción de planta, y del conocimiento sobre la influencia de los factores ambientales sobre su desarrollo, el problema de la propagación masiva del oyamel en forma artificial todavía no ha sido resuelto en forma satisfactoria, debido a la baja supervivencia en campo que muestran las plantas cultivadas; así, es cada vez mayor la tendencia de substituir a la especie en los territorios en los que debe estar, tanto por sus competidores naturales, por ejemplo el aile, como por la selección de especies alternativas para efectos de reforestación.

De los factores bióticos, además de la depredación, la infestación por insectos y la infección por hongos, la vegetación del sotobosque – básicamente la herbácea- supone el agente principal de competencia con las plántulas de repoblación, ya que consume altos porcentajes de la humedad disponible en las capas superiores del suelo (Shearer y Schmidt, 1970 *in* Musálem *et al.*, 1991). Si bien el efecto puede no verificarse durante la germinación, es factible que incida sobre el desarrollo de las plantas, al afectar la disponibilidad de agua, misma que es interceptada por otras plantas, en su camino para incorporarse al suelo.

En el caso del oyamel (*A. religiosa*) se sabe que la temperatura está muy vinculada con la apertura del dosel y la presencia de hojarasca, porque la primera permite la entrada de luz solar, y la segunda conserva el calor (González, 1985).

Por lo que se refiere al substrato, Rzedowski (1988) ha indicado que los suelos tienden a conservar sus características físicas y mecánicas más o menos semejantes en la comunidad de *Abies religiosa*, lo que se ha podido corroborar al comparar los análisis de suelo analizados de estos bosques en puntos muy alejados geográficamente (Nieto de Pascual *et al.*, 1998). No se espera, entonces, una variabilidad significativa en este componente que resulte relevante para efectos de regeneración, salvo la temperatura del mismo y el contenido de humedad.

El problema, finalmente, consiste en que la especie no se regenera como sería deseable en condiciones naturales, aún cuando se tienen resultados parciales en este sentido con algunas plantaciones en el Desierto de los Leones, en Cuajimalpa y en Sierra del Ajusco desde

1999 (Álvarez, comunicación persona³ I). Por lo tanto, para tratar de entender lo que sucede, es necesario evaluar el comportamiento de la especie y tratar de aislar los factores que mayor influencia ejerzan sobre sus etapas iniciales.

El estudio de la regeneración está relacionado con la conservación de las especies, que por su gran diversidad y endemismo en México ha sido y se ha definido como tema principal para el estudio de la Ecología. Particularmente para las especies forestales de clima templado y templado-frío que tienen una extensa distribución en el territorio nacional, el tema se ha tratado más frecuentemente por medio de la evaluación de plántulas *in situ*, pero también es igualmente valioso conocer el origen de esas plántulas desde la producción de semilla. Definir la frontera entre los dos enfoques es una decisión operativa, pues son parte de un ciclo completo que se vincula a través de procesos fisiológicos continuos.

En la presente investigación de la regeneración natural de *Abies religiosa* se abordó el estudio de los conos y sus semillas, como aspectos iniciales, se evaluó su dispersión, y el efecto de los principales depredadores de la semilla en el suelo, así como el del substrato natural del bosque y cómo afecta la presencia de herbáceas en el sotobosque durante el establecimiento de las plántulas.

Con base en todo lo anterior, se plantearon los objetivos que se indican a continuación.

Objetivo general:

Definir el efecto de los factores microecológicos que inciden sobre el crecimiento y desarrollo de las etapas iniciales de la regeneración de *Abies religiosa*.

Objetivos particulares:

1. Determinar la producción, la viabilidad y la distribución de semillas de *Abies religiosa* procedentes de bosques naturales.
2. Estimar el efecto de la depredación de las semillas de *Abies religiosa* por aves y roedores.

³ Ing. Rafael Alvarez, Comisión de Recursos Naturales del Gobierno del Distrito Federal

3. Conocer el efecto de la calidad del substrato sobre la germinación de las semillas y la supervivencia de plántulas de *Abies religiosa*.
4. Establecer la influencia de la cantidad de luz sobre la germinación de las semillas y el desarrollo de plántulas de *Abies religiosa* en condiciones controladas.
5. Evaluar la competencia entre la vegetación del sotobosque y las plántulas de *Abies religiosa*.

Para lograr los objetivos planteados, se diseñaron experimentos en campo, en vivero, en invernadero y en laboratorio, para lo cual se obtuvieron semillas de tres procedencias, y se trabajó en cuatro zonas diferentes.

II. ANTECEDENTES

La información sobre *Abies* es abundante, pues es uno de los géneros más antiguos, con una gran diversidad representada por 60 especies y 15 variedades (Franco, 1950) que posteriormente han sido reclasificadas en un total de 39 especies, 17 variedades y nueve híbridos, que en conjunto, tienen una enorme distribución en el mundo, sobre todo en el Hemisferio Norte. Es, por lo tanto, un género que ha sido muy estudiado desde distintos enfoques, entre los que destacan las aportaciones extranjeras referentes a Norte América porque comprende un territorio muy amplio, integrado por Alaska, Canadá y Estados Unidos, donde se tienen registradas nueve especies con cuatro variedades y dos híbridos (Liu, 1971).

Para México el número de especies de *Abies* es variable según la fuente (Martínez, 1953; Franco, 1950; Liu, 1971), pues existen discrepancias taxonómicas importantes respecto a la clasificación de especies nuevas como *A. flinckii* y *A. colimensis* (Rushforth, 1989). No obstante, con base en los registros de los principales herbarios nacionales se tienen identificadas nueve especies y siete variedades (Nieto de Pascual *et al.*, 1995). Estudios genéticos reconocen algunas asociaciones evolutivas que pueden modificar dicha clasificación (Fournier, comunicación personal⁴). Sobre el género y particularmente sobre *Abies religiosa* hay contribuciones interesantes desde hace varios años, tanto por su distribución y variedad como por su importancia ecológica y formas de uso.

A continuación se consignan algunas citas en un orden cronológico, que aportaron datos relevantes para los aspectos que se incluyen en este estudio.

Fowells y Stark (1965) encontraron que la sequía es un factor determinante para la regeneración natural de *Abies concolor* (Gard. et Glend.) Hoop. y de otras coníferas. La regeneración más lenta se verificó para el oyamel, y la máxima supervivencia, en general, ocurrió en las pendientes aclareadas en las que se removió la vegetación del sotobosque.

Gordon (1970) estudió dos especies del oeste de los Estados Unidos, *Abies magnifica* A. Murr. y *Abies concolor*, de las cuales la segunda está presente en México, en los estados de Baja California y Sonora.

⁴ Dr. Glenn Fournier, investigador visitante del Instituto de Ecología (UNAM).

Mediante experimentos en vivero, el autor determinó que la intensidad del luz influye negativamente sobre su establecimiento y supervivencia de tal manera que a mayor intensidad, la mortalidad aumentar. En trabajo de campo, Seidel (1979) identificó una tendencia muy semejante a la anterior para *Abies magnifica* y *Abies religiosa* en dosel abierto, lo que el autor atribuye al efecto de la deshidratación del substrato.

En relación a la germinación y supervivencia de plántulas de *A. concolor* y *A. magnifica* bajo condiciones controladas, Barbour *et al.* (1990) registraron baja supervivencia para las 2000 semillas de ambas especies, incorporadas tanto en campo como en cámaras de crecimiento, después de un año de siembra. Definieron que los microhábitats sombreado/mésicos favorecen a las dos especies, los abiertos/xéricos favorecen a la primera, y los abiertos/mésicos a la segunda. Estos resultados los han utilizado para explicar la transición entre la dominancia de la primera y de la segunda especie de abetos en términos altitudinales.

Cui y Smith (1991), al enfocarse sobre las relaciones agua-planta, fotosíntesis y supervivencia de *Abies lasiocarpa* (Hook.) Nutt., mencionaron que las plántulas de un año de edad registraron 90% de mortalidad en sotobosque abierto; lo contrario se presentó para sitios sombreados después del primer año, y el segundo en sitios abiertos. Concluyeron que las diferencias en temperatura y en las relaciones agua-planta por sitio son factores importantes que determinan el establecimiento de las plantas.

Hawkins *et al.* (1999) evaluaron el efecto de la temperatura sobre el crecimiento de *Pseudotsuga menziesii* (Mirbel) Franco y de *Abies amabilis* (Dougl.) Forbes. Concluyeron que éste incrementa la captura de nutrimentos, pero que su concentración decrece con la tasa de crecimiento como resultado de la dilución, de modo que las plántulas de rápido crecimiento fueron más eficientes en el uso de nutrientes que las plántulas de crecimiento lento. Del primer al segundo año, las concentraciones de nutrientes de plántulas decrecieron en el segundo, lo que indica que el crecimiento nuevo fue un receptáculo más fuerte para nutrientes.

De estudios recientes en México, Aguirre *et al.* (2003^a) presentaron un análisis de la estructura espacial y diversidad de ecosistemas forestales mixtos irregulares, con presencia de *Picea chihuahuana*

Martínez, *Pseudotsuga mensiezii*, *Cupressus lindleyi* Klotzsch* y *Abies durangensis* Martínez en el que se desarrolló una descripción cuantitativa de la estructura espacial de los ecosistemas. Del estudio concluyeron que el oyamel no conforma grupo puros y crece frecuentemente rodeado de árboles de otras especies. hicieron comparaciones con varias especies forestales. Aguirre *et al.* (2003b) realizaron otro estudio comparativo sobre crecimiento e incremento en un rodal mixto incoetáneo con *Pinus ayacahuite*, *P. hartwegii*, *Pseudotsuga mensiezii* y *Abies vejari*. Sus resultados indican que *A. vejari* adquiere un mayor incremento volumétrico que *Pinus ayacahuite* y que *P. hartwegii*, y un incremento en el DAP y área basal en menor tiempo que dichas coníferas.

Referente a *Abies religiosa*, los estudios descriptivos más completos que se conocen hasta ahora por su enfoque ecológico-silvícola de toda la comunidad son los realizados por Madrigal (1967), y por Manzanilla (1974). Ambos producidos como tesis de distinto nivel profesional, han trascendido como referencias permanentes por la riqueza de información que reúnen.

Así, el primer autor abordó, tanto las características ambientales en las que se presenta la especie, como datos sobre la producción de semilla y regeneración. En este sentido indicó que se manifiesta irregular en el Valle de México, y le otorgó un carácter heliófilo a la especie porque tiene buenos desarrollos en condiciones de dosel abierto. Fernández (1987) obtuvo resultados similares en el Parque Nacional La Malintzin, en el estado de Tlaxcala. En un bosque protegido del Estado de Puebla, Cervantes y Cuevas (1981) observaron que la regeneración más profusa se presentaba hacia el borde de la masa forestal y lo asociaron, principalmente, con la captura de luz.

Manzanilla (1974) por su parte, estableció que la regeneración natural de la especie en los bosques de la Sierra Nevada y del Nevado de Colima, depende de una correcta dosificación de luz, de tal manera que los rodales muy densos no la reciben en las capas inferiores por la intercepción de las ramas de los árboles, y los muy iluminados tienen un sotobosque que compite de forma ventajosa con las plántulas de oyamel; define que con una cobertura -entendida como la proyección de la copa- entre 41 y 80% del terreno, la regeneración es exitosa.

* *Cupressus lusitanica* Mill. (Rzedowski y Rzedowski, 2001).

González G. (1985) trabajó en la Estación Experimental Forestal Zoquiapan, Estado de México para determinar las condiciones ambientales necesarias para la germinación y el crecimiento de la especie, bajo tres aperturas de dosel (abierto, cerrado e intermedio), y cuatro tratamientos al suelo previos a la siembra de la semilla (suelo natural, sin modificación alguna; suelo desnudo, al remover la cubierta vegetal y la hojarasca; roza y quema; y, roza, quema e incorporación del mantillo). Sus resultados indican que las condiciones más favorables fueron: dosel cerrado, suelo natural y el correcto depósito de la semilla, lo que interpreta como el comportamiento tolerante a la sombra de la especie. Logrado el establecimiento, el dosel debe ser abierto gradualmente para favorecer el crecimiento de las plántulas. En una aproximación más analítica, González Guillén *et al.* (1991) concluyeron que la germinación natural de las semillas en el piso forestal depende de la temperatura y de la humedad del substrato, lo que favorece su desarrollo en condiciones de poca luz.

En el mismo año, Musálem *et al.* (1991) destacaron que la menor mortalidad de plántulas de esta especie se da en dosel cerrado y atribuyeron como causa primordial del problema de su regeneración natural a un establecimiento deficiente.

Sánchez-Velázquez *et al.* (1991) analizaron la estructura de una población de oyamel en el Cofre de Perote, Ver., y llegaron a una conclusión cercana a la señalada en el párrafo anterior, en el sentido de que la regeneración exitosa de *Abies religiosa* se da bajo dosel cerrado.

Huante *et al.* (1991) en un estudio dendrocronológico con la especie de interés desarrollado en Michoacán, confirmaron que la precipitación se asocia positivamente con el crecimiento de los árboles especialmente durante la primavera en los meses de marzo y mayo. Del mismo modo, la temperatura tiene un efecto muy importante en este aspecto, por la media de enero y de febrero.

Ángeles (1998) consideró aspectos ecológicos básicos *in situ* para la germinación y desarrollo inicial de diferentes especies de coníferas, de lo que concluyó que la hojarasca mayor a 0.5 cm de espesor, el musgo *Thuidium delicatum* (Hedw.) Mitt, el líquen *Peltigera polydactyla* (Neck) Hoff. y un hongo microscópico del género *Fusarium* favorecen la mortalidad de plántulas de *Abies religiosa*.

Cuevas y Zamora (comunicación personal⁵) señalan que en ensayos experimentales realizados durante 2000 y 2001 en los viveros de San Luis Tlaxiátemalco, en Milpa Alta, D. F., con el propósito de producir planta de calidad para efectos de reforestación del Valle de México, a plántulas de *Abies religiosa* se les inocularon hongos ectomicorrizógenos (*Boletus* aff. *edulis* Bull. Ex Fr. Pante, *Suillus granulatus* (L. Fr.) Kuntze, *Pisolithus tinctorius* (Michelli ex Pers.) Coker & Couch y *Rhizopogon* sp. Fr. & Nordholm); los resultados observados a la fecha indican desarrollos iniciales notables en términos de vigor, tanto en cobertura como en altura, respecto a los resultados obtenidos con plántulas no micorrizadas.

En el XV Congreso Mexicano de Botánica, se presentaron diversos estudios sobre ecología, fisiología y conservación de *Abies religiosa*, referentes a incendios forestales, dendrocronología, fitopatología, contaminación, colonización, distribución, asociaciones y cultivo de tejidos. Keiman y Franco (2001) describieron que el establecimiento de las plántulas únicamente ocurre con la apertura de claros como una consecuencia de la competencia con otras especies del sotobosque, pero que la intensidad de aclareo provocado por el hombre pone en riesgo la conservación de la especie arbórea y, consecuentemente, la hibernación de la mariposa monarca (*Danaus plexippus* (L.)).

En el VI Congreso Mexicano de Recursos Forestales, Gómez y Horwarth (2003) dieron a conocer los resultados de un estudio sobre síntomas de saturación de nitrógeno en *Abies religiosa* de los bosques cercanos a la Ciudad de México; éstos indican desórdenes nutricionales, con deficiencias de P, K y Mn y una mayor concentración de B y Zn en el follaje, y concluyeron que se encuentran en el estado 1 de saturación de nitrógeno.

Específicamente sobre el efecto de agentes microecológicos en los procesos de regeneración natural bajo condiciones experimentales sobre *Abies religiosa*, se incorporan estudios afines en cada uno de los capítulos que se presentan a continuación.

⁵ Investigadoras del CENID-COMEF [INIFAP]

III. LAS ZONAS DE ESTUDIO

III.1 CAMPO EXPERIMENTAL FORESTAL SAN JUAN TETLA.

Estas instalaciones pertenecen al Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP), y se consigna como la primera procedencia de la que se obtuvo semilla de *Abies religiosa* para experimentación, pues el material se recolectó en el invierno de 1994-1995. De ahí mismo se obtuvo el material utilizado para el estudio de sustratos.

Boyás (1993) puntualiza los datos básicos que describen al lugar como se indica a continuación:

El Campo se localiza en la falda oriental del Iztaccíhuatl, aproximadamente a 25 kilómetros al suroeste de la ciudad de San Martín Texmelucan, en el municipio de Chiautzingo, estado de Puebla, entre las coordenadas geográficas que corresponden a los paralelos $19^{\circ}10'30''$ y $19^{\circ}13'00''$ latitud norte, y los meridianos $98^{\circ}36'10''$ y $98^{\circ}32'47''$ longitud oeste del meridiano de Greenwich. Tiene una superficie aproximada de 1580 ha, y sus límites altitudinales son de 3000 a 3600 msnm. (Figura 1).

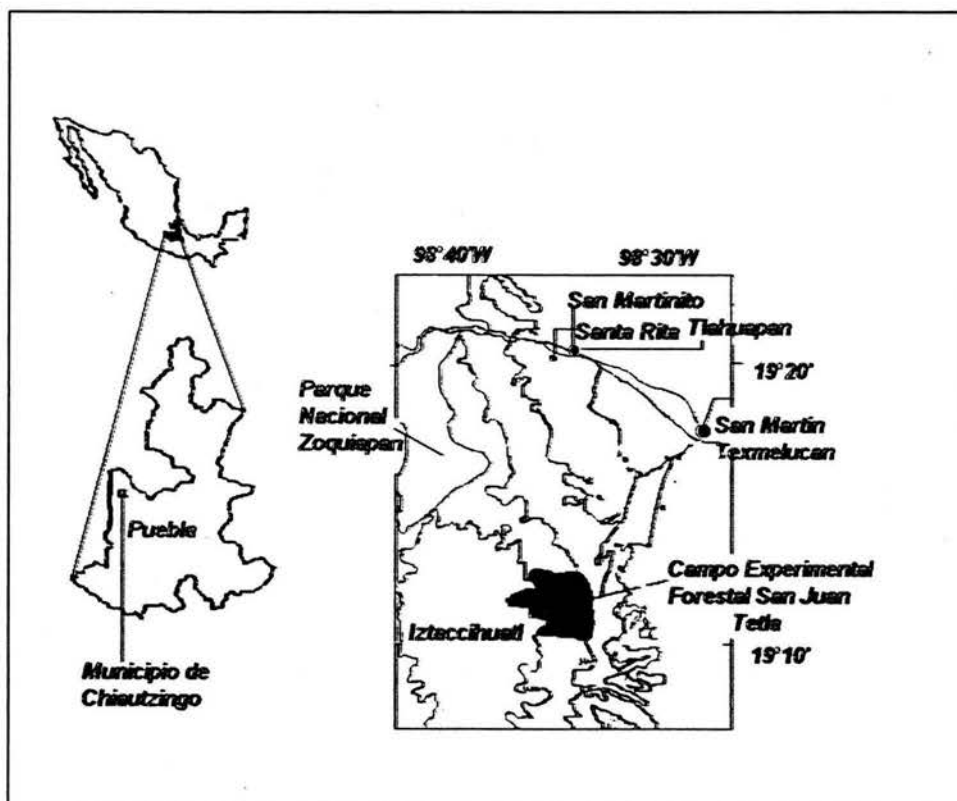


Figura 1. Localización del Campo Experimental Forestal San Juan Tetla

La fórmula del clima del lugar es $C(w_2)(w)(b')ig$, que describe un templado semifrío con verano fresco largo, el más húmedo de los semifríos subhúmedos, con lluvias de verano, isotermal (oscilación de la temperatura menor de 5°C) tipo Ganges (mes más caliente antes de junio). La precipitación pluvial total anual es de 1300 mm, aproximadamente, concentrándose el 90% de la misma, de abril a octubre. El promedio de humedad relativa anual es de 52%, con variaciones del 4 al 100%. La temperatura media es de 8°C , con máximas de hasta 22°C durante abril y mayo, mínimas de 7.5°C de diciembre a febrero; la máxima media de 14°C y la mínima media de 2.6°C . Los vientos dominantes tienen dirección suroeste y velocidad media de 1.2 m/seg.

La vegetación de la zona está representada por coníferas entre las que destacan las asociaciones de bosque de *Pinus montezumae* Lamb, *P. ayacahuite* var. *veitchii* Shaw., *P. hartwegii* Lindl., *Pinus leiophylla* Schltl. et Cham., *Pinus pseudostrobus* Lindl., *Pinus teocote* Schltl. et Cham., *Abies religiosa* (HBK) Schltl. et Cham., y las latifoliadas que coexisten con ellas con mayor frecuencia, *Alnus jorullensis* ssp. *jorullensis* HBK. y *Quercus laurina* Humb. et Bonpl.

El bosque de oyamel ocupa una superficie aproximada de 120 ha, y forma masas puras o mezcladas con *Pinus ayacahuite* var. *veitchii*. Se distribuye sobre las cañadas hacia el oeste del Campo, donde la topografía favorece a las poblaciones forestales al no facilitar el acceso. Se reconocen cinco estratos verticales; algunos árboles alcanzan alturas superiores a los 40 m y diámetros mayores a 1.00 m. Se ha calculado que alrededor del 30% de sus existencias es susceptible de aprovechamiento (Acosta, 1993 in Alvarado y Manzola, 1993) (Figura 2).

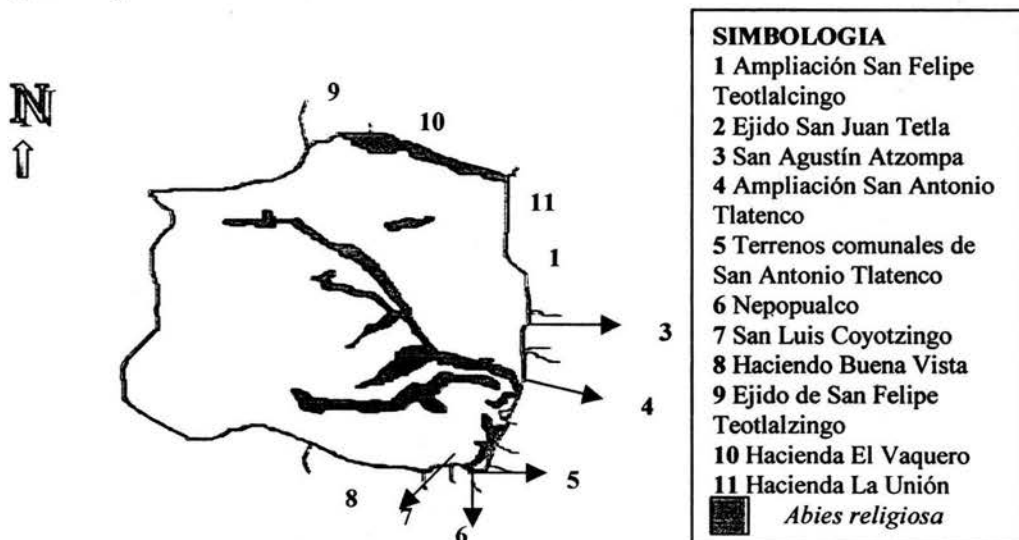


Figura 2. Bosque de *Abies religiosa* en el C. E. F. San Juan Tetla, Pue.

II. 2 PARAJE "EL PANTEÓN" DE RÍO FRÍO

Esta zona ha sido seleccionada como sitio de colecta de conos para la producción de plántulas en vivero, por la Comisión de Recursos Naturales (CORENA) del Gobierno del Distrito Federal. De aquí proceden la segunda y la tercera muestra de semilla que se recolectó en el invierno de 1996-1997 y de 1997-1998.

Las coordenadas geográficas se establecen entre el paralelo 19°21'55" latitud norte, y el meridiano 98°41'33" longitud oeste, variando los valores correspondientes a los segundos, pues es alrededor de este número que se ubica el sitio. Dentro de los territorios próximos al volcán Iztaccíhuatl (SPP, 1981; SARH, 1994), el lugar pertenece al Municipio de Ixtapaluca, Estado de México (Figura 3).

De acuerdo al registro de la estación meteorológica ubicada a los 19°20' latitud norte y los 98°54' longitud oeste a 3000 msnm, la fórmula climática de la zona es C(w''₂)(w)(b')ig, que indica un clima templado subhúmedo, con dos estaciones lluviosas separadas por una temporada seca corta en el verano y una larga en la mitad fría del año (invierno y primavera), con cociente P/T mayor de 55.0. La de lluvia se concentra (91.6%) en los meses más húmedos, y 2.7% de la precipitación pluvial ocurre en invierno. El mes más lluvioso se presenta en verano. Semifrío, con verano fresco y largo, temperatura del mes más caliente entre 6.5°C y 22°C, temperatura media anual entre 5°C y 12°C, isothermal, oscilación menor de 5°C, marcha tipo Ganges (mes más caliente antes del solsticio de verano) (García, 1973; Cruz, 1983).

Sin embargo, en el lugar de recolecta, la fórmula climática es la siguiente: Cb'(w₂)(w)ig w'', que parece más cercana con lo que describe García (1975), como clima semifrío con verano fresco largo, en donde "... las asociaciones vegetales dominantes incluyen bosques de oyameles y ...tienen la característica de poseer una temperatura media anual inferior a 12°C".

La altitud en el lugar es de 3100 m, y la vegetación forestal que se ha registrado está representada por *Abies religiosa*, *Pinus hartwegii*, *P. montezumae*, *P. rudis* Endl., *P. teocote* Schltd. et Cham., y a menor altitud, por *Quercus laurina* Humb. et Bonp. (INIFAP, 1997).

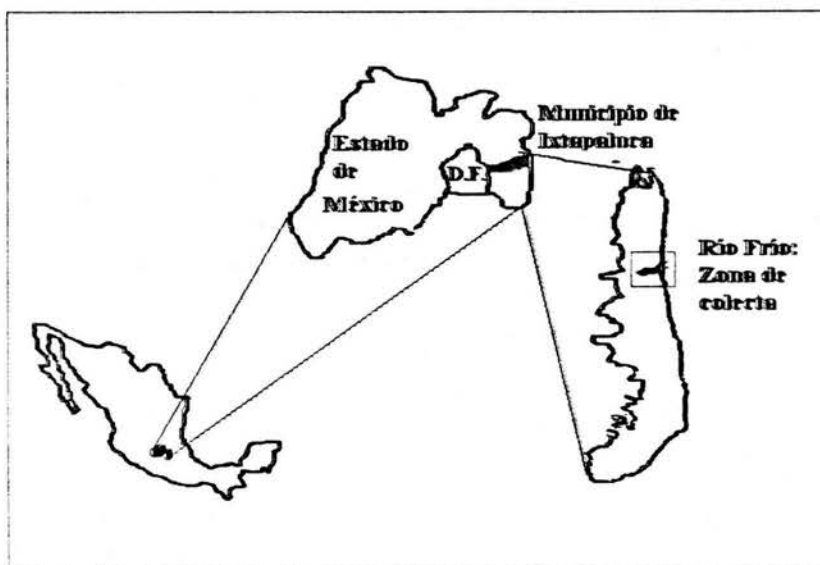


Figura 2. Localización de la zona de colecta de semilla en Río Frío, Estado de México.

III. 3 Estación Experimental Forestal Zoquiapan.

Pertenece a la División de Ciencias Forestales y Ambientales de la Universidad Autónoma Chapingo.

El campo se localiza al noroeste del volcán Iztaccíhuatl en la parte sureste del Parque Nacional Zoquiapan, entre los límites del estado de Puebla con el Estado de México, al que pertenece, dentro del municipio de Ixtapaluca. Se ubica entre las coordenadas geográficas de los paralelos $19^{\circ}12'30''$ y $19^{\circ}20'00''$ latitud norte, y los meridianos $98^{\circ}42'30''$ y $98^{\circ}30'00''$ longitud oeste del meridiano de Greenwich. (Figura 4).

La vía de acceso es la autopista México, D. F.-Puebla, por la desviación a la derecha en el kilómetro 83, en la zona conocida como Llano Grande, Río Frío, Edo. de Méx.; a partir de ese punto, la Estación se localiza a 11 kilómetros de distancia, por camino de terracería.

El clima se caracteriza por una temperatura media anual de 7.4°C, con valores extremos de 30°C en el verano y 1.8°C en el invierno. La precipitación pluvial es de 1000 mm anuales, 75% de la cual se concentra de junio a septiembre, con algunas heladas entre diciembre y enero.

Abarca una superficie de 1, 638.5 ha, en donde los afloramientos volcánicos son comunes, y el intervalo altitudinal es de 3000 a 3700 m. Los suelos son profundos, de textura franco-arenosa, ricos en materia orgánica y derivados de cenizas volcánicas, ligeramente ácidos, con ph entre 5.5 y 7.1. Las principales especies forestales

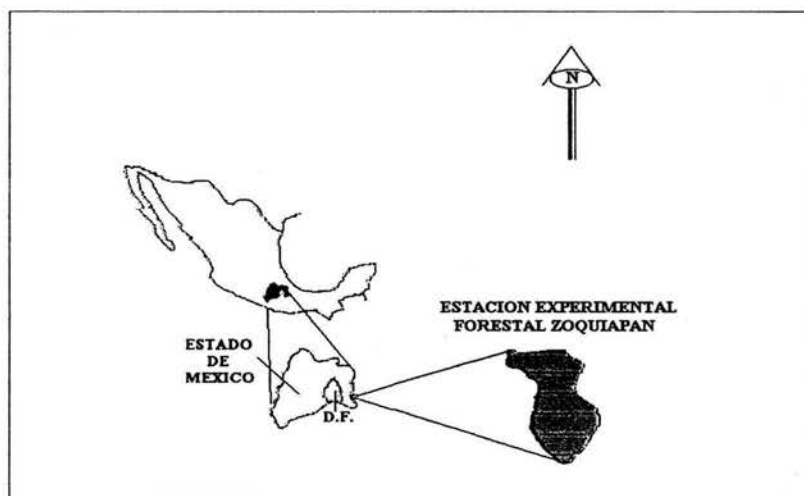


Figura 4. Localización de la Estación Experimental Forestal Zoquiapan

del lugar son: *Pinus hartwegii*, *P. montezumae*, *P. ayacahuite* var. *veitchii*, *P. leiophylla*, y *Abies religiosa*. Se presentan además rodales de *Cupressus lindleyi* Klotzsch., *Alnus firmifolia* Fern. y *Quercus* spp. El bosque de oyamel cubre alrededor de 10% del área (Rey, 1975 y Rodríguez, 1976 in González-Guillén, 1985).

En este lugar se establecieron los experimentos sobre lluvia y depredación de las semillas.

III. 4 VIVERO FORESTAL DE CHAPINGO

Este vivero es propiedad de la División de Ciencias Forestales y Ambientales de la Universidad Autónoma Chapingo, y su propósito es la experimentación científica con fines académicos.

Se localiza a 2 kilómetros de la Universidad hacia el poblado de Huexotla, municipio de Texcoco, en el Estado de México; su ubicación geográfica está consignada a la entrada del lugar, entre el paralelo 19°29'46" latitud norte, y el meridiano 98°51' longitud oeste. (Figura 5).

Su fórmula climática $C(w_o)wb(i')g$ define un clima templado subhúmedo, el más seco de los subhúmedos, cociente P/T menor de 43.2, lluvia invernal entre 5% y 10.2% de la precipitación total anual. Temperatura media del mes más frío -3°C y máxima de 18°C , verano fresco y largo (temperatura media del mes más caliente inferior a 22°C , con poca oscilación entre 5°C y 7°C , marcha tipo Ganges, (junio, antes del solsticio de verano) (García, 1973.).

Se ubica a 2260 m de altitud, y ocupa una superficie de 7.5 ha. Los suelos son feozem de textura media.

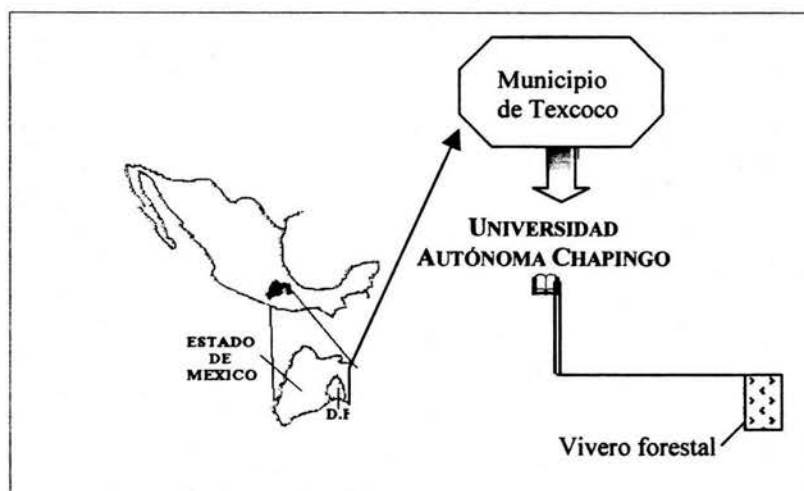


Figura 5. Localización del Vivero Forestal Chapingo

Básicamente, su infraestructura consiste en dos construcciones pequeñas utilizadas para albergar herramientas, equipos y material de siembra, riego y trasplante, patios para manejar los substratos, un invernadero con cristales de acceso restringido, y dos naves de invernadero ligero de estructura metálica y polietileno. Cuenta con un gran número de platabandas, y un sistema de irrigación eficiente.

Se cultivan coníferas principalmente, y una gran variedad de latifoliadas, cuya temporalidad, seguimiento, duración y especies dependen de la demanda para fines experimentales.

Ahí se establecieron los experimentos del efecto del tipo de substrato, de la intensidad de sombra y de competencia con la vegetación sotobosque.

IV. ESTUDIOS Y EXPERIMENTOS

IV.1 CONOS Y SEMILLAS

IV.1.1 INTRODUCCIÓN

Abies religiosa se regenera mediante reproducción sexual, por lo que es determinante conocer detalladamente los eventos que conducen a la producción de conos y semillas, así como las características de dichas estructuras. Esta es una especie monoica que produce sus estróbilos en el tercio superior de la copa, mientras que los conillos masculinos se desarrollan en la parte media de la misma.

Martínez (1953), se refirió a las inflorescencias masculinas como "(estructuras) laterales oblongas y romas, de 12 a 14 mm de largo por 5 mm de ancho, de color violáceo... protegidas por mucha resina"; y a las inflorescencias femeninas como "...conillos subcilíndricos de 7 cm de largo con las brácteas rojizas de margen rasgado blanco y translúcido, y llevan en el centro una banda longitudinal".

A partir de la posición que las dos ocupan en la copa del árbol, y considerando que la polinización en las coníferas es anemófila (Cronquist, 1977), se espera ésta sea deficiente en el género *Abies* (Franklin, 1974), a lo que no es ajena la especie de interés. Pese a lo anterior, la formación de semilla se verifica, reiniciándose así la posibilidad de incorporar nuevos individuos a las poblaciones forestales.

Los conos del oyamel que contienen a la semilla, son "...erguidos, cilíndrico-oblongos, romos, rara vez cortamente oblongos, resinosos, casi sésiles o con pedúnculos de 5 a 9 mm, ...de color violáceo a moreno-violáceo con la edad, miden de 10 a 16 cm de largo por 4 a 6 cm de ancho; solitarios...Las escamas, casi uniformes, cuneadas, de 28 a 35 mm de largo por 12 a 28 mm de ancho, ápice redondeado y entero; bordes laterales eroso-denticulados. Brácteas espatuladas, exertas y reflejadas, sobresaliendo de 8 a 10 mm, morenas, rasgadas, en su parte superior con una punta triangular aguda" (Martínez, 1953).

Las semillas contenidas en las brácteas vienen por pares, por lo general ambas fértiles, por lo general, 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 por 5 mm de ancho...aladas", y el

tamaño del ala es 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 (Figura 6).

La semilla puede presentarse en algunas de las siguientes condiciones:
 1) Con la cavidad vacía, en cuyo caso se dice que está vana, lo que implica que no se ha formado ningún embrión, el que tiende a ser confundido con el megagametofito o saco embrionario que lo rodea. Esta semilla no tiene ninguna repercusión en la regeneración de la especie.

2) Con la cavidad ocupada por un embrión, resultante de la fecundación de la oosfera por el gameto masculino. Se le denomina semilla viable, en tanto que ofrece la capacidad de producir una plántula con posibilidades de establecerse y llegar a reproducirse (Bonner, 1989). El embrión se extiende a lo largo de toda la cavidad del saco embrionario y presenta tres secciones claramente diferenciadas: radícula, hipocotilo y cotiledones (Figura 7).



Figura 6. Ramilla y estructuras reproductivas de *Abies religiosa* (Martínez, 1953).

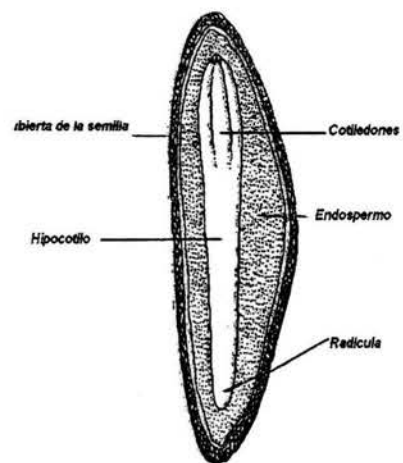


Figura 7. Corte longitudinal de una semilla de *Abies* (Franklin, 1974)

3) Con la cavidad parcialmente ocupada por un embrión que solamente ocupa del 30 al 80% del espacio, en cuyo caso se habla de un embrión inmaduro o poco desarrollado. Esto puede significar que no tendrá una viabilidad satisfactoria, o bien que el cono del que procede la semilla se colectó en época temprana dentro del periodo de maduración de conos, lo que no permitió a los embriones alcanzar su total desarrollo.

4) Con la cavidad ocupada por huevecillos o estadios de desarrollo diverso de insectos. Lo anterior es un evento casual cuando se trata de especies facultativas u oportunistas que se alimentan de otros recursos además de estas semillas. Sin embargo, se ha determinado una especialización de algunos insectos en función de estructura reproductiva, de la especie forestal y del tipo de semilla (Bohart y Koerber, 1972).

Para *Abies religiosa* se han identificado tanto organismos consumidores del cono y depredadores de las semillas así como los que completan su ciclo de vida dentro de la cavidad de la semilla. La información es muy profusa, y dentro de ella destaca el efecto destructor de *Apolychrosis ferruginus* Pogue, y *A. synchysis* Pogue que son barrenadores del cono que pueden causar el 20 y hasta el 90% de daño a las cosechas, respectivamente. *Dioryctria pinicolella* (Zell.) ataca los conos y se le detecta porque deja excrementos en la superficie del cono que se mezclan con la resina. Otros insectos relacionados con el daño a estructuras reproductoras del oyamel son: *Barbara* sp., *Megastigmus* sp., *Lonchea polita* y *Rossebiela* sp. (Cibrián et al., 1986).

5) Con la cavidad ocupada por un embrión necrosado, lo que eventualmente se extiende a los tejidos que lo recubren. Esta situación se da por infección de microorganismos u hongos. Este material se desecha.

A pesar de que existe gran experiencia en recolección y manejo de semillas forestales en México, sobre conos y semillas de *Abies religiosa* se tiene información aislada relativa a su descripción, y condiciones de almacenamiento para conservar su viabilidad. Entre ellos se pueden citar a Carrillo et al., (1976), y a Camacho y Oliveira (1988), cuyas contribuciones se refieren a la pérdida paulatina de viabilidad de la semilla, aún bajo condiciones de refrigeración. Al revisar antecedentes referentes a esta especie en particular, no se encontraron reportes. Por lo tanto, el estudio actual se planteó como el inicio de una

descripción del taxón que permitiera entender su comportamiento desde los componentes fundamentales de su regeneración, es decir, las características de sus elementos reproductivos, para continuar con los principales factores que inciden sobre ella.

Así, se plantearon los siguientes objetivos:

- 1) Describir las características del cono y de las semillas de *Abies religiosa*.
- 2) Determinar la producción de semillas de *Abies religiosa* y su viabilidad, en un bosque natural.

IV.1.2. MÉTODOS Y MATERIALES

La época de recolección se programó con base en las observaciones fenológicas citadas por varios autores para la especie.

Abies religiosa es considerada una conífera con reproducción anual; sin embargo, Madrigal (1967) destacó que la especie requiere de un periodo de dos años para completar su ciclo reproductor, durante los cuales se presenta una fase vegetativa simultánea con una de floración y una segunda fase vegetativa posterior, que se presenta en individuos adultos y en jóvenes, aunque éstos nunca hayan fructificado.

La recolección de conos se realizó durante la primera semana de enero de 1997, pues se recomienda que se efectúe en la segunda mitad del periodo de maduración, cuando se espera que la semilla ya no dependa fisiológicamente del árbol, ni para alimentarse ni para obtener agua (Kramer y Kozłowski, 1960).

Río Frío fue el sitio de colecta sugerido por el personal técnico de la Comisión de Recursos Naturales del Distrito Federal (CORENA) con base en el área de distribución de la especie en la región central del país (INIFAP, 1997).

El manejo de los conos se hizo siguiendo técnicas tradicionales, basadas en las recomendaciones de Patiño *et al.* (1983). Se recolectaron conos de oyamel que se depositaron en sacos de yute de 25 kg cada uno.

Del total de conos recolectado se seleccionaron al azar 100, a los que se les midió: el largo (tomado de la base del cono al ápice), y el ancho (tomado sobre el diámetro a la mitad del cono), con un calibrador

Vernier; el peso fresco se midió con una balanza analítica de precisión de 1000 g Sactorius kilomat. Concluido lo anterior, cada cono se guardó en una bolsa de papel de estrasa, identificando a cada ejemplar con un número secuenciado del 1 al 100, que se marcó con lápiz graso color negro; se selló la abertura para evitar pérdida de su contenido.

Las 100 bolsas numeradas se expusieron al sol durante 24 días en turnos de 6 a 8 horas, de manera que el proceso de pérdida de humedad se asemejara al que se presenta bajo condiciones naturales; esta opción se prefirió a la del uso de horno, por la irrepetibilidad de la muestra. La pérdida total de humedad se confirmó al presionar el cono y advertir el desprendimiento de las brácteas del raquis. El contenido de cada bolsa se colocó en la misma balanza indicada anteriormente para determinar su peso seco.

El conteo, desalado y remoción de las capas envolventes de las semillas y otras impurezas, se hicieron en forma manual, a fin de evitar la ruptura de los tegumentos (Niembro, 1980) y de conservar la totalidad del contenido por cono. Al término del proceso, las semillas procedentes de cada cono fueron pesadas en una balanza analítica de precisión de 1 g Sactorius kilomat. Posteriormente, se colocaron en sobres de papel encerado, sobre los que se identificó el número de cono con marcador rojo indeleble.

La conservación de las semillas se hizo atendiendo a las recomendaciones para especies de coníferas, particularmente para diversas especies de oyamel (*Abies grandis* (Dougl.) Lindl.; *A. magnifica* A. Murr; *A. nobilis* (Dougl.) Lindl.), de 5 a $<8^{\circ}\text{C}$ (Harrington, 1972), por lo que se refrigeraron a 5°C ; el período de almacenamiento a dicha temperatura fue de 7 días, para sembrarlas poco después.

En el análisis de las semillas, se determinó su tamaño, y su capacidad germinativa. La primera característica se evaluó con un separador de tamaños de semillas BCC ubicado en las instalaciones del banco de semillas del Vivero de San Luis Tlaxialtemalco (CORENA)

La capacidad germinativa del lote se calculó mediante germinación directa. Se sembraron todas las semillas contadas por cada cono, en cajas de Petri de cristal de 9 cm, sobre papel filtro, a razón de 50 semillas por caja en distribución espiral, de tal modo que se pudiera evitar su amontonamiento, y por consecuencia la transmisión de infecciones. El periodo de siembra duró diez días. Se utilizaron

simultáneamente cuatro germinadoras Seedburo Modelo 1000 FAATR de dos cámaras tipo gabinete con anaqueles, con control de luz y de temperatura, que se estabilizó a 24°C. Las observaciones se hicieron durante fue de 30 días, en los cuales se aplicó riego con aspersor manual cada 48 horas; la germinación se registró cada siete días.

La ocurrencia de la germinación se registró con la aparición de la radícula (Niembro, 1992) a partir de los 5 mm de longitud, y su coloración se manifestó de blanco a rosa con distintos grados de intensidad hasta violeta; si la coloración era verde a negro, se consideró necrosada. Las semillas germinadas se retiraron de las cajas.

Al término del periodo de germinación, las semillas no germinadas se refrigeraron en sus mismas cajas, a fin de conservar su estado de desarrollo al momento de retirarlas de las germinadoras. Se les practicaron pruebas de análisis radiográfico, mediante un sistema de rayos X, Faxitron Modelo 43804 de Hewlett Packard, y placas radiográficas de 8 x 10 ", colocadas a distancia focal de 50 cm (de la Garza y Nepamuceno, 1986). Paralelamente, se les aplicó el análisis de viabilidad mediante una solución al 1.5% de 2,3,5 cloruro de trifenil y tetrazolio, a 40°C por una hora (Camacho, 1994a), para lo cual se utilizó un horno eléctrico y envases de vidrio de color ambar con tapón esmerilado, o bien con los mismos envases cubiertos con plástico negro de forma envolvente a temperatura ambiente por 24 horas.

Para el análisis de los datos, se utilizó el programa de cómputo Statistical Analysis System, en sus versiones 1994 y 1998, y Statistical Graphic System (1998). Con este soporte se aplicaron las siguientes pruebas: análisis de distribución de frecuencias de cada una de las variables que describen a los conos; análisis de correlación simple entre ellas y análisis de regresión.

IV.1.3 RESULTADOS

En el Cuadro 1 se reúne la información estadística descriptiva de las dimensiones de las variables medidas.

Cuadro 1. Análisis de las estadísticas descriptivas de las características de los conos y semillas de *Abies religiosa* procedentes de Río Frío, Estado de México

	Variable	Mínimo	Media	Máximo	Rango	Desviación Estándar	Coefficiente de Variación	Error Estándar	Límite inferior al 95%	Límite superior al 95%	Mediana	Moda
C O N O S	Peso fresco	50.00	123.96	300.00	250.00	52.49	42.34	5.24	113.54	134.37	110.00	100
	Peso seco	30.00	62.390	125.00	95.00	20.64	33.09	2.06	58.29	66.48	55.00	50
	Contenido de humedad	16.00	46.90	73.33	57.33	12.26	26.14	1.22	44.47	49.33	50.00	50
	Largo	7.20	11.52	15.70	8.50	1.74	15.12	0.17	11.17	11.86	11.30	11
	Ancho	3.60	4.98	6.50	2.90	0.53	10.78	0.05	4.87	5.08	5.00	5
S E M I L L A S	Número total	215.00	394.11	574.00	359.00	90.20	22.88	9.02	376.21	412.00	383.50	380
	Peso	5.50	17.09	35.80	30.30	6.03	35.32	0.60	15.89	18.29	16.25	18
	Germinadas	42.00	147.14	358.00	316.00	70.57	47.96	7.05	133.13	161.14	131.00	73
	Proporción de germinadas	9.94	37.82	80.89	70.95	16.75	44.29	1.67	34.50	41.14	34.02	
	No germinadas	48.00	246.97	471.00	423.00	89.96	36.42	8.99	229.11	264.82	244.00	137
	No germinadas viables	20.00	80.10	174.00	154.00	32.14	40.46	3.24	73.66	86.53	75.00	80
	No germinadas no viables	15.00	166.87	375.00	360.00	71.72	42.97	7.17	152.63	181.10	153.50	148

Los valores de largo y ancho de los conos [apéndice] son muy cercanos a los descritos para la especie [Martínez, 1953].

El peso de las semillas corresponde a 16.33% y hasta 34.60% del peso del cono, lo que significa que el mayor porcentaje de éste lo conforman las alas, las brácteas, la resina y las impurezas que en ella quedan adheridas. El peso promedio individual de cada semilla fue de 0.0433 g

El contenido de humedad resultó alrededor del 50% en la mayoría de los casos, y si las semillas pesan poco, como se indicó en el párrafo anterior, la pérdida de humedad la debe sufrir preferentemente el resto del material. Esto sugiere que la semilla no debe afectarse, cuestión que se ha documentado bajo el argumento de que las coníferas pueden someterse a una severa deshidratación de los conos y no generarse daño fisiológico a las semillas (Kramer y Kozlowski, 1960).

El número de semillas por cono es un indicador de la productividad del lote; el número de semillas por kilogramo fue de 23,054.

Con respecto al tamaño de las semillas, 71.43% quedó agrupado en la categoría que corresponde a la apertura de 5 mm; 13.86% en la de 4.50 mm; 11% en la de 3.75 mm y 3.71% en la de 4.00 mm.

La capacidad germinativa de las semillas se determinó mediante la prueba de germinación directa. La segunda semana fue crucial, ya que entonces se presentó el mayor número de semillas germinadas (Cuadro 2), lo que corresponde al 66.3% del total (Figura 8). La capacidad germinativa calculada de todo el lote fue de 37.33%.

Cuadro 2. Germinación de las semillas

D I A	Semillas germinadas /día	Total Acumulado de Semillas germinadas	D I A	Semillas germinadas /día	Total Acumulado de Semillas germinadas	D I A	Semillas germinadas /día	Total Acumulado de Semillas germinadas	D I A	Semillas germinadas /día	Total Acumulado de Semillas germinadas
1	0	0	8	1059	2645	15	576	11915	22	104	14487
2	0	0	9	2429	5079	16	159	12074	23	108	14595
3	0	0	10	1755	6829	17	976	13050	24	20	14615
4	56	56	11	1301	8130	18	847	13897	25	61	14676
5	263	319	12	1114	9244	19	189	14086	26	23	14699
6	610	929	13	1216	10460	20	180	14266	27	15	14714
7	657	1586	14	879	11339	21	117	14383	28	0	14714
1ª. Semana = 1586			2ª. Semana = 9753			3ª. Semana = 3044			4ª. Semana = 331		

Las pruebas de rayos X aplicadas a las semillas no germinadas revelaron que 45% estaban llenas, 42% vacías, 10%, parcialmente llenas y 3% infestadas por insectos. Al someter los embriones de las semillas llenas a la prueba de tetrazolio, resultó que sólo 33% estaban vivos.

Los datos de las pruebas de viabilidad confirman lo obtenido por germinación directa; es importante señalar que son resultados globales, pues a nivel individual, el porcentaje de germinación por cono varió entre 9% y 80%.

A partir de la información reunida en el Cuadro 1, se pudieron establecer las correlaciones entre las variables como se indica en el Cuadro 3.

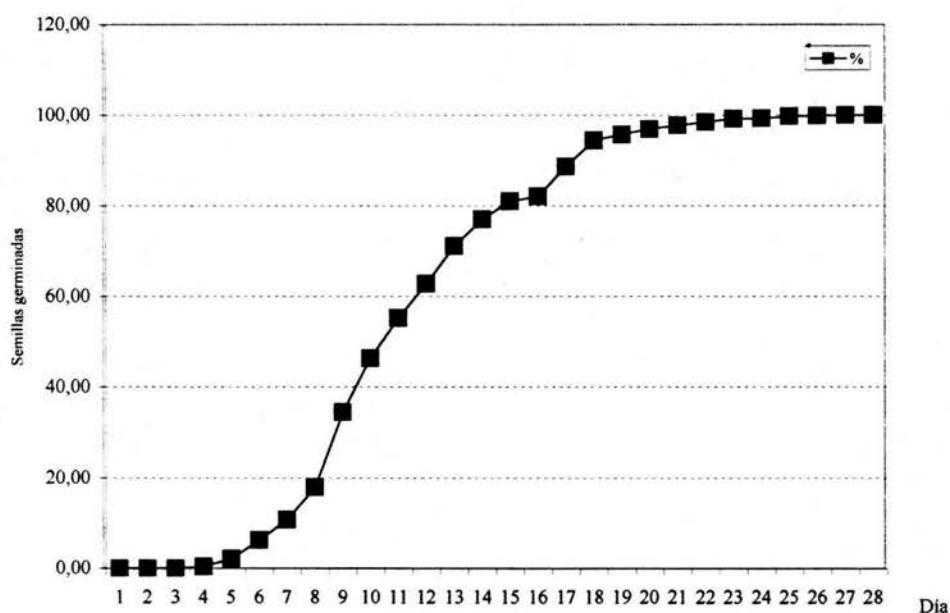


Figura 8. Porcentaje acumulado de semillas germinadas de *Abies religiosa*

Cuadro 2. Matriz de correlación entre las características de los conos y las semillas de *Abies religiosa*

Variable	Peso Fresco del Cono	Peso Seco del Cono	Contenido de Humedad del Cono	Largo del Cono	Ancho del Cono	Número de Semillas	Peso de Semillas	Semillas Germinadas	Proporción de Semillas Germinadas	Semillas no Germinadas	Semillas no Germinadas viables	Semillas no germinadas no viables
Peso Fresco del Cono	1.00000											
Peso Seco del Cono	0.81532 <.0001	1.00000										
Contenido de Humedad del Cono	0.58718 <.0001	0.08933 0.3768	1.00000									
Largo del Cono	0.75875 <.0001	0.78325 <.0001	0.21340 0.0330	1.00000								
Ancho del Cono	0.75382 <.0001	0.73831 <.0001	0.26087 0.0088	0.75499 <.0001	1.00000							
Número de Semillas	0.68735 <.0001	0.77806 <.0001	0.13556 0.1787	0.85418 <.0001	0.69818 <.0001	1.00000						
Peso de Semillas	0.81511 <.0001	0.88622 <.0001	0.19579 0.0509	0.84877 <.0001	0.75950 <.0001	0.89065 <.0001	1.00000					
Semillas Germinadas	0.39509 <.0001	0.46991 <.0001	0.01212 0.9047	0.36997 0.0002	0.37411 0.0001	0.39463 <.0001	0.47158 <.0001	1.00000				
Proporción de Semillas Germinadas	0.01117 0.9122	0.03928 0.6980	-0.07046 0.4860	0.08642 0.3926	-0.01345 0.8943	-0.12054 0.2322	-0.01128 0.9113	0.83533 <.0001	1.00000			
Semillas no germinadas	0.37927 <.0001	0.41153 <.0001	0.12642 0.2101	0.56626 <.0001	0.40659 <.0001	0.69313 <.0001	0.52312 <.0001	-0.38878 <.0001	-0.77616 <.0001	1.00000		
Semillas no germinadas viables	0.29059 0.0034	0.31611 0.0014	0.08484 0.4014	0.43254 <.0001	0.33779 0.0006	0.48313 <.0001	0.36451 0.0002	-0.25678 0.0099	-0.55871 <.0001	0.68587 <.0001	1.00000	
Semillas no germinadas no viables	0.34441 0.0005	0.37334 0.0001	0.12023 0.2335	0.51480 <.0001	0.35734 0.0003	0.65108 <.0001	0.49143 <.0001	-0.37162 0.0001	-0.72107 <.0001	0.944437 <.0001	0.40838 <.0001	1.00000

De los descriptores de los conos, la correlación entre el peso fresco y el peso seco es muy alta (0.81532); entre el peso seco y el peso fresco con el largo y ancho del cono, las correlaciones son significativas, lo que confirma lo esperado entre el tamaño y el peso. La correlación más alta del contenido de humedad se presentó con el peso fresco (0.58718) como era de esperarse, y también la única significativa con las demás variables.

Existen correlaciones importantes entre el largo de los conos y el número de semillas (0.85418), entre el peso de los conos y el peso de semillas (0.81511 y 0.88622) para peso fresco y peso seco, respectivamente) y el número de semillas (0.89065). Esto confirma que se presentan más semillas, si los conos son más grandes y con mayor peso. Lo mismo ocurre con el diámetro o ancho del cono (V5), pero los valores son menos pronunciados.

El peso de las semillas se asocia preferentemente con las dimensiones del cono (largo y ancho) más que con el peso del mismo.

La proporción de semillas germinadas por cono se correlaciona fuertemente con la otra forma de definir la germinación que corresponde al número de semillas germinadas (0.83533) pues significan lo mismo, pero se expresan de forma diferente. Sin embargo, la correlación de estas características no fue significativa con las de largo y el ancho del cono.

La viabilidad se asoció significativamente con el número de semillas no germinadas (0.68587), pero el valor de correlación es todavía más alto con las no viables(0.94437); también se verificó correlación significativa entre las viables y las no viables de las semillas no germinadas (0.40838). Se correlacionaron con el número de semillas, como era de esperarse, y destaca la correlación de las no viables.

IV.1.4. DISCUSIÓN

Las dimensiones de los conos de la muestra estudiada (7.20 a 15.70 cm de largo por 5 a 6.50 cm de ancho) están próximas al rango incluido en la descripción original para la especie (10 a 16 cm de largo, por 5 a 9 de ancho, Martínez, 1953), pero son más chicas, y más cercanas en el ancho a lo indicado por Rzedowski (2001) que los describe entre 4 y 6 cm; los valores modales son de 11 cm para la primera variable, y de 5

cm para la segunda, aún cuando el coeficiente de variación es alto para el largo (42.34) y más bajo para el ancho (33.09).

La producción de semilla es superior a la registrada para la especie, al haberse identificado un promedio de 394 semillas por cono con mínimos de 215 y máximos hasta de 574, contra 235 a 310 en otras localidades (Carrillo *et al.*, 1976). El número de semillas por kilogramo obtenido (23,054) no es muy lejano a lo calculado para una colecta efectuada en la falda occidental del Volcán Popocatepetl, en donde el número de semillas por kilogramo fue de 23,334 (Madrigal, 1967) la diferencia equivale a 1 g, aproximadamente.

El tamaño de las semillas y su proporción es congruente con lo esperado para la mayoría de las semillas de las coníferas; la concentración del 71.43% de las semillas en un solo tamaño pudiera indicar que el mayor número de ellas procede del 80% del cuerpo del cono, y que éste no tiene una forma cónica acusada, sino más bien tiende a ser una estructura en forma de huso con ápice achatado, cuyos diámetros se reducen desde la parte media hasta los extremos, en donde las semillas tienden a ser menos numerosas y de menor tamaño.

De acuerdo al análisis practicado a los valores de conos y semillas, además del peso, y del largo y el ancho, el número de semillas es una característica inherente al cono. La viabilidad se comporta como una variable independiente, lo que confirma su condición de impredecible a partir de las características físicas del cono.

La germinación del lote de semillas se desarrolló de manera semejante a la de las semillas de coníferas en general, manifestando su emergencia más alta entre los días 8 al 14; el tiempo medio de germinación fue de 11.643 días, que es similar al calculado (11.11 días) para un lote de la misma especie procedente del Campo Experimental Forestal San Juan Tetla. Pue. (Nieto de Pascual, 1995).

El porcentaje de germinación por cono promedio es de 37.82%, pero aún dentro de la muestra estudiada, se tienen valores muy contrastantes entre 8 y 80% lo que explica el valor del coeficiente de variación en esta variable y en el número de semillas germinadas, que son los más altos entre todas las variables (44.29 y 47.96, respectivamente). Lo interesante ería conocer la procedencia de los conos de germinación más alta por árbol, lo que quedaría sujeto a la comprobación en función de la varianza entre los valores de viabilidad

entre los conos del mismo árbol. Para efectos de una cosecha eficiente, es necesario determinar si se confirma una relación de alta productividad entre algunos lotes que revelen porcentajes de germinación por cono altos, lo que es especialmente significativo cuando se trata de especies que por lo general, registran bajos porcentajes de germinación, como sucede con *Abies*. En el caso particular de la muestra estudiada, la capacidad germinativa obedece a una mayor proporción de embriones no-vivos, lo que es común al género. Madrigal (1967) dio a conocer un porcentaje de germinación de 45% para una localidad del Popocatepetl, mientras que Camacho (1996) registró una germinación de 76 a 80% en una localidad cercana a la anterior; comparativamente, los resultados de la muestra estudiados son inferiores. En el caso particular de la muestra estudiada, la variación de los valores puede estar asociada con la procedencia a nivel de lote de cada cono, pues la selección de los mismos se hizo al azar. Sin embargo, al comparar estos valores con el valor máximo medio de 83% reportado para *Pinus ayacahuite* var. *veitchii* (Roezl) Shaw. (Camacho, 1994b), que es la especie con la que coexiste preferentemente *Abies religiosa* en la zona, el contraste es notorio, y éste pudiera ser poco conveniente para las posibilidades del desarrollo inicial del oyamel, por un lado, además del hecho de que *P. ayacahuite* produce semillas de mucho mayor tamaño que *Abies*.

Es predominante un bajo potencial germinativo, que igualmente es el resultado de la ponderación de los valores de germinación y de viabilidad de toda la muestra. Aún cuando la curva de germinación presenta en la segunda semana un incremento muy importante, el proceso se suspende de forma drástica; este mismo comportamiento se ha observado en germinaciones en substrato forestal, lo que hace suponer que es inherente a la especie estudiada.

Destacan las semillas no-germinadas no-viables. Esto concuerda con datos reportados para *Abies amabilis* (Dougl.) Forb., *A. concolor* (Gord.) Engelm. y *A. magnifica* A. Murr. en los que se han encontrado porcentajes del 35 al 93% de semillas vanas. Esta condición se ha postulado como una característica del género *Abies*, aunque su origen es incierto y se ha asociado con causas diversas tales como: procedimientos incorrectos de recolección y manejo de conos y semillas, irregularidades genéticas, adversidades ambientales, y daños causados por insectos (Franklin, 1974; Bramlett *et al.*, 1977), además de otras que se han explicado como eventos prezygóticos o postzygóticos, como son: el aborto de óvulos en la prefertilización o en la postfertilización, la

ausencia de polinización, la inviabilidad del polen, la ausencia de fertilización con la consecuente producción de semillas arrugadas vacías, sin embrión o con embrión delgado o encogido (Hartman y Kester, 1982), o el aborto temprano de embriones. Igualmente, puede obedecer a incompatibilidad prezygótica involucrada en el paso del polen por el canal micropilar, germinación del polen, crecimiento del tubo polínico y fertilización. Esto se ha observado en otros géneros de coníferas como *Larix*, del que se han identificado las causas para *L. occidentalis* Nutt, *L. decidua* Mill. y *L. leptolepis* (Sieb. et Zucc) Gordon (Owens *et al.*, 1994).

IV.1.5. Conclusiones

Las características físicas de los conos de *Abies religiosa* describen una muestra dentro de los límites de tamaño esperados para la especie pero son, en general, más chicos, ya que se contabilizó un número muy reducido de conos sobresalientes en talla, peso o número de semillas. La pérdida de peso por el contenido de humedad corresponde al 50% del de los conos, y no obedece al peso de las semillas sino al resto de las estructuras del cono. El principal contraste se manifiesta en la capacidad germinativa, pues se encontró un intervalo ponderado entre el 26.61% y el 65.65%, y el coeficiente de variación es el más alto de todas las variables. El tamaño de las semillas tiende a reunirse preferentemente en una sola dimensión, lo que sugiere la predominancia de un solo tamaño, lo que puede estar asociado con la forma del cono. La viabilidad de las semillas es una característica independiente de las del cono.

IV. 2. LLUVIA DE SEMILLAS

IV.2. 1. INTRODUCCIÓN

La lluvia de semillas es un evento que en la mayoría de las coníferas, ocurre en una sola aportación, cuya duración está influenciada por las condiciones climáticas. Graber (1970 *in* Spurr y Barnes, 1992) observó que durante un año semillero caliente y seco, la semilla cayó en un periodo de tres semanas; mientras que en ambiente húmedo y frío, se retardó el inicio y se prolongó la caída de semillas por más del doble de tiempo.

En las coníferas la liberación de las semillas se produce por un proceso paulatino de deshidratación de las brácteas y de incremento en el peso de la semilla, lo que es favorecido por una reducción de la humedad relativa, que resulta de una mayor aportación de luz solar por períodos más largos del día, y la ausencia de precipitación pluvial.

La caída de la semilla es casuística e impredecible y afecta de forma diferente a cada semilla, en función del sitio donde quede depositada, de la posición en que quede colocada, de la profundidad del substrato a la que se acomode, de su permanencia en el sitio, además de la calidad embrionaria que contenga. El sitio, entonces, es de gran importancia para la germinación de la semilla, porque implica que el propágulo esté o no en contacto con los componentes ecológicos fundamentales (agua, aire, luz y nutrimentos), en la proporción en la que la especie lo demanda.

Para que ocurra la germinación, el sitio debe albergar un substrato húmedo que haya logrado conservar agua de lluvia. Esto permitirá la hidratación de las semillas, que suaviza las cubiertas. El agua es esencial para la activación enzimática en los tejidos de reserva o de crecimiento del embrión; las enzimas alfa y beta amilasa hidrolizan los almidones en maltosa, y ésta, a su vez, en glucosa, que al metabolizarse, se utilizará en la síntesis de nuevo material, es decir, será traslocada. Igualmente, es importante en la hidrólisis de lípidos y de proteínas (Niembro, 1979).

Durante este proceso, la semilla pierde peso debido a que sufre una alta tasa de oxidación y que la radícula y el epicotilo comienzan a crecer, incrementando su peso a expensas de las reservas contenidas en los cotiledones o en el endospermo (Kozlowski, 1979).

La temperatura es el factor que más afecta a las semillas porque incide sobre la respiración, la síntesis de auxinas y la velocidad de transporte de sustancias disueltas (Devlin, 1976). La reacción a la temperatura de las semillas es diferente aún dentro de la misma especie y de la misma procedencia o lote. Los mejores resultados de germinación se obtienen bajo temperaturas alternadas, en un intervalo entre 10 y 30°C, presenciándose las más altas durante el día (18 y 24°C) y las más bajas en el transcurso de la noche. Esta condición se manifiesta, en particular durante el verano, cuando tiene lugar la germinación de las semillas de la mayoría de las coníferas. Si la temperatura cambia de forma súbita, la germinación se suspende.

El oxígeno se incorpora inmediatamente después de la hidratación de la semilla y es necesario para estimular su germinación, porque es receptor de electrones en la respiración, y porque es un elemento primordial para degradar las sustancias de reserva almacenadas en los cotiledones o en el endospermo, lo que se incrementa muy rápido en esta etapa, de manera más acentuada en el embrión que en el megagametofito. Cuando se presenta a bajas concentraciones en el suelo forestal, las semillas pueden manifestar signos de dormición, y eventualmente morir, lo que sucede con las semillas de *Abies* (Camacho, 1994a).

La luz es un factor demandado en forma variable por las especies forestales, pues la mayoría de las semillas de coníferas no la requieren para germinar. La luz roja (6550 angströms) actúa como estimulante, y el rojo lejano (7350 angströms) como inhibidor, pudiéndose establecer una reacción reversible entre ambas. La ocurrencia o supresión de la germinación depende de cuál irradiación fue recibida al último. La influencia de la luz roja se multiplica si le sigue el infrarrojo, y si al infrarrojo le sigue el rojo, la germinación continúa (Kozlowski, 1971). Por lo general, la germinación de las semillas de coníferas demanda de bajas intensidades de luz; la máxima germinación total y la más rápida tiene lugar en días con períodos de luz de 8 a 12 horas.

Aún cuando se liberen las semillas, es muy probable que mueran antes, de germinar, si las condiciones ambientales descritas no se presentan. En el caso de *Abies*, que tiende a tener porcentajes bajos de viabilidad, esto es crítico porque de lo contrario se limita aún más

la probabilidad de éxito de las semillas y, consecuentemente, de que se establezcan nuevas plántulas.

El viento es el agente más importante en la dispersión de las semillas, pero a pesar de que favorezca la posibilidad de extender las poblaciones y ocupar nuevos territorios, la velocidad y la dirección son características que ponen en riesgo su germinación al inducir una deposición lejana de las condiciones microecológicas adecuadas (Camacho, 1994b).

Abies es dispersado por el viento, como sucede con las semillas aladas de las coníferas (Baker, 1934). El ala debe poseer una superficie grande, ser firme y de peso reducido; puede tener una o varias capas de células, y estar recubierta por una cutícula que ayude a evitar que se humedezca. Son estructuras simples, adheridas a la semilla. En sus partes más delgadas, está constituida por una epidermis de paredes gruesas derivadas de las brácteas de los conos, y en sus partes de mayor espesor, incluye algunas capas supraepidérmicas (Fahn and Werker, 1972).

Sobre la liberación de las semillas de *Abies* se tienen los resultados del estudio de Noble y Ronco (1978), quienes trabajaron con *Picea engelmanni* (Parry) Engelm. y *Abies lasiocarpa* en terrenos sometidos a corta en Colorado, Estados Unidos de Norteamérica. Ambas especies registraron porcentajes altos de semillas muertas, pero el número calculado de semillas liberadas es semejante entre ellas. Respecto a la viabilidad de las semillas, Houle (1992), por ejemplo, calculó 70% de mortalidad en semillas de *A. balsamea* (Linn.) Mill. depositadas en el suelo.

La información disponible sobre *Abies religiosa* se refiere a la fenología (Madrigal, 1967) y anatomía de la semilla, principalmente, pero se desconocen datos específicos de lluvia de semillas; ante una especie cuya regeneración natural es incierta, este aspecto del ciclo biológico es importante si se considera como un indicador del potencial esperado.

Así, se diseñó un experimento con los siguientes objetivos:

Evaluar el aporte potencial de semillas de oyamel en un bosque natural.

Conocer la distribución de dicho aporte en función del tiempo.
Determinar la viabilidad de las semillas colectadas.

IV.2.2. MÉTODOS Y MATERIALES

El experimento se realizó en el bosque de oyamel de la Estación Experimental Forestal Zoquiapan, Edo. de Méx. en un rodal de bosque cerrado dentro del Paraje "Piedras Blancas", porque corresponde a un área de uso restringido.

Las semillas se recolectaron mediante trampas cuyo diseño se basó en las recomendaciones de Acosta (1986) quien realizó un estudio semejante con *Pinus montezumae*. Se elaboraron 36 trampas con armazón de madera de 0.50 x 0.50 x 0.50 m en cuatro lados; la cara superior estuvo cubierta con tela de gallinero de 0.7 cm de diámetro de apertura de la criba para evitar la depredación por aves y la pérdida de material; y la cara inferior estuvo sin cubierta pero en contacto con el suelo, de modo que no quedara espacio para que entraran roedores. Se seleccionaron siete árboles al azar en una superficie de 2 hectáreas, debajo de los cuales se colocaron de 5 a 7 trampas, a distancias diferentes, en función del diseño de la copa, por lo que no siguen un patrón de distribución regular ni las distancias fueron las mismas en todos los casos (Figura 9).

El periodo de recolección de semillas fue de febrero a abril de 1999, y las visitas se realizaron cada 14 días. Cuando se encontraron semillas enterradas, se revisaron para evaluar su estado de conservación y su viabilidad. Las semillas reunidas en cada trampa se cuantificaron y se guardaron en sobres de papel manila. Este material se llevó al Laboratorio de Germoplasma Forestal del CENID-COMEF y sólo del 50% se analizó su viabilidad mediante técnicas convencionales (germinación directa y una solución al 1.5% 2,3,5 cloruro de trifeníl y tetrazolio). De todos los árboles seleccionados se tomaron las medidas dasométricas.

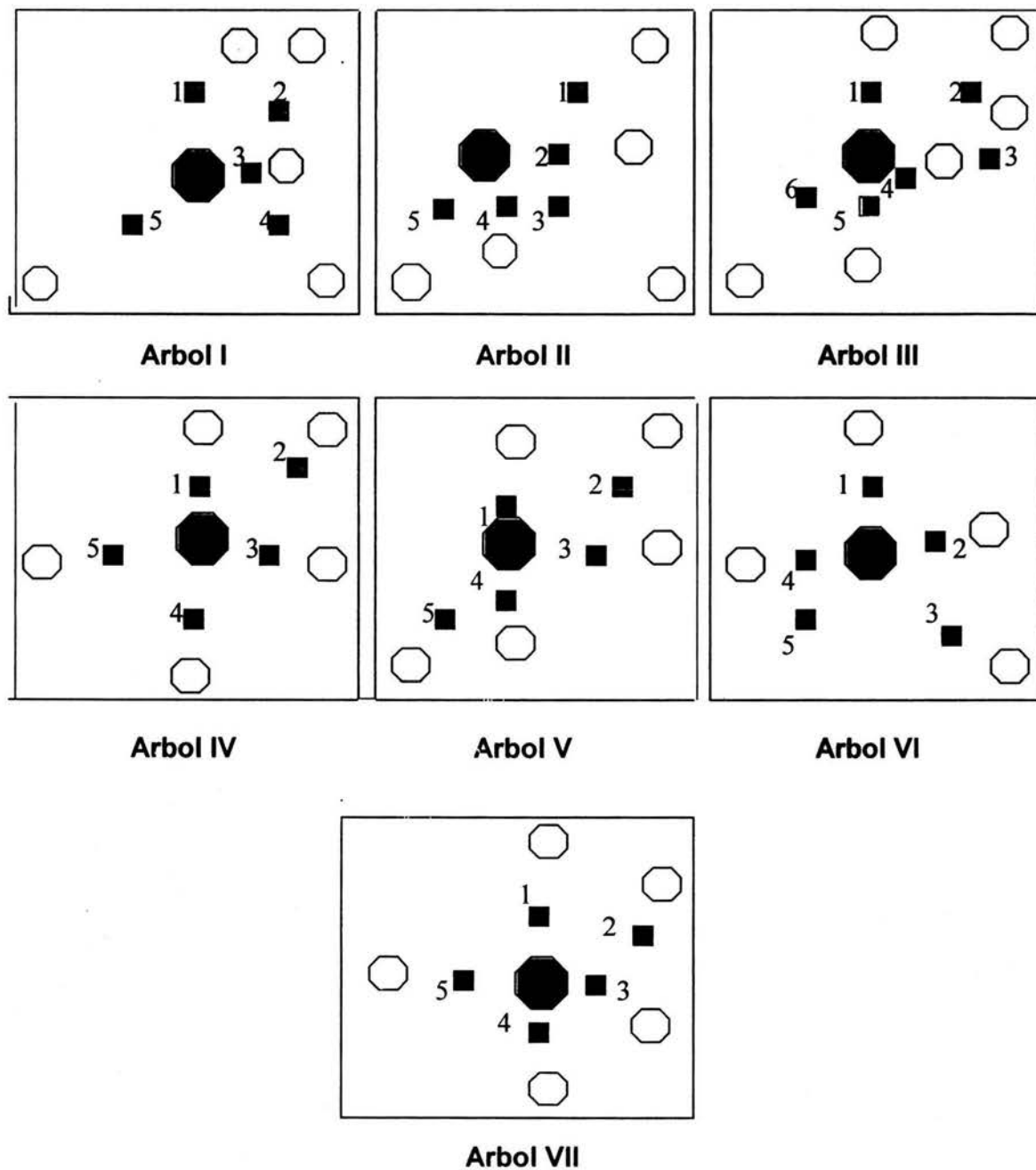


Figura 9. Disposición espacial de las trampas por árbol

IV.2.3. RESULTADOS

En el Cuadro 1 se ordenan los resultados de la colecta efectuada durante el periodo de liberación de semillas en 1999.

Cuadro 1. Semillas de oyamel recolectadas durante el invierno y la primavera temprana de 1999. E.E.F. Zoquiapan, Méx.

FECHA	DÍA DE RECOLECTA	PERIODO DE OBSERVACIÓN (DÍAS)	NÚMERO TOTAL DE SEMILLAS/TRAMPA
Febrero 9	1°	1	161
Febrero 25	2°	6	397
Marzo 11	3°	18	554
Marzo 25	4°	30	323
Abril 8	5°	42	301
Abril 29	6°	60	16

En un análisis exploratorio para identificar alguna tendencia en la liberación de las semillas de oyamel, se ordenaron los datos de recolecta en términos de tiempo (Figura 10)

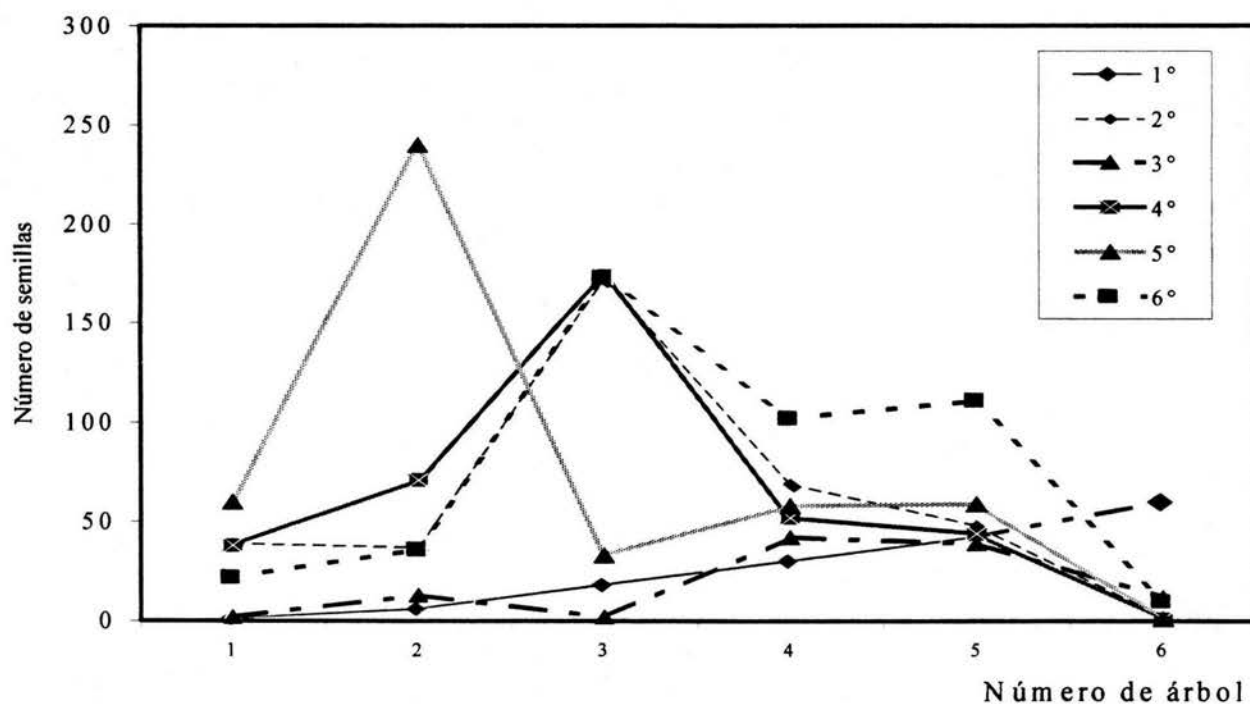


Figura 10. Liberación de la semilla en relación al tiempo

El análisis de medias por periodos individuales (Cuadro 2), indica que no existe una relación entre los periodos y la aparición del evento.

Cuadro 2. Análisis de medias de la dispersión de las semillas de oyamel por periodos individuales

DIAS DE OBSERVACION	NÚMERO DE ARBOLES	NÚMERO DE SEMILLAS Mínimo	MEDIA	NÚMERO DE SEMILLAS Máximo	DESVIACIÓN ESTÁNDAR
1	7	2.00	23	77.00	15.43
6	7	8.00	56.71	165.00	65.80
18	7	3.00	79.14	191.00	61.33
30	7	13.00	47.14	113.00	16.84
42	7	15.00	45.85	78.00	22.34
60	7	1.00	3.57	12.00	3.67

En el Cuadro se ordenan los datos de recolecta de semillas por árbol, por fecha, su desviación estándar y media.

Cuadro 3. Número de semillas de oyamel recolectadas por árbol

FECHA	SEMILLAS	No. ARBOL							Total
		1	2	3	4	5	6	7	
19/02	Total	10	2	37	15	10	10	77	161
	Media	2	0.40	6.16	3.00	2.00	2.00	15.40	
	D. E.	1.24	0.54	5.49	2.82	3.93	1.87	10.62	
25/02	Total	165	8	82	13	17	54	58	397
	Media	33.00	1.60	13.66	2.60	3.40	10.80	11.60	
	D. E.	67.65	2.07	19.77	2.60	4.33	11.23	10.11	
11/03	Total	48	3	90	5	181	191	36	554
	Media	9.60	0.60	15.00	1.00	36.20	38.20	7.20	
	D. E.	18.14	0.89	25.13	0.70	32.36	47.02	6.72	
25/03	Total	45	48	113	14	84	13	13	330
	Media	9.00	9.60	18.83	2.80	16.80	2.60	2.60	
	D. E.	14.45	11.97	12.02	2.68	18.78	1.94	3.20	
8/04	Total	39	42	63	15	59	78	25	321
	Media	7.80	8.40	10.50	3.00	11.80	15.60	5.00	
	D. E.	9.36	3.20	10.11	2.91	8.58	21.12	3.31	
29/04	Total	6	12	0	0	1	4	2	25
	Media	1.20	2.40	0.00	0.00	0.20	0.80	0.40	
	D. E.	2.68	3.91	0.00	0.00	0.44	1.78	0.89	
Total		313	115	385	62	352	350	211	1788

La información referente a la acumulación de semillas con respecto a las variables dasométricas de los árboles seleccionados se muestra en el Cuadro 4.

Cuadro 4. Distribución del número de semillas en relación a las variables dasométricas.

NÚMERO DE ARBOL	NÚMERO. DE SEMILLAS	ALTURA (m)	DAP (cm)	PROFUNDIDAD DE COPA (m)	FUSTE LIMPIO (m)	COBERTURA (m ²)
1	313	30	62	15	15	11.31
2	115	28	45	12	16	5.02
3	385	35	80	22	13	14.31
4	62	25	52	19	6	2.82
5	352	35	60	20	15	15.31
6	350	35	72	23	12	15.31
7	211	30	53	16	14	6.36

Para relacionar la dispersión de semillas con las variables dasométricas, se aplicó un análisis para calcular el coeficiente de determinación (Cuadro 5) De ello resultó que la profundidad de copa y el fuste limpio no fueron significativos (0.3310 y 0.1832, respectivamente); con la cobertura, el coeficiente fue de 0.9380 y significativo al 0.01, con la altura fue de 0.8794, significativo al 0.01, y con el DAP de 0.7074, significativo al 0.05. Los gráficos correspondientes aparecen en las Figuras 11, 12 y 13.

Cuadro 5. Matriz de coeficientes de determinación entre las variables dasométricas y la dispersión de las semillas de oyamel.

VARIABLES	SEMILLAS	COBERTURA	FUSTE LIMPIO	PROFUNDIDAD DE COPA	ALTURA	DAP
DAP	0.7074*	0.6539*	0.0003 ns	0.6279*	0.6062*	1.000
ALTURA	0.8794**	0.9132**	0.1792 ns	0.4116 ns	1.000	
PROFUNDIDAD DE COPA	0.3310 ns	0.4100 ns	0.1792 ns	1.000		
FUSTE LIMPIO	0.1832 ns	0.1387 ns	1.000			
COBERTURA	0.9380**	1.000				
SEMILLAS	1.000					

ns no significativo

* significativo al 0.05

** significativo al 0.01

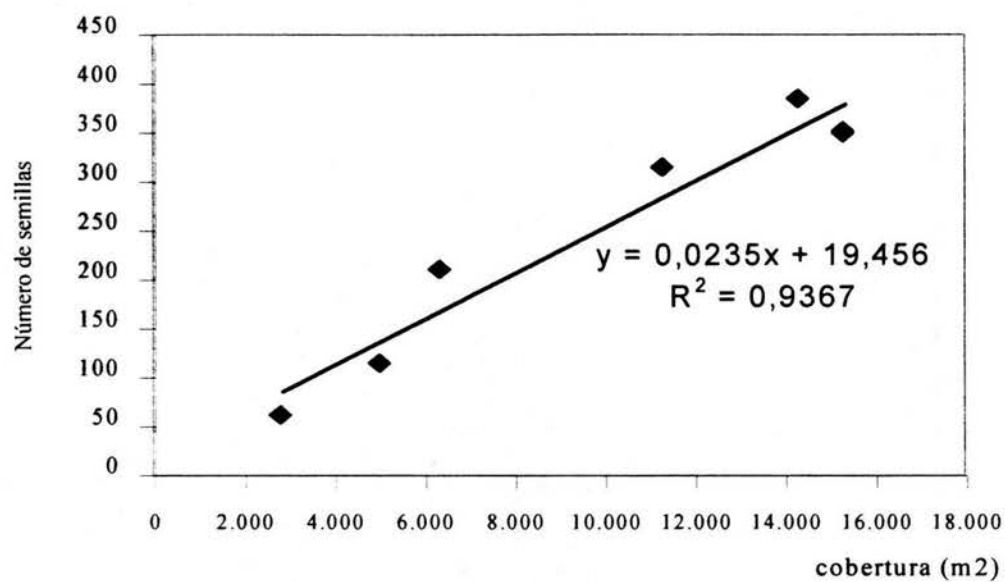


Figura 11. Relación entre la cobertura y la cantidad de semillas de *Abies religiosa* recolectadas en las trampas.

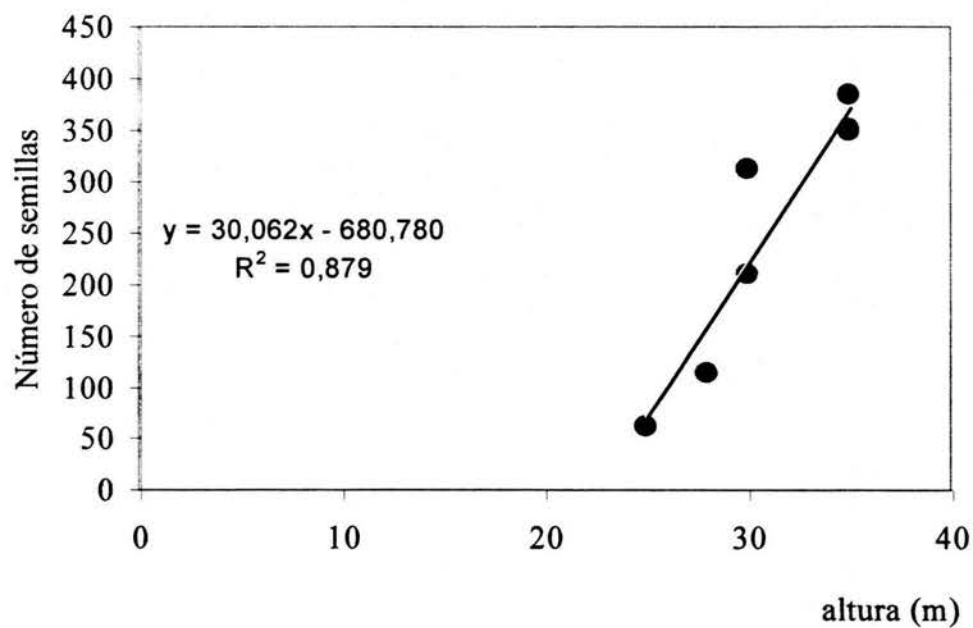


Figura 11. Relación entre la altura y la cantidad de semillas de *Abies religiosa* recolectadas en las trampas.

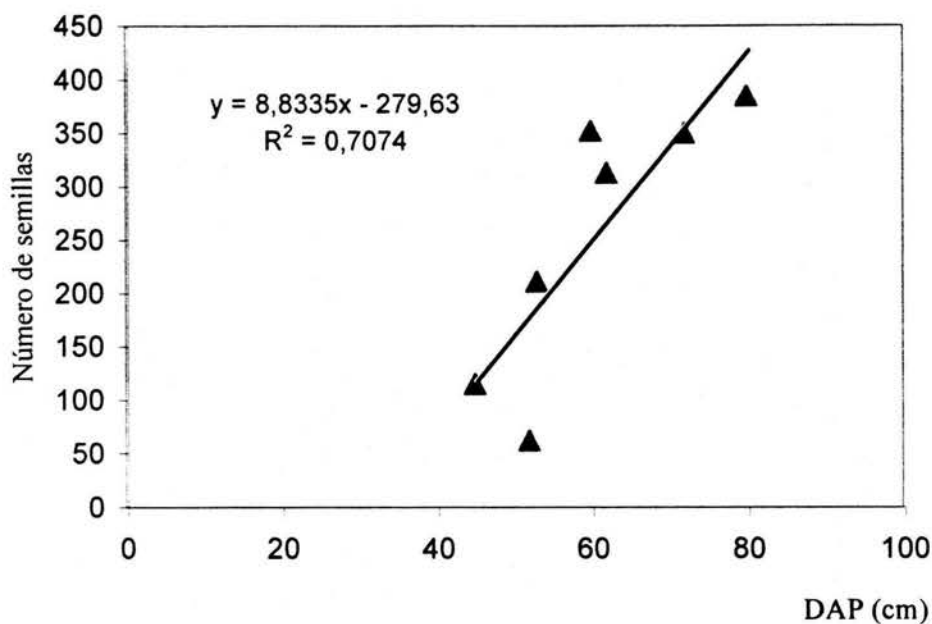


Figura 13. Relación entre el DAP y la cantidad de semillas de *Abies religiosa* capturadas en las trampas

Determinación de la viabilidad. Después de 28 días, la germinación fue de 2%; en el Cuadro 6 se reúnen los resultados del análisis de viabilidad de las semillas no germinadas.

Cuadro 6. Viabilidad de las semillas dispersadas de *Abies religiosa* mediante pruebas de germinación y con cloruro de tetrazolio

VIABILIDAD	NÚMERO DE SEMILLAS	% DEL TOTAL DE SEMILLAS
◆ Viables	18	2.00
◆ No-Viables	876	98.00
TOTAL	894	100.00
➤ Vanas	454	51.83
➤ Parcial (50%)	32	3.65
➤ Parcial (30%)	18	2.05
➤ Infestadas	136	15.53
➤ Necrosadas	236	26.94
TOTAL	876	100.00

Los resultados anteriores indican que más de la mitad de la muestra la estuvo representada por semillas vanas, y en casi una cuarta parte, el material observado acusaban signos de deterioro de los tejidos. La infestación fue por insectos, con estados de desarrollo parcial o total dentro de la cavidad embrionaria de la semilla.

IV.2.4. DISCUSIÓN

El experimento se inició un año antes de su evaluación durante el invierno y se le dio seguimiento hasta abril, para observar la producción de conos, y su maduración a fin de colocar las trampas; sin embargo, en esa temporada no se produjeron conos, por lo que los datos analizados son del año siguiente. Esta situación es contraria a la esperada, pues *Abies religiosa* está considerada una especie de producción anual. Houle y Payette (1991) citan una experiencia semejante para *Abies balsamea*, durante un periodo de observación de cuatro años, en el cual alternadamente se presentó un año semillero seguido de uno y el siguiente uno no semillero; este patrón se repitió dos veces.

La liberación de semillas de *Abies religiosa* ocurre una vez por año durante el primer cuatrimestre. Harper (1977) interpreta la producción masiva en una sola emisión como una estrategia para la supervivencia de la especie, al darle la oportunidad de saciar su hambre a los depredadores y dejar un porcentaje remanente de semillas en el lugar para su eventual germinación. De acuerdo a la Figura 10, la mayor liberación de semillas ocurrió el segundo y el tercer día de observación (febrero 25 y marzo 11, respectivamente), y el aporte disminuyó en las fechas siguientes hasta que se presentó una caída brusca en el último mes.

Los resultados del presente estudio indican una semillación exigua, una recolección escasa, una liberación muy pobre, o una dispersión muy extensa, pues la muestra analizada reúne la cantidad equivalente al número total de cuatro conos, que en promedio, tienen de 250 a 300 semillas, cada uno.

El mecanismo de dispersión de *Abies religiosa* es anemófilo, para lo cual las semillas están provistas de un ala geoméricamente perfecta que les permite planear, lo que se logra mejor bajo condiciones de viento suave a moderado, en una trayectoria horizontal. La intensidad, la dirección y la velocidad del viento son determinantes

para su desplazamiento y descenso, en lo que Chambers y Macmahon (1994) definen como fase 1 de dispersión. Así mismo, puede estar asociado con la gravedad, lo que explicaría la caída de semilla recolectada cerca de los árboles (0.85 a 1.77 m), que es la tendencia más generalizada de las semillas anemófilas, que, como el polen, manifiestan una relación inversamente proporcional entre la abundancia y la distancia (Stern y Roche, 1994). Sin embargo, esta tendencia no se confirma del todo con el presente experimento.

Lo anterior sugeriría una estrategia mixta, en la que una proporción de semillas se queda en el mismo hábitat y el resto se disemina hacia fuera del bosque, lo que puede resultar muy ventajoso para efectos de permanencia y de colonización de la especie (Gadgil, 1971 *in* Harper, 1977).

La primera situación donde una proporción de semillas se queda en el mismo hábitat, supone una restitución de la presencia del árbol progenitor, lo que tiende a estar amenazado por la muerte denso-dependiente de las semillas, a la depredación de insectos o roedores, al ataque de patógenos o a la competencia entre las plántulas. La segunda opción, cuando las semillas se diseminan hacia afuera, alude a la hipótesis del escape, que implica un gran éxito de las semillas que se alejan de la vecindad del progenitor, suponiendo que encuentran condiciones favorables para su germinación. Esto conduce a la hipótesis de colonización, que presupone un cambio de hábitat y una posición ecológica sucesional, dentro de la teoría de progresión hacia el clímax, o bien de la del flujo continuo de especies dentro de un bosque maduro (Howe y Smallwood, 1982).

Los resultados de la recolección de las semillas son un indicador de la distribución espacial que, eventualmente, tendrían las nuevas plantas de alcanzar una germinación y establecimiento exitoso de las plántulas. Se presenta una gran heterogeneidad en el número de semillas por trampa y por árbol, de modo que se forman parches, lo que ocurre en la mayoría de las especies arbóreas, dando lugar a los paisajes irregulares (Schupp, 1995).

Las semillas de este estudio pudieran considerarse de poca movilidad, y con una tendencia a quedarse en la población forestal local, ya que el substrato está cubierto por vegetación herbácea y arbustiva dispuesta por manchones, y por hojarasca acumulada cuya profundidad varía de 1 a 15 cm, circunstancia que tiende a favorecer

la permanencia de la semilla en el lugar porque se entierra (Chambers y Macmahon, 1994). De hecho, en cada trampa y los alrededores de cada una, se encontraron muchas semillas, cuyo aspecto sugiere que provienen de años anteriores

Con respecto a la relación entre las variables dasométricas y la dispersión de semillas, los tres factores importantes son: la cobertura, la altura y el DAP. La cobertura arrojó los resultados más significativos para la dispersión de las semillas, lo que puede responder a la vinculación de esta variable con la altura total, que en este caso es estrecha a partir del alto coeficiente de determinación que fue de 0.9132. La altura, igualmente, es relevante para la dispersión de las semillas, en particular para las especies que alcanzan el dosel superior, por la influencia que ejercen la radiación solar y los vientos sobre los conos que están dispuestos en el ápice; esto coincide con el valor del coeficiente de determinación correspondiente, que fue de 0.8794. El DAP define árboles fuertes que soportan alturas destacadas. Los resultados obtenidos pueden estar bajo el mismo supuesto que la cobertura, ya que la relación entre el diámetro y la altura es alta, con un coeficiente de determinación de 0.6062.

Los datos dasométricos describen árboles de gran porte, dominantes en estructura y en altura, lo que pudiera dar lugar a que se generen más conos, que éstos sean de mayor tamaño, o bien que contengan un más semillas; la Figura 11 confirma el primer supuesto. La gran discrepancia entre el número de semillas por trampa probablemente se deba a que algunas de ellas procedan de un solo cono, que al caer se rompe sobre la trampa, quedando dentro de ella prácticamente todas las brácteas y las semillas; esto sí se corroboró en campo con la trampa 5 del árbol 1.

La viabilidad de la semilla es trascendental en términos de dinámica de poblaciones, pues de ella depende la probabilidad de desarrollar nuevos organismos.

El análisis de la muestra de las semillas recolectadas en las trampas por germinación directa y por tetrazolio indica una viabilidad muy baja, lo que se asocia, entre otras causas, con mortalidad posterior a la dispersión por agotamiento de las reservas de la semilla o por ataque de microorganismos; esto no se pudo comprobar. En *Abies*

balsamea, Houle y Payette (1991) destacan un 69.8% de semillas muertas; lo encontrado en este estudio es todavía superior.

Por otro lado, pudiera ser material no-viable desde su origen, con motivo de una ineficiente polinización relacionada con problemas foliares, de fertilidad de suelos, colonización micorrícica y la producción previa de semillas, que redundaría en una reducción de recursos disponibles para la producción de polen, o bien en la calidad y cantidad de productos almacenados en los granos de polen (Delph *et al.*, 1997).

La viabilidad de las semillas desenterradas es nula; se trata de material previo al año anterior al de la recolecta, pues fue entonces cuando no se registró semillación, lo que sugiere que su antigüedad sería cercana a los dos años. En un estudio orientado a conocer la viabilidad de semillas pertenecientes al banco *in situ* en un bosque de Maine, Frank y Safford (1970) calcularon que *Abies balsamea* tuvo una viabilidad de 2.81% con una permanencia de dos años a una profundidad de 15 cm. Ambos resultados revelan una capacidad germinativa muy limitada; de hecho, dichos autores concluyeron que los silvicultores no deben confiar en la semilla depositada en el suelo forestal para la regeneración natural de las coníferas del norte de los Estados Unidos.

IV.2.5. CONCLUSIONES

La muestra analizada es equivalente al contenido total de cuatro conos medianos, lo que sugiere una semillación exigua, una recolección escasa, una liberación muy pobre o una dispersión muy extensa. El número de semillas por trampa y por árbol fue muy heterogéneo, y su viabilidad muy baja. Alrededor de las trampas se encontraron muchas semillas, probablemente de años anteriores, cuya viabilidad fue nula. Las tres variables dasométricas más importantes para la dispersión de las semillas de oyamel son la cobertura, la altura y el DAP, de las cuales, la primera arrojó los resultados más significativos.

IV.2.6. RECOMENDACIONES

Para confirmar el alcance o destino de la dispersión, sería necesario determinar cuántos conos produjo cada árbol seleccionado para el

experimento, calcular el número esperado de semilla, y además, evaluar su trayectoria.

De incrementarse el número de árboles, se propone seleccionar de 3 a 5 ejemplares de cada intervalo de altura identificado, a fin de precisar la influencia de este factor sobre la densidad de semillas reunidas.

Aumentar la distancia entre las cajas y el árbol padre, permitiría tener información más completa del alcance de las semillas, lo que supondría multiplicar el número de trampas y rediseñar el experimento.

Para determinar el comportamiento de los vientos en la temporada de evaluación de la dispersión de semillas, es recomendable dar seguimiento al registro de la estación meteorológica ubicada en la Estación Experimental Forestal.

Sería interesante realizar un estudio para conocer el banco de semillas y poder calcular cuántas semillas se depositan, en dónde quedan y su capacidad germinativa.

Los análisis de viabilidad de las semillas liberadas deben repetirse para considerar cuál es la condición de este material en distintas temporadas, y determinar si existe una variación y con qué pudiera estar asociada.

IV.3 DEPREDACIÓN DE LAS SEMILLAS

IV.3.1. INTRODUCCIÓN

La depredación es una relación trófica que involucra a un organismo que consume a otro o parte de él para obtener energía. Se establece una interdependencia numérica y funcional entre ambos, de modo que si decrece la población depredadora, se incrementa la población presa. Sin embargo, el fenómeno con herbívoros, como consumidores primarios, y las plantas, como productores primarios, se define en otro esquema de regulación, pues en esta segunda opción la presa no se puede escapar o mimetizar. Así, a los herbívoros Dirzo (1983) los denomina "depredadores de plantas".

Esta interacción es importante en términos de regeneración cuando las partes consumidas son los órganos o componentes reproductivos, *i.e.*, frutos, conos y semillas; las últimas son consideradas como la primer fenofase más vulnerable del ciclo de vida de las plantas (Dirzo, 1983). A nivel de todo el ecosistema, Camacho (1994b) indica que son lo más rico en nutrimentos dentro de las plantas, por lo cual están fuertemente sometidas a depredación. En el caso de las coníferas, es un factor que se debe considerar pues se ha calculado que la incidencia de los herbívoros sobre los conos provoca una pérdida de 55% del germoplasma que se produce (McNaughton y Wolf, 1973).

No obstante lo anterior, se han desarrollado patrones armónicos entre los ciclos fenológicos de las especies vegetales y las demandas de los consumidores, como resultado de procesos adaptativos, que han favorecido una evolución química, fisiológica y morfológica entre ambas partes.

En los bosques, la depredación ocurre sobre hojas, cortezas, frutos, conos, plántulas y semillas; la realizan aves, mamíferos y reptiles, además de invertebrados diversos, que actúan desde la raíz. De ellos, las aves y los mamíferos han recibido mayor atención, pues están asociados, principalmente, con el consumo de frutos y semillas.

Así, por ejemplo, los pájaros carpinteros (*Dendrocopus* spp.) obtienen bellotas, nueces, y avellanas y las guardan en las cortezas de algunos árboles para consumirlas posteriormente. La codorniz pinta [*Cyrtonix*

montezumae (Vigors, 1830)] se alimenta de los frutos de pino y encino durante el invierno; la paloma de collar [*Columba fasciata* (Say, 1823)], que habita en los bosques de pino encino de todo el país, se alimenta preferentemente de bellotas (Leopold, 1983).

Entre los mamíferos, los principales herbívoros son los ungulados, por los grandes volúmenes de hierba, hojas y frutos que consumen regularmente. En los bosques del Este de Norteamérica, el venado cola blanca [*Odocoileus virginianus* (Zimmermann, 1780)] es la especie más común; *Odocoileus hemionus* (Rafinesque, 1817) en el Oeste. Los renos [*Cervus canadensis* (Erxleben, 1777)] y los alces [*Alces alces americana* (Clinton, 1822)], ramonean hojas, preferentemente, pero se alimentan de cortezas y ramillas durante la temporada invernal. Los jabalíes [(*Pecari tajacu* (Linnaeus, 1758))] también consumen bellotas y conos (Wheeler et al., 1970; Leopold, 1983).

Los roedores son herbívoros importantes en los bosques por su diversidad de especies y de hábitos alimentarios, así como por sus poblaciones numerosas. Se incluye aquí a las liebres (*Lepus* spp.), conejos (*Oryctolagus* spp.), lirones (*Glis glis* Linné, 1766), castores [*Castor canadensis* (Kuhl, 1820)], ardillas y ratones. Se alimentan de musgo, hojas, y semillas de plantas anuales, zacates y árboles. Algunas especies de ardillas (*Tamiasciurus hudsonicus* (Erxleben, 1777), *T. douglasii* (Bachman, 1838), *Sciurus vulgaris* (Linné, 1758); *S. aberti* (Woodhouse, 1853); *S. apache* (J. A. Allen, 1893); *S. niger* (Linné 1758); *S. poliopus*⁷, *S. deppei* (Peter, 1863), *S. nelsoni*⁸, *S. griseoflavus*⁹) son de hábitos arborícolas, principalmente, y depredadoras de bellotas, avellanas y conos, mismos que cortan desde la unión con la rama, para extraerles las semillas; almacenan el producto hasta por dos años en sus madrigueras, y en el suelo, y sólo colocan de dos a tres semillas, que localizan mediante el olfato (Pía y Minelli, 1991; Leopold, 1983; Jackson, 1961 in Kozlowski, 1972). Kemp y Keith (1970) destacaron que la ardilla roja (*Tamiasciurus hudsonicus*), principal especie de los bosques de Alberta, Canadá, consume semillas de diversas especies de coníferas: picea blanca (*Picea glauca* (Moench) Voss, picea negra (*Picea mariana* (Mill) B.S.P., "jack pine" (*Pinus banksiana* Lamb.), y "lodgepole pine" (*Pinus contorta* Dougl.). Estas

⁷ SIN: *Sciurus aureogaster* Cuvier, 1829

⁸ SIN: *Sciurus aureogaster* Cuvier, 1829

⁹ SIN: *Sciurus aureogaster* Cuvier, 1829

ardillas guardan en el hocico los conos, y se los llevan a comer en sitios alejados de donde los recolectaron; extraen las semillas con la lengua al lamerlas. Esconden muchas de ellas en el suelo y en los troncos como alternativa de alimento durante el invierno; se les asocia con un incremento en la distribución espacial de *Pseudotsuga menziesii* (Grzimek, 1972).

Los principales depredadores de los frutos y/o de las semillas que caen al suelo son los ratones. Plantas como *Prunus*, *Ribes* y *Sorbus* tiran sus frutos desde finales del verano hasta principios del otoño, y en el suelo es donde son consumidos. Abbot y Belig (1961) y Abbot (1966) aportaron datos descriptivos del consumo de semillas de pino blanco (*Pinus strobus* L.) y de junípero (*Juniperus virginia* L.), tanto para palomas como para ardillas. Ahlgren (1966) identificó diferencias dietéticas entre los ratones; así, el ratón venado o ratón de patas blancas [*Peromyscus maniculatus* (Wagner, 1845)] se alimenta de semillas de *Pinus banksiana*, mientras que el ratón de lomo rojo [*Clethrionomys gapperi* (Vigors, 1830)] y el saltador [*Zapus hudsonius* (Zimmermann, 1780)], además de dicha semilla de pino, complementan su alimentación con plantas suculentas y con frutos.

Musálem (1984) identificó a los roedores como los principales consumidores de semilla de *Pinus montezumae*. Cetina (1984) obtuvo resultados que corroboran lo anterior para *Pinus cembroides* Zucc., pues la totalidad de la muestra fue consumida en ocho días por ratones. Esto debe obedecer a la alta palatabilidad del piñón, pues las semillas están rodeadas de una testa dura, y esto implica un mayor esfuerzo para el depredador, lo que pudiera desalentarlo si el alimento no fuera satisfactorio, porque resultaría poco eficiente invertir tiempo para conseguir el recurso.

De *Abies* se tienen datos muy contrastantes, tanto por las características de las estructuras del género como por lo reportados por diferentes autores.

Tanto el fuste como las demás partes de los árboles son resinosas en todas las especies del género, pues la resina, que se produce en las células parenquimatosas que rodean al canal resinífero, está presente desde la raíz, donde hay un conducto central resinífero en el metaxilema (Cronquist, 1977). Es pegajosa, y al cristalizar adquiere gran dureza, se adhiere a las cubiertas que revisten a la semilla, lo que le otorga

protección a la semilla misma; además, tiene un efecto antiséptico al prevenir a los tejidos de infecciones (Escobar, 1981).

Abbot (1962) al género *Abies* le atribuyó propiedades de repelente natural al que reaccionan ciertos mamíferos pequeños. En un estudio experimental, a cinco ratones de patas blancas (*Peromyscus leucopus* Rafinesque, 1818) se les alimentó con semillas de *Abies balsamea* (L.) Mill., *Pinus strobus* L., *Pinus resinosa* Ait., *Picea glauca* y *Tsuga canadensis* (L.) Carr. La semilla de oyamel no fue consumida, pues solamente al borde de la muerte por inanición, uno de los ratones consumió una sola semilla de un total de 7,500. En observaciones de campo, el autor destaca que, tanto esta especie de ratones como la del ratón campestre de lomo rojo (*Clethrionomys gapperi*), ingirieron casi medio kilogramo (16 onzas) de semillas de pino en 68 días, mientras que la de oyamel prácticamente no la tocaron.

Franklin (1964) registró que los daños en *Abies balsamea* ocasionados por las ardillas Douglas [*Tamiasciurus douglasii* (Bachman, 1839)] consistían en tirar los conos, sin estar presente indicios de haberlos abierto o de haber comido las semillas.

Smith (1970 in Angeles, 1998) define a las semillas de *Abies* como una última opción alimentaria para los roedores, ante el fuerte olor que desprenden, derivado de la composición química de la resina, que tiene un alto contenido de grupos benzeno, solubles en alcohol y muy volátiles. Esta característica afecta a las fosas nasales, haciéndolas menos perceptivas de olores atrayentes de otros recursos y les impregna el hocico de resina, lo que significa tiempo que se debe dedicar a limpiarse, en lugar de aprovecharlo en buscar alimento. Esta estrategia otorga ventajas de regeneración al oyamel, pues el germoplasma no se destruye por consumo, mientras que la segunda implica que un porcentaje muy reducido queda disponible para la propagación de la especie.

En contraste con lo anterior, Fowels (1965 in Angeles, 1998) indica que los roedores consumieron 95% de *Abies lasiocarpa* (Hook.) Nutt. en un periodo de dos semanas, bajo condiciones experimentales.

Se han encontrado resultados sobre la depredación por roedores de los hongos micorrizógenos asociados al bosque de oyamel (*Abies religiosa*) como son: *Peromyscus*, *Reinthrodontomys* y *Microtus* (Valenzuela et al., 2000) y aún en el caso de *Peromyscus* se esperaba fuera consumidor

de la semilla; sin embargo, se desconocen datos que apoyen cualquiera de las dos intensidades de depredación citadas por Abbot (1962) o por Fowel (1965 *in* Angeles, 1998), por lo que es necesario conocer si la semilla de oyamel es efectivamente consumida por los depredadores. Por lo tanto, se planteó el experimento que se describe más adelante, cuyos objetivos fueron los siguientes:

1. Estimar el efecto de la depredación sobre la semilla de *Abies religiosa*
2. Identificar el origen de la depredación.

III.3.2. MÉTODOS Y MATERIALES

El estudio se desarrolló en la Estación Experimental Forestal Zoquiapan. Ahí se trabajó en un bosque de dosel cerrado, en el paraje "Piedras Blancas", y en otro de dosel abierto, ubicado en el paraje "Texcalietla". Se colocaron tres grupos de tres trampas cada uno, diseñadas con base en las recomendaciones de Musálem (1984).

Las trampas se diseñaron para tres formas de depredación:

1. Depredación por roedores.
2. Depredación por aves
3. Depredación por roedores y aves.

Las trampas para roedores consistieron en armazones de madera de 2 m de ancho por 2 m de largo por 50 cm de fondo, elaboradas con tiras de 2 x 1'. Se les cubrió en cinco lados con tela de mosquitero de aluminio de 1m de ancho. La sexta cara quedó al descubierto y dirigida hacia el suelo. La trampa fue colocada sobre cuatro morillos, *i.e.*, uno en cada esquina, de 8 cm de altura, para permitir la entrada a los mamíferos; las aves se excluyeron (Figura 14).

Las trampas para aves se construyeron con el mismo diseño, medidas y materiales que las de roedores, pero la cara descubierta quedó hacia arriba. Se les colocó una cinta de lámina de 10 cm de ancho, sobre el borde de cada uno de los lados de la cara superior, con la intención de evitar el acceso de los roedores (Figura 15).

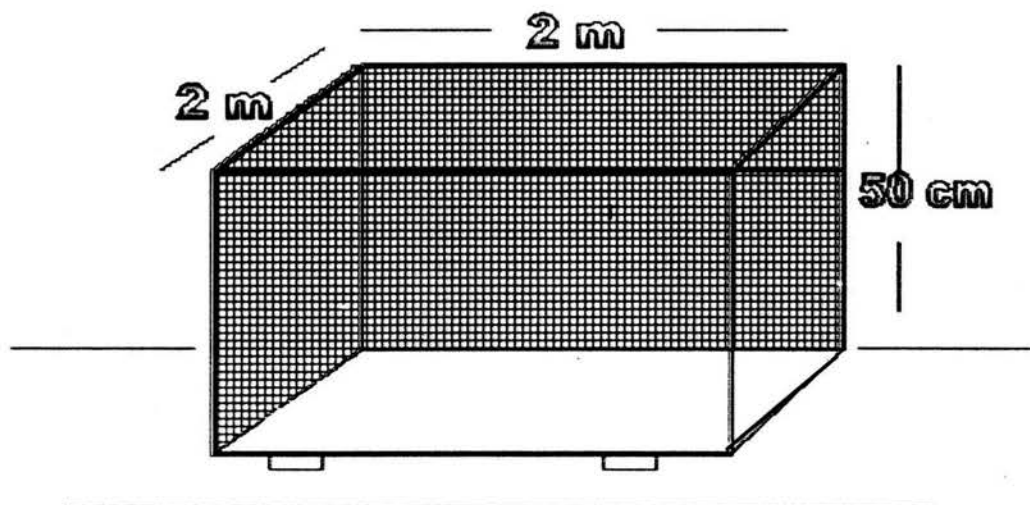


Figura 14. Diseño de trampa para depredación de semillas por roedores

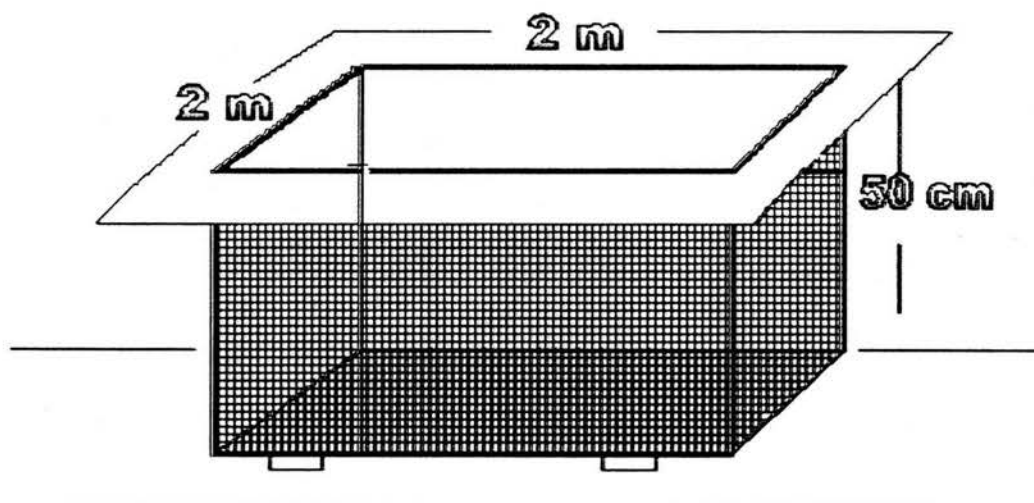


Figura 15. Diseño de trampa para depredación de semillas por aves

Para el tratamiento de depredación por aves y mamíferos se delimitó una superficie de 2 x 2 m sobre el suelo, sin ninguna estructura, de modo que se favoreciera el consumo de las semillas por ambos tipos de animales.

Dentro de cada trampa, se colocaron 100 semillas, distribuidas en 10 grupos de 10 semillas cada una, dispuestos en un arreglo espacial regular.

La evaluación de los resultados se hizo una vez por semana; consistió en contabilizar el número de semillas presentes, y re-colocar nuevo material para conservar 100 semillas por trampa. La duración del experimento fue de tres meses.

III.3.3. RESULTADOS

En el Cuadro 1 se muestra el resultado del análisis estadístico de los datos experimentales. Los factores evaluados interaccionaron en forma significativa en la gran mayoría de las fechas; la excepción fue el 15 de mayo, cuando el factor de depredación actuó de forma independiente. Esto significa que las comparaciones entre las medias deben hacerse para un factor en cada uno de los niveles del otro.

Cuadro 1. Análisis de varianza del efecto del tipo de bosque (Factor A) y del tipo de depredador (Factor B) en diferentes fechas.

FECHA	SC	CM	F	P>F
	Reneticiones Factor A Factor B Interacción Error Total	Reneticiones Factor A Factor B Interacción Error	Reneticiones Factor A Factor B Interacción	Reneticiones Factor A Factor B Interacción
11-mar	4.10	2.05	0.86	0.545
	29.39	29.39	12.30	0.006
	232.45	116.22	48.64	0.000
	40.43	20.21	8.46	0.007
	23.89	2.38		
	330.28			
18-mar	1.34	0.67	0.38	0.69
	14.21	14.21	8.20	0.016
	271.00	135.50	78.19	0.000
	34.10	17.05	9.84	0.005
	17.32	1.73		
	338.00			
26-mar	11.43	5.71	2.39	0.141
	46.71	46.71	19.55	0.002
	369.43	184.71	77.31	0.000
	93.45	46.72	19.55	0.001
	23.89	2.38		
	544.93			
07-abr	14.10	7.05	6.27	0.017
	53.37	53.37	47.51	0.000
	420.10	210.05	186.97	0.000
	108.10	54.05	48.11	0.000
	11.23	1.12		
	606.93			
15-abr	20.10	10.05	1.36	0.300
	150.21	150.21	20.32	0.001
	694.78	347.39	47.01	0.000
	322.10	161.05	21.79	0.000
	73.89	7.38		
	1261.10			
24-abr	7.45	3.72	1.70	0.230
	68.04	68.04	31.10	0.000
	436.10	218.05	99.68	0.000
	150.12	75.06	34.31	0.000
	21.87	2.18		
	683.60			
08-may	4.34	2.17	0.40	0.679
	46.71	46.71	8.81	0.014
	442.34	221.17	41.74	0.000
	114.10	57.05	10.76	0.004
	52.98	5.29		
	660.50			
15-may	74.78	37.39	0.86	0.547
	10.87	10.87	0.25	0.631
	942.10	471.05	10.90	0.003
	8.79	4.39	0.10	0.904
	431.87	43.18		
	1468.43			
22-may	0.43	0.21	0.09	0.909
	3.54	3.54	1.54	0.240
	328.43	164.21	71.74	0.000
	35.12	17.56	7.67	0.010
	22.89	2.28		
	390.43			

Para determinar la depredación de las semillas a través del tiempo se analizaron los resultados términos de supervivencia con el modelo: (Figura 16):

$$L_x = \prod q_x = l_x(0) = 1$$

$$l_x(1) = 1 \times q_x(1)$$

$$l_x(2) = 1 \times q_x(1) + q_x(2)$$

Se analizó la asociación entre los tipos de dosel (abierto y cerrado) sobre la depredación por tipo de depredador (Figuras 17 y 18)

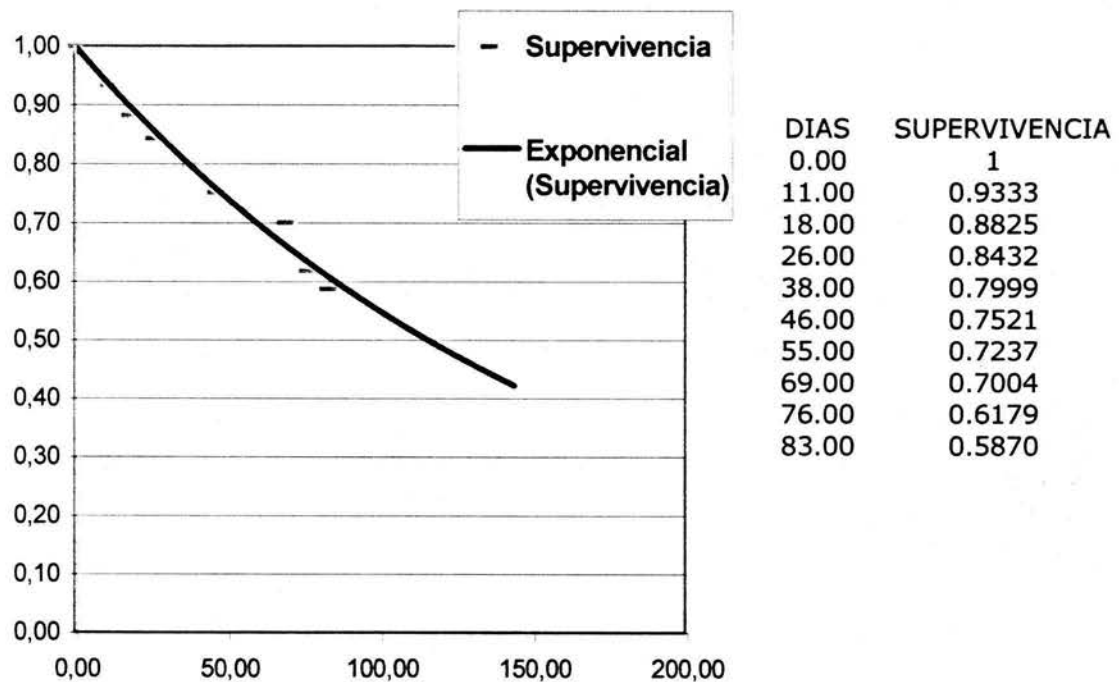


Figura 16. Supervivencia de las semillas de oyamel por efecto de la depredación

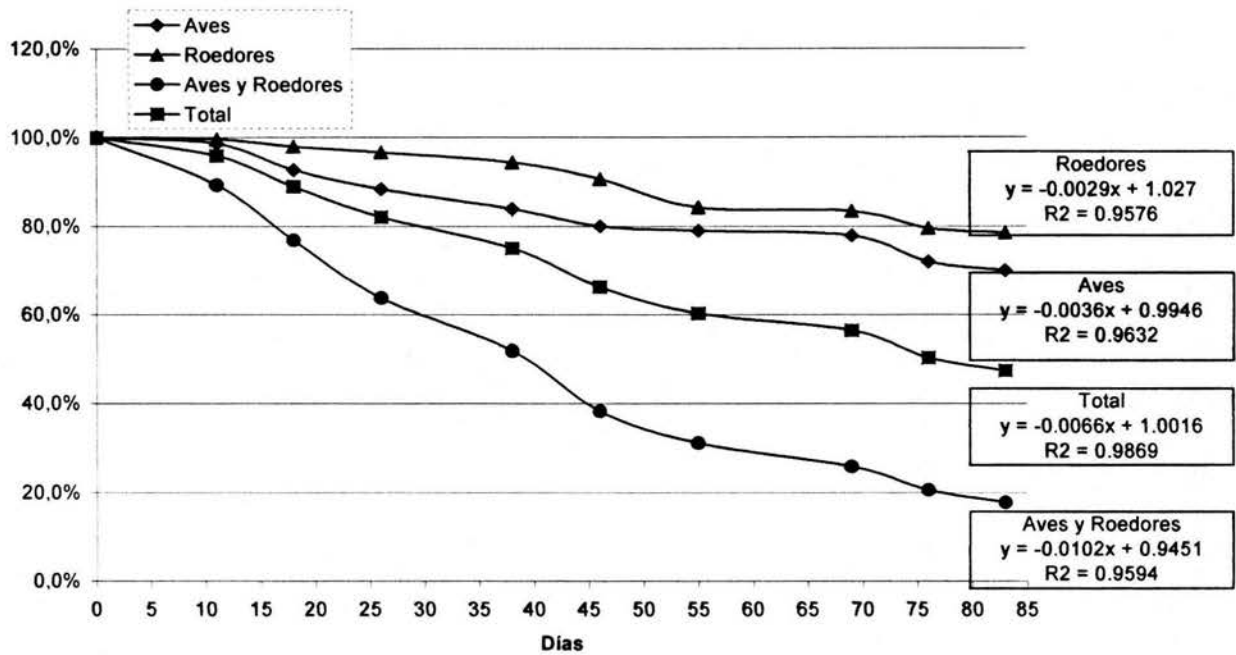


Figura 17. Supervivencia de las semillas de oyamel por efecto de los tipos de depredador en el bosque de dosel abierto.

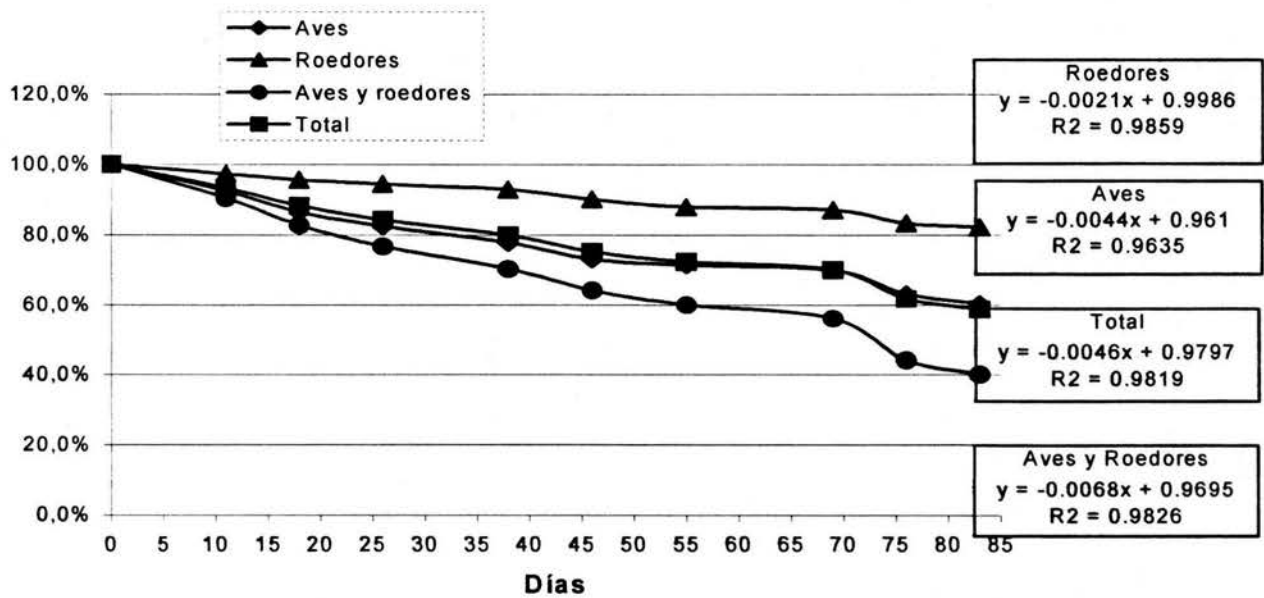


Figura 18. Supervivencia de las semillas por efecto de los tipos de depredador en el bosque de dosel cerrado

III. 3. 4 DISCUSIÓN

Con base en los resultados, la depredación de la semilla de *Abies religiosa* es significativamente baja, pues el porcentaje de semilla remanente en las trampas fue cercano al 100%, para la mayoría de las fechas en las que se realizó el muestreo.

La mayor pérdida de semilla se registró, preferentemente, en el tratamiento de bosque abierto, tanto para aves como para roedores; en contraste, la depredación más baja, se dio dentro de las trampas específicas para roedores, aun cuando, en general, no se registraron diferencias significativas entre esta tasa de depredación y la ejercida por las aves.

El comportamiento de los números a lo largo del experimento casi no varía en las diferentes fechas. Esto pudiera significar que las trampas fueron visitadas por animales de colonias locales que rutinariamente acudieron al material recolectado, y que la proporción de semillas consumidas en cada visita fue muy semejante. Además, al no decaer dicho número en función del tiempo sugiere que no se generó un aprendizaje que declarara al recurso como no conveniente para ser comido, y por lo tanto, debía ser abandonado.

La mayor depredación en las trampas donde se tuvo libre acceso tanto para aves como para roedores, sobre todo en la condición de bosque abierto, puede estar asociada con la ausencia de estructuras limitrofes, que favorecen el acercamiento de los consumidores (Javelly, 1999, comunicación personal)¹⁰; así mismo, la pérdida de material por efectos del aire, o de paso por otros animales, sin que esto signifique que hayan sido consumidas, pues los resultados de depredación por roedores no fue tan importante como para producir el resultado observado en este tipo de trampa.

Probablemente, el consumo también puede darse, pero no en el sitio, como ocurre con los Heteromyidae, cuya costumbre es la de llenar sus abrazones ("*chip pouch*") de comida y transportarla a la madriguera, para ahí revisarla o ingerirla si es conveniente. Es importante destacar que en el sitio no se encontraron las cubiertas de las semillas, lo que

¹⁰ MVZ Juan Javelly Gurría. Investigador Titular del Campo Experimental Zacatepec, Mor. INIFAP.

podiera apoyar la incursión de este tipo de depredadores. Sin embargo, esto deberá confirmarse en estudios posteriores.

Los resultados sugieren que la depredación no es un factor de riesgo significativo para la pérdida de semillas, lo que se asocia con su contenido de resina. La oleorresina es el componente químico y mecánico para la defensa de las coníferas, que en el caso de *Abies* se produce en células generadoras de resina de vida corta así como en vejigas resinosas, que responden al ataque, en proporción a la intensidad del daño. Aún cuando la proporción de monoterpenos de la oleorresina varía por especie, contienen limoneno, compuesto muy tóxico para insectos descortezadores (Cates, 1996).

De las características físicas de la oleorresina, la viscosidad es una de las más agresivas para los depredadores, porque tiene una adherencia fuerte sobre cualquier superficie, y una vez que las vesículas resiníferas son reventadas, las olefinas monoterpénicas se evaporan y los diterpenos comienzan a cristalizar (Cates, 1996); en el caso de las semillas, dado que las vejigas o vesículas las rodean, y obstaculizan la obtención del embrión, estructura que realmente constituye el objeto alimenticio de interés.

Así, la semilla de oyamel representa un recurso de alta demanda de energía contra muy bajo rendimiento. De hecho, se sabe de la baja preferencia de los roedores por semillas que ofrecen esta condición, porque a su vez, los deja más vulnerables al ataque de sus propios depredadores (Phelan and Baker, 1992).

La muy baja depredación de las semillas por roedores no puede asociarse con que no los hayan detectado, pues el contenido de humedad ambiental debió haber estado en el intervalo entre 9.5 y 12.2, que es el calculado para *Abies religiosa* (López, 1985); de hecho, estuvieron almacenados a temperatura ambiente bajo confinamiento, a medida que se fueron utilizando, y se supone que si el contenido de humedad de las semillas es inferior al 10%, el material se vuelve imperceptible al olfato para de los roedores (Vander Wall, 1993). Sin embargo, habría de calibrarse para precisar el contenido de humedad de las semillas experimentales.

Si bien, la disponibilidad de alimento para los herbívoros es estacional, el caso estudiado de la semilla de oyamel se suministró durante el Invierno tardío y la primavera temprana, cuando es de esperarse que no

exista abundancia de recursos de forrajeo. Sin embargo, los resultados obtenidos indican que esta ventaja alimentaria no influyó en la depredación ejercida, sino que los depredadores tuvieron preferencia por recursos tróficos alternativos. Esta situación es factible si se considera que en el entorno coexiste con el oyamel una especie productora de semillas de alta palatabilidad como es el pino piñonero *Pinus ayacahuite* var. *veitchii* Shaw., además de haber disponibilidad de raíces e insectos, pues estos últimos suplementan la dieta por su calidad protéica, y, son, igualmente, de disponibilidad cíclica (Bright and Morris, 1993).

III.3.5 CONCLUSIONES

La depredación de las semillas de *Abies religiosa* no es significativa por efecto de aves o de roedores de modo específico, ni por la interacción de ambos, por lo que la depredación no es factor de riesgo para la semilla de *Abies religiosa*.

La depredación más baja se registró, preferentemente, en las trampas destinadas a roedores en particular, y la más alta en trampas de libre acceso para ambos tipos de depredador.

No se manifiesta el efecto del tipo de bosque sobre la intensidad o la forma de depredación.

III.3.6. Recomendaciones

Como una extensión del experimento actual, sería recomendable realizar estudios complementarios que consistieran en probar diferentes tipos de semilla de las coníferas locales, para determinar preferencias alimentarias. Sería conveniente, también, identificar a los depredadores, mediante el trampeo y detección de rastros lo que permitirá, reconocer hábitos de forrajeo.

Para precisar la respuesta de los depredadores al consumo de las diferentes estructuras de la semilla de forma cualitativa y cuantitativa, habrían de prepararse extractos de endospermo, de embriones y de la

semilla en su conjunto y suministrarlos como alimento (Dirzo, 1999 comunicación personal)¹¹

Un análisis bromatológico para determinar la calidad nutricional del embrión y del endospermo aportaría información sobre la semilla del oyamel como recurso alimenticio.

El análisis de la composición química de la resina que recubre las semillas permitiría explicar las reacciones observadas en el presente estudio (Marín, comunicación. personal)¹²

¹¹ Dr. Rodolfo Dirzo Minjarrez, Jefe del Laboratorio de Interacción Planta-Animal. Instituto de Ecología, UNAM.

¹² Dra. Teresita del Niño Jesús Marín Hernández, Jefa del Laboratorio de Biotecnología. CENID-COMEF. INIFAP.

IV.4. EFECTO DEL SUBSTRATO

IV.4.1. INTRODUCCIÓN

El suelo forestal es un componente fundamental para la existencia del bosque y la regeneración de sus especies, en virtud de que representa el sustento nutricional y su soporte físico. Es de tal complejidad y delicadeza que no es susceptible de restauración artificial, en el entendido de que una vez que ha perdido su calidad, derivada de una equilibrada composición física y química, no es fácil restituirla mediante la incorporación de fertilizantes, pues es la propia demanda de los organismos involucrados la que regula las concentraciones de los distintos minerales.

Para el bosque de coníferas, el suelo es el resultado tanto de la meteorización física y química de la roca madre, como de la acción microbiana continua y constante, sobre los materiales de origen animal y vegetal que recibe (Jackson y Raw, 1974), durante muchos años, pues la transformación de estos materiales implica la descomposición de glúcidos y fosfatos; la separación de nitrógeno y su fijación en la que interviene una gran diversidad de biota edáfica. En estas comunidades el proceso es muy lento, ya que se vincula estrechamente con la temperatura, que en estos ecosistemas tiende a ser baja. El tiempo requerido se ha calculado entre 4 y 17 años para bosques templados (Kozlowski *et al.*, 1991).

Los suelos forestales de la comunidad de oyamel suelen ser homogéneos entre sí, y, en términos generales, se caracterizan por ser profundos, de colores oscuros que inclusive llegan a ser negros; con tres horizontes, bien drenados; de textura arcillosa, migajón-arenoso, con alto contenido de materia orgánica que resulta de una gran proporción de material húmico que alcanza hasta el 70%; de pH ligeramente ácido (5 a 7), en donde los volúmenes maderables se concentran (Aguilera *et al.*, 1962; Anaya *et al.*, 1980; Nieto de Pascual, 1987; Rzedowski, 1988).

De los horizontes que conforman a estos suelos, el superficial, que corresponde al horizonte O, no posee más de 20% de materia orgánica, y se subdivide en: O1, que es la capa de mantillo, que está constituida principalmente por hojarasca, ramillas y restos de cortezas y conos, cuyo aporte en el bosque de coníferas fluctúa a lo largo del

año, calculado de 1500 a 5000 Kg de materia orgánica seca/ha anual (Spurr y Barnes, 1982), además de heces fecales de fauna silvestre (roedores, por ejemplo) y demás restos, a lo que se ha denominado "material fino" (Madrigal, 1976); y O₂, que es la capa humificada o de mantillo humificado. Así mismo, se puede identificar una capa de fermentación, en la que la descomposición todavía permite reconocer el origen del material. La liberación de los nutrimentos es lenta, porque el aporte de acículas es anual y en menor proporción que el de las hojas de las latifoliadas.

El horizonte A, subyacente al O, es el horizonte mineral superior, de color oscuro, que está constituido por algunos materiales orgánicos convertidos en humus (Lincoln *et al.*, 1995). Las fuentes principales del humus son la celulosa y la lignina, que es un componente de las membranas vegetales que constituye del 18 al 31% del peso de las paredes lignificadas en la madera; ambos compuestos sólo pueden ser degradados por microorganismos, hongos y bacterias. Está formado por moléculas cíclicas, de las cuales alrededor del 30% son compuestos aromáticos.

En el suelo forestal se identifica humus saturado o neutro, neutralizado por calcio, que acumula una alta fracción de carotenos, clorofilas y sus derivados, que en conjunto, representan el 1% de la materia orgánica total. Existe una asociación muy cercana entre la arcilla y el humus, con la cual se forma un material absorbente, con gran capacidad de retención de agua y de elementos nutritivos; la cantidad de humus sobre la arcilla depende del pH (Margalef, 1974).

El horizonte A es el más importante para la regeneración de las especies forestales, pues contiene la mayor concentración de elementos químicos y microorganismos asociados, que los convierten en componentes disponibles para la nutrición vegetal; este estrato se ubica la rizósfera, asociación entre las raíces y la biota edáfica.

Con base en el fundamento anterior, en las capas de suelo donde exista una disponibilidad abundante de nutrimentos, se logrará la germinación y el establecimiento de los nuevos individuos. Sin embargo, desde la caída de las semillas hasta su emergencia, transcurre un periodo durante el cual se produce un agotamiento de las reservas presentes en el saco embrionario, y la radícula comienza su elongación. La germinación no necesariamente se realiza aún si existen los nutrientes, lo que entre otras razones obedece a una probabilidad diferencial que se rige por la localización que la semilla

logre una vez que quede depositada sobre el sustrato, ya que éste deberá reunir las condiciones microecológicas que favorezcan el proceso. En principio, quedará sobre la hojarasca, pero por efectos de viento, lluvia o cualquier evento que modifique su posición, se acomodará, lo que puede resultarle benéfico o perjudicial. Así, el hecho de que la semilla caiga al suelo no garantiza su germinación, como puede confirmarse con la presencia de semillas bajo la capa de *litter* del año anterior, que se conservan sin cambio aparente, en lo que se conoce como reserva de semillas del suelo.

Por lo tanto, no queda claro cuál es el sustrato más conveniente para la especie, si el de las capas superficiales, el intermedio, *i.e.*, el que queda por debajo de la hojarasca, o bien el que tiene ya incorporada a la hojarasca como material en descomposición.

Aún cuando se tiene documentada en general la respuesta esperada de las semillas forestales respecto al tipo de sustrato, es importante conocer el efecto de este factor sobre el proceso de germinación del oyamel para el establecimiento inicial de la regeneración natural. En este contexto, González Guillén *et al.* (1991) aplicaron diversos tratamientos al suelo en parcelas experimentales *in situ*, que consistieron en quema, quema-y-remoción y suelo libre de modificación, de lo que concluyeron que los mejores resultados se obtenían en suelo natural, *i.e.*, sin tratamiento.

A fin de precisar si existe o no un efecto directo del sustrato sobre la germinación de las semillas, se diseñó un experimento bajo condiciones controladas, cuyo objetivo fue el siguiente:

Estimar la respuesta de la germinación de la semilla de *Abies religiosa* sobre las capas superficiales del sustrato forestal.

La información derivada de este estudio será de utilidad para la realización de algunos de los ensayos subsiguientes.

IV.4.2. MÉTODOS Y MATERIALES

Para hacer el experimento se utilizaron semillas procedentes del Campo Experimental Forestal San Juan Tetla, Pue. que fueron colectadas en el invierno anterior. El sustrato se tomó del bosque de oyamel que se localiza entre la cañada del río Hueyotitla y la del río Cotzala hacia el noroeste del Llano de Chamec, a 3, 300 m (Figura 3)

ubicado en el mismo sitio de procedencia de la semilla; este material se depositó en costales de yute de 20 Kg cada uno, de lo que se obtuvieron cuatro muestras:

- dos de hojarasca
- dos de suelo procedente de los primeros 30 cm de profundidad denominado "suelo natural"

El experimento se realizó en el Vivero Forestal Chapingo (Figura 5), en un invernadero con paredes de mampostería y ventanas de cristal, que se utiliza de modo regularmente para iniciar la germinación de especies forestales bajo condiciones controladas.

Se aplicó un diseño experimental al azar con tres tratamientos y tres repeticiones, que consistieron en:

- 100% suelo natural, S_1
- 50% suelo natural + 50% hojarasca, S_2
- 100% hojarasca, S_3

Se utilizaron cajas de siembra de lámina de metal de 0.50 x 0.30 x 0.10 m, en las que se sembraron 50 semillas por caja, siguiendo un acomodo lineal de 10 semillas en 5 líneas separadas en forma equidistante. Las cajas fueron colocadas en una estructura de mampostería de 1.20 m de alto x 2.00 x 1.50 m que es utilizada cotidianamente para realizar las siembras en el Vivero. La siembra de las semillas de este experimento se hizo a un centímetro de profundidad, y fueron cubiertas con el mismo material. Durante el primer mes, se regó con una mezcla de agua potable y una solución de Captán al 50% una vez por semana, a fin de prevenir los daños ocasionados por hongos o cualquier otro ataque de microorganismos, ya que son muy comunes las infecciones en el semillero (Gibson y Salinas-Quinard, 1980). Al término del primer mes, se aplicó riego con agua potable en forma manual, cada 48 horas.

El experimento tuvo una duración de tres meses a partir de la siembra, y se le dio seguimiento semanal. La germinación se validó con la emergencia del epicotilo. A los resultados obtenidos se les practicaron análisis de varianza y de forma complementaria, se analizaron los tratamientos mediante la prueba de Diferencia Mínima Significativa (DMS), porque con ella se encuentra un valor único para un determinado nivel de significancia, lo que permite identificar diferencias para pares de comparaciones (Rubio, 2003); para ello se utilizó el sistema de análisis estadístico indicado SAS (2000).

IV.4.3. RESULTADOS

Las semillas se sembraron el 25 de junio y las primeras emergencias aparecieron el 17 de julio. En la Figura 19 se representa el desarrollo de la germinación.

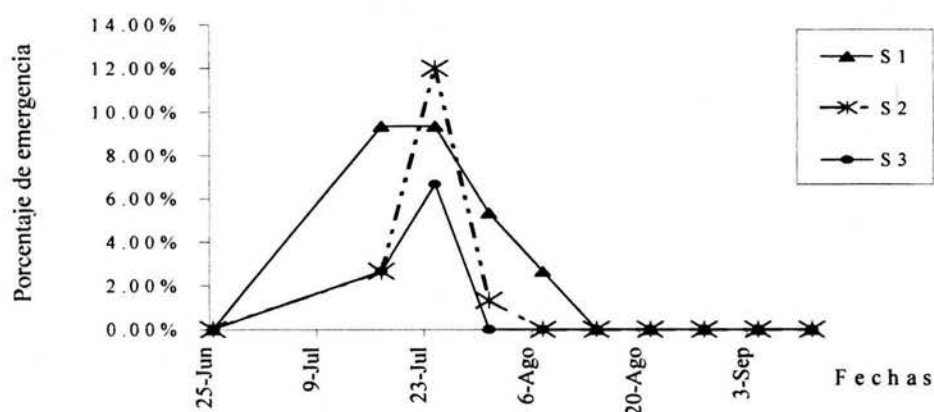


Figura 19. Desarrollo de la germinación de *Abies religiosa* en diferentes tipos de sustrato

La mayor emergencia se dio a los 30 días, cuando ocurrió 82.04% del total, lo que queda dentro de lo esperado para especies de coníferas bajo condiciones controladas, si durante las dos primeras semanas a partir de la siembra aparece la radícula, a lo que continúa otro periodo semejante para la aparición del epicotilo. A los 44 días, ya no se advirtieron más emergencias por lo que se consideró que la germinación había terminado, con una respuesta del 17.33% de las semillas a los tratamientos (Cuadro 1).

Los datos reunidos en el Cuadro 1 indican que los porcentajes de germinación son muy bajos en los tres tratamientos (26% para S₁; 16% para S₂, y 9.33% para S₃), de los cuales destaca el valor más alto en la condición de suelo natural. La baja germinación puede deberse a que la muestra utilizada para el ensayo procede de un lote cuya capacidad germinativa calculada mediante la prueba de germinación directa fue de 15.84% (Nieto de Pascual, 1995a).

Cuadro 1. Emergencia de plántulas de *Abies religiosa* sobre diferentes tipos de sustrato

S+R/		FECHAS										Σ
		25/06	17/07	24/07	31/07	7/08	14/08	21/08	28/08	4/09	11/09	
S ₁ 1	N	0	6	10	2	0	0	0	0	0	0	18
	%		12.00	20.00	4.00							36.00
	%/Σ s s		1.33	2.22	0.44							4.00
S ₁ 2	N	0	0	4	0	4	0	0	0	0	0	8
	%			8.00		8.00						16.00
	%/Σ s s			0.88		0.88						1.77
S ₁ 3	N	0	8	0	6	0	0	0	0	0	0	14
	%		16.00		12.00							28.00
	%/Σ s s		1.77		1.34							3.11
Σ	N	0	14	14	8	4	0	0	0	0	0	40
	%/s.g.		9.33	9.33	5.33	2.66						26.66
	%/Σ s s		3.11	3.11	1.77	0.88						8.88
S ₂ 1	N	0	2	8	2	0	0	0	0	0	0	12
	%		4.00	16.00	4.00							24.00
	%/Σ s s		0.44	1.77	0.44							2.66
S ₂ 2	N	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	4
	%			8.00								8.00
	%/Σ s s			0.88								0.88
S ₂ 3	N	0	2	6	0	0	0	0	0	0	0	8
	%		4.00	12.00								16.00
	%/Σ s s		0.44	1.33								1.77
Σ	N	0	4	18	2	0	0	0	0	0	0	24
	%		8.00	36.00	4.00							48.00
	%/Σ s s		0.88	4.00	0.44							5.33
S ₃ 1	N	0	2	2	0	0	0	0	0	0	0	4
	%		4.00	4.00								8.00
	%/Σ s s		0.44	0.44								0.88
S ₃ 2	N	0	2	6	0	0	0	0	0	0	0	8
	%		4.00	12.00								16.00
	%/Σ s s		0.44	1.33								1.77
S ₃ 3	N	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	2
	%			4.00								4.00
	%/Σ s s			0.44								0.44
Σ	N	0	4	10	0	0	0	0	0	0	0	14
	%		8.00	20.00								28.00
	%/Σ s s		0.44	2.22								3.11
ΣΣ	N	0	22	42	10	4	0	0	0	0	0	78
	%/Σ s s		4.88	9.33	2.22	0.88						17.33

S+R = Sustrato y repetición

F = Fecha

S₁ = 100% suelo natural

S₂ = 50% suelo natural + 50% hojarasca

S₃ = 100% hojarasca

N = número total de emergencias

% = porcentaje de emergencia respecto a la repetición (n=50)

%/Σ s s = porcentaje de emergencia con respecto al total de semillas sembradas (n= 450)

A fin de confirmar el nivel de asociación entre el tipo de sustrato y la germinación de las semillas, se realizó una transformación de los valores porcentuales, con el fin de darle validez al análisis de varianza para que tenga sensibilidad únicamente para detectar verdaderas diferencias entre los tratamientos. Se utilizó la transformación logarítmica:

$$Y' = \log(y+1)$$

porque se comporta como la transformación raíz cuadrada para números que están basados en conteos. Se hizo el análisis de varianza como se indica a continuación:

Información de clases y niveles

Clase	Nivel	Valores
TRAT	3	1 2 3

Número de observaciones en el cuadro de datos = 9

Procedimiento del Análisis de Varianza

Variable dependiente: RNG Rango para la variable NG

Fuente	D	Suma de	Cuadrado	Valor	Pr>F	R	C.V.	Raíz	Me
	F	Cuadrados	Medio	de F		Cuadrado		MSE	dia
						a			RN
									G
Modelo	2	0.0324123	0.016206	3.40	0.102	0.53135	44.1260	0.0690	5.00
		5	18		9	2	5	2	
Error	6	0.0285874	4.500000						
		0							
Total	8	0.0609997							
corregido		5							
do									

Fuente	D	Tipo I SS	Cuadrado	Valor	Pr>F
	F		Medio	de F	
TRAT	2	0.0324123	0.016206	3.40	0.102
		5	18		9
Fuente	D	Tipo III SS	Cuadrado	Valor	Pr>F
	F		Medio	de F	
TRAT	2	0.0324123	15.25000	3.40	0.102
		5	0		9

En virtud de que el valor crítico de F es 5.14, entonces la hipótesis nula no se rechaza, y por lo tanto no se reconocen diferencias significativas entre los tratamientos.

Al aplicar la prueba de Diferencia Mínima Significativa (DMS) se obtuvo lo siguiente:

Alfa	0.05
Error Grados de Libertad	6
Error Cuadrado Medio	0.004765
Valor crítico de t	2.44691
Diferencia Mínima Significativa	0.1379

Agrupamiento t	Media	N	Tratamiento
A	0.23425	3	1
A	0.14683	3	2
B	0.08820	3	3

A partir de lo anterior, se confirma que no hay diferencias entre los tratamientos S_1 y S_2 pero sí la hay entre S_1 y S_3 .

IV.4.4. DISCUSIÓN

Los resultados experimentales señalan una respuesta no significativa para todos los tratamientos, pero la menor se presentó en el sustrato integrado por hojarasca. Este sustrato funciona como aislante de temperaturas y humedades extremas, como material de soporte de la semilla y aún de protección mecánica contra el impacto de la lluvia y la erosión, de la deshidratación por efecto de la irradiación solar y aún de algunos depredadores (Wooldridge, 1970); dicha protección está asociada con la profundidad a la que está depositada la semilla dentro de esta capa.

No obstante que la capa de hojarasca está integrada por material celulósico, el porcentaje relativo de los compuestos orgánicos varía en función de las partes de las plantas, la especie, la antigüedad del material y los suelos subyacentes (Pritchett, 1986). Sin embargo, la disponibilidad de recursos depende de la descomposición de la materia, y en este caso, se trató solamente de hojarasca depositada, no compactada ni descompuesta. Por lo tanto, la germinación puede explicarse como la respuesta a la imbibición de las semillas por efecto de la hidratación del sustrato derivada de la aplicación regular de

riego, pues en condiciones naturales, tiende a retener poca humedad por estar compuesta principalmente de material seco, así como por el contenido de reservas de las semillas. Una vez que éstas se agotaron, se suspendió el proceso de activación enzimática, la traslocación de elementos nutritivos, el incremento del tamaño de las células y la división celular, que dan lugar a la diferenciación de tejidos y órganos (Niembro, 1979).

Al comenzar la elongación de la raíz, la calidad del sustrato define el curso del crecimiento de la planta. El desarrollo de la raíz fue incipiente en las plántulas sobre hojarasca, pues el sustrato solo contenía residuos de suelo que naturalmente está adherido a la hojarasca. Así, los resultados de este tratamiento (S3) fueron menos manifiestos y terminaron en el lapso más corto. Esto coincide con lo obtenidos por Beck (1990) quien observó que la germinación de las semillas de *Abies fraseri* (Pursh) Poir en la hojarasca por lo general conduce a la mortalidad de las plántulas debido a la sequía.

El suelo natural ofrece condiciones favorables para la germinación y el desarrollo inicial por tratarse de un sustrato húmedo con productos de la descomposición del material detritívoro acumulado en la capa de hojarasca, que aporta oxígeno y nutrimentos minerales esenciales. En la medida en la que exista la calidad requerida del sustrato por la especie, se desarrollará un sistema de raíz sano, profundo y con la estructura necesaria para proporcionar el anclaje, el agua y los recursos necesarios para sustentar una gran copa (Kozlowski *et al.*, 1991), que en esta especie, en el caso particular de *Abies religiosa*, representa de 50 a 75% de la altura total del árbol.

La mejor respuesta de la germinación acumulada en suelo natural sobre los otros dos tratamientos es congruente con el fundamento de la mayor concentración de materia orgánica y, por lo tanto, de disponibilidad de nutrimentos para la semilla, a diferencia de la hojarasca, cuyo contenido es menor, lo que, de igual manera, pudo influir sobre la mezcla con el suelo (S3). Así, los resultados del presente estudio concuerdan con lo obtenido por Caballero y Toral (1967), quienes concluyeron que la mejor respuesta de germinación se logró en tierra de monte para *Pinus pseudostrobus* var. *oaxacana* Martínez, lo que es congruente con las preferencias de la mayoría de las coníferas. Este sustrato corresponde al de suelo natural en el presente experimento.

Por otro lado, Musálem (1984) registró que la germinación de *Pinus montezumae* fue exitosa en suelo sin tratamiento en bosque natural. González Guillén (1985) tuvo resultados semejantes para *Abies religiosa*. Pauley (1989) obtuvo las mejores respuestas de germinación de las semillas de *Abies fraseri* en suelo mineral y determinó que los tocones y troncos en descomposición tienen las tasas promedio más altas de establecimiento de plántulas y parece ser el mejor sustrato para la germinación, lo que es extensivo para *Abies balsamea* porque el sustrato no se deshidrata (Comeau, 2001). Zhong (1999) identificó que *Abies lasiocarpa* (Hook) Nutt. requiere suelo mineral para una adecuada regeneración en los bosques de coníferas de Columbia Británica, Canadá.

Las semillas sembradas en el tratamiento con la mezcla de los dos sustratos (S2) mostraron la germinación simple más acentuada durante el periodo de máxima emergencia, pero la germinación acumulada fue intermedia respecto a los otros resultados. Aún cuando el aporte de recursos que proporciona el suelo natural y el soporte que ofrece la hojarasca pudieron haber favorecido el proceso, éste se interrumpió entre los dos tiempos registrados para los otros dos tratamientos, lo que parece obedecer más a una respuesta de la calidad de las semillas que de la del sustrato. Sin embargo, habría que abundar en este sentido para poder interpretar lo ocurrido.

Finalmente, cabe destacar que los bajos porcentajes de germinación y la escasa supervivencia de toda la muestra se explican porque se manejó semilla no asepticada durante la siembra, y porque, aún cuando el sustrato en sus tres modalidades fue protegido con un fungicida, se recomienda asepticar con formol al 6%, con lo cual se han alcanzado mejores resultados para especies de pino (Villagómez, 1987).

IV.4.5. CONCLUSIONES

La germinación de la semilla de *Abies religiosa* es más exitosa en sustrato forestal procedente de los primeros 30 cm de profundidad del bosque de oyamel, y la más inconspicua sobre el sustrato de hojarasca. Las semillas sembradas en una mezcla al 50% de suelo natural y hojarasca mostraron la mayor germinación simple durante el periodo de máxima emergencia, pero la germinación acumulada fue intermedia a la observada en el sustrato de suelo natural puro y de hojarasca.

IV.4.5. RECOMENDACIONES

La opción para una tendencia estadística más clara de los datos derivados de un experimento como el anterior, sería seleccionar una muestra de semillas con cavidades llenas, confirmada mediante rayos X, a fin de evitar la presencia de semillas vanas, con embriones poco desarrollados o con malformaciones en la muestra de trabajo.

Adicionalmente, sería conveniente someter a las semillas utilizadas a un procedimiento de asepsia para evitar a los patógenos.

IV.5 EFECTO DE LA SOMBRA

IV.5.1 INTRODUCCIÓN

La luz influye sobre los procesos fisiológicos de las plántulas porque se relaciona con la capacidad fotosintética como fuente de energía principal; a partir de las características y demandas propias de cada especie, se presentan intervalos diversos de tolerancia a la sombra, que se manifiestan en su crecimiento y desarrollo. Algunas obtienen mejores resultados en valores bajos de intensidad, pues a medida que ésta se incrementa, se va reduciendo la fotosíntesis, entre otras razones, por los efectos inhibidores de la alta luminosidad (Devlin, 1976). Esto es cierto para la mayoría de las coníferas, aunque las intensidades óptimas o de saturación varían con la especie.

Así, en muchos taxa de pino se observan tanto comportamientos heliófilos, como altamente tolerantes a la sombra. Bormann (1956 *in* Devlin, 1976.) observó que las plántulas de *Pinus taeda* pueden adaptarse a la sombra cuando crecen bajo un dosel de árboles maduros, mientras que las más desarrolladas y los árboles jóvenes no son capaces de sobrevivir sin dicha protección. Musálem (1984) concluyó que *Pinus montezumae* germinar con una reducción hasta de 50% de intercepción de luz, por encima de lo cual la capacidad germinativa disminuye. En las plántulas jóvenes, el crecimiento en diámetro se ve afectado, pero en las de dos años no hay manifestación de daños. Velázquez *et al.* (1985) concluyeron que la intensidad de luz solar de 100% provoca la muerte de las plántulas de *Pinus hartwegii*.

Para los abetos, Kozlowski (1979) indicó que *Pseudotsuga menziesii* germina mejor bajo condiciones de luz. Particularmente para el género *Abies*, Gordon (1970) trabajó con *A. magnifica* y *A. concolor*, y estableció que a mayor intensidad de luz aumenta la mortalidad de las especies, lo que se acerca a lo encontrado por Seidel (1979), quien estudió la primera especie en condiciones naturales y explicó la mayor mortalidad de las plántulas bajo dosel abierto como consecuencia de la deshidratación del substrato. A esta misma conclusión llegaron Cui y Smith (1991) para *Abies lasiocarpa*.

En el caso de *Abies religiosa*, la influencia de la luz ha sido un aspecto controvertido porque que se le atribuyen ambas preferencias, pues

por un lado se le asocia con ambientes umbrófilos, a partir de los estudios realizados *in situ*, que revelan una mejor supervivencia de *A. religiosa* en condiciones de dosel cerrado (Madrigal, 1967; Rzedowski, 1988; González, 1985; Sánchez *et al.*, 1991; Camacho, 1996), y por otro, con ambientes luminosos (Manzanilla, 1974), lo que es común a las coníferas en general, durante su etapa inicial.

A pesar de que es importante la evidencia a favor de la presencia de oyamel en lugares sombreados, la cantidad de luz que debe recibir la especie es asunto todavía no conocido con certeza, pues las observaciones de campo adolecen de un margen de error que se debe atribuir a la influencia de componentes circunstanciales en términos de lugar y tiempo. A fin de destacar la influencia de la luz sobre el desarrollo del oyamel desde su germinación, se planteó un estudio experimental en el que se reguló el aporte de iluminación solar mediante sombreado de distinta intensidad, atendiendo a los siguientes objetivos:

1. Conocer la influencia de la luz solar sobre la germinación de las semillas de *Abies religiosa* bajo condiciones controladas.
2. Determinar el efecto de la luz solar sobre la supervivencia, crecimiento y desarrollo de las plántulas de *Abies religiosa* bajo condiciones controladas.

IV.5.2 MÉTODOS Y MATERIALES

Las semillas se recolectaron durante el invierno de 1994-1995 en el Campo Experimental Forestal San Juan Tetla, Pue., sin control de lotes. La semilla fue beneficiada en el Campo Experimental San Martinito Tlahuapan, Pue., que pertenece al INIFAP; ahí, se le almacenó en latas de 20 Kg. cada una, a temperatura ambiente (15 a 18°C), con polvo de captán. De la muestra de semilla, se tomaron tres kilogramos al azar. Posteriormente, la semilla seleccionada se almacenó bajo refrigeración a 5°C en el Laboratorio de Germoplasma Forestal del CENID-COMEF del INIFAP, en donde se le practicaron pruebas de análisis físico y germinativo.

Los experimentos se realizaron en el Vivero Forestal de la Universidad Autónoma Chapingo (Figura 5), con base en las recomendaciones de Musálem (1984); se aplicó un diseño experimental completamente al

azar, con cinco tratamientos y tres repeticiones (Figura 20). (Cochran y Cox, 1962). Los tratamientos consistieron en sombras de 90%, 70%, 50%, 35% y 0%, producidas mediante malla plástica de diferente calibre (sarán), sostenida con armazón de madera elaborado con tablillas de 1', con lo que se hicieron 12 cajas de 1 m por lado, cinco de los cuales estuvieron cubiertos. Las plantas sometidas al tratamiento de 0% no fueron delimitadas por ninguna estructura. Las cajas fueron colocadas en tres platabandas ubicadas en el extremo este del vivero.

Para evaluar la germinación, se utilizaron cajas de siembra y una mezcla de 50% de suelo natural procedente del sitio de colecta, y 50% de arena como material inerte recomendado para la germinación de coníferas (Camacho, 1994a), ambos esterilizados por calor, a una temperatura superior a 65°C durante 72 horas. Se colocaron 50 semillas por caja, a razón de 10 semillas por cinco líneas, siguiendo una distribución espacial regular. Las semillas se depositaron a 1 cm de profundidad; se les cubrió con suelo y una fina capa de hojarasca, de menos de 5 mm de grosor. Las cajas de siembra fueron colocadas dentro de las cajas con malla descritas, por 30 días. El riego se aplicó cada 48 horas: durante la primera semana, se les aplicó una solución de agua potable con captán al 50%, para evitar infecciones; posteriormente, sólo agua potable.

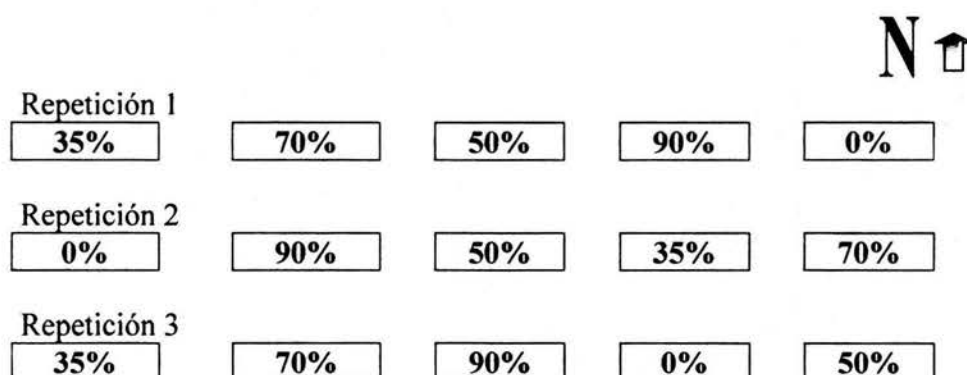


Figura 20. Disposición espacial del experimento del efecto de sombra

La supervivencia, crecimiento y desarrollo de las plántulas se evaluaron en una muestra de 11 individuos de plántulas de la misma edad y procedencia, seleccionada dentro de cada una de las cajas con malla. El periodo de observación fue de 18 meses, durante el cual se les regó de forma regular, del mismo modo que a las semillas, excepto en la época de lluvias. Cada mes se registró la mortalidad o el crecimiento en altura, y la aparición de nuevas ramas.

Terminado el periodo de observación, se eligieron tres de las plántulas de cada tratamiento; cada una fue identificada con una etiqueta de cartón colgante, con los datos referentes al tratamiento, repetición, y número de planta. En el Laboratorio de Germoplasma Forestal del CENID-COMEF del INIFAP, se les retiró el envase plástico por inmersión en agua durante 24 horas, a fin de remover cualquier adherencia de sustrato en la raíz. Posteriormente, cada una fue colocada sobre papel filtro para eliminar la mayor cantidad de agua posible; se les midió de la punta de la raíz al ápice, y las partes aérea y subterránea, delimitadas por el cuello de la raíz. De cada planta completa se determinó su peso fresco mediante una balanza analítica, y posteriormente fue seccionada a la altura del cuello de la raíz para separar la parte aérea de la raíz; cada sección se deshidrató en horno eléctrico de convección MAPSA Modelo EC-445 a 70°C durante 72 horas, aproximadamente, periodo que se dio por finalizado cuando no se observaron variaciones en los valores; por este medio se obtuvo el peso seco.

IV.5.3 RESULTADOS

Germinación. El Cuadro 1 muestra que 70% de sombreado es favorable para la germinación de las semillas de *Abies religiosa*; los valores más altos se presentaron 25 días después de la siembra. (Figuras 21 y 22)

Cuadro 1. Tasa de germinación de las semillas de *Abies religiosa* bajo diferentes tratamientos de sombra

TRATAMIENTO	Repetición 1	Repetición 2	Repetición 3	Σ
0%	0.12	0.04	0.18	0.34
35%	0.28	0.18	0.02	0.48
50%	0.18	0.32	0.04	0.54
70%	0.16	0.10	0.40	0.66
90%	0.18	0.14	0.18	0.50
Σ	0.92	0.78	0.82	2.52

Cuando se aplicó el análisis de varianza, se siguió una transformación de raíz cuadrada \sqrt{y} en virtud de que los datos de porcentaje están basados en conteos y en un común denominador, donde el intervalo de porcentajes es de 0 a 20 (Steel and Torrie, 1979). Los resultados indican que no existe diferencia significativa entre los tratamientos, como se indica a continuación, porque están agrupados en la misma categoría de la prueba de rangos de Tukey (HSD).

Tukey's Studentized Range (HSD) Prueba para variable: REND

Alpha=0.05 df=10 MSE=0.022974

Valor crítico del intervalo de Student= 2.22814

Diferencia mínima significativa= 0.2757

Grupos de Tukey	Media	N	Tratamiento
A	0.4496	3	70%
A	0.4076	3	90%
A	0.3966	3	50%
A	0.3649	3	35%
A	0.3236	3	0%

La germinación bajo los diferentes tratamientos se comportó de forma similar (Figura 21).

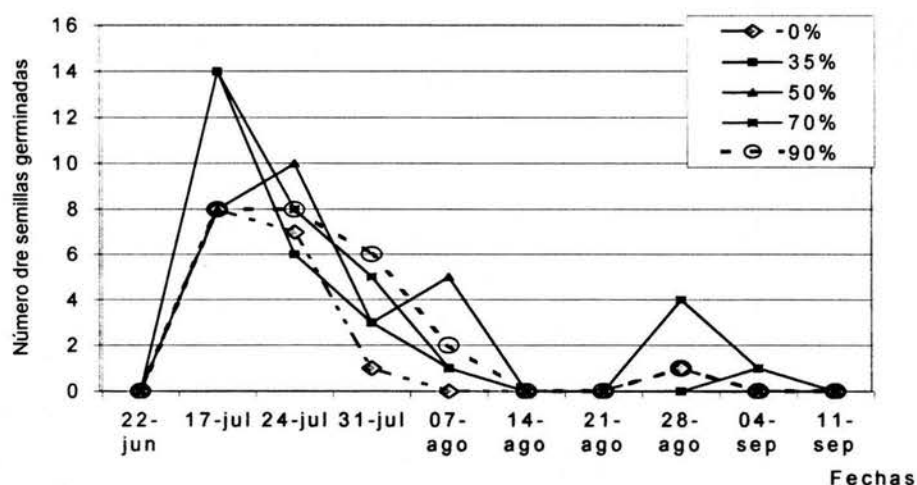


Figura 21. Germinación de las semillas de *Abies religiosa* en relación a la sombra

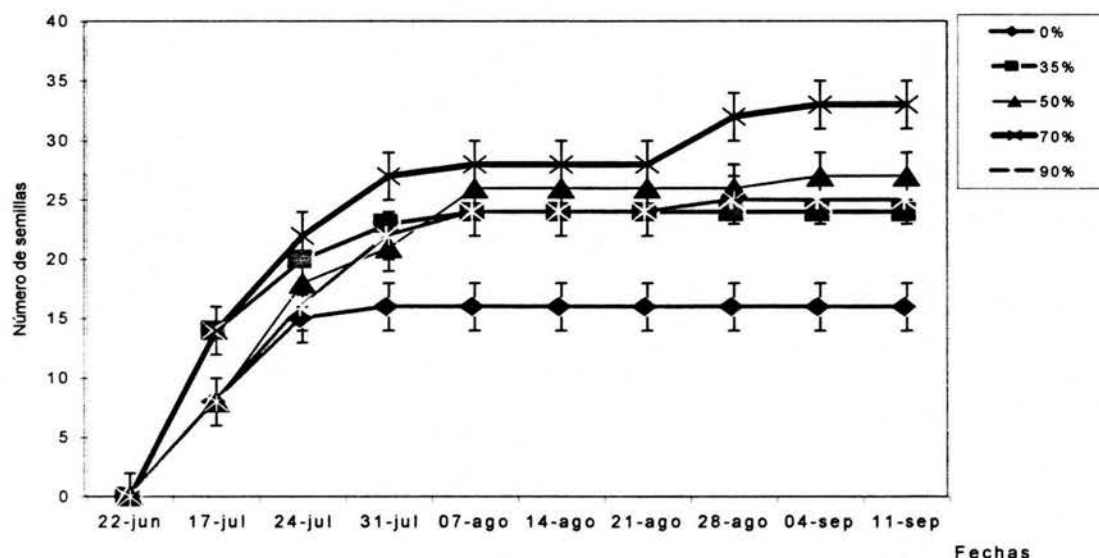


Figura 22. Germinación acumulada de semillas de oyamel en relación a la sombra

a) **Mortalidad.** Bajo la ausencia total de sombra (0%) o cuando existe el mayor porcentaje de sombra (90%) las plantas no sobreviven tan exitosamente como bajo luz media. La primera situación, -cuando se presenta irradiación solar total- se explica por la deshidratación derivada de una transpiración excesiva, así como por la evaporación de la humedad del sustrato; el efecto del segundo tratamiento (90%), por una escasez de la energía necesaria para lograr la producción de clorofila, y por lo tanto, desarrollar plántulas duraderas. Con una sombra de 70%, las plantas tienden a sobrevivir mejor que en cualquiera de las otras intensidades de sombra; 35% parece ser la segunda mejor opción (Figura 23).

La mortalidad más severa ocurrió en los primeros nueve meses, cuando a 90% de sombra se dio el mayor número de muertes; después de este lapso, no aparecieron más cambios. Sin embargo, las muertes no tuvieron lugar durante el invierno, lo que pudiera esperarse bajo condiciones naturales, debido al frío y al estrés hídrico. Dado que las plántulas recibieron riego frecuente a lo largo de todo el

experimento, la mortalidad puede asociarse con la variable de luz que se está probando.

Al analizar los datos anteriores, se aplicó la transformación angular o de seno invertido $\arcsen \sqrt{y}$ ó $\arcsen^{-1} \sqrt{Y}$, porque se trata de datos binomiales (mortalidad/sobrevivencia) expresados como fracciones decimales y el intervalo de porcentaje es entre 0 y 100% (Steel & Torrie, 1979). El análisis de varianza indica que existe una diferencia en la tasa de mortalidad de los valores F, que debe obedecer a los resultados obtenidos bajo 90% de sombra. A pesar de esto, la prueba de Tukey no detectó tal efecto, lo que pudiera estar relacionado con los valores altos del coeficiente de variación.

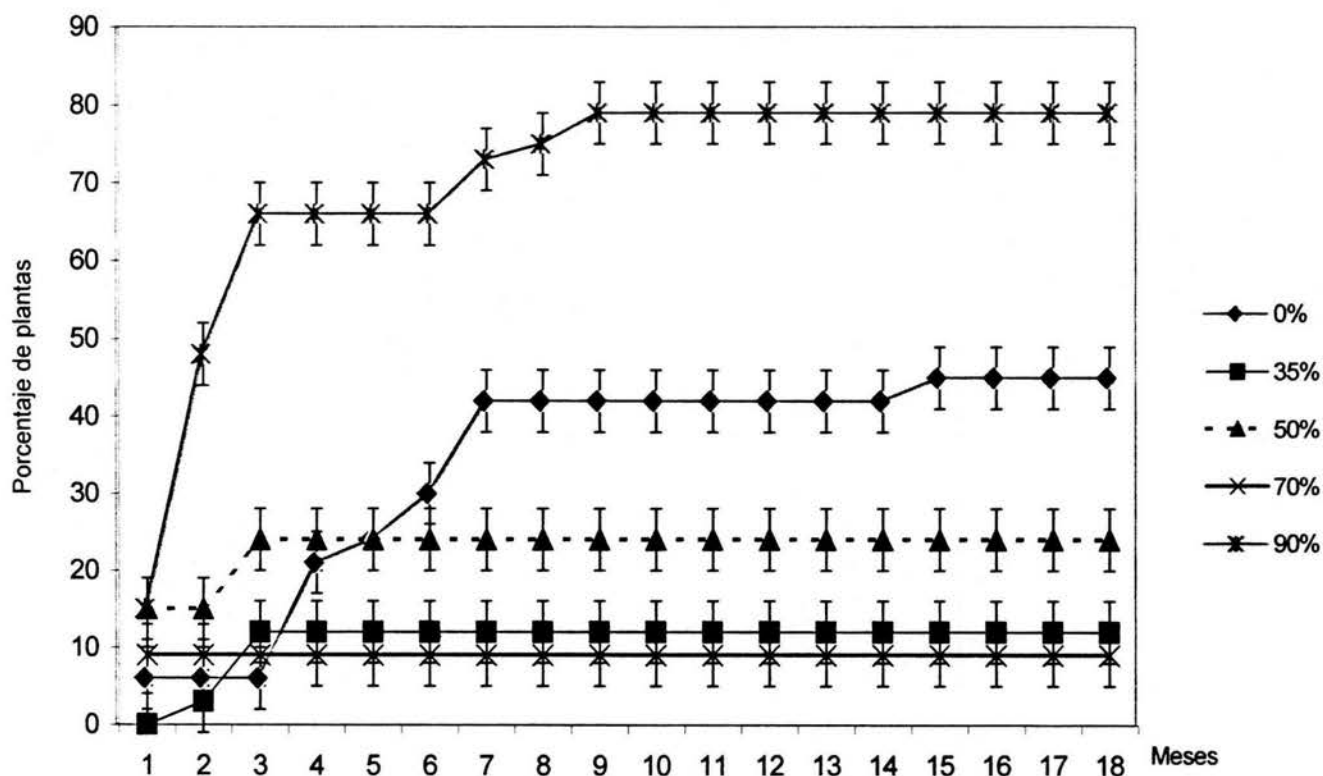


Figura 23. Mortalidad acumulada de oyamel en 18 meses por efecto de sombra

Análisis de varianza

Variable dependiente: TOT

Fuente	DF	Suma de Cuadrados	Cuadrado medio	Valor F	Pr>F
Modelo	4	5.96248692	1.49062173	116.87	<.0001
Error	85	1.08412612	0.01275442		
Total Corregido	89	7.04661303			

Raíz cuadrada	C.V.	Raíz MSE	Media de y
0.846149	35.66723	0.112935	0.316637

Tukey's Studentized Range (HSD) Prueba para variable: TOT

Alpha=0.05 df=85 MSE=0.012754

Valor crítico del intervalo de Student= 3.94169

Diferencia mínima significativa= 0.1049

Grupos de Tukey	Media	N	Tratamiento
A	0.79571	18	90%
B	0.35223	18	0%
C	0.23453	18	50%
D	0.10968	18	35%
D	0.09103	18	70%

b) Crecimiento. El crecimiento en altura total se midió al mes siguiente de que concluyera la germinación. Los datos en el Cuadro 3 muestran números más pequeños en los primeros meses, lo que puede estar relacionado con las temperaturas invernales, cuando el crecimiento tiende a detenerse en la mayoría de las coníferas bajo condiciones naturales. El máximo desarrollo durante los meses de marzo a mayo obedece a que las temperaturas locales son de 20 a 25°C durante el día, y los periodos de luz son más largos; a partir de que se regó regularmente, no se espera un *estrés* hídrico sobre el desarrollo de la raíz. El segundo incremento importante se generó entre los meses de junio y julio, cuando la temporada de lluvias ya se había establecido, y las temperaturas son altas (23 a 27°C) en el día y bajas en la noche, condición que parece favorecer a los abetos (Lassou, 1980 *in* Spurr & Barnes, 1992) (Figura 24).

Cuadro 2. Incremento mensual en altura media de *Abies religiosa* en 18 meses.

Año	Mes	0%	35%	50%	70%	90%
1995	10-11	0.16	0.11	0.10	0.13	0.10
	11-12	0.22	0.12	0.10	0.07	0.11
1996	12-01	0.14	0.08	0.07	0.13	0.15
	01-02	0.12	0.06	0.11	0.07	0.13
	02-03	0.06	0.10	0.16	0.20	0.14
	03-04	0.32	0.96	0.92	0.96	0.38
	04-05	0.65	0.79	0.62	0.96	0.12
	05-06	0.47	0.29	0.20	0.27	0.38
	06-07	0.72	0.60	0.65	0.51	0.45
	07-08	0.59	0.21	0.40	0.18	0.08
	08-09	0.42	0.08	0.34	0.07	0.03
	09-10	0.34	0.15	0.42	0.05	0.07
1997	10-11	0.06	0.05	0.06	0.10	0.00
	11-12	0.04	0.03	0.01	0.02	0.00
	12-01	0.12	0.05	0.07	0.06	0.11
	01-02	0.17	0.09	0.10	0.05	0.14
	02-03	0.34	0.41	0.43	0.68	0.18

Al comparar los valores con el mismo periodo del año anterior, se aprecia una similitud entre ellos, lo que puede estar relacionado con las temperaturas invernales. El gran incremento de los dos últimos

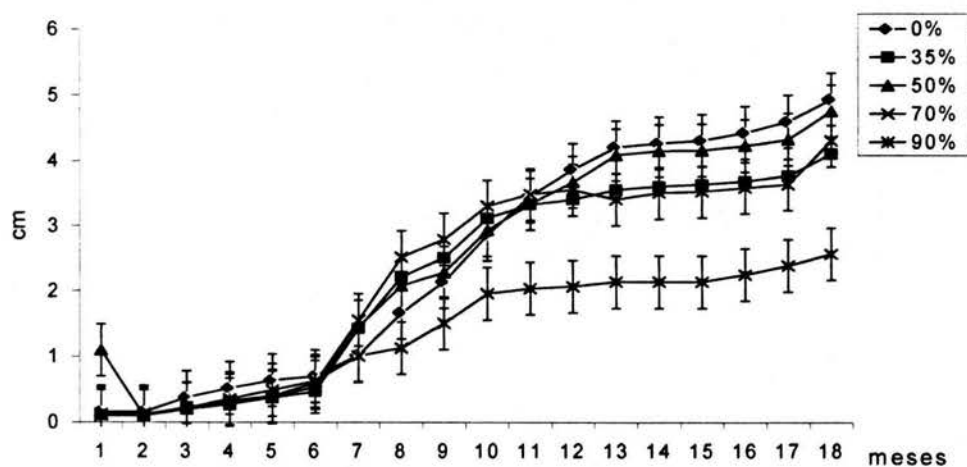


Figura 24. Incremento en altura mensual acumulado de *Abies religiosa* por efecto de sombra (valores medios)

meses sugiere la existencia de un patrón.

Durante el periodo de observación, el máximo incremento se presentó en plántulas libres de sombra, pues con tallas iniciales de 4.5 cm (promedio), alcanzaron más de 20 cm de alto; entre 35 y 70% de sombra, prácticamente duplicaron su talla, y en contraste, bajo 90% de sombra, solamente crecieron 4 cm.

Esto indica una clara tendencia heliófila en esta fase del ciclo de vida de *Abies religiosa*, si se pondera que el tamaño original se incrementó más de cuatro veces. Sin embargo, al comparar estos valores con las tasas de supervivencia, bajo el mismo tratamiento se presentó la mortalidad más severa, lo que sugiere que el incremento tan acentuado no garantiza plántulas vigorosas.

Con base en los resultados de la evaluación anterior, se seleccionaron plántulas para su análisis individual bajo un diseño experimental completamente al azar con diferente número de repeticiones en los tratamientos de las plántulas seleccionadas; con ello se elaboró el Cuadro 4.

Los resultados de longitud total no son muy heterogéneos dentro del mismo tratamiento de luz; las plántulas bajo 90% de sombra, en donde todas las plántulas fueron más pequeñas, y se contó con un menor número de ejemplares porque se murieron. En general, para todos los tratamientos, la raíz constituye de 72.78% a 78.09% de la longitud total, lo que es un proceso esperado en las etapas iniciales de las coníferas que desarrollan raíz para afianzar su anclaje.

Los valores de peso, fresco y seco indican que el contenido de humedad es mayor en la parte aérea; bajo 35% de sombra, las plántulas concentraron el mayor porcentaje de humedad en la raíz, y en la parte aérea, aquellas bajo 50% de sombra.

Cuadro No. 4. Evaluación individual de plántulas sometidas a 18 meses de tratamiento de sombra

T %	Pl. No.	R+V cm	R cm	V cm	R+V pf/(g)	R pf/(g)	V pf/(g)	R ps/(g)	V ps/(g)	V/R ps/(g)
0	1	45.30	41.30	4.0	0.44	0.10	0.33	0.08	0.16	2.00
	2	58.00	48.00	10.00	3.86	1.21	2.64	0.66	0.97	1.47
	3	71.20	50.10	20.10	8.31	2.26	6.04	1.20	3.57	2.97
	4	41.50	31.50	10.00	2.15	0.21	1.93	0.72	0.83	1.15
	5	48.00	36.00	12.00	1.60	0.41	1.19	0.28	0.41	1.46
	6	50.00	36.80	13.20	3.28	0.27	3.01	0.27	1.20	4.44
	7	45.80	35.00	10.80	1.36	0.50	0.86	0.31	0.40	1.29
	Σ	-----	-----	-----	-----	5.37	16.03	3.55	7.56	2.13
35	1	38.0	33.50	4.50	0.38	0.25	0.12	0.09	0.07	0.77
	2	45.00	34.10	10.90	1.19	0.30	0.88	0.18	0.28	1.55
	3	54.30	47.60	6.70	0.86	0.25	0.60	0.15	0.23	1.53
	4	50.30	35.30	15.00	7.23	2.44	4.79	1.37	2.51	1.83
	5	56.50	40.50	16.00	5.65	0.95	4.69	0.46	1.28	2.78
	6	53.50	45.50	8.00	2.18	0.70	1.47	0.40	0.53	1.32
	7	53.20	34.50	18.70	6.02	1.64	4.38	0.88	1.26	1.43
	8	61.30	44.80	16.50	4.29	0.88	3.40	0.50	1.01	2.02
	9	60.70	49.20	21.50	5.46	1.72	3.74	1.01	1.55	1.53
Σ	-----	-----	-----	-----	9.19	24.11	5.09	8.76	1.72	
50	1	59.00	42.50	16.50	2.35	0.77	1.58	0.52	0.52	1.00
	2	51.00	41.00	10.00	2.33	0.91	1.41	0.59	0.44	0.74
	3	38.00	28.50	9.50	0.94	0.46	0.47	0.23	0.13	0.56
	4	37.00	25.50	11.50	0.69	0.24	0.44	0.16	0.17	1.06
	5	54.00	39.00	15.00	1.74	0.65	1.09	0.42	0.43	1.02
	6	55.50	43.00	12.50	6.27	0.99	5.28	0.50	1.66	3.32
	7	88.00	72.50	15.50	3.12	1.19	1.92	0.65	0.74	1.13
	8	49.00	36.00	13.00	1.90	0.81	1.09	0.40	0.40	1.00
	9	37.00	28.00	9.00	1.90	0.65	1.25	0.39	0.63	1.61
Σ	-----	-----	-----	-----	6.70	14.50	3.91	5.17	1.32	
70	1	47.50	35.50	12.00	1.87	9.57	1.29	0.35	0.51	1.46
	2	54.40	35.40	9.00	2.63	1.21	1.47	1.10	1.19	1.08
	3	42.50	33.50	9.00	0.40	0.13	0.26	0.10	0.16	1.60
	4	49.50	36.50	13.00	0.56	0.25	0.30	0.20	0.20	1.00
	5	51.50	33.40	18.10	1.31	0.52	0.78	0.15	0.35	2.33
	6	58.50	41.20	17.30	3.18	1.43	1.75	0.43	0.52	1.21
	7	51.50	33.00	18.50	1.18	0.16	1.01	0.21	0.50	2.38
	8	43.00	33.50	9.50	0.56	0.25	0.30	0.24	0.28	1.17
	9	38.50	26.00	12.60	1.57	0.91	0.65	0.78	0.34	0.43
Σ	-----	-----	-----	-----	5.48	7.87	3.59	4.11	1.14	
90	1	30.00	20.00	10.00	0.40	0.06	0.33	0.04	0.13	0.75
	2	30.50	25.50	5.00	0.21	0.05	0.16	0.03	0.13	4.33
	3	34.50	24.00	10.50	0.43	0.06	0.37	0.03	0.07	2.33
	Σ	-----	-----	-----	-----	0.18	0.87	0.11	0.33	3.30

T = tratamiento; pl. = plántula; R+V = plántula completa; R = raíz; V = parte aérea; pf = peso fresco; ps = peso seco

La proporción de la parte aérea en relación a la raíz para peso fresco es de 3:1 ó 2:1; lo mismo ocurre para el peso seco, pero es menos pronunciado. En términos de producción de biomasa, bajo 35% de sombra, tanto en peso seco como en peso fresco, los valores fueron los más altos.

Los resultados del análisis de varianza de cada una de las variables indican lo siguiente:

En el **largo total (R+F)** ó V₁ y la **longitud de la raíz (R)**, ó V₂, existe una diferencia significativa con el grupo de 90% de sombra, en contraste con los otros tratamientos, que no alcanzan una diferencia significativa, a partir de los valores mínimos de diferencia significativa, ya que pertenecen al mismo grupo de la prueba de Tukey. Sin embargo, los valores más cercanos entre sí corresponden a los tratamientos de 35% y 50% de sombra.

Tukey's Studentized Range (HSD) Prueba para la variable: V₁, largo total (R+F)
 Alpha=0.05 df=10 MSE= 91.58963
 Valor crítico del intervalo de Student= 4.654
 Diferencia mínima significativa= 0.3121

Grupos de Tukey	Media	N	Tratamiento
A	52.533	3	35%
A			
A	52.056	3	50%
A			
A	50.044	3	0%
A			
A	48.544		70%
B	10.556	3	90%

Tukey's Studentized Range (HSD) Prueba para la variable: V₂, Longitud de la raíz (R)
 Alpha=0.05 df=10 MSE= 46.99015
 Valor crítico del intervalo de Student= 4.654
 Diferencia mínima significativa= 18.42

Grupos de Tukey	Media	N	Tratamiento
A	40.556	3	35%
A			
A	40.144	3	0%
A			
A	39.556	3	50%
A			
A	34.222	3	70%
A			
B	7.722	3	90%

En relación a la **longitud de la parte aérea (F)** ó V3, a pesar de las diferencias entre las medias, de acuerdo a la misma prueba, los valores no alcanzan la diferencia mínima significativa entre los tratamientos, por lo que todas las plántulas pertenecen a un mismo grupo y son estadísticamente iguales, a pesar de que el valor de 90% de sombra es menor a los demás

Tukey's Studentized Range (HSD) Prueba para la variable: V3, Longitud de la parte aérea (F)

Alpha=0.05 df=10 MSE= 18.53422

Valor crítico del intervalo de Student= 4.654

Diferencia mínima significativa= 11.569

Grupos de Tukey	Media	N	Tratamiento
A	40.556	3	35%
A			
A	40.144	3	0%
A			
A	39.556	3	50%
A			
A	34.222	3	70%
A			
A	7.722	3	90%

Referente al **peso fresco total**, *i.e.*, de la plántula completa, ó V4, sucede lo mismo, es decir, estadísticamente no existe diferencia.

Tukey's Studentized Range (HSD) Prueba para la variable: V4, Peso fresco total

Alpha=0.05 df=10 MSE= 2.292169

Valor crítico del intervalo de Student= 4.654

Diferencia mínima significativa= 4.06

Grupos de Tukey	Media	N	Tratamiento
A	3.701	3	35%
A			
A	2.436	3	0%
A			
A	2.365	3	50%
A			
A	1.478	3	70%
A			
A	0.118	3	90%

Con el **peso fresco de la raíz**, ó V5, tampoco hay diferencia estadística entre los tratamientos, como lo indica la prueba de Tukey, pero, los valores más altos se presentan en el tratamiento de 35% de sombra.

Tukey's Studentized Range (HSD) Prueba para la variable: V5, Peso fresco total
 Alpha=0.05 df=10 MSE= 0.781811
 Valor crítico del intervalo de Student= 4.654
 Diferencia mínima significativa= 2.376

Grupos de Tukey	Media	N	Tratamiento
A	1.6094	3	35%
A			
A	1.0211	3	70%
A			
A	0.7449	3	50%
A			
A	0.5796	3	0%
A			
A	0.0206	3	90%

Para el **peso fresco de la parte aérea**, ó V6, a pesar de que tampoco existe diferencia significativa entre los tratamientos según la misma prueba, el valor más alto se agrupa al 35% de sombra.

Tukey's Studentized Range (HSD) Prueba para la variable: V6, Peso fresco de la parte aérea
 Alpha=0.05 df=10 MSE= 1.287151
 Valor crítico del intervalo de Student= 4.654
 Diferencia mínima significativa= 3.0487

Grupos de Tukey	Media	N	Tratamiento
A	2.6797	3	35%
A			
A	1.8559	3	0%
A			
A	1.6203	3	50%
A			
A	0.8750	3	70%
A			
A	0.0971	3	90%

En relación al **peso seco de la raíz**, ó V7, tampoco se verifica una diferencia significativa entre los tratamientos, pero los valores más altos se registran, igualmente, bajo 35% de sombra

Tukey's Studentized Range (HSD) Prueba para la variable: V7, Peso seco de la raíz
 Alpha=0.05 df=10 MSE= 0.063657
 Valor crítico del intervalo de Student= 4.654
 Diferencia mínima significativa= 0.678

Grupos de Tukey	Media	N	Tratamiento
A	2.6797	3	35%
A			
A	0.4350	3	50%
A			
A	0.4129	3	0%
A			
A	0.3989	3	70%
A			
A	0.0127	3	90%

En relación al **peso seco de la parte aérea**, ó V8, tampoco se confirma una diferencia significativa entre los tratamientos, pero los valores más altos se registran bajo 35% de sombra, y el segundo más importante en el tratamiento libre de sombra (0%).

Tukey's Studentized Range (HSD) Prueba para la variable: V8, Peso seco de la parte aérea

Alpha=0.05 df=10 MSE= 0.243737

Valor crítico del intervalo de Student= 4.654

Diferencia mínima significativa= 1.3266

Grupos de Tukey	Media	N	Tratamiento
A	0.9741	3	35%
A			
A	0.8767	3	0%
A			
A	0.5750	3	50%
A			
A	0.4550	3	70%
A			
A	0.0377	3	90%

La **relación V/R o parte/aérea raíz**, ó V9 es una medida del balance entre el área de transpiración y el área de absorción del agua de una plántula. Se ha utilizado como una medida para determinar la calidad de las plántulas producida a medida que la altura de la planta crece, el R/V aceptable también aumenta (Thompson, 1985). La prueba de Tukey indicó que no existe diferencia significativa entre las plántulas sometidas a 50 y 70% de sombra, que corresponden a los valores más altos

Tukey's Studentized Range (HSD) Prueba para la variable: V9, Peso seco de la relación V/R

Alpha=0.05 df=10 MSE= 0.817531

Valor crítico del intervalo de Student= 4.086220
 Diferencia mínima significativa= 3.340611

Grupos de Tukey	Media	N	Tratamiento
A	1.2745	3	50%
A	1.4072	3	70%
A	1.6436	3	35%
A	2.1137	3	0%
A	2.4722	3	90%

c) Fisonomía. A medida que crecen los abetos, el número de las acículas es mayor, cuando los catáfilos que cubrían el ápice se separan de los nódulos y son presionados hacia fuera. El proceso de producción de nuevas hojas a partir del catáfilo depende del alargamiento del meristemo apical y la reducción del crecimiento de la yema en ese año (Morey, 1977).

Las hojas tienden a cambiar de color, de verde tierno a un tono más oscuro y se hacen más gruesas y duras. Sin embargo, la sombra modifica esta tendencia y en este experimento se observó que en los tratamientos libres de sombra, así como bajo 35 y 50%, los tonos eran más claros; a partir de 70%, los tonos se oscurecen. Cuando la falta de luz era muy evidente (90% de sombra), el color verde era notoriamente contrastante con los tonos presentes en los primeros tres tratamientos. Todas las acículas se mantuvieron unidas al tálamo durante los primeros dos meses; al término de dicho lapso, todas las plántulas generaron más de 15 hojas, que se consideró el número mínimo por plántula. La longitud de estas estructuras no creció en forma muy diferente de un tratamiento al otro, pues al cabo de ocho meses, las plántulas de los tratamientos 0 a 70% medían de 3 a 3.5 cm de largo, lo que ya no cambió. Antes de alcanzar el primer año, 80.50% de todas las plántulas habían desarrollado ramas laterales, algunas de las cuales destacaban más que la parte apical misma, dirigiendo con ello el crecimiento vertical de las plántulas, lo que se inició durante la temporada de invierno cuando se presentaron varias heladas que provocaron la muerte del meristemo apical.

Las pocas plántulas que sobrevivieron al tratamiento de 90% de sombra, no desarrollaron más de 20 hojas; su apariencia era oscura

y frágil, y su tamaño medio fue de 1.4 cm de largo. Tampoco desarrollaron ramas laterales. Los datos reunidos en el Cuadro 7 fueron analizados como se indica a continuación.

Cuadro 7. Plántulas que desarrollaron ramas

Tratamiento (%)	R	1°. Mes	2°. Mes	3°. Mes	4°. Mes	Σ (%)
0	1	0	0	0	0	63.15
	2	5	6	6	6	
	3	5	6	6	6	
35	1	0	0	0	0	31.57
	2	4	4	5	5	
	3	1	1	1	1	
50	1	0	1	2	2	42.00
	2	0	4	5	5	
	3	1	1	1	1	
70	1	0	1	1	1	26.31
	2	3	4	4	4	
	3	0	0	0	0	
90	1-3	0	0	0	0	0

Tukey's Studentized Range (HSD) Prueba para la variable: V1, número de ramas
 Alpha=0.05 df=10 MSE=0.53019
 Valor crítico del intervalo de Student= 4.654; Diferencia mínima significativa = 0.8686

Grupos de Tukey	Media	N	Tratamiento
A	0.5539	3	0%
A			
A	0.3683	3	50%
A			
A	0.2769	3	35%
A			
A	0.2307	3	70%
A			
A	0.0000	3	90%

No se presentan diferencias significativas entre los tratamientos, pues no alcanzan el valor de la diferencia mínima entre ellos, al existir gran variabilidad entre los valores dentro de un mismo tratamiento. Sin embargo, los valores más altos se reúnen en ausencia de sombra (0%).

IV.5.4. DISCUSIÓN

La germinación de las semillas de *Abies religiosa*, con sólo 14% de emergencia, se presentó durante los primeros 14 días, en la segunda semana después de la siembra.

Los análisis de laboratorio del mismo lote dieron como resultado un porcentaje de germinación de 15.84%, ya que 76% estaban vanas, o tuvieron un embrión poco desarrollado (Nieto de Pascual, 1995); esto no es raro en el género, pues *Abies* tiende a sufrir de baja viabilidad de sus semillas, y en particular de la especie estudiada se conocen resultados muy contrastantes. Nepamuceno² (2003, comunicación personal) indica que *A. religiosa* puede tener una germinación tan baja como 9% o más alta de 80%, en diferentes procedencias y de diferentes años, siendo prácticamente impredecible. Así, González *et al.* (1991) reportaron 28.50% de germinación en semillas procedentes de la Estación Experimental Forestal Zoquiapan, Edo. de Méx.

Los resultados obtenidos sugieren que las semillas prefieren un ambiente umbrófilo para producir una mejor germinación, lo que debe estar relacionado con la posibilidad de retener la humedad del suelo, que a su vez favorece al proceso. Este hecho puede explicarse con la condición de suelos profundos y húmedos que caracterizan a la comunidad de *Abies religiosa* (Rzedowski, 1988; Nieto de Pascual, 1987); en contraste, la germinación menos exitosa se dio bajo recepción total de luz, lo que tiene sentido en términos de una mayor probabilidad de deshidratación del sustrato.

La mortalidad de las plántulas se presentó durante los primeros doce meses, pues la tasa se mantuvo prácticamente sin cambio en los últimos seis. En el invierno, cuando ocurren las temperaturas más bajas y las lluvias están ausentes, el mayor número de plántulas mueren, por estrés hídrico y/o térmico bajo condiciones naturales (Spurr & Barnes, 1982); los datos experimentales no se acercan a lo esperado, lo que puede deberse a la aplicación periódica de riego, por una parte, y por otra, porque las plántulas estaban en un vivero.

Abies religiosa sobrevive con mejores perspectivas bajo 35% y 70% de sombra, condiciones en las que sólo murieron 11.53% de toda la muestra, cifra que se mantuvo constante; igualmente, bajo este

² Jefe del Laboratorio de Germoplasma Forestal del CENID-COMEF/ INIFAP.

tratamiento, las plántulas adquirieron buenos crecimientos en altura, lo que se acentúa a principios de la primavera.

Lo anterior sugiere que la temperatura ejerce un efecto positivo cuando los días son más largos (26 a 29°C) (Cruickshank, 1999), produciendo así un efecto similar al de las condiciones naturales, donde el crecimiento se dispara por la elongación de los entrenudos principales. En cambio, bajo sombreado más intenso (90%), alrededor del 80% de las plántulas perecen, situación relacionada con las limitaciones sobre la reacción clorofílica. Este estresante tratamiento dejó débiles a las plántulas que sobrevivieron por la falta de energía lumínica, lo que condicionó su desarrollo posterior.

Bajo exposición total a la luz, *i.e.*, tratamiento de 0%, los resultados confirman la influencia de la misma sobre los procesos fisiológicos, ya que la luminosidad alta tiene efectos destructivos sobre la intensidad fotosintética (fotoinhibición), la que, en consecuencia, tiende a reducirse (Devlin, 1976). La mortalidad de 45.45% puede entenderse, igualmente por lo reportado por Gordon (1970) y Seidel (1979), que concluyeron que existe un bajo porcentaje de establecimiento de *Abies religiosa* y *Abies magnifica*, cuando hay luminosidad intensa debido a un ascenso de la temperatura del suelo. El notable incremento registrado durante el verano, que aún excedió al crecimiento de las plántulas de otros tratamientos, se explica porque el substrato nunca se deshidrató al contar con riego suficiente durante todo el tiempo. Así, se obtuvieron las plántulas con las tallas más destacadas al 0%.

Al comparar los resultados obtenidos con los registrados para condiciones naturales, por ejemplo con *Abies balsamea*, el crecimiento anual fue de 0.08 a 2.08 cm (Glen, 1958 *in* Spurr y Barnes, 1982); este contraste puede deberse a la diferencia de especies, así como por el sitio experimental, pues en los bosques estudiados la temperatura oscila entre 10.5 y 13.5°C, mientras que en el vivero de Chapingo, las temperaturas varían entre 20 y 25°C; adicionalmente, el riego fue un factor importante.

Durante los primeros meses, los incrementos fueron pequeños, comportamiento que se repitió en el mismo periodo al año siguiente; el gran aumento se presentó en la Primavera, como era de esperarse, y el segundo en el verano, cuando la lluvia ya se había establecido, lo que definió noches frías y temperaturas altas en el transcurso del día

(22 a 26°C), condición que favorece a los abetos (Lassou, 1980 *in* Spurr y Barnes, 1982).

Los árboles rara vez crecen en forma continua durante todo el año, de manera que se elongan y cesan su crecimiento varias veces durante la misma estación (Kramer y Kozlowski, 1960). El patrón de crecimiento poco usual de dos picos se ha citado para *Pinus taeda*, con dos o más periodos de crecimiento, interrumpidos por lapsos de inactividad; sin embargo, *Abies concolor* tiene un periodo único de crecimiento (Morey, 1977).

En el caso particular de este estudio, el crecimiento puede entenderse bajo dos posibilidades ambientales: la primera, en la que el primer pico ocurrió cuando la mayoría de los árboles crecen, pero la segunda a la mitad del verano puede estar asociada con la abundancia de agua disponible por efecto de lluvias, la que viene a sumarse al aporte de riego que siempre tuvieron las plántulas desde la siembra de la semilla; la segunda opción, de acuerdo a Merrill y Kilby (1952) y Schreiner (1940), quienes indicaron que el riego, así como otras actividades culturales, incrementan la duración del periodo de crecimiento, por un lado y la proporción correspondiente a los brotes (Kramer y Kozlowski, 1960), lo que pudiera explicar, igualmente, el gran tamaño alcanzado bajo las condiciones controladas en las que se realizó el experimento con respecto a lo obtenido bajo condiciones naturales.

Los daños observados por heladas en las estructuras apicales se asocian con la debilidad de las mismas producto del tiempo tan corto entre el segundo periodo de crecimiento y la aparición de las heladas, lo que no permite que adquieran la dureza suficiente para que los tejidos jóvenes puedan soportar el impacto de las bajas temperaturas.

Al analizar el comportamiento de cada plántula, se aprecian contrastes importantes dentro de la misma repetición, aún cuando pertenezcan a la misma procedencia, edad y reciban igual tratamiento. Tanto la procedencia de lote a nivel de árbol como el vigor embrionario pueden explicarlos, lo que estaría sujeto a comprobación.

A pesar de que la raíz representa la mayor proporción del tamaño total de la plántula en términos de longitud (cm), el peso manifestó la tendencia opuesta. El contenido de humedad de las plántulas

sometidas a 35% de sombra pierden la mayor cantidad de agua. El peso seco de las raíces es menor que el de las partes aéreas, y los valores son similares en todos los tratamientos. Sin embargo, las plántulas bajo 90% de sombra mostraron una alta proporción de humedad en las partes verdes, lo que lo que significa que pierden poca agua por efectos de transpiración, y que sus estructuras son más cortas pero más fuertes, comparativamente. Las plántulas bajo 35% de sombra registraron el contenido de humedad más alto a nivel de la raíz, y las sometidas al 50%, en las partes aéreas.

La raíz es la continuación del eje principal de la planta y no existe una clara demarcación entre esta estructura y el tallo. Sin embargo, desde las primeras etapas de desarrollo, las diferencias entre la raíz y la parte aérea son claras; así, la raíz se deriva de la raíz primaria del embrión, y la parte aérea del meristemo apical del brote. Los tejidos vasculares de la raíz tienen una mayor proporción de células vivas respecto a las no vivas que en los tejidos del tallo (Muller, 1974).

En las plantas procedentes de semilla, la dirección de la diferenciación del xilema primario en el plano horizontal es centrífuga en el brote, xilema endarco, y centrípeta en la raíz, o xilema exarco. (Esau, 1976). En la raíz joven, existe una corteza parenquimatosa, una sola capa de epidermis, y todas las células son meristemáticas (Cutter, 1971). Las partes aéreas están representadas por un eje, el tallo y los órganos laterales. El tallo, por lo general, es ortotrópico y ascendente y es producido por varios meristemas, el más importante de lo cuales es el apical.

La estructura y el desarrollo del meristemo apical del brote pueden ser afectados por varios factores ambientales; de ellos, el más notable es la intensidad o duración de la iluminación recibida. El crecimiento del tallo en altura es atribuible, principalmente, a la actividad de la región subapical, que permanece funcional toda la vida de la planta. En etapas posteriores, los tejidos secundarios de las raíces y de los tallos usualmente son bastante similares (Cutter, 1971; Cronquist, 1977).

Durante el segundo periodo de máximo crecimiento (junio y julio), aparecieron las ramas laterales en la mayoría de las plántulas de todos los tratamientos, a excepción de las correspondientes a 90% de sombra; las que no estuvieron sombreadas (0%) desarrollaron ramas más numerosas y éstas fueron más largas. El desarrollo de las ramas

ocurrió en el momento en el que fueron más abundantes las lluvias, lo que representa una mayor recepción de agua que la suministrada por riego durante varios meses.

La producción de biomasa indica que las plántulas bajo el tratamiento de 35% de sombra alcanzaron el valor más alto, lo que se evidenció más claramente en los pesos frescos, cuyo valor es cercano al de las plántulas libres de sombra. En peso fresco, las plántulas bajo el 50% de sombra y las que no la tuvieron no son diferentes. En ambas unidades de peso, las plántulas tratadas bajo 70% de sombra, tuvieron la biomasa más baja, a excepción de las de 90% de sombra. En un estudio similar, Musálem (1984) indicó que después de 24 meses, la biomasa más alta (57.61%) la registraron las plántulas de *Pinus montezumae* sometidas a 57% sombra. Aún cuando se trata de especies diferentes, como dato comparativo resulta de interés.

A pesar de que la relación V/R o A/R se considera un índice para evaluar la calidad de planta (Cuevas, 1998) porque describe la asignación de peso seco a las estructuras para capturar recursos de suelo y luz, Mortimer (1992) califica su uso como limitado debido a otras funciones de la raíz y la parte verde, como son el soporte y el almacenamiento.

Los valores más destacados de la relación V/R aparecen en los tratamientos extremos de sombra, 0 y 90%. Esto significa que la parte aérea tiene más biomasa que la raíz. La proporción de parte aérea de las plántulas procedentes del tratamiento sin sombra se interpreta como efecto de la presencia del mayor número de ramas secundarias y de acículas con respecto a las sometidas a los otros porcentajes de sombra. Las cifras más destacadas en las plántulas tratadas con 90% de sombra puede deberse a que la muestra fue menor que la utilizada en los otros tratamientos, pues correspondió a la tercera parte éstas, y de ellas, la sección aérea superó los 10 cm de longitud; la falta de luz propició el desarrollo inconspicuo de ramas, pero favoreció un alargamiento de la zona apical.

Estas proporciones indican una mayor capacidad de respiración y transpiración, y un bajo aporte de biomasa en las raíces, lo que es contrario a lo esperado en especies tolerantes a la sombra (Paz, 2003).

El hecho de que los datos no hayan sido tan sensibles a las pruebas estadísticas como se esperaba, obedece a que el tamaño de muestra utilizado fue pequeño como resultado de la baja viabilidad de las semillas, y que éstas a su vez registraron variaciones importantes entre ellas, que se manifestaron en las variaciones dentro del mismo tratamiento, lo que puede estar relacionado con el proceso de almacenamiento del material recolectado que consistió en la mezcla de distintos lotes, aún cuando se trató de la misma procedencia.

IV.5.5. CONCLUSIONES

Abies religiosa germina, sobrevive y crece preferentemente bajo ambientes umbrófilos, pues la menor mortalidad se observó con sombra de 70%, además de que adquiere una altura importante bajo esta condición, aún cuando la mayor ramificación se generó en individuos libres de sombra, pues la luz estimula el desarrollo de estructuras laterales de los tallos de los árboles

La exposición total al sol parece no ser adecuada para las etapas iniciales, en virtud de que bajo plena luz (0% de sombra), se obtuvo una mortalidad muy severa durante los primeros siete meses. Sin embargo, induce un crecimiento en altura muy importante, así como una producción de biomasa alta en las partes aéreas, lo que resulta de la generación de ramas y de la elongación de las partes aéreas.

Bajo 35% de sombra, las plántulas producen mayor biomasa en partes aéreas, debido a que conservaron la mayor concentración de agua; en condiciones de peso fresco, los resultados son más notorios, pues en peso seco, las diferencias tienden a ser menos evidentes.

Abies religiosa requiere de intensidades de luz variables para lograr su desarrollo, en virtud de que tiende a tener germinaciones y supervivencia más satisfactorias en ambientes con poca iluminación, mientras que para lograr alturas destacadas, la luz resulta determinante. Sin embargo, la condición de luz intermedia (35%), generará plántulas con buen desarrollo de partes aéreas, aunque con 70% de sombra tendrán un mejor equilibrio entre la parte radicular y la aérea.

IV.5.5. RECOMENDACIONES

La realización de un estudio semejante se enriquecería con la identificación de procedencias a nivel de lote, lo que permitiría multiplicar el número de repeticiones y favorecer el análisis estadístico.

Para obtener relaciones significativas entre las variables consideradas, es recomendable incrementar el tamaño de muestra, y probar que ésta quede integrada por semillas llenas, seleccionadas por medio de métodos no destructivos.

El control de temperaturas dentro de cada tratamiento así como la medición de la aportación de agua por riego harían factible precisar los resultados respecto a estos dos factores.

IV.6 EFECTO DE LA VEGETACIÓN ASOCIADA

IV.6.1 INTRODUCCIÓN

El sotobosque es el estrato vegetal más cercano al piso forestal, y está integrado por herbáceas, arbustos y renuevos de las especies del dosel. Es en este estrato donde el arbolado joven permanece durante sus primeras etapas de desarrollo y ahí se presenta la mayor mortalidad de la población que se incorpora a la que existe en pie, entre otras razones, porque la competencia inter e intraespecífica es intensa.

La competencia se genera por la captación de recursos necesarios para las nuevas plantas, una vez que se han agotado las reservas de las semillas que pueden sostener a la mayoría de las especies forestales templadas, únicamente por algunos días o semanas (Kozlowski, 1979).

Los principales recursos que se demandan son aquellos involucrados en la producción fotosintética: luz solar, agua, oxígeno y los nutrimentos presentes en el substrato. La luz es significativa en como componente esencial; sin embargo, este es un proceso complejo en el que intervienen factores ambientales y factores internos de las especies. Así, los efectos de la luz y el agua son interactivos e interdependientes (Kramer y Kozlowski, 1960).

Si sólo algunos individuos sobreviven, se deben considerar tanto la probabilidad diferencial de micrositio que reúna condiciones favorables para el desarrollo de las plántulas, como las características inherentes a las especies, y genéticas de los individuos. Es a este nivel que se observan contrastes, aún dentro de la misma población bajo las mismas condiciones ecológicas.

La competencia interespecífica resulta ser difícil para las plantas del sotobosque cuando se trata de plántulas de especies arbóreas y herbáceas, principalmente. De las herbáceas, las compuestas y la gramíneas tienden a ser dominantes, por número de taxa y por cobertura (Nieto de Pascual, 1987). Varias especies de ambas familias son anuales, en general, lo que significa que su crecimiento y su ciclo biológico son muy rápidos, lo que ejerce una importante demanda de recursos. La flora asociada a este nivel alcanza alturas muy destacadas con respecto a las plántulas de los árboles, y un vigoroso sistema radical, de tipo adventicio fibroso muy ramificado, por estar en

un substrato húmedo no-saturado, como son los suelos forestales, lo que favorece la absorción de nutrimentos de forma abundante (Cronquist, 1977).

Adicionalmente, compuestas y gramíneas son plantas que adquieren una gran cobertura, superior a 2.50 m² por macollo, en el caso de los pastos, o por individuo, en el caso de las herbáceas, lo que redundaría en una mayor área foliar, y por ende, mayor productividad que la que puedan tener los árboles, mismos que, por lo general están muy aislados entre sí. La cobertura de los árboles en sus estados iniciales es muy reducida hasta que rebasan el nivel del sotobosque, proceso que puede tardar varios años. Ante formas y ritmos de crecimiento tan desiguales, la evolución del arbolado se ve pobremente beneficiada, y así, se presenta una severa mortalidad en este periodo inicial, situación que se acentúa en épocas de máximo calor y/o de sequía.

La mortalidad de las plántulas del arbolado en el sotobosque está asociada con su tolerancia a la sombra. La tolerancia implica la capacidad relativa para sobrevivir y prosperar dentro del estrato vegetal señalado, y que está en función de adaptaciones genéticas y fisiológicas a este ambiente (Spurr y Barnes, 1992).

Abies permanece varios años en el sotobosque en sus primeras etapas, durante los cuales su crecimiento es lento y adquiere características afines a las especies forestales tolerantes, que se manifestarán en su estado adulto: ramas inferiores densamente foliadas por periodos largos (5 años para *Abies religiosa*), copas densas y profundas, y troncos ahusados (Larson, 1963 in Spurr y Barnes, 1982). Así, están consignadas como especies muy tolerantes *Abies balsamea* (L.) Mill., *A. concolor* (Gord. y Glend.) Lindl. y *A. amabilis* (Dougl.) Forbes, en el entendido de que sólo requieren entre 1 y 3% de irradiación solar. *A. religiosa* también se ha considerado especie tolerante, lo que se basa, principalmente, en observaciones de campo (Manzanilla, 1974).

Asociada con la escasa penetración de radiación solar a los estratos vegetales inferiores, está la humedad abundante del substrato; ésta favorece a diversas especies de hongos, con los que se establecen relaciones micorrícicas estrechas, como es el caso de diversas especies comestibles de alto valor comercial y de cambio. Específicamente para el bosque de *A. religiosa*, se han identificado más de 15 especies, entre las que pueden mencionarse *Amanita caesarea* (Scop. Fr.) Pers. Sch. Grev., *A. rubescens* (Pers. Fr.) S.F.Gray, *Boletus aestivalis* Paulet. Fr. ,

B. edulis, y *Cantharellus cibarius* Fr. (Alvarado y Manzola, 1993; Zamora-Martínez *et al.*, 1994).

La presencia de un gran número de individuos y de especies en el sotobosque, contribuye a conservar condiciones húmedas y sombrías. Uno de los efectos de tal ambiente es la inhibición del crecimiento y desarrollo de especies forestales intolerantes a la sombra. Sin embargo, aún tratándose de especies tolerantes, la inhibición se da; uno de los mecanismos que se presenta es la alelopatía, entendida como la influencia que ejerce una planta sobre otra por la producción de sustancias químicas que se escapan al medio. Del Moral y Cates (1971) observaron un efecto inhibitorio de la vegetación herbácea subyacente para *Abies grandis* (Dougl.) Lindl.

Se ha reconocido que las gramíneas y las herbáceas inhiben la germinación y el crecimiento radicular y de partes aéreas del renuevo forestal en general, como Horsley (1977 *in* Spurr y Barnes, 1982) lo comprobó para *Prunus serotina* Ehrh.

Aún cuando es práctica silvícola común la remoción de malezas para el establecimiento de plantaciones forestales con el propósito de reducirle a la nueva población efectos desfavorables ya que son las herbáceas las que se asocian al bosque de coníferas, (Baker, 1934), no se conocen resultados específicos del comportamiento de *Abies religiosa* en sus etapas iniciales, respecto a la flora asociada. Si la regeneración de esta especie ocurre preferentemente bajo condiciones naturales, se hace necesario conocer la influencia de este factor, porque de esta relación puede derivarse información que facilite su manejo.

El objetivo de este estudio fue el siguiente:

Detectar el efecto de la vegetación del sotobosque sobre la supervivencia y crecimiento de *Abies religiosa*, bajo diferentes condiciones de luz, y suelo procedente del bosque con diferente apertura de dosel.

Por lo tanto, se planteó el estudio experimental que se describe a continuación, en el que se trató de homologar las condiciones naturales en términos de humedad, luz y suelo en las que regenera el oyamel.

IV.6.2. MÉTODOS Y MATERIALES

Se visitó la Estación Experimental Forestal Zoquiapan, Edo. de Méx. (Figura 4) con el propósito de seleccionar dos rodales con diferente apertura de dosel; a partir de lo observado, se escogieron: el paraje "Piedras Blancas", para dosel cerrado, y "Texcalieca" para dosel abierto.

De cada paraje, se tomaron 24 muestras de suelo de 30 cm de profundidad en corte de perfil de 30 x 60 cm, aproximadamente, que se depositaron *in situ* en cajas de germinación, debidamente etiquetadas por número y tipo de dosel, sin mezclar el material; esto permitió conservar la distribución, cantidad y calidad del substrato en su estado natural.

Paralelamente, en el Vivero Forestal Chapingo se pusieron a germinar semillas de oyamel procedentes del Campo Experimental Forestal San Juan Tetla, Pue., que se colectó en el invierno anterior, a fin de contar con las plántulas para el experimento.

Dentro de una casa de sombra, se seleccionó una platabanda en la que se definieron tres tratamientos de luz (0, 35 y 70% de sombra), dos tratamientos de substrato, dos tratamientos de vegetación por dos repeticiones; en la Figura 25 se ilustra su disposición.

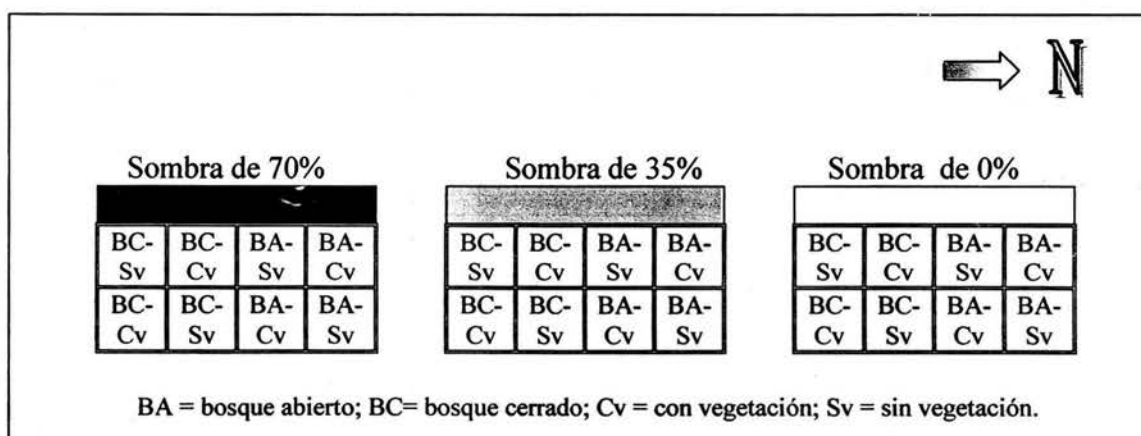


Figura 25. Disposición espacial del experimento

En el suelo se colocaron las cajas con el sustrato recogido en campo. Dentro de cada una, se incorporaron nueve plántulas de oyamel de dos meses de edad, siguiendo un arreglo regular. El número de plantas obedeció a que la viabilidad del lote fue de 12%. A cada una de ellas se le midió la altura a intervalos mensuales, y se registró su mortalidad con la misma frecuencia. Todas las cajas recibieron riego con una solución de Captán al 1% una vez por semana durante el primer mes, y con agua potable cada tercer día a partir de entonces y hasta el final del experimento.

La emergencia de otras especies se controló en el 50% de las cajas (Sv), cortando a ras de suelo con pinza de podar, una vez por semana. Se tomaron muestras de la vegetación existente para su determinación taxonómica. La identificación de las especies se realizó en el Herbario de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas del Instituto Politécnico Nacional.

Los pasillos entre las cajas experimentales fueron deshierbados con regularidad para evitar que las herbáceas invadieran las cajas de siembra. A partir de los crecimientos alcanzados por la flora del sotobosque que germinó en los cajones en que la emergencia de otras plantas no se controló, fue necesario tender una estructura de estacas de madera y líneas de mecahilo entre las cajas para sostener los tallos, de modo que no estorbara el crecimiento de las plántulas de oyamel; ésto obedece a que los tamaños de la flora fueron excesivamente grandes en respuesta a las condiciones artificiales de humedad y temperatura generadas en el invernadero. La mayoría de las plantas desarrolladas son anuales, que en condiciones naturales alcanzan una altura de 20 a 30 cm, en promedio y sus tallos los mantienen en posición vertical; o bien, cuando son de hábito arbustivo, presentan estructuras leñosas que les brindan soporte. Para el periodo considerado, dichas plantas debieron haber alcanzado su máximo desarrollo, suspendido su crecimiento, y declinado; por el contrario, su crecimiento fue continuo y su talla desmesurada.

Una vez a la semana se contabilizó el número de plántulas de oyamel muertas, y se midió el crecimiento de las sobrevivientes. Los datos obtenidos del experimento fueron sometidos a diferentes análisis estadísticos, con el apoyo del SAS, mediante el cual se buscó identificar el efecto de los tratamientos aplicados sobre el comportamiento del oyamel.

IV.6. 3. RESULTADOS

En el Cuadro 1 está reunida la lista florística del tratamiento Cv (con vegetación), que se compone de 21 especies, dispuestas principalmente en el estrato herbáceo. Es característico del bosque de oyamel la predominancia de compuestas (Asteraceae) por número de especies, mientras que son más escasas las gramíneas y la mayor diversidad se registra en las familias monoespecíficas (Benitez, 1986; Nieto de Pascual, 1987; Boyás, 1993).

Cuadro 1. Especies emergentes en las unidades experimentales de *Abies religiosa*

FAMILIA/ESPECIE	FORMA DE VIDA*	FAMILIA/ESPECIE	FORMA DE VIDA*
CAPRIFOLIACEAE		LAMIACEAE/LABIATAE	
<i>Symphoricarpos microphyllus</i> HBK.	Ar	<i>Salvia elegans</i> Vahl	H
ASTERACEAE/COMPOSITAE		<i>S. fulgens</i> Cav.	H
<i>Achillea lanulosa</i> Nutt	H	<i>Stachys coccinea</i> Jacq.	H
<i>Baccharis conferta</i> HBK.	H	FABACEAE/LEGUMINOSAE	
<i>Cirsium</i> sp.	H	<i>Trifolium amabile</i> HBK.	H
<i>Eupatorium glabratum</i> HBK.	H	LESQUECEAE	
<i>Eupatorium pazcuarensis</i> HBK.	H	<i>Thuidium delicatulum</i> (Hedw.) Mitt.	H
PHYTOLACACEAE		LOGANIACEAE	A
<i>Phytolaca icosandra</i> L.	H	<i>Buddleia parviflora</i> HBK.	
<i>Segiesbeckia jorullensis</i> HBK.	H	Oxalidaceae	H
<i>Senecio barba-johannis</i> DC.	Ar	<i>Oxalis</i> sp.	
<i>S. callosus</i> Schl. & Bip.	Ar	POLEMONIACEAE	H
<i>S. platanifolium</i> Benth	Ar	<i>Polemonium mexicanum</i> Cerv.	
<i>S. salignus</i> DC.	Ar	ROSACEAE	Ar
<i>S. sanguisorbae</i> DC.	Ar	<i>Acaena elongata</i> L.	H
<i>Stevia monardifolia</i> HBK.	H	<i>Alchemilla procumbens</i> Rose	
<i>Stevia pilosa</i> Log.	H	SAXIFRAGACEAE	H
EUPHORBIACEAE		<i>Ribes ciliatum</i> Humb. et Bonpl.	
<i>Euphorbia aff. potosina</i> Fernald	H	SCROPHULARIACEAE	H
GERANIACEAE		<i>Castilleja tenuiflora</i> Benth.	
<i>Geranium potentillaefolium</i> DC.	H	SOLANACEAE	H
GRAMINEAE		<i>Solanum demissum</i> Lindley	H
<i>Brachipodium mexicanum</i> (Roem. et Schult.) Link.	H	<i>S. stoloniferum</i> Schlechtl.	
<i>Festuca toluensis</i> HBK.	H		
<i>Trisetum virletii</i> Fourn.	H		

* A = árbol; Ar = arbusto; H = herbácea

Mortalidad. En el Cuadro 2 se ordenan los datos de mortalidad por tratamiento. Como los números indican, la mortalidad más alta se verifica en el tratamiento con vegetación (Cv), definiéndose menor número de plántulas muertas en las cajas con suelo de dosel abierto (BA), a excepción de bajo 70% de sombra, donde ocurre lo contrario (BC). Bajo este porcentaje de luz, el efecto de la vegetación no se manifiesta, pues el número real de plántulas muertas es el mismo en Cv que en Sv. En los dos tratamientos de sombra, en el suelo de BC hubo menor mortalidad en relación al tratamiento sin sombra. En el suelo de BA no se observa ninguna tendencia.

Cuadro 2. Mortalidad acumulada por efecto del tipo de bosque, sombra y vegetación.

MES	DOSEL	CON VEGETACION			SIN VEGETACION			TOTAL
		0%	35%	70%	0%	35%	70%	
07	BA	-	-	-	-	-	-	-
	BC	-	-	-	-	-	-	-
08	BA	1	2	-	1	1	-	5
	BC	2	-	1	2	2	1	8
09	BA	2	4	-	1	5	0	12
	BC	7	0	1	9	4	2	23
10	BA	2	4	-	1	5	-	12
	BC	10	-	1	9	6	3	29
11	BA	2	4	1	1	5	-	13
	BC	10	-	1	10	6	3	30
12	BA	2	4	2	1	5	-	14
	BC	10	-	1	10	6	3	30
01	BA	2	4	2	1	6	-	15
	BC	10	-	1	10	6	4	31
02	BA	3	5	3	1	7	1	20
	BC	11	-	1	10	6	4	32
03	BA	3	6	3	1	7	2	22
	BC	11	-	1	10	6	4	32
04	BA	3	6	3	1	7	2	22
	BC	12	-	3	10	6	4	35
05	BA	3	6	3	1	7	2	22
	BC	12	-	4	10	6	4	36
06	BA	3	6	4	1	7	2	23
	BC	12	-	4	10	6	4	36
07	BA	3	6	5	1	7	3	25
	BC	14	-	4	10	6	4	38
08	BA	4	7	5	6	7	5	34
	BC	15	-	4	11	6	4	40
09	BA	4	7	5	6	7	5	34
	BC	15	1	4	11	6	4	41
10	BA	4	7	5	6	7	5	34
	BC	15	1	4	11	6	4	41

Los datos anteriores fueron analizados por medio de un diseño experimental Cuadrado Latino.; los resultados se indican a continuación.

TABLA DE ANOVA

Fuentes	DF	SC	CM	F	Pr>F
Modelo	21	1528.487318	72.785110	12.78	<.0001
Error	169	962.151426	5.693204		
Tot. Corr	190	2490.638743			

R ²	Coefficiente de Variación	Raíz del ESM	Media Y
0.613693	57.25305	2.386044	4.167539

Fuente	DF	SC	CM	F	Pr>F
Bosque	1	151.7049351	151.7049351	26.65	<.0001
Sombreado	2	388.5939707	194.2969854	34.13	<.0001
Vegetación	1	23.5404920	23.5404920	4.13	0.0436
Bosque/Sombra	2	407.6320098	407.6320098	71.60	<.0001
Bosque/vegetación	1	34.0135302	34.0135302	5.97	0.0155

El modelo indica que para el caso de bosque (substrato) existe significancia del 0.0001. Por lo tanto, hay diferencia en la respuesta a los tipos de substrato.

En el porcentaje de sombra o sombreado, ocurre lo mismo en la significancia del 0.0001. Por lo tanto, se presentan diferencias en los niveles de sombreado.

En la presencia de vegetación, el valor de F= 0.0436 indica una pobre significancia.

Por lo que se refiere a las interacciones, existe significancia con la interacción entre el bosque y el porcentaje de sombra, al 0.0001, para el caso de bosque-vegetación, se tiene un valor de 0.0155, que es buena, pero no es un valor alto de significancia.

Como existe una diferencia significativa entre tratamientos por lo menos de 5%, entonces se procede a realizar una prueba de comparación de medias (prueba de Tukey), con el fin de determinar qué tratamientos son diferentes entre sí y cuál de ellos es el mejor.

Prueba de Tukey correspondiente a los tratamientos de procedencia del sustrato (BA y BC)

Alpha	0.05
Error de los grados de libertad	169
Error del cuadrado medio	5.693204
Rango del valor crítico de la prueba de t	2.79180
Diferencia Mínima Significativa	0.6817

Grupos de Tukey	Media	N	Bosque
A	5.0521	96	2 (BC)
B	3.2737	95	1 (BA)

Los resultados indican que el tratamiento en el que se presenta el mayor número de plántulas muertas es el de bosque cerrado (BC).

Prueba de Tukey correspondiente a los tratamientos de vegetación (Cv y Sv)

Alpha	0.05
Error de los grados de libertad	169
Error del cuadrado medio	5.693204
Rango del valor crítico de la prueba de t	2.79180
Diferencia Mínima Significativa	0.6817

Grupos de Tukey	Media	N	VEGETACION
A	4.5368	95	2 (Sv)
B	3.8021	96	1 (Cv)

Los resultados anteriores indican que bajo la ausencia de vegetación (Sv) ocurren más muertes que en presencia de vegetación (Cv).

Prueba de Tukey correspondiente a los tratamientos de sombra (0%, 35% y 75%)

Alpha	0.05
Error de los grados de libertad	169
Error del cuadrado medio	5.693204
Rango del valor crítico de la prueba de t	3.34404

La prueba de mortalidad para el rango estudentizado de Tukey no encuentra diferencias entre las medias.

La interacción bosque cerrado/abierto con el porcentaje de sombra refleja que para el nivel de bosque cerrado y el porcentaje 0, la mortalidad mayor a 9 individuos sólo se presentan a partir de la 3ª.

observación en el tiempo. Para bosque abierto y el 0% de sombra, hay baja mortalidad que sólo llega hasta 6 en la 14ª. medición. Para bosque cerrado y 35% de sombra, la mortalidad en la 4ª fecha de medición, es de 6 individuos. En bosque cerrado con 70% de sombra, la mortalidad no es mayor de 4 individuos. Para bosque abierto y 35% de sombra, la mortalidad se presenta en la 8ª. fecha de medición, a un nivel de 7 individuos. En bosque abierto al 70% de sombra, la mortalidad no es mayor a 5 individuos.

En substratos de bosque abierto en el nivel 0% de sombra tiene una mortalidad de 6 individuos; con 35% de sombra, una mortalidad de 7 individuos a partir de la 7ª. fecha, y bajo 70% de sombra, ocurren 5 muertes a partir de la 13ª. fecha. En la figura siguiente se observan los niveles de interacción en la fecha 16.

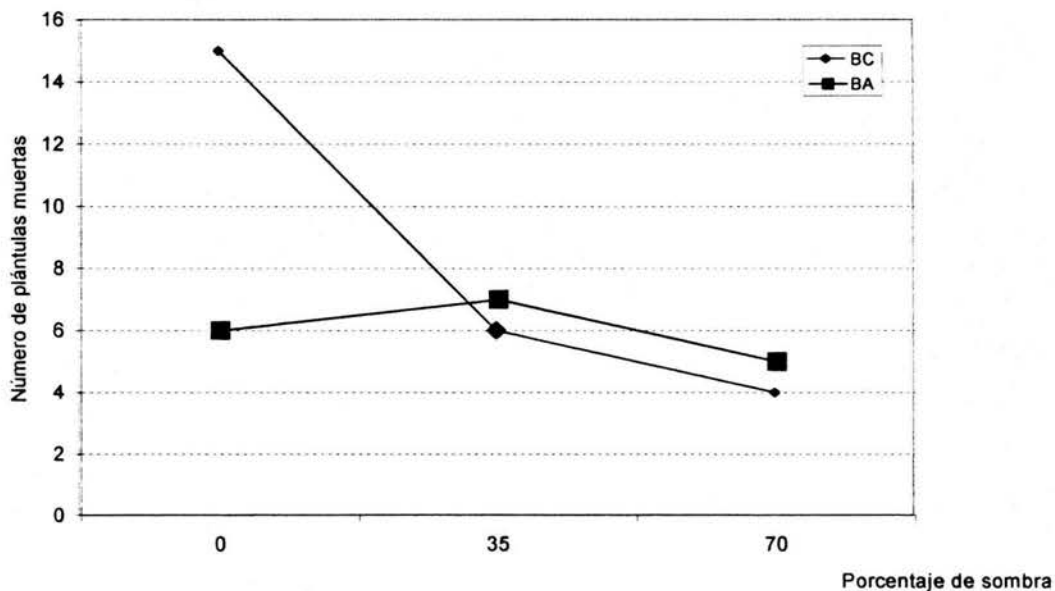


Figura 26. Mortalidad de plántulas de *Abies religiosa* en interacción origen de substrato/porcentaje de sombra

La interacción bosque cerrado (BC) con vegetación (Cv) indica una mortalidad al final, de 15 individuos; en bosque cerrado sin vegetación (Sv), presenta una mortalidad de 11 individuos. En bosque abierto (BA) con vegetación (Cv), la mortalidad es de 7 individuos. En bosque abierto sin vegetación, también se presenta una mortalidad de 7 individuos, al final del periodo de observación. Esto significa que al final del ciclo, independientemente de la vegetación, en sustrato procedente de bosque abierto, ocurre el mismo número de muertes. Sin embargo, en mediciones anteriores, entre la 2ª y la 15ª, hay interacciones (Figura 27)

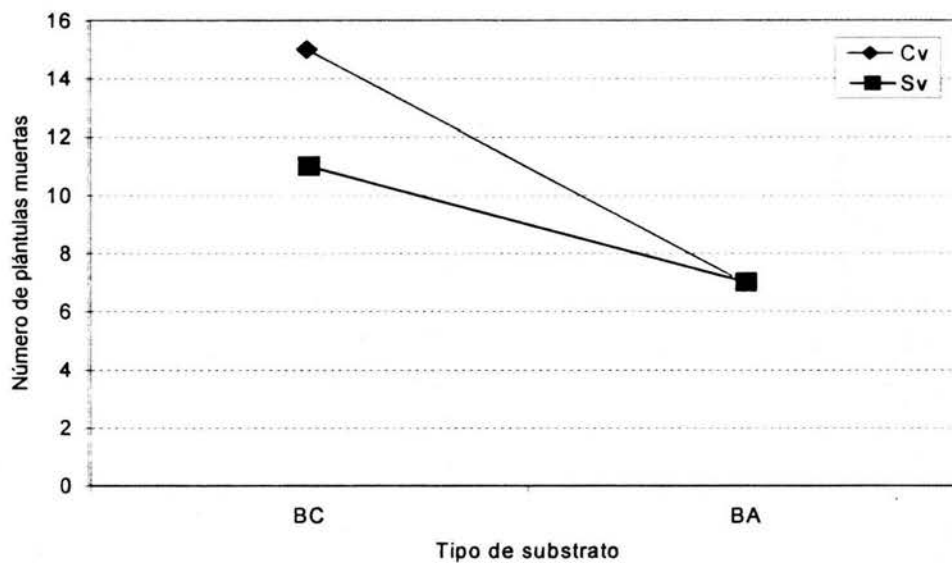


Figura 27. Mortalidad de plántulas de *Abies religiosa* en interacción origen del sustrato/vegetación

Crecimiento. El crecimiento en altura de las plántulas se registró durante 16 meses. En el Cuadro 3 se ordena la información, que fue analizada como se indica a continuación. En la figura 28 se muestra el comportamiento en el tiempo de esta variable en función de los tratamientos aplicados.

TABLA DE ANOVA

Fuentes	DF	SC	CM	F	Pr>F
Modelo	5	3704.885673	740.977135	83.47	<.0001
Bosque	1	15.664818	15.664818	1.76	0.1857
Vegetación	1	809.005137	809.005137	91.14	<.0001
Sombra	2	85.142999	42.571499	4.80	0.0093
Error	186	1651.101378	8.876889		
Total Corr.	191	5355.987052			

R ²	Coefficiente de Variación	Raíz de ESM	Media de Y
0.691728	36.32307	2.979411	8.202531

Fuente	DF	SC	CM	F	Pr>F
Bosque	1	15.664818	15.664818	3.29	0.0714
Sombreado	2	85.142999	42.571499	8.94	0.0002
Vegetación	1	809.005137	809.005137	169.94	<.0001
Bosque/Sombra	2	157.578832	78.789416	16.55	<.0001
Bosque/vegetación	1	34.966188	34.966188	7.35	0.0074
Sombra/vegetación	2	535.516460	267.758230	56.25	<.0001
Bosque/Sombra/ Vegetación	2	70.918655	35.459328	7.45	0.0008

El modelo indica que para el caso de bosque (substrato) no existe significancia. Por lo tanto, no hay diferencia en la respuesta a los tipos de substrato.

El sombreado indica significancia de 0.0001. Se analizaron los resultados a fin de identificar diferencias en los niveles de 0, 35 y 70% de sombra.

La presencia de vegetación tuvo significancia de 0.0001. Por lo tanto, se procedió como en el caso anterior a fin de reconocer la existencia de diferencias en los dos niveles de vegetación (Cv/Sv).

Cuadro 3. Crecimiento medio en altura de plántulas de *Abies religiosa*

MES	DOSEL (1)/(2)	Cv 0%	Cv 35%	Cv 70%	Sv 0%	Sv 35%	Sv 70%
1	1	1.767	2.089	2.128	1.892	1.945	1.685
	2	2.428	2.306	1.759	1.883	1.947	2.379
2	1	2.014	2.444	2.434	2.386	2.243	2.389
	2	2.594	2.473	2.277	2.249	2.263	2.696
3	1	2.422	2.957	2.967	4.847	3.873	2.856
	2	3.160	3.078	3.077	3.211	4.200	2.977
4	1	3.175	3.414	3.662	7.259	5.189	3.717
	2	3.428	3.578	4.897	5.350	6.409	3.559
5	1	3.676	3.932	4.751	10.547	6.313	5.228
	2	3.763	4.21	5.832	8.913	10.360	4.553
6	1	3.775	4.022	4.802	11.316	6.600	5.400
	2	4.025	4.434	6.164	9.375	10.58	4.728
7	1	3.926	4.073	5.058	11.818	6.956	5.678
	2	4.250	4.739	6.713	9.563	10.910	5.329
8	1	4.047	4.165	5.200	12.300	8.678	5.752
	2	4.709	5.100	7.203	10.075	11.420	5.575
9	1	4.323	4.999	5.523	12.927	8.917	6.063
	2	5.338	5.878	7.618	10.700	11.850	6.454
10	1	5.813	6.85	7.389	15.296	10.930	7.563
	2	6.688	9.167	10.237	11.063	13.670	9.021
11	1	7.234	7.147	7.984	19.711	12.690	8.626
	2	7.213	9.700	11.964	12.875	16.380	9.928
12	1	7.628	7.400	8.357	21.536	14.010	9.019
	2	7.388	9.856	13.072	14.200	17.470	10.473
13	1	7.878	7.479	8.556	24.049	15.260	9.930
	2	8.167	9.989	13.116	15.563	18.190	11.940
14	1	8.436	7.811	8.792	26.150	15.680	10.338
	2	8.167	10.121	14.732	16.929	18.540	12.553
15	1	8.454	7.818	9.119	27.255	16.210	11.088
	2	8.375	10.166	15.456	18.071	19.090	13.386
16	1	8.975	8.343	9.455	27.896	16.820	11.186
	2	8.500	10.230	15.689	18.214	21.180	13.596

Dosel: (1): Bosque abierto; (2): Bosque cerrado

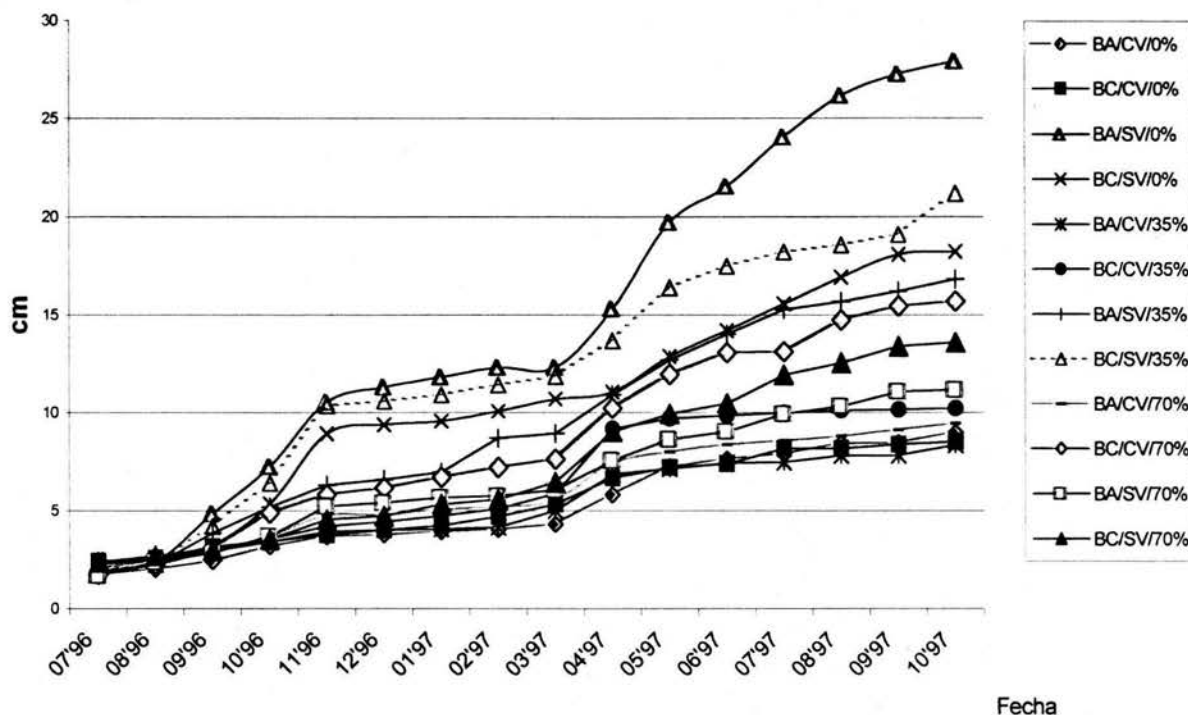


Figura 28 . Crecimiento en altura de plántulas de *Abies religiosa* bajo los diferentes tratamientos durante 16 meses

Por lo que se refiere a las interacciones, existe significancia con la interacción entre el bosque y el porcentaje de sombra, al 0.0001; el caso de bosque-vegetación alcanzó un valor de 0.0096 de significancia, que es buena pero no es un valor alto y, finalmente, la de vegetación con sombra, es significativa al 0.0001. Considerando la existencia de las tres fuentes de variación, se analizó si podían tener interacción; los números indican que es significativa al 0.0008.

A partir de la diferencia significativa entre tratamientos, se procedió a realizar una prueba de comparación de medias (prueba de Tukey), con el fin de determinar qué tratamientos son diferentes entre sí y cuál de ellos es el mejor.

Prueba de Tukey correspondiente a los tratamientos de vegetación (Cv y Sv)

Alpha	0.05
Error de los grados de libertad	186
Error del cuadrado medio	8.876889
Range del valor crítico de la prueba de t	2.78996
Diferencia Mínima Significativa	0.8484

Grupos de Tukey	Media	N	VEGETACION
A	10.1794	96	2 (Sv)
B	6.2256	96	1 (Cv)

La ausencia de vegetación (Sv) tiene efectos más favorables que la presencia de vegetación (Cv) para el crecimiento .

En el tratamiento de vegetación [(presencia (Cv)/ausencia (Sv)], las plántulas desarrolladas con vegetación del sotobosque, alcanzaron menos altura que aquellas libres de vegetación, definiéndose dos grupos estadísticamente diferentes a partir del tercer mes del establecimiento del experimento. De hecho, las alturas máximas se obtuvieron bajo este tratamiento (Figura 28). Estos resultados señalan que la vegetación asociada influye de manera negativa en el crecimiento en altura de las plántulas de oyamel.

Prueba de Tukey correspondiente a los tratamientos de sombra (0%, 35% y 75%)

Alpha	0.05
Error de los grados de libertad	186
Error del cuadrado medio	8.876889
Rango del valor crítico de la prueba de t	3.34133
Diferencia Mínima Significativa	1.2444

Grupos de Tukey	Media	N	SOMBRA
A	9.0078	64	1 (0%)
A			
B A	8.3866	64	2 (35%)
B			
B	7.2133	64	3 (70%)

Los tres tipos de sombra (0%, 35% y 75%) no causan el mismo efecto sobre el crecimiento en altura de plántulas en oyamel; las más destacadas forman un grupo con 0 y 35% de sombra, y a su vez, las

de 35% de sombra hacen grupo con las de 70%. Sólo el grupo 1 es diferente del grupo 3.

La interacción bosque cerrado/abierto con porcentaje de sombra en la observación final manifiesta (Figura 29) que bajo 0% de sombra, no existe interacción en Cv/BA y Sv/ BA. Bajo 35% de sombra es más alto el crecimiento en Sv/BC, pero al 70%, el crecimiento es mayor Cv/BC. Cv/BA presenta el mayor crecimiento al 0%, que Cv/BC; a partir del 35%, se invierte la tendencia. Respecto a la condición Sv, al 0%, con BA es mayor que SvBC; a partir del 35%, la tendencia, igualmente, se invierte. Bajo 70% de sombra, los valores de crecimiento de todos los tratamientos se aproximan entre sí.

La interacción de origen del sustrato (BA/BC)/vegetación se comportó de la misma forma, y lo mismo sucede con las subsecuentes interacciones; nótese que existe interacción entre las tres fuentes de variación, por lo que los análisis subsecuentes son iguales.

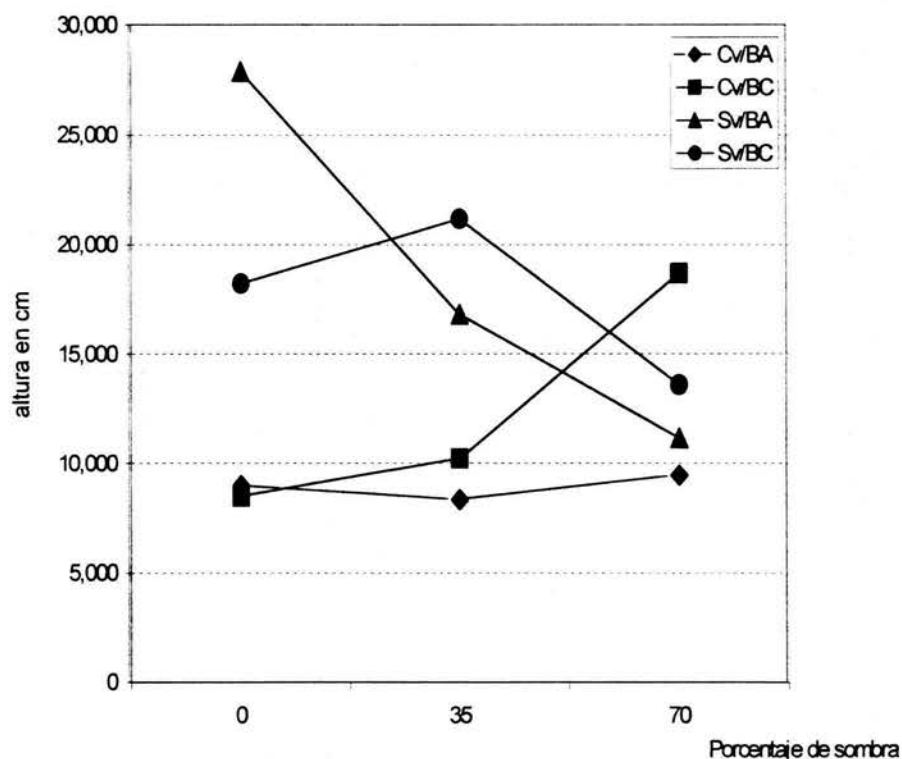


Figura 29. Crecimiento de plántulas de *Abies religiosa* por la interacción entre la vegetación y el porcentaje de sombra

IV.6. 4. DISCUSIÓN

La competencia es una interacción entre individuos que resulta de una demanda compartida por recursos limitados, que redundaría en su supervivencia, crecimiento y/o reproducción. La competencia entre individuos de la misma especie, que en este caso serían las plántulas del oyamel, implica una equivalencia en la necesidad que tienen del mismo recurso, pero que responderán de forma particular a su disponibilidad, que para Begon *et al.* (1992) se reduce, por la presencia y las actividades de los otros organismos.

El comportamiento del oyamel en relación a la vegetación del sotobosque queda inscrito en el ámbito de la competencia interespecífica. La mortalidad, de haber resultado dependiente de la vegetación, se pudo haber interpretado como el agotamiento de los recursos disponibles por la explotación ejercida por las otras especies.

Sin embargo, la repercusión sobre el crecimiento del oyamel, se explica en términos de un debilitamiento derivado de una menor captación de luz debida a la gran cobertura que desarrollaron las herbáceas asociadas, lo que afecta su sistema radicular, que a ellas le otorga ventajas a partir de su estructura fibrosa sobre la pivotante de las coníferas. Se esperaría entonces, que las raíces del oyamel sean menos eficientes en el abastecimiento de agua y de nutrientes del suelo, lo que se manifiesta en su crecimiento vertical y en la generación de hojas y ramas.

De las herbáceas, los pastos, por lo general, compiten con los árboles y restringen su crecimiento. El agua es un recurso muy disputado por las plántulas del sotobosque, incluidas las forestales. Kozlowski *et al.* (1991) mencionan que el crecimiento de plántulas de *Pinus ponderosa* y *Pseudotsuga menziesii* se multiplica al remover la flora asociada, y que se mejora el contenido de humedad del sustrato. Los mismos autores citan a Connor (1983 *in* Kozlowski *et al.*, 1991) quien confirmó la competencia entre las coníferas y las herbáceas así como entre los individuos de cada grupo por los nutrientes, especialmente el nitrógeno.

En el experimento realizado, las herbáceas alcanzaron dimensiones en altura y cobertura superiores a las que se observan en el bosque, por estar protegidas dentro de una casa de sombra, donde la temperatura

y la humedad (>25°C y <50%) así lo propiciaron. Su crecimiento continuo, además, respondió a la hidratación constante del sustrato, lo que alteró su ciclo fenológico y rompió su ciclo anual de abatirse en el invierno, lo que, en condiciones normales beneficia al oyamel, pues a pesar de su reducido tamaño además del pobre y lento crecimiento, tiene mayor permanencia en el sotobosque que las otras especies vegetales. Por lo tanto, la fuerza de competencia de estas últimas resultó altamente favorecida por el ambiente artificial del experimento.

Una vez que el oyamel se establece y se incorpora al estrato de plantas arbustivas, *i.e.*, lo que supone que ya se ha despegado del grupo de herbáceas que dominan el sotobosque, tiende a ejercer una reducción del crecimiento (inhibición) de algunas de estas especies y causa interferencia, comportamiento que se ha relacionado con efectos alelopáticos; ésto ha sido comprobado para *Abies amabilis*, *A. grandis* y *A. procera* (Rice, 1984). En bosques naturales de *Abies religiosa* se observa una escasa diversidad de especies vegetales en el sotobosque, situación que pudiera estar asociado a lo anterior, pero se desconocen argumentos probatorios.

Dado que el número de individuos n en cada unidad experimental (caja) fue el mismo, la mortalidad pudiera considerarse como independiente de la densidad de población. Sin embargo, la competencia puede no darse a nivel aéreo con el vecino más cercano ya que las plántulas fueron distribuidas en disposición espacial regular y equidistante, lo que descarta la competencia por alta sociabilidad entre individuos de la misma especie en esta etapa (Braun-Blanquet, 1985). Por lo tanto, la mortalidad de las plántulas de oyamel sería una respuesta a la competencia subterránea entre sus raíces y las de la vegetación del sotobosque, pues solamente la parte aérea de estas plántulas fue removida una vez por semana.

El factor de procedencia del sustrato (BA/BC) ejerce efecto sobre los resultados obtenidos, pues bajo BA la supervivencia fue más alta. Los análisis de los datos confirman que a pesar de que sin vegetación ocurre el mayor número de muertes, la significancia es muy baja. Sin embargo, la mortalidad más alta se presentó en el tratamiento BC/Cv/0%, y la mejor supervivencia en BC/CV/70%; esto pudiera responder a la característica umbrófila de la especie que para sobrevivir requiere de un dosel protector que conserve la humedad del micrositio.

Aún cuando no se comprobaron diferencias estadísticamente significativas entre las plántulas muertas con vegetación (Cv) y las muertas sin vegetación (Sv), el hecho de que se acentuó la máxima incidencia de plántulas muertas se observa en el tratamiento sin dosel en suelo de bosque cerrado con vegetación, por un lado, y, por otro, que la mayor mortalidad siempre se concentró en suelo procedente de bosque cerrado con vegetación, sugiere que se verifica uno de los principios de la competencia la cual establece que, cuando las especies utilizan un mismo recurso y una de ellas aventaje a la otra para su aprovechamiento, al cabo de un tiempo, se provoca la eliminación de aquella que está en inferioridad (Margalef, 1974).

Referente al crecimiento, al ordenar los valores medios de altura respecto a la combinación de tratamientos como se estableció el experimento en la casa de sombra, en general, las alturas más destacadas se alcanzan bajo el tratamiento libre de vegetación, y en 35% de sombra en las plántulas sobre substrato procedente de dosel cerrado (BC). Pero el crecimiento más notable lo registraron las plántulas libres de sombra (0%) sin vegetación (Sv), y el menos destacado al término del periodo, se presenta cuando no hay sombra, pero con vegetación (Cv).

Al revisar el comportamiento de las curvas de crecimiento, una primera diferenciación entre ellas se presenta en noviembre de 1996, pero el más importante se observa entre los meses de abril y mayo de 1997. Este incremento bien puede estar relacionado con una temperatura alta, que por lo regular ocurre durante la primavera.

A partir del mes de mayo, se destaca una diferencia entre ambos, a favor de las plántulas sobre el substrato BA; sin embargo fue tan pronunciada para ser distinta estadísticamente a partir de los valores de diferencia mínima significativa que debió haberse presentado entre ambos grupos de datos.

La ausencia de vegetación y de sombra con el sobresaliente crecimiento en altura de *Abies religiosa*, confirma las preferencias heliófilas de la especie, como sucede con las coníferas en general, durante sus primeras etapas de desarrollo. Además, no se presentaron competidores, pues se les controló constantemente, lo que les brindó ventajas irrestrictas de espacio y luz a las plántulas de emergentes las coníferas. Esto pudiera estar vinculado con una menor diversidad de especies en dosel abierto en bosque de oyamel, lo que queda sujeto a comprobación.

Bajo las características observadas en el experimento actual, se presenta una relación de competencia por las clases de calidad de los recursos, que depende de la habilidad de los individuos para ganar mediante interacciones, que obedecen el intento simultáneo para el uso de una unidad de recursos (McNaughton & Wolf, 1973).

En el presente estudio, la competencia se centra en el espacio y en los nutrimentos, cuya demanda es alta en las etapas iniciales tanto de las herbáceas anuales, como de las coníferas para lograr su establecimiento.

La colonización vertical y lateral de las herbáceas les otorga la ventaja de ocupar los espacios disponibles en el menor tiempo posible. Eventualmente, su presencia modifica las condiciones ambientales al crear sombras someras que permitirán la germinación y el crecimiento de aquellas especies que así lo demanden, pues no lo lograrían bajo luz total (Oliver & Larson, 1994). Esto resultaría benéfico para efectos de regeneración de *Abies religiosa*, pues es importante considerar que bajo condiciones naturales, el crecimiento y desarrollo de la mayoría de las herbáceas que comparten su hábitat es menos pronunciado que lo observado en el estudio actual, donde algunos individuos alcanzaron tamaños superiores a los 180 cm cuando lo esperado sería de menos de 50 cm.

La competencia entre las herbáceas y los oyameles queda incorporada dentro del concepto de las dos formas de colonización: la estrategia *r* de las primeras, denominadas especies eurioicas o pioneras, con tasas de multiplicación elevadas como única forma de ocupar rápidamente un espacio vacío y en las cuales su poder de competencia se basa en una gran capacidad de multiplicación, a pesar de tener una vida breve. La estrategia *K* de las pináceas que logran sobrevivir con pocos recursos, revela especies más eficientes y que están adaptadas a permanecer con el paso del tiempo, aún cuando su tasa de regeneración sea menor. En términos de presencia, el éxito competitivo se inclina hacia las segundas (Margalef, 1974).

La ausencia de vegetación, que favorece la mortalidad del oyamel y la mejor supervivencia al 70% de sombra en bosque cerrado con de herbáceas, confirma la necesidad de *Abies religiosa* para conservarse en el sotobosque durante etapas tempranas, estrategia común a las especies tolerantes a la sombra. En contraste, el crecimiento en

altura de las plántulas de oyamel significativamente mayor en el tratamiento sin vegetación sin sombra y en suelo procedente de bosque abierto, indica la forma en la que la especie coloniza los estratos superiores una vez que sobresale del sotobosque, para integrarse a otro conjunto de plantas, ahora de la misma especie, donde tendrá lugar otra competencia, la del espacio aéreo en el dosel.

IV.6.5. CONCLUSIONES

La ausencia de vegetación y de sombra favorecen la mortalidad del oyamel; la mejor supervivencia ocurre bajo sombra de 70% en substrato forestal procedente de bosque cerrado con presencia de herbáceas, lo que describe el ambiente necesario para *Abies religiosa* en etapas tempranas, confirmando así su condición de especie tolerante a la sombra. Su crecimiento en altura más destacado se logra sin vegetación sin sombra y en suelo procedente de bosque abierto.

IV.6.6. RECOMENDACIONES

Si bien es cierto que el experimento actual hizo factible establecer el efecto de la vegetación del sotobosque sobre el desarrollo inicial del oyamel, es importante puntualizar algunos aspectos experimentales que deben tomarse en cuenta para confirmar la existencia de relaciones de competencia interespecífica y/o intraespecífica que los resultados obtenidos sugieren.

Sería conveniente plantear el experimento desde la germinación, a fin de ponderar el efecto de las especies vegetales asociadas desde esta fase.

Igualmente, identificar las especies por tipo de substrato diferenciado a partir de la apertura de dosel, por una parte, y, por otra, por tratamiento con vegetación y sin ella, pues no se determinaron las especies ni el número de individuos por especies en cada tratamiento. Sería enriquecedor tomar las dimensiones de altura y cobertura de cada planta, *i.e.*, tanto de la vegetación del sotobosque como del oyamel, porque permitiría comparar el aprovechamiento del espacio correspondiente a cada individuo y a cada grupo.

La obtención del peso seco de las especies herbáceas y forestales de cada planta al término del experimento, aportaría datos de biomasa, que complementarían la información anterior.

Paralelamente, comprobar el tamaño, disposición, el arreglo de las raíces y su proporción respecto a las partes aéreas por especie, harán factible evaluar la competencia que se dé a nivel subterráneo.

Por último, sería interesante efectuar un análisis de la composición física y química del substrato de cada apertura de dosel para establecer la existencia de diferencias, que puedan explicar lo observado en el experimento actual.

V. DISCUSIÓN GENERAL

El género *Abies* reúne a más de 50 especies, que se distribuyen prácticamente en todas las cadenas montañosas del Hemisferio Norte, sobre todo en Asia y América del Norte (McVaugh, 1992). Es en esta última región donde se localizan algunos de los rodales con los árboles más antiguos, representados por individuos de *Abies concolor*, cuya edad calculada es de 1655 años (Swetnam y Brown, 1992).

Además de compartir algunas características morfológicas principales, la mayoría de los taxa tienen porcentajes de viabilidad semejantes al igual que las condiciones recomendadas para su almacenamiento. Así, por ejemplo, de especies tan lejanas como *Abies cephalonica* Loud & Lk. y *A. ciclica* Carr. procedentes del Medio Oriente, se citan porcentajes de germinación entre 35 y 40%, respectivamente, además de que bajo condiciones "normales" de almacenamiento, las semillas se deterioran después de 6 a 10 meses (FAO, 1968). Ambas consideraciones pueden ser extensivas tanto para las especies mexicanas de *Abies*, en general, como para *Abies religiosa*, en particular.

A pesar de la gran distribución de esta última especie en el territorio nacional, y de que se han aportado contribuciones específicas sobre su germinación en distintas situaciones naturales, en el presente estudio se trató de integrar aspectos relativos tanto a su germoplasma como a sus estadios iniciales de plántula. Se partió de las características morfológicas de los conos y de las semillas, su dispersión, su repuesta a la depredación, al tipo de substrato e intensidades de luz, por un lado; y, por otro, se consideró el comportamiento en los primeros meses de vida de las plántulas ante diferentes factores ambientales, como luz, substrato y vegetación.

El **estudio de conos y semillas** describe una muestra del material que se recolecta regularmente para la producción de plántulas destinadas a la reforestación de áreas naturales. La recolecta se realizó en el mes de enero y el material se comenzó a manejar en el mes de febrero del mismo año; los conos permanecieron bajo sombra a temperatura ambiente (5°C-18°C/día), durante ese lapso. Se asume, entonces, que la viabilidad no se vio afectada artificialmente.

Si el número de semillas fue superior a lo registrado en la literatura para la especie, la mayoría de los conos (82%) tienen un tamaño aproximado de 11 cm x 5 cm y casi todas las semillas se agrupan en una misma dimensión, entonces el tamaño de éstas debe ser proporcionalmente reducido. Lo anterior contrasta con el número total de semillas por kilogramo, que es menor al obtenido por Madrigal (1967), por ejemplo, lo que sugiere que su muestra reúne semillas más grandes que las encontradas por el autor.

En virtud de no haberse recolectado el material con el cuidadoso seguimiento de la procedencia por lote, la viabilidad del conjunto de conos -estimado como lote para fines operativos- es de apenas 33%, lo que significa que poco más de un tercio es material susceptible de reproducirse. No obstante, es necesario evaluar la muestra a partir de todas las características descritas; en este contexto, Nieto de Pascual *et al.* (2003) aplicaron el método de análisis estadístico por Componentes Principales, que ha sido utilizado para otro tipo de evaluaciones en relación a la calidad del substrato y a la vegetación rasante (Hawkes *et al.*, 1997), aunque para estudiar los conos, no se conocen antecedentes en este sentido. Su efectividad quedó validada porque permitió reconocer cómo se integra la muestra, tanto en características de los conos como de la viabilidad de la semilla, confirmándose así, la viabilidad global, y el alto número de semillas no-viables; ésto elimina al manejo de la semilla como factor responsable de los valores registrados.

El hecho de haber identificado pocos conos con peso sobresaliente, gran número de semillas y los mejores porcentajes de germinación, corrobora la importancia de destacar la procedencia de los conos a nivel de árbol o lote. Aparentemente, en la localidad Panteón de Río Frío, Edo. de Méx. se obtuvo una buena cosecha de semillas en 1998, que como indicador de lo que puede esperarse es válido, pues la bondad de la producción de conos y de semillas varía de forma considerable entre los sitios y los años, además de ser impredecible (Gurnell, 1996).

Deseable hubiera sido estudiar **la dispersión de la semilla** en el sitio de recolecta del estudio de conos, para evaluar el comportamiento del germoplasma cuando se libera en condiciones naturales. Por efectos de control del experimento, se optó por la Estación Experimental Forestal Zoquiapan, Edo. de Méx. que se ubica

dentro del área de influencia del sitio de procedencia de dicho material.

La dispersión de mayor alcance se da por la acción del viento, cuya frecuencia y el lugar al que destina a las semillas, finalmente, determinan el intervalo de distribución de la especie. El avance de las poblaciones puede, a su vez, estar limitado por la disponibilidad de dicho germoplasma, es decir, por la producción de semillas en relación a su depredación, por el periodo en el que se asientan las primeras semillas y por la factibilidad de encontrar micrositios convenientes para su establecimiento (Brunet y von Oheimb, 1998).

La dispersión de las semillas es importante para la conservación de la especie, en especial para efectos sucesionales, porque supone la condición de supervivencia continua por su capacidad de escape y posicionamiento en nuevos territorios. Refleja las ventajas selectivas que las cualidades de dispersión le han conferido a la especie a través del tiempo, por un lado, y por otro, contribuye o determina su intervalo ecológico actual, así como el tamaño de la población (Harper, 1977).

El estudio realizado con *Abies religiosa* confirma que la liberación de la semilla se presenta en el periodo esperado dentro de la fenología descrita (Acosta, 1993), que es heterogénea en su densidad, sin un patrón espacial bien definido, que se aproxima a la trayectoria anemófila general. Si el mayor porcentaje de semillas permanece en las inmediaciones del árbol padre, se supondría que la población tiene poco movimiento de colonización hacia afuera de la comunidad, lo que significaría que la especie estaría predestinada a la destrucción, según Harper (1977).

Un aspecto crítico de los resultados obtenidos se refiere a la viabilidad del germoplasma. De suyo, los valores bajos son comunes al género, pero en el caso de *Abies religiosa* en particular, el potencial de regeneración hace pensar que la producción de nuevos individuos es bajo, porque las poblaciones estén en un equilibrio que sólo requiera de la incorporación de muy pocos nuevos integrantes; o bien, porque la calidad de la población es muy precaria y necesita de un manejo técnico que favorezca tanto la heterogeneidad del hábitat, como un mejoramiento genético de las semillas.

Se ha observado en distintos bosques de *Abies religiosa* (Sierra del Ajusco y Cañada de Contreras, D.F., San Francisco del Rincón, Edo. de Méx., San Juan Tetla, Pue., La Malinche, Tlax.) que el mayor número de renuevos se localizan bajo la cobertura de los árboles, lo que sugiere que la regeneración es más efectiva a este nivel; sin embargo, al término del primer invierno, la mayoría de dichas plántulas, desaparece.

A fin de enriquecer el conocimiento sobre la dispersión de la semilla, bajo condiciones naturales, sería conveniente continuar con el experimento, incorporando un mayor número de trampas, así como de árboles para aumentar la recolecta de material, y adicionar información ambiental como: frecuencia, velocidad y dirección del viento; sería interesante extender el estudio hacia comunidades aledañas, o realizarlo de manera simultánea, en diferentes bosques de oyamel.

Para efectos de regeneración la **depredación** es un factor determinante para la conceder disponibilidad a la semilla. Los depredadores de semillas de las especies forestales de los bosques templados (pinos y encinos, en particular) son, por lo general, aves y/o roedores, arborícolas o rastreros. Aparentemente, consumen de forma indistinta cualquier semilla (Franco, 1998, comunicación personal¹³); sin embargo, se presume que son selectivos en función del tipo de energía que contienen las semillas (carbohidratos/proteínas), la presencia de compuestos secundarios, y su facilidad de manejo. Los roedores prefieren semillas grandes, comestibles, guiándose por elementos olfativos, en primera instancia, y visuales, después. (Vander Wall, 1990, *in* Chambers y Macmahon, 1994).

Los resultados obtenidos sugieren que la semilla de oyamel no es atractiva para los depredadores, lo que se puede asociar con el fuerte olor emitido por la resina, que impregna a los conos y a las semillas. Ante esta situación, pensar que *Abies religiosa* pudiera ser transportada por roedores heteromíctidos, habría de verificarse. Anaya (2003) señala que las semillas pequeñas, numerosas, que se producen al mismo tiempo y se dispersan con facilidad, son químicamente indefensas porque no tienen metabolitos secundarios; las semillas de *Abies religiosa* tienen estas características, pero su

¹³ Dr. Miguel Franco Baqueiro, University of Plymouth, UK.

resina constituye un mecanismo de defensa, haciéndolas no palatables para depredadores vertebrados. El mecanismo puede significarle a la especie una estrategia favorecedora para su conservación al proteger su material reproductivo de ser eliminado por esta vía.

El **efecto de los sustratos** es importante porque representa el recurso más conveniente para las semillas de *Abies religiosa* una vez que son depositadas en el suelo.

Bajo condiciones naturales, se espera que las semillas pequeñas tengan más movimiento horizontal sobre suelos suaves, y que tiendan a quedar atrapadas en las irregularidades del terreno, lo que puede bloquear la emergencia de las plántulas. Esto obedece a compactaciones del suelo derivadas del paso de los animales, de vehículos o del impacto de las gotas de lluvia.

La hojarasca o "*litter*" facilita el enterramiento de las semillas, pero también actúa como una barrera física que evita su penetración, dando lugar a que no ocurra la germinación, o, a que no prospere el proceso hacia el estado de plántula, porque la raíz no alcance al suelo, o bien, que las plántulas se mueran porque, en su esfuerzo por encontrar el aire, no consiguen traspasar la capa de hojarasca (Chambers y Macmahon, 1994).

Dado que en el estudio actual se manejaron condiciones controladas, los resultados sugieren que la hojarasca no aporta suficientes nutrimentos a las semillas, pues el grosor de esta capa fue de 1 cm, es decir, menor al que existe en algunos terrenos forestales sin tratamiento. Confirma, además, la noción de que el mejor sustrato para *A. religiosa* es el suelo natural, lo que debe obedecer a los requerimientos inherentes a la especie. De forma complementaria, sería revelador determinar la composición de cada uno de los tipos de sustrato utilizados por medio de un análisis bromatológico, para identificar el origen nutricional de la respuesta obtenida.

Con respecto al **efecto de la sombra**, sabido es que a las especies del género *Abies* se les considera de tolerantes a muy tolerantes a la sombra (Kozlowski *et al.*, 1991); sin embargo, estudios posteriores ponen en duda tal aseveración como sucede con Hemmerlein y Smith (1994) quienes evaluaron la respuesta de *A. lasiocarpa* a la luz, mediante el cálculo de la relación entre la silueta y al área foliar total

(STAR), y determinaron que su tolerancia obedece a la capacidad de aclimatarse estructuralmente a la sombra, en especial a nivel de tallos que es importante para la interceptación de luz fotosintética, más que a tener una sola capa de hojas grandes con bajas tasas de crecimiento en condiciones de luz total (Horn, 1971 *in* Kozłowski *et al.*, 1991).

Los resultados del presente estudio describen a una especie heliófila que requiere sol para alcanzar tallas muy destacadas en altura; una condición umbrófila (sombra al 70%) para efectos de supervivencia y baja mortalidad, y una de sombra ligera (35%) para adquirir biomasa significativa. Esto indica, entonces, que *Abies religiosa* tiene un amplio intervalo de tolerancia a la sombra (0-70%). Sería interesante conocer el gradiente de sombra tolerable para la especie hasta 90%, cuando ya los resultados son muy contrastantes.

Durante el desarrollo del experimento se observaron características morfológicas y de color de las hojas, que ofrecían una gama de tonos (A80/M00C60-N90/C99-A80) (Küppers, 1994) y de texturas diversos, a partir de los diferentes porcentajes de sombra. Los tonos más claros correspondieron siempre al tratamiento sin sombra (0%), y los más oscuros a 90% de sombra. En los porcentajes intermedios, los tonos y las manifestaciones morfológicas variaban, observándose más contrastes en las plántulas sometidas al tratamiento de 50% de sombra, pues se identificaron ejemplares con numerosas hojas, brillantes y bien desarrolladas, y otras dentro del mismo tratamiento y dentro de la misma trampa, con un aspecto diferente.

Esta información habría de corroborarse con otro estudio diseñado para tal efecto, orientado a definir alguna relación entre el grosor de la hoja, su tonalidad y la recepción de luz, a partir del concepto de la función primaria de las hojas que es la de interceptar la luz del sol para la fotosíntesis. Jordan y Smith (1993) realizaron un modelo de simulación de los cortes transversales de las hojas de *Abies nordmanniana* Spack, y otras pináceas; concluyeron que las láminas del oyamel y de *Pinus sylvestris* fueron las más delgadas y registraron las tasas fotosintéticas más altas. Si dicha aseveración se hace extensiva al caso que nos ocupa, las hojas más delgadas serían las más eficientes en términos de productividad, que pudieran tratarse de las que están libres de sombra, a partir de los crecimientos adquiridos, o bien de las sometidas a 35% de sombra, por la mayor biomasa; esta segunda situación se confirmaría bajo el supuesto de

que, en corte transversal, el follaje de sombra es, por lo general, más delgado que el follaje de sol (Salisbury y Ross, 1978 *in* Boyce, 1993).

Con base en la respuesta observada, se infiere que *Abies religiosa* es sensible a la luz de forma diferencial. Lo anterior es importante porque permite explicar el crecimiento y desarrollo de los renuevos bajo condiciones naturales, en virtud de que las características de la estructura del dosel favorecen el paso desigual de la luz hacia las capas inferiores. La disposición perpendicular de las ramas, de tamaño variable que conforman su diseño piramidal, crean intensidades de sombra cuya proyección se modifica en función de los movimientos del follaje que provoca el viento, de la nubosidad y de la posición del sol durante el día y el año.

Las plántulas que alcanzan las mayores alturas son las que se establecen en los claros, pero las que sobreviven por más tiempo son las que permanecen bajo penumbra, provocada tanto por el dosel de los árboles, como por la vegetación del sotobosque, confirmándose así, su tendencia de tolerante a la sombra. Las plántulas que más aportan biomasa a la comunidad son las que reciben poca sombra.

Esta información sugiere que la restauración de las poblaciones forestales de oyamel mediante plantación deberá partir de la reacción de la especie a la sombra para definir dónde colocar a las plantas, en función del objetivo que se persiga: crecimiento, productividad, permanencia y/o su combinación.

El experimento del **efecto de la vegetación asociada** se realizó dentro de una casa de sombra para efectos de control de tratamientos y de factores extrínsecos, además de reducir el tiempo de observación; en general la humedad dispara las respuestas de crecimiento en altura de las plantas, lo que es muy conveniente para las coníferas. Para estudiar la competencia es importante porque hace posible que se manifiesten indicadores simples a corto plazo, que pueden explicar su desenlace a largo plazo bajo condiciones naturales (Gibson *et al.*, 1999). Así, por ejemplo, el crecimiento en altura que se alcanzara en el vivero a la intemperie en un año (experimento de sombras), fue adquirida por las plántulas en la casa de sombra en seis meses.

Los resultados del estudio actual destacan una mortalidad de plántulas de *A. religiosa* asociada con la ausencia de vegetación, pues

en los tratamientos Sv se registró el mayor número de plántulas muertas. También bajo esta condición se favorece el crecimiento en altura, lo que debe estar relacionado con la competencia que ejercen las plantas del sotobosque sobre la disponibilidad de recursos. Al no haberse particularizado el estudio a nivel de especie, no es posible reconocer el efecto individual de las integrantes del grupo de las herbáceas. Gómez (1998) identificó que la mejor germinación y desarrollo de plántulas de *Abies religiosa* bajo condiciones naturales, se presenta sobre musgo (*Thuidium delicatum* var. *delicatum* (Hedw.) Wamst), o bien, asociada con *Bryum procerum* Schimp. ex Besch. El efecto del musgo resulta positivo ya que sólo recubre el substrato y conserva su humedad, sin afectar negativamente el desarrollo vertical de las plántulas.

Las condiciones de la casa de sombra beneficiaron de forma especial a la vegetación asociada al oyamel, lo que suprimió su desarrollo en la mayoría de los casos. Es de esperarse que en el bosque, el crecimiento de estas especies herbáceas esté limitado por la temperatura y por la humedad ambiental; por lo tanto, su talla y su vigor deben ser menores, definiendo de este modo, una relación menos ventajosa sobre el oyamel. Lo anterior pudiera explicar el hecho de que las plántulas de la conífera de interés tengan una supervivencia más exitosa dentro de su hábitat con poca luz, lo que sugiere que responde a su condición de especie tolerante a la sombra; y coexiste con especies competitivas que le restan luz, pero que, alternativamente, le procuran protección.

VI. CONSIDERACIONES FINALES

El estudio de *Abies religiosa* plantea dificultades por las características de su semilla, así como de sus requerimientos ecológicos para lograr su establecimiento y continuar con su desarrollo. En este trabajo se reúnen resultados experimentales que intentan explicar el comportamiento de la especie en relación a diferentes factores ambientales para enriquecer el conocimiento para favorecer su manejo y su conservación.

Así, parece ser una especie cuya conservación depende más de la manipulación de su hábitat que de sus poblaciones, pues difiere de lo esperado para *Pinus*, que es del grupo de especies del que se tiene mayor experiencia para su regeneración, natural y/o artificial.

A juzgar por su baja capacidad germinativa, su alto número de semillas vanas, su localizada dispersión de las semillas cuyo agente único es el viento, ante su baja palatabilidad, por su selectividad de substrato, su demanda diferencial de luz en distintos momentos de su desarrollo inicial, y por su pobre respuesta competitiva frente a otras especies vegetales, esta especie de oyamel tendría pocas probabilidades de sobrevivir en un medio cambiante al ritmo y a la intensidad actual. A pesar de lo anterior, ha logrado permanecer como especie forestal principal de México, aún cuando ha sido aprovechada de forma consistente y desordenada.

Esta paradoja hace suponer que se trata de una especie que rige su propagación por necesidades inherentes. Para hacer su manipulación sería necesario homologar las condiciones ecológicas del hábitat y darles cuidadoso seguimiento para obtener reforestaciones masivas exitosas, en el entendido de que la especie demanda períodos de varias décadas para generar individuos reproductivos, y completar así su ciclo de vida. La respuesta para su conservación puede estar orientada a otorgarle la oportunidad de que autorregule sus poblaciones, más que a forzar su permanencia en los bosques de forma artificial, lo que finalmente definiría las comunidades forestales que le son propias, con todo su encanto y su complejidad, y que, una plantación jamás podrá equiparar.

LITERATURA CITADA

- Abbot, H. G. and W. H. Belig. 1961. Juniper seed: a winter food of red squirrels in Massachusetts. *J. Mammal.* 42:240-244.
- Abbot, H. G. 1962. Tree seed preferences of mice and voles in the Northeast. *J. Forest.* 60(2): 97-99.
- Acosta M., M. 1986. Estudio de dispersión de semillas de *Pinus montezumae* Lamb. UACH. División de Ciencias Forestales. México. Tesis Profesional. 64 p.
- Acosta M., M. 1993. Fenología de *Abies religiosa* (HBK) Schl. et Cham. *In: Memorias del 1er. Encuentro de Ciencia y Tecnología del Sector Agropecuario y Forestal del Estado de Puebla.* SARH/CITAEP/Gobierno del Estado 8-10/IX. Puebla, Pue. México. p. 90.
- Aguilera H., N., T. McLaren D. y R. Hernández S. 1962. Suelos, problema básico de silvicultura y viaje de estudio de coníferas latinoamericanas. ONU-FAO/INIF-SAG. México. Pub. Esp. No. 1. pp. 108-131.
- Aguirre, O., J. Jiménez, K. von Gadow y G. Hui. 2003^a. Análisis de la estructura espacial y diversidad de ecosistemas forestales. Memoria de Resúmenes. VI Congreso Mexicano de Recursos Forestales. San Luis Potosí, S.L.P. 5-7/Nov. pp. 14-15.
- Aguirre, O., J. Jiménez y H. Kramer. 2003^b. Crecimiento e incremento de un ecosistema mixto incoetáneo de coníferas en el noreste de México. VI Congreso Mexicano de Recursos Forestales. San Luis Potosí, S.L.P. 5-7/Nov. pp. 26-27.
- Ahlgren, C. E. 1966. Small mammals and reforestation following prescribed burning. *J. Forest.* 64(5): 614-618.
- Alvarado L., G y J. M. Manzola C. 1993. Análisis de la producción de hongos silvestres comestibles en dos tipos de vegetación del Campo Experimental Forestal "San Juan Tetla", Puebla. Informe de Servicio Social/Tesis. FES-Zaragoza, UNAM. México. 68 p.
- Alvarado R., D., L. I. de Bauer y J. Galindo A. 1993. Decline of sacred fir (*Abies religiosa*) in a forest park South of Mexico City. *Environ. Pollution*, 80: 115-121.
- Anaya L., A. L., R. Hernández S. y X. Madrigal. 1980. La vegetación y los suelos de un transecto altitudinal del declive occidental del Iztacchíhuatl (México). *Bol. Téc. Inst. Nal. Invest. For.* No. 65. México. pp. 36-52.
- Anaya L., A. L. 2003. Ecología química. Plaza y Valdés Eds.-Instituto de Ecología. UNAM. México. 349 p.

- Ángeles C., E. 1998. Bases para la restauración del estrato arbóreo de los bosques mixtos templados. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias. UNAM. México. pp. 4-43.
- Baker, F. S. 1934. Theory and practice of silviculture. McGraw-Hill Book Co. New York. 502 p.
- Barbour, M. G., B. M. Pavijk and J. A. Antos. 1990. Seedling growth and survival of red and white fir in a Sierra Nevada ecotone. *American Journal of Botany*, 77: 7, 927-938.
- Beck, D. E. 1990. *Abies fraseri* (Pursh) Poir. Fraser Fir. In: Burns, R.M. & B.H. Honkala (Tech. Coord.) *Silvics of North America*. Vol. 1. Conifers. Agric. Hand. No. 654. USDAFS. Washington, D.C. p.p. 47-51.
- Begon, M., J. L. Harper y C. R. Townsend. 1992. Ecology-individuals, populations and communities. *Ciencias-por una educación popular*. pp. 203-288.
- Benitez B., G. 1986. Árboles y flores del Ajusco. Instituto de Ecología/Museo de Historia Natural de la Cd. de México. 184 p.
- Bohart, G.E. and T. W. Koerber. 1972. Insects and seed production. In: T. T. Kozlowski (Ed.): *Seed Biology*. Academic Press. London, GB. pp. 22-43.
- Bonner, F. T. 1984. Glossary of seed germination terms for tree seed workers. USDA Forest Service, Southern For. Exp. Stat. Gen. Tech. Rep. SO-49. USA. 4 p.
- Boyás D., J. C. 1993. Flora fanerogámica del Campo Experimental "San Juan Tetla", Puebla. *Bol. Téc. Inst. Nal. Invest. For.* No. 114. México. 103 p.
- Boyce, R. L. 1993. A comparison of red spruce and balsam fir shoot structures. *Tree Physiol.* 12: 217-230.
- Bramlett, D. L., G. L. De Barr, H. O. Yates, E. W. Belcher and R. P. Karrfalt. 1977. Cone analysis of Southern pines -a guidebook. Gen. Tech.Rep. SE-13. Usda-Forest Service. 28 p.
- Bright, P. W. y P. A. Morris. 1993. Foraging behaviour of dormice (*Muscardinus avellanarius*) in two contrasting habitats. In: *Ecology Abstracts*, Vol. 20(1): 174. Cambridge Scientific Abstracts. Bethesda, Md.
- Brunet, J. and G. Von Oheimb. 1998. Migration of vascular plants to secondary woodlands in southern Sweden. *Journal of Ecology* 86: 429-438.
- Caballero D., M. y C. J. Toral. 1967. Efecto del tamaño de semilla y tres tipos de substrato en la germinación y desarrollo inicial de *Pinus pseudostrobus* var. *oaxacana* Martínez. INIF. México. *Bol. Téc. No. 23*. p. 35.

- Camacho M., F. 1994a. Pruebas de germinación y viabilidad. *In*: Semillas Forestales. CENID-COMEF/INIFAP. Publicación Especial No. 2. México. pp. 110-118.
- Camacho M., F. 1994b. Métodos de almacenamiento. *In*: Semillas Forestales. CENID-COMEF/INIFAP. Publicación Especial No. 2. México. pp. 93-102.
- Camacho M., F. y A. M. Oliveira. 1988. Pérdida de la viabilidad de semillas almacenadas de oyamel. Memoria de la 1ª. Reunión Científica Forestal y Agropecuaria. p. 26
- Camacho, C. A. 1996. Germinación de *Abies religiosa* en condiciones naturales. Memoria de la 1ª. Reunión Científica Forestal. CENID-COMEF. 23-25/Sept. México. p. 10.
- Carrillo S., A., F. Patiño V. e I. Talavera A. 1980. El contenido de humedad en semillas de 7 especies de *Pinus* y una de *Abies* bajo almacenamiento y su relación con el porcentaje de germinación. INIF. Ciencia Forestal. Vol. 5(24): 39-48.
- Cates, R. G. 1996. The role of mixtures and variation in the production of terpenoids in conifer-insect-pathogen interactions. *In*: Romeo *et al.* (Eds.): Phytochemical diversity and redundancy in ecological interactions. Col. Recent Advance in Phytochemistry, Vol. 30. Plenum Press, New York. pp. 179-216.
- Cervantes S., M. A. y R. A. Cuevas. 1981. Análisis radicular de *Pinus hartwegii*, *Abies religiosa*, *P. montezumae*, *P. ayacahuite* var. *veitchii* y de algunas especies herbáceas en relación con la humedad y otras propiedades físicas del suelo. UNAM/FC. Tesis de licenciatura. 181 p.
- Cetina A., V. M. 1984. Estudio sobre germinación del *Pinus cembroides* Zucc. en condiciones naturales. Tesis de Maestría. Colegio de Postgraduados. Chapingo, Méx. 136 p.
- Cibrián T., D., E. Bernard H., H. O. Yates y J. T. Méndez M. 1986. Insectos de conos y semillas de las coníferas de México. Gen. Tech. Rep. SE-40. Southeastern Forest Experimental Station. /UACH/SARH/USDA Forest Service. Ashville, NC. 110 p.
- Cochran, J. and W. Cox. 1962. Experimental Designs. John Wiley & Sons, Inc. New York. 454 p.
- Comeau, Ph. 2001. Ecology of natural and artificial regeneration. Forestry 100. Department of Natural Resources. 5 p.
- Crocker, W. and L. V. Barton. 1957. Physiology of seeds. Chronica Botanica Company. Waltham, Mass. 267 p.
- Cronquist, A. 1977. Introducción a la Botánica. C.E.C.S.A. México. pp. 393-400.

- Cruickshank G., G. 1995. Proyecto para el lago de Texcoco, rescate hidrológico. Comisión Nacional del Agua. pp. 12-15.
- Cruz C., R. 1983. Clave para determinar la fórmula climática de una estación meteorológica, según el sistema de Köppen modificado por E. García. ENCB. IPN. 15 p.
- Cuevas R., R. A. 1995. Calidad de la planta. *In: Viveros forestales. Publicación Especial No. 3 CENID-COMEF. INIFAP.* pp.108-119.
- Cui, M. and W. K. Smith. 1991. Photosynthesis, water relations and mortality in *Abies lasiocarpa* seedlings during natural establishment. *Tree-Physiology*, 81: 73-46.
- Cutter, E. G. 1971. Plant anatomy: experiment and interpretation. Part II: Organs. Addison-Wesley Publishing Company. London, UK. pp. 5-80.
- Chambers, C. J. and A. J. Macmahon. 1994. A day in the life of a seed: movements and fate of seeds and their implications for natural and managed systems. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 25: 263-292.
- Chambers, J. C. 1995. Relationships between seed fates and seedling establishment in an alpine ecosystem. *Ecology* 76 (7): 2124-2133.
- De Bauer, L. I. and S. V. Krupa. 1990. The Valley of Mexico: summary of observational studies on its air quality and effects on vegetation. *Environ. Pollut.* 65: 109-18.
- De Bauer, L. I., T. Hernández-T., and J. M. Skelly. 2000. Air pollution problems in the forested areas of Mexico and Central America. *In: J. L. Innes and A. H. Haron (Eds.). Air pollution and the forest of developing and rapidly industrializing countries. IUFRO. Research Series No. 4. CABI Publishing. Chapter 3.* pp. 35-61.
- De la Garza L. L., Ma. P. y F. Nepamuceno M. 1986. Análisis radiográfico de semillas forestales en México. *Rev. Cien. For. México.* Vol. 11(59): 1-14.
- Del Moral, R. and R. G. Cates. 1971. Allelopathic potential of the dominant vegetation of Western Washington. *Ecology* 52: 1030-1037.
- Delph, L.F., M. H. Johannsson and A. G. Stephenson. 1997. How environmental factors affect pollen performance: ecological and evolutionary perspectives. *Ecology*, Vol. 78(6): 1632-1639.
- Devlin, R. M. 1976. Fisiología vegetal. Ediciones Omega, S. A. Barcelona, España. pp. 248-250.
- Dirzo, R. 1983. Herbivory: a phytocentric overview. *In: R. Dirzo and J. Sarukhan [Eds.]. Plant population ecology. Sinaver Press.* pp. 141-165.

- Eguiluz P., T. 1977. Los pinos del mundo. Escuela Nacional de Agricultura. Departamento de Enseñanza, Investigación y Servicio en Bosques . Publicaciones Especiales No. 1. Chapingo, Méx. 76 p.
- Ern, H. 1972. Estudio de la vegetación en la parte oriental del México central. Proyecto Puebla-Tlaxcala. Serie: Comunicaciones, No. 6: 1-6.
- Esau, K. 1976. Anatomía vegetal. Ediciones Omega, S.A. Barcelona. pp. 382-454; 513-571.
- Escobar, R. 1981. Enciclopedia agrícola y de conocimientos afines. Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos. Tomos I, p. 98 y III. pp. 356-357.
- Fahn, A. and E. Werker. 1972. Anatomical mechanisms of seed dispersal. *In*: Kozlowski, T. T. (Ed.). Seed Biology. Academic Press. New York. Vol. I. pp. 152-217.
- Fenn, M. E., L. I. de Bauer and T. Hernández T. (Eds.). 2002. Urban Air Pollution and Forests. Springer-Verlag. New York, Inc. Ecological Studies, Vol. 156. 387 p.
- Fernández G., Ma. T. E. 1987. Estudio ecológico del bosque de *Abies religiosa* (HBK) Schl. et Cham. en La Malintzin, estado de Tlaxcala, México. Tesis de Licenciatura. ENEP-Iztacala/UNAM.. 120 p.
- Food and Agriculture Organization. 1968. Notas sobre semillas forestales. Col. Cuaderno de Fomento Forestal, No. 5. Yugoslavia. pp. 7-10.
- Fowells, H. A. and N. B. Stark. 1965. Natural regeneration in relation to environment in the mixed conifer forest type of California. USDA Forest Service. Res. Pap. Pacif. Sthwest. For. Range Exp. Sta. No. PSW-234, 14 p.
- Franco J., D. A. 1950. Abetos. Disertacao para conquista do titulo do Professor Agregado. Instituto Superior do Agronomía. Lisboa, Portugal. 260 p.
- Frank, R. M. and L. O. Safford. 1970. Lack of viable seeds in the forest floor after clearcutting. Journal of Forestry. 68: 776-778.
- Franklin, J. F. 1964. Douglas squirrels cut Pacific silver fir cones in the Washington Cascades. USDA Forest Serv. Res Note PNW 15, 3 p.
- Franklin, F. F. 1974. *Abies* Mill (Fir). Gen. Tech. Rep W/N. USDA. Forest Service. Pacific Northwest Forest and Range Experiment Station USA. 15 p.
- Gamino P., M.E. y V. Torrijos. 2003. Transformaciones. UACH. DICIFO/Lic. Estadística. Serie Cuadernos. 18 p.

- García, E. 1973. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Instituto de Geografía. UNAM. 246 p.
- Gibson, D. J., J. Connoly, D.C. Hartnett and J. D. Weidenhamer. 1999. Designs for greenhouse studies of interactions between plants. *Journal of Ecology*. 87: 1-16.
- Gibson, I. A. S. y R. Salinas-Quinard. 1985. Notas sobre enfermedades forestales y su manejo. Bol. Téc. Inst. Nal. Invest. For. No. 106. México. pp. 26-30.
- Gómez G., A. y W. R. Horwarth. 2003. Indicadores del estado de saturación de nitrógeno en bosques cercanos a la ciudad de México. VI Congreso Mexicano de Recursos Forestales. San Luis Potosí, S.L.P. 5-7/Nov. pp. 141-142.
- Gómez P., M. 1998. Evaluación de la extracción comercial de musgo en la reserva especial de la biósfera "Mariposa Monarca", Sierra Chincua, Michoacán, México. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo/Facultad de Biología. Tesis de Maestría. 62 p.
- González G., M. de J. 1985. Comportamiento de la germinación y crecimiento inicial de *Abies religiosa* (H.B.K.) Schl. et Cham., en diferentes aperturas de dosel, preparaciones al suelo y variantes de siembra en Zoquiapan, México. Tesis de Licenciatura. UACH. México. 82 p.
- González G., M. de J., M. A. Musálem S., G. Zarate de L. y A. Velázquez M. 1991. Estudio de la germinación del oyamel (*Abies religiosa* (H.B.K.) Schl. et Cham.) en condiciones naturales en Zoquiapan, México. *Chapingo* 75: 59-66.
- González M., M. A. 1995. Consecuencias ecológicas de la variación interespecífica en las curvas de dispersión de semillas en una selva alta perennifolia. UNAM-Facultad de Ciencias. México. Tesis Profesional. 80 p.
- Gordon, D. T. 1970. Natural regeneration of white and red fir. Influence of several factors. USDA Forest Service. Pap. PSW-58. 32 p.
- Grizmek, B. (Ed.). 1972. Grizmek's animal encyclopedia. Vol. 11. Van Nostrand Reinhold Company. New York. pp. 191-406; 530-532.
- Gurnell, J. 1996. The effects of food availability and winter weather dynamics of a gray squirrel population in southern England. *Journal of Applied Ecology* 33: 325-338.
- Gutiérrez-Casillas, M. 1981. Las artesanías populares de madera en México. SFF/SARH. 272 p.
- Harcombe, P. A. 1987. Tree Life Tables. *Bio-Science*. Vol. 37. No. 8: 557-568.

- Harper, J. L. 1977. Population biology of plants. Academic Press Inc. New York. pp. 33-147.
- Harrington, J. F. 1972. Seed storage and longevity. *In*: T. T. Kozlowski (Ed.). Seed Biology, Bol. III. Academic Press, Inc. New York. pp. 145-245.
- Hartmann, H. T. y D. E. Kester. 1982. Propagación de plantas, principios y prácticas. CECOSA. México. 814 p.
- Hawkes, J.C., D. G. Pyatt and I. M. S. White. 1977. Using Ellenberg indicator values to assess soil quality in British forests from ground vegetation: a pilot study. *Journal of Applied Ecology*. 34: 375-387.
- Hawkins, B. J., S. B. R. Kiiskita and G. Henry. 1999. Biomass and nutrient allocation in Douglas-fir and amabilis fir seedlings: influence of growth rate and temperature. *Tree Physiology*, 19: 59-63.
- Hemmerlein, M. T. and W. K. Smith. 1994. Structural scaling of light interception efficiency in *Picea engelmannii* and *Abies lasiocarpa*. *Tree Physiol*. 14: 1139-1148.
- Houle, G. and S. Payette. 1991. Seed dynamics of *Abies balsamea* and *Acer saccharum* in a deciduous forest of Northeastern North America. *American Journal of Botany*. 78(7): 895-905.
- Houle, G. 1992. The reproductive ecology of *Abies balsamea*, *Acer saccharum* and *Betula alleghamiensis* in the Tantaré Ecological Reserve, Québec. *Journal of Ecology*. 80: 611-623.
- Howe, H. F. and J. Smallwood. 1982. Ecology of seed dispersal. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 13: 201-228.
- Huante, P., E. Rincón and T. W. Swetnam. 1991. Dendrochronology of *Abies religiosa* in Michoacan, Mexico. *Tree-Ring Bulletin*, Vol. 51, pp. 15-28.
- Huerta C., J. 1962. Estructura anatómica de la madera de 12 especies de coníferas mexicanas. Tesis. ENCB (IPN). México. 78 p.
- Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática. 2001. Zona metropolitana de la Ciudad de México. XII Censo General de Población y Vivienda 2000. Síntesis de resultados. pp. XIV-15.
- Instituto Nacional de Investigaciones Forestales. 1997. Base electrónica de datos de la colección del Herbario Nacional Forestal INIF "Luciano Vela Gálvez". INIFAP-CONABIO. México, D.F.
- Inventario Nacional Forestal Periódico. 1994. Carta Forestal E14-2 Ciudad de México. Escala 1:250,000. SFF. SARH. Instituto de Geografía. UNAM.
- Jackson, R. M. y F. Raw. 1974. La vida en el suelo. Ediciones Omega, S.A. Col. Cuadernos de Biología. Barcelona, España. 70 p.

- Jacquish, B. C. 1997. Abasto y manejo de semillas a partir de la recolección en rodales naturales, áreas de protección y huertos semilleros. *In*: Vargas H., J: J., B. Bermejo V. y F. T. Ledig. (Eds.). Manejo de recursos genéticos forestales. UACH./CP/Centro de Genética Forestal, A. C./COFAN (FAO). México. pp. 89-106.
- Johnson, R. . and D. W. Wichern. 1982. Applied multivariate statistical analysis. Prentice Hall Inc. Englewood Cliffs, New Jersey. pp. 361-399.
- Jordan, D. . and W. K. Smith. 1993. Simulated influence of leaf geometry on sunlight interception and photosynthesis in conifer needles. *Tree Physiol.* 13: 29-39.
- Keiman F., A. F. y M. G. Franco B. 2001. Patrones de ocupación y autoaclareo en el bosque de oyamel del santuario de la Mariposa Monarca. Resúmenes del XV Congreso Mexicano de Botánica. SBM. Querétaro, Qro. Oct. 14-19. CD.
- Kemp, G.A. and L.B. Keith.1970. Dynamics and regulation of red squirrel (*Tamiasciurus hudsonics*) populations. *Ecology*, Vol. 51(5): 763-779.
- Kozlowski, T. T. 1971. Growth and development of trees. Vol. I. Academic Press. New York. pp. 41-93.
- Kozlowski, T.T. (Ed.).1972. Seed Biology. Academic Press. New York. Vol. III. pp. 55-136.
- Kozlowski, T. T. 1979. Tree growth and environmental stress. University of Washington Press. Seattle, Washington. 192 p.
- Kozlowski, T. T. and H. A. Constantinidou. 1986. Response of woody plants to environmental pollution. *For. Abs.*, Vol. 47(1): 6-51. Jan. CAB. Great Britain. pp. 23-25.
- Kozlowski, T. T., P. J. Kramer and S. G. Pallady. 1991. The physiological ecology of woody plants. Academic Press Inc. San Diego, Ca. 657 p.
- Kramer P.J. and T. T. Kozlowski. 1960. Physiology of trees. McGraw-Hill Book Company, Inc. New York. 642 p.
- Kramer, P. J. and T. T. Kozlowski. 1979. Physiology of woody plants. Academic Press Inc. Orlando, Fl. 658 p.
- Krugman, S. L. , W. I. Stein and D. M. Schmitt. 1974. Seed biology. *In*: C.S. Schopmeyer (Coord.). Seeds of woody plants in the United States. Agriculture Handbook No. 450. USDA For. Serv. Chapter 1. pp. 5-53.
- Küppers, H. 1994. Atlas de colores. Ed. Blume. Barcelona, España. 161 p.

- Leopold, A. S. 1983. Fauna silvestre de México. Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables. Editorial Pax México. México. Segunda reimpresión. 634 p.
- Lincoln, R. J., G. A. Boxshall y P. F. Clark. 1995. Diccionario de ecología, evolución y taxonomía. FCE. México. pp. 234; 408-412; 471.
- Liu, T. S. 1971. A monograph of the genus *Abies*. Department of Forestry. National Taiwan University. Taipei, Taiwan, China. Parts I-III. 608 p.
- López L., R. 1985. Determinación de condiciones de almacenamiento de semillas de *Abies religiosa* (H.B.K.) Schl. et Cham. Tesis de licenciatura. DICIFO. UACH. Chapingo, Méx.
- Luna M., V. E., M. Mata R., V. M. Rebolledo C. 2001. Regeneración in vitro de *Abies religiosa* (Kunth) Schltldl. & Cham. XV Congreso Mexicano de Botánica. Sección Restauración Ecología. CD/19-10'01. Cartel No. 64..
- Madrigal S., X. 1967. Contribución al conocimiento de la ecología de los bosques de oyamel (*Abies religiosa* (HBK) Schl. & Cham.) en el Valle de México. Bol. Téc. No. 18. INIF, México, 94 p.
- Manzanilla B., H. 1974. Investigaciones epidométricas y silvícolas en bosques mexicanos de *Abies religiosa*. BM/SAG. 165 p.
- Margalef, R. 1974. Ecología. Ediciones Omega, S.A. Barcelona. pp. 216-218.
- Martínez, M. 1953. Las pináceas mexicanas. SAG. México, pp. 101-109.
- McNaughton, S. J. and L. L. Wolf. 1973. General Ecology. Holt, Rinehart and Winston, Inc. New York. pp. 511-548.
- McVaugh, R. 1992. Pinaceae-*Abies*. In: Gymnosperms and pteridophytes. Flora Novo-Galiciana, Vol. 17. The University of Michigan Herbarium and Arboretum. pp. 24-32.
- Moncayo R., F. 1981. Relación de algunas cosas de los montes de México -un ensayo histórico del asunto forestal. SFF/UAT. Serie: Premio Nacional Forestal. p. 33.
- Monjarás G., G., F. García C., G. L. Galindo Flores y V. M. Chávez A. 2001. Regeneración in vitro de *Pseudotsuga macrolepis* Flous, a partir del cultivo de embriones maduros. XV Congreso Mexicano de Botánica. Sección Conservación y Manejo de Recursos. CD/19-10'01. Cartel No. 13.
- Morey, P. R. 1977. Cómo crecen los árboles. Ediciones Omega, S.A. Col. Cuadernos de Biología, 64 p. Barcelona.

- Mortimer, S. R. 1992. Root length/leaf area ratios of chalk grassland perennials and their importance for competitive interactions. *Journal of Vegetation Science* 3.5: 665-672.
- Muller, W. H. 1974. Botany- a functional approach. Mac Millan Publishing Co., Inc. New York. pp. 82-131.
- Muñiz V., R. 1988. Comportamiento del escarabajo descortezador de las alturas en el Desierto de los Leones, D. F. Memoria de la 1a. Reunión Científica Forestal y Agropecuaria. CIFAP-D.F. 31/X: 13.
- Musálem S., M. A. 1984. Effect of environmental factors on regeneration of *Pinus montezumae* Lamb. in a temperate forest of Mexico. PhD dissertation. Yale University. New Haven, Conn. 204 p.
- Musálem S., M. A., A. Velázquez M. y M. de J. González G. 1991. Repoblación natural de bosques templado-fríos en la región central de México. *Revista Agrociencia. Serie: Recursos Naturales Renovables*, Vol. 1(3): 55-75.
- Niembro R., A. 1979. Semillas forestales. Departamento de Bosques. UACH. Chapingo, Méx. 97-110 p.
- Niembro R., A. 1980. Factores relacionados con la calidad de las semillas que determinan el establecimiento y desarrollo de plantaciones forestales. UACH. Departamento de Bosques/Área de Silvicultura. Chapingo, Méx. 33 p.
- Niembro R., A. 1992. Métodos para determinar la viabilidad y el vigor de las semillas forestales. *Semina*, No. 3, Año 1, pp. 1-9.
- Nieto de Pascual P., C. 1986. Síntomas de deterioro del arbolado en la Sierra del Ajusco. *Biotica*, INIREB. Xalapa, Ver. México. Vol. 11(1): 25-44.
- Nieto de Pascual P., C. 1987. Análisis estructural de las comunidades forestales de la Sierra del Ajusco. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias /UNAM. 85 p.
- Nieto de Pascual P., C. 1995a. Estudio sinecológico del bosque de oyamel (*Abies religiosa* (HBK) Schl. & Cham.) de la Cañada de Contreras, D.F. *Rev. Cien. For.* 20(77): 3-34.
- Nieto de Pascual P., C. 1995b. Evaluación de la capacidad germinativa de *Abies religiosa* del C.E.F. San Juan Tetla, Pue. *In: Memoria de II Congreso Mexicano sobre Recursos Forestales*. Montecillo, Edo. de Méx. México. p. 25
- Nieto de Pascual P., C. y M. C. Zamora M. 1989. Características del aile (*Alnus jorullensis* ssp. *jorullensis* HBK) en el Valle de México. *INIFAP. Rev. Cien. For.* Enero-Junio. México. Vol. 1(65): 99-114.

- Nieto de Pascual P., C., L. I. Zamora M., y M. C. Zamora M. 1995. Estudio monográfico del género *Abies* en México. Libro de Resúmenes del XIII Congreso Mexicano de Botánica. Cuernavaca, Mor. p. 160.
- Nieto de Pascual P., C., L. I. Zamora M., y M. C. Zamora M. 2000. *Abies religiosa*. In: Estudio monográfico del género *Abies* en México. 230 p. En prensa.
- Nieto de Pascual P., C., M. A. Musálem y J. Ortega A. 2003. Estudio de algunas características de conos y semillas de *Abies religiosa* (HBK.) Schl. et Cham. *Agrociencia*, Vol. 37(5): 521-531.
- Noble, D. and F. Ronco. 1978. Seedfall and establishment of Engelmann spruce and subalpine fir in clearcut openings in Colorado. USDA For. Res. Ser. Res. RM 200. Rocky Mt. For. and Range Exp. Fort Collins, Colo. 12 p.
- Oliver, C. F. and B. C. Larson. 1994. Forest stands dynamics. McGraw Hill, Inc. Biological Resources Management Series. 468 p.
- Ortega S. V., J. H. 1962. Propiedades físicas y mecánicas de la madera de *Abies religiosa* (HBK) Schl. et Cham. y *Pinus hartwegii* Lindl. Tesis de licenciatura. ENA. Chapingo, Méx. 67 p.
- Owens, J. N., S. J. Morris and G. L. Catalano. 1994. How the pollination mechanism and prezygotic and postzygotic events affect seed production in *Larix occidentalis*. *Can. J. For. Res.* Vol. 24: 917-927.
- Patiño V., F., P. de la Garza, Y. Villagómez A., I. Talavera A. y F. Camacho M. 1983. Guía para la recolección y manejo de semillas de especies forestales. Bol. Div. Inst. Nal. Invest. For. No. 63. México. pp. 101; 164.
- Pauley, E. F. 1989. Regeneration patterns of Fraser Fir on Mt. Collins, Great Smokey Mountains Nation Park. In: J.D. Wood Jr. (Comp.). Abstracts. 15th Annual Scientific Research Meeting 25-26/05. Gatlinburg, TN. Atlanta, GA. US Department of the Interior, National Park Service. Southern Regional Office: 6.
- Paz, H. 2003. Root/shoot allocation and root architecture in seedlings: variation among forest sites, microhabitats and ecological groups I. *Biotropica*, Vol.35(3): 318-332.
- Phelan, J. P. and R. H. Baker. 1992. Optimal foraging in *Peromyscus polionotus*: the influence of item-size and predation risk. In: Ecology Abstracts, Vol. 20(1): 185-186. Cambridge Scientific Abstracts. Bethesda, MD.
- Pía, M. y A. Minelli. 1991. El ciervo y los animales de Europa. Editorial Everest, S. A. León, España. 2^a. Edición. 79 p.

- Pritchett, W. L. 1986. Suelos forestales. LIMUSA. México. pp. 213-337.
- Rice, E. L. 1984. Allelopathy. Academic Press, Inc. Col. Physiological Ecology. 2nd Edition. Orlando, Fl. pp. 88-89
- Rubio A., H. A. 2003. Estadística experimental. INIFAP. Chihuahua, México. pp. 237-240.
- Rushforth, K. D. 1989. Two new species of *Abies* (Pinaceae) from Western Mexico. Notes of the Royal Botanical Garden. Edinburgh. 45(1):101-109.
- Rzedowski, J. 1988. Vegetación de México. LIMUSA. pp. 302-310.
- Rzedowski, G. C. de y J. Rzedowski. 2001. Flora fanerogámica del Valle de México. Instituto de Ecología, A. C. Centro Regional del Bajío-CONABIO. Pátzcuaro, Mich. pp. 45-46.
- Sánchez V., L. R. , M. de R. Pineda y A. Hernández M. 1991. Distribución y estructura de la población de *Abies religiosa* (HBK) Schl. et Cham. en el Cofre de Perote, Estado de Veracruz, México. Acta Botánica Mexicana, No. 16. México: 45-46.
- Schupp, E. W. 1995. Seed-seedling conflicts, habitat choice, and patterns of plant recruitment. American Journal of Botany. 82(3): 399-405.
- Secretaría de Programación y Presupuesto. 1981. Atlas nacional del medio físico. México. pp. 39, 80-81; 93; 170-171; 183.
- Seidel, K. W. 1979. Natural regeneration after shelterwood cutting in a grand fir shasta/red fir stand in Central Oregon. USDA Forest Service Pap-PNW-259. Portland, OR. 22 p.
- Spurr, S. H. y B. V. Barnes, 1982. Ecología forestal. AGT Editor, S.A. México. pp. 191-199.
- Stern, K. and L. Roche. 1974. Genetics of forest ecosystems. Ecological Studies 6. Springer-Verlag. Berlin. pp. 54-59.
- Statistical Analysis System Institute. 1994. SAS System. Raleigh, NC.
- Statistical Analysis System Institute. 1998. SGS System. Raleigh, NC.
- Statistical Analysis System Institute. 2000. SAS System. Raleigh, NC.
- Steel, R, G. D. y J. H. Torrie. 1988. Bioestadística-principios y procedimientos. McGraw-Hill/Interamericana de México, S. A. 622 p.
- Swetnam, T. W. and P. M. Brown. 1992. Oldest known conifers in southwestern United States temporal and spatial patterns of maximum age. *In*: Old-growth forests in the southwest and Rocky Mountain Regions (Proceedings of a workshop) 9-13/03. Portal, Z. USDA Forest Service/Rocky Mountain Forest and Range Experiment Station. General Tech, Rep. RM-213 Fort Collins, CO. pp. 46-50.

- Thompson, B. E. 1985. Seedling morphological evaluation-what you can tell by looking. *In*: Duryea, M. L. (Ed): Proceedings: evaluating seedling quality: principles, procedures and predictive abilities of major tests. 16-18/10'84. Forest Research Laboratory, Oregon State University. Corvallis, OR. pp. 59-68.
- Valenzuela G., V. H., I. Gaso P., T. Herrera Suárez y E. Pérez-Silva. 2000. Acumulación de radioactividad en hongos y su relación con la biología de roedores micófagos en un bosque de *Abies religiosa*. *In*: Memorias del VII Congreso Nacional de Micología. Octubre 1-4. p. 80.
- Vander Wall, S. B. 1992. The role of animals in dispersing a "wind dispersed" pine. *Ecology*. 73(2): 614-621.
- Vander Wall., S. B. 1993. Seed water content and the vulnerability of buried seeds to foraging rodents. *In*: Ecology Abstracts, Vol. 20(1): 190. Cambridge Scientific Abstracts. Bethesda, Md.
- Vázquez Soto, J. 1987. El saneamiento y la limpia forestales en el Desierto de los Leones, sus fundamentos. DDF/COCODER. México. 39 p.
- Velázquez. A., M. Reyes y G. Zárate. 1985. Influencia de la intercepción de luz solar en el crecimiento de regeneración artificial de *Pinus hartwegii* Lindl. 2ª. Reunión Nacional de Plantaciones Forestales. Pub. Esp. No. 48. INIF/SARH. México pp. 579-594.
- Villagómez A., Y. 1987. Germinación de semilla de *Pinus montezumae* Lamb. en diferentes temperaturas, sustratos y tratamientos de asepsia. INIFAP. Rev. Cien. For. Vol. 12(61): 159-190.
- Wheeler, A., D. Christie, E. Cohen, C. Jarman and R. Lanworn. 1970. Animals of the world: Europe. The Hamlyn Publishing Group, Ltd. Middlesex, England. 125 p.
- Wooldridge, D. D. 1970. Chemical and physical properties of forest litter layers in central Washington. *In*: Youngberg, C. T. and C. B. Davey (Eds.). Tree growth and forest soils. Oregon State University Press. Corvallis, Or. p.p. 327-337.
- Zamora-M., M. C., G. F. Reygadas P. y J. Cifuentes B. 1994. Hongos comestibles silvestres de la Subcuenca Arroyo El Zorrillo, Distrito Federal. INIFAP/CENID-COMEF. Publicación Especial No. 1. 97 p.
- Zhong, J. and J. Van der Kamp. 1999. Pathology of conifer seed and timing of germination in high-elevation subalpine fir and Engelmann spruce forests of southern interior of British Columbia. *Can. J. For. Res.* 29(2):187-193.