

EFFECTO DE LA VEGETACIÓN ASOCIADA AL SOTOBOSQUE SOBRE EL CRECIMIENTO Y DESARROLLO INICIAL DE *Abies religiosa* (HBK.) Schlttdl. et Cham.

Cecilia Nieto de Pascual Pola¹, Miguel Ángel Musálem S.²
y José C. Boyás Delgado³

RESUMEN

En su etapa inicial, los árboles del género *Abies* permanecen varios años en el sotobosque, durante los cuales su crecimiento es lento y desarrollan características afines a las especies forestales tolerantes a la sombra. Con el propósito de reconocer el efecto de la vegetación asociada a este estrato en la supervivencia y crecimiento de *Abies religiosa*, se planteó un experimento bajo diferentes condiciones de luz, de suelo forestal procedente de dos opciones de apertura de dosel y con presencia o ausencia de vegetación. El experimento se llevó a cabo en un invernadero del Vivero Forestal de la Universidad Autónoma Chapingo, con un diseño que consistió en tres tratamientos de sombra (0, 35 y 70%), dos tipos de sustrato (de bosque abierto y de bosque cerrado), y dos controles de la vegetación espontánea (con vegetación y sin vegetación) de la cual se identificaron las especies presentes; el ensayo se realizó con dos repeticiones. La respuesta del oyamel se determinó en términos de mortalidad y de altura de las plántulas. De la vegetación espontánea se identificaron 34 especies, de las cuales 10 son monoespecíficas, que en conjunto pertenecen a 16 familias, entre las que predominan las Compositae. La mortalidad más alta de oyamel se registró en ausencia de sombra (0%), en suelo de bosque cerrado, sin vegetación, y la mejor supervivencia se presentó bajo 70% de sombra en bosque cerrado. El crecimiento en altura más notorio lo presentaron las plántulas libres de sombra

Fecha de recepción: 01 de noviembre de 2001.

Fecha de aceptación: 11 de mayo de 2005.

¹ Centro Nacional de Investigación Disciplinaria en Conservación y Mejoramiento de Ecosistemas Forestales (CENID-COMEF), INIFAP. Correo-e: nieto.cecilia@inifap.gob.mx

² Campo Experimental Valle de México, Centro de Investigación Regional Centro (C. I. R. Centro), INIFAP.

³ Campo Experimental Zacatepec, C.I.R. Centro, INIFAP.

(0%) y de vegetación, y el menos destacado las que se sometieron al tratamiento sin sombra con vegetación.

Palabras clave: *Abies religiosa*, competencia, crecimiento, desarrollo inicial, sustrato, vegetación.

ABSTRACT

At early stages, fir trees (*Abies*) stay in the undergrowth for several years, during which they grow slowly and develop characteristics of shadow tolerant species. In order to know the effect of the undergrowth flora upon the survival and growth of *Abies religiosa*, an experiment was carried out with different light conditions as well as forest soil and vegetation options, through which the response of this fir seedlings was determined in terms of mortality and height. The experiment was established in a greenhouse of the Forest Nursery of the Universidad Autónoma Chapingo. The experimental design consisted in three shadow treatments (0, 35 and 70%), two soil provenances (open canopy forest and closed canopy forest), and two vegetation control treatments (with and without vegetation), with two replications. From the spontaneous vegetation 34 flora species were determined, from which ten are monospecific, that as a whole belong to 16 families, of which Compositae is the dominant group. The highest mortality appeared under the 0% shadow treatment, on closed canopy forest soil without vegetation, and the best survival, at 70% on closed canopy forest soil. The most notorious height growth was reported by seedlings under the 0% treatment, without vegetation, and the shortest by those under the 0% shadow treatment with vegetation.

Key words: *Abies religiosa*, competence, growth, initial development, substrate, vegetation.

INTRODUCCIÓN

El sotobosque es el estrato vegetal más cercano al piso forestal, y está integrado por plantas herbáceas, arbustos y los renuevos de las especies arbóreas. Es aquí donde el arbolado joven permanece durante sus primeras etapas de desarrollo y se presenta la mayor mortalidad de la población, entre otras razones, por el nivel de competencia que se genera por la captación de recursos necesarios para el crecimiento y desarrollo de las nuevas plantas, lo que es indispensable para su supervivencia, una vez que se han agotado las reservas de las semillas, pues éstas únicamente pueden sostener a la mayoría de las especies, por algunos días o semanas (Kozlowski, 1979).

Los principales recursos que se demandan son aquellos relacionados con la fotosíntesis: luz solar, agua, bióxido de carbono y los nutrimentos del suelo. La luz,

como componente esencial, es significativa en términos de producción fotosintética; sin embargo, este es un proceso complejo en el que intervienen tanto factores ambientales, como características intrínsecas de las especies. Así, los efectos de la luz y el agua son interactivos e interdependientes (Kramer y Kozlowski, 1960).

En cuanto a la resistencia al sombreado, las especies vegetales se denominan intolerantes, que corresponden a las que se asocian con una fuerte demanda de luz, con un crecimiento rápido y una duración corta; muchas de ellas son anuales. Las tolerantes, son aquellos vegetales capaces de sobrevivir y prosperar en condiciones de una mayor proporción de sombra durante las horas de luz, lo cual puede ser con porcentajes inferiores a 20. Su crecimiento es lento y aún permanecen vivos por varios años.

La competencia se lleva a cabo tanto en la parte aérea como a nivel radicular y determina que sólo sobrevivan aquellos árboles capaces de alcanzar un tamaño que les permita incorporarse a la masa arbórea. Esta fuerza de selección es relevante para la evolución de la comunidad forestal (Spurr y Barnes, 1982).

Esta relación interespecifica resulta un proceso difícil para las plantas del sotobosque. De las especies herbáceas, las compuestas y las gramíneas tienden a ser dominantes por número de taxa y por cobertura (Niño de Pascual, 1987). Muchas integrantes de ambas familias son anuales, de crecimiento rápido y sus ciclos biológicos son muy breves, con una importante demanda de recursos. La flora asociada a este nivel alcanza alturas muy destacadas con respecto a las plántulas de los árboles; lo anterior se relaciona con su vigoroso sistema radical, por ubicarse en un substrato húmedo no-saturado, como son los suelos forestales, característica que favorece la absorción de nutrimentos en forma abundante (Cronquist, 1977). Las plantas que adquieren una gran cobertura, superior incluso a 1.50 m² por macoyo, en el caso de los pastos, o por individuo, en las herbáceas, en general, redundan en una mayor área foliar, y por ende, en productividad más alta con respecto a la de los árboles, que además, crecen aislados entre sí.

Por su parte, la cobertura de los individuos arbóreos es muy reducida hasta el momento de rebasar el estrato herbáceo. En este periodo inicial ocurre una severa mortalidad, que se acentúa en épocas de máximo calor y/o de sequía. La mortandad de las plántulas del arbolado en el sotobosque se asocia a su tolerancia a la sombra, definida por la capacidad relativa para sobrevivir y prosperar dentro de este estrato vegetal, y que responde a las adaptaciones genéticas y fisiológicas a dicho ambiente (Spurr y Barnes, 1982). Las especies intolerantes se relacionan con una fuerte demanda de luz, con un crecimiento rápido y una duración corta; muchas de ellas son anuales.

En su etapa inicial, las plántulas de *Abies* permanecen varios años en el sotobosque, en los cuales su crecimiento es lento y desarrollan características

afines a las plantas forestales tolerantes a la sombra: ramas inferiores densamente foliadas por lapsos largos de tiempo (5 años para el oyamel), troncos ahusados, copas densas y profundas (Larson, 1963 in Spurr y Barnes, 1982). Así, están consignadas como especies muy tolerantes *Abies balsamea* (L.) Mill., *A. concolor* (Gord. et Glend.) Lindl. y *A. amabilis* (Dougl.) Forbes, las cuales requieren entre 1 y 3% de irradiación solar. *A. religiosa* se ha considerado tolerante, categoría que se basa, principalmente, en observaciones de campo (Manzanilla, 1974).

La humedad abundante del substrato se vincula con la poca penetración de luz solar a los estratos vegetales inferiores, que favorece la presencia de especies de hongos comestibles de alto valor de uso y comercial, con los que se establecen relaciones micorrícicas estrechas. Para el bosque de *A. religiosa* se han identificado más de 15, entre los que se cuentan *Amanita caesarea* (Scop. Fr.) Pers., *A. rubescens* (Pers. Fr.) S. F.Gray, *Boletus aestivalis* Paulet. et Fr., *B. edulis* y *Cantharellus cibarius* Fr. (Alvarado y Manzola, 1993; Zamora-Martínez et al., 1994).

El establecimiento de numerosos individuos pertenecientes a varios taxa en el sotobosque produce cubiertas vegetales que contribuyen a conservar un ambiente húmedo y sombrío, que les otorga ventajas a algunos, pero uno de los impactos negativos es la inhibición del crecimiento y desarrollo de especies forestales, en particular las intolerantes. Sin embargo, aun tratándose de plantas tolerantes, Del Moral y Cates (1971) identificaron un efecto inhibitor de la vegetación herbácea para plántulas de *Abies grandis* (Dougl.) Lindl.

No obstante que, es práctica silvícola común la remoción de malezas para el establecimiento de plantaciones forestales (Baker, 1950), no se tienen antecedentes específicos para *Abies religiosa*. Si la regeneración de este taxón se da bajo condiciones naturales, es necesario determinar la influencia de dicho factor, para derivar información que facilite su manejo.

El objetivo del presente estudio fue conocer el efecto de la vegetación del sotobosque sobre la supervivencia y crecimiento de *Abies religiosa*, en varias condiciones de luz y suelo procedente de un bosque con diferente apertura de dosel.

MATERIALES Y MÉTODOS

El experimento se realizó en un invernadero del Vivero Forestal de la Universidad Autónoma Chapingo, con un diseño que consistió en combinar tres niveles de sombra (0, 35 y 70%), dos de substrato (de bosque abierto y de bosque cerrado), y dos de control de la vegetación (con vegetación y sin vegetación) con dos repeticiones de cada uno de los 12 tratamientos obtenidos (Cuadro 1).

Cuadro 1. Identificación de los tratamientos aplicados en los experimentos.

Tratamiento	Sombra	Substrato	Control de Vegetación	Clave
1	sin	Bosque Abierto (BA)	Sin (Sv)	0%/BA/Sv
2			Con (Cv)	0%/BA/Cv
3		Bosque Cerrado (BC)	Sin (Sv)	0%/BC/Sv
4			Con (Cv)	0%/BC/Sv
5	35%	Bosque Abierto (BA)	Sin (Sv)	35%/BA/Sv
6			Con (Cv)	35%/BA/Cv
7		Bosque Cerrado (BC)	Sin (Sv)	35%/BC/Sv
8			Con (Cv)	35%/BC/Cv
9	70%	Bosque Abierto (BA)	Sin (Sv)	70%/BA/Sv
10			Con (Cv)	70%/BA/Cv
11		Bosque Cerrado (BC)	Sin (Sv)	70%/BC/Sv
12			Con (Cv)	70%/BC/Cv

En la Estación Experimental Forestal Zoquiapan de la Universidad Autónoma Chapingo se seleccionaron dos rodales de *Abies religiosa* con diferente apertura de dosel ("Piedras Blancas", para dosel cerrado y "Texcalieca" para dosel abierto), para coleccionar muestras de suelo con el propósito de recrear en el experimento las condiciones en las que se desarrollan las plántulas de oyamel de forma natural. El suelo se obtuvo de los primeros 30 cm de profundidad en corte de perfil de 30 x 60 cm, aproximadamente; se les depositó en bandejas plásticas llamadas almácigos (Polietilenos del Sur, S. A.), etiquetadas por número y tipo de dosel, para no mezclar el material; así se pretendió conservar la distribución y calidad del sustrato como está en su estado natural.

El material vegetal procedió del Vivero Forestal Chapingo donde se germinaron las semillas de árboles de *Abies religiosa* procedentes del Campo Experimental Forestal San Juan Tetla del INIFAP, en el estado de Puebla, que fueron recolectadas en el invierno de 1995.

En una platabanda del invernadero se colocaron los sombreados que consistieron en cuatro soportes verticales que sostenían una malla horizontal de diferente intensidad (0, 35 y 70%). Dentro de cada uno de los almácigos con el sustrato procedente de los rodales seleccionados, se incorporaron nueve plántulas de *Abies religiosa* de dos meses de edad en cada una, en un arreglo regular.

Los pasillos entre las cajas experimentales fueron deshierbados periódicamente para evitar la invasión de plantas emergentes a las cajas de siembra. Los crecimientos alcanzados por la flora del sotobosque emergida en los almácigos y en las combinaciones en que no se le controló (Cv), se sostuvieron con una estructura de estacas de madera y líneas de cuerda de ixtle (fibras de agave).

Se midió la altura de las plántulas una vez por mes y se registró la mortalidad con la misma frecuencia. A todas las cajas se les aplicó riego con una solución de Captán al 1% una vez por semana el primer mes, y con agua potable cada tercer día durante los 15 meses restantes que duró el experimento.

Además, se observó la presencia de plantas en el resto de las cajas (Sv), registrando las especies emergidas. El crecimiento de la vegetación espontánea, se evitó al cortar una vez por semana todos los individuos a ras de suelo con tijeras de podar. Se tomaron muestras para su determinación taxonómica, que se realizó con el apoyo de personal del Herbario de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas (ENCB) del Instituto Politécnico Nacional, y del Herbario Nacional Forestal (INIF) del INIFAP "Biól. Luciano Vela Gálvez". En el 50% restante de las cajas se dejó crecer la vegetación asociada sin restricción (Cv).

Los resultados de mortalidad y de crecimiento en la última evaluación fueron examinados mediante análisis de varianza y la prueba de medias de Tukey con apoyo del programa SAS (1999-2001).

RESULTADOS

Significancia de valores e interacciones

Los factores significativos para la mortalidad son el tipo de sustrato y la sombra, y el menos significativo es la vegetación (Cuadro 2). Sin embargo, éstos no actúan en forma independiente, ya que hay una acción combinada del sustrato con la sombra y con la vegetación; no obstante, la interacción de mayor nivel no es estadísticamente importante.

Para el crecimiento, el sustrato no tuvo efecto, pero los otros dos elementos fueron muy significativos aun cuando no actúan solos, ya que la interacción más fuerte que corresponde a la de las tres variables, tiene un impacto muy vigoroso.

Mortalidad

El valor más alto se verifica en el tratamiento sin vegetación (Sv), presentándose un menor número de plántulas muertas en las cajas con suelo de dosel abierto (BA), a excepción del tratamiento con 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 el suelo procedente de BA no se observa ninguna tendencia (Cuadro 2).

La interacción bosque cerrado/abierto con el porcentaje de sombra reflejan diferentes respuestas en la mortalidad de las plántulas de *Abies religiosa* que se aprecian en la Figura 1.

En la Figura 2 se muestra que el efecto del control de la vegetación en sustrato procedente de bosque cerrado fue muy importante, ya que ocurrieron un gran número de muertes de plántulas de oyamel cuando se aplicó, sin embargo, en el procedente de bosque abierto, dicha respuesta desaparece.

Crecimiento

El crecimiento en altura de las plántulas se registró durante 16 meses (Figura 3). Cabe destacar, como se indicó anteriormente, que la interacción de mayor nivel es significativa.

Los mejores crecimientos de las plántulas de oyamel se dieron en ausencia de vegetación sobre suelo procedente de bosque abierto y sin sombra (Sv/BA/0%); la segunda opción también se presentó en ausencia de vegetación, pero con suelo de bosque cerrado y 35% de sombra. En contraste, el peor tratamiento fue con vegetación, en suelo procedente de bosque abierto y bajo 35% de sombra. A partir de los 12 meses, la primera alternativa mantuvo su tendencia y el resto de los tratamientos fueron semejantes entre sí.

Las plántulas desarrolladas con vegetación del sotobosque, alcanzaron menos altura que aquellas libres de plantas, definiéndose dos grupos diferentes a partir del tercer mes del establecimiento del experimento. Estos resultados señalan que la vegetación asociada influye de manera negativa en el crecimiento en altura de los individuos jóvenes.

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

Mes	Dosel	Con vegetación			Sin vegetación			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

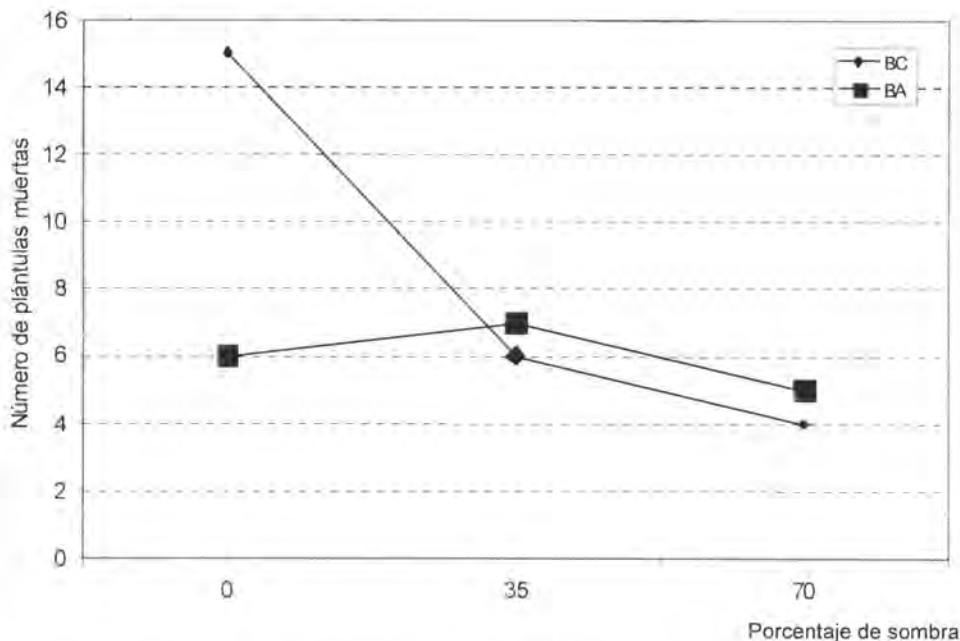


Figura 1. Mortalidad de plántulas de *Abies religiosa* en interacción con el origen del sustrato / porcentaje de sombra.

Vegetación asociada

La flora reunida en el tratamiento con vegetación Cv estuvo integrada por 34 taxa (Cuadro 3) que integran el estrato herbáceo principalmente. Es característico del bosque de oyamel la predominancia de compuestas por número de especies, mientras que son más escasas las gramíneas y la mayor diversidad se registra con familias monoespecíficas.

DISCUSIÓN

La competencia es una interrelación entre individuos, que resulta de una demanda compartida por recursos limitados, que se traduce en una reducción en la supervivencia, crecimiento y/o reproducción. Entre individuos de la misma especie, que en este caso serían las plántulas de *Abies religiosa*, implica una demanda equitativa por un recurso, pero que responderán de forma particular a la disponibilidad del mismo que se ha deprimido por la presencia y actividad de otros individuos (Begon *et al.*, 1990).

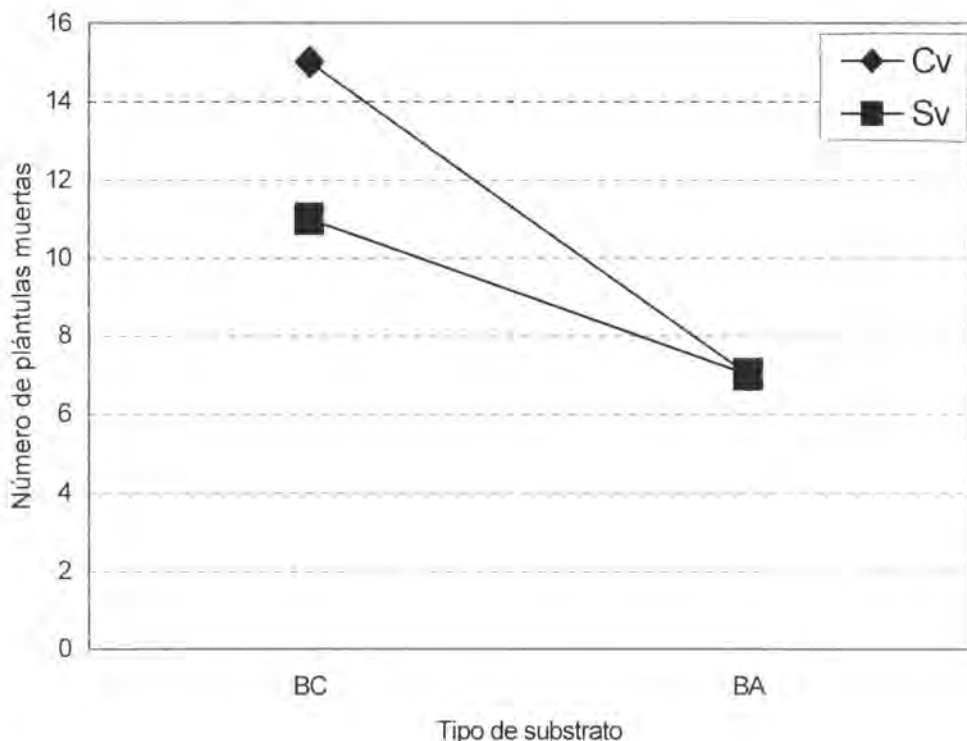


Figura 2. Mortalidad de plántulas de *Abies religiosa* en interacción con el origen del sustrato / vegetación.

La condición libre de vegetación es un ejemplo de lo que se describe en el párrafo anterior, y dado que el número de individuos en cada unidad experimental fue igual, la mortalidad se considera como independiente de la densidad de población. Sin embargo, a nivel aéreo con el vecino más cercano no se presenta, debido a 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 puede estar asociada con la disputa subterránea entre las raíces de los oyameles y la vegetación del sotobosque, pues sólo se removió la parte aérea una vez por semana.

El interés por evaluar 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 interpretaría

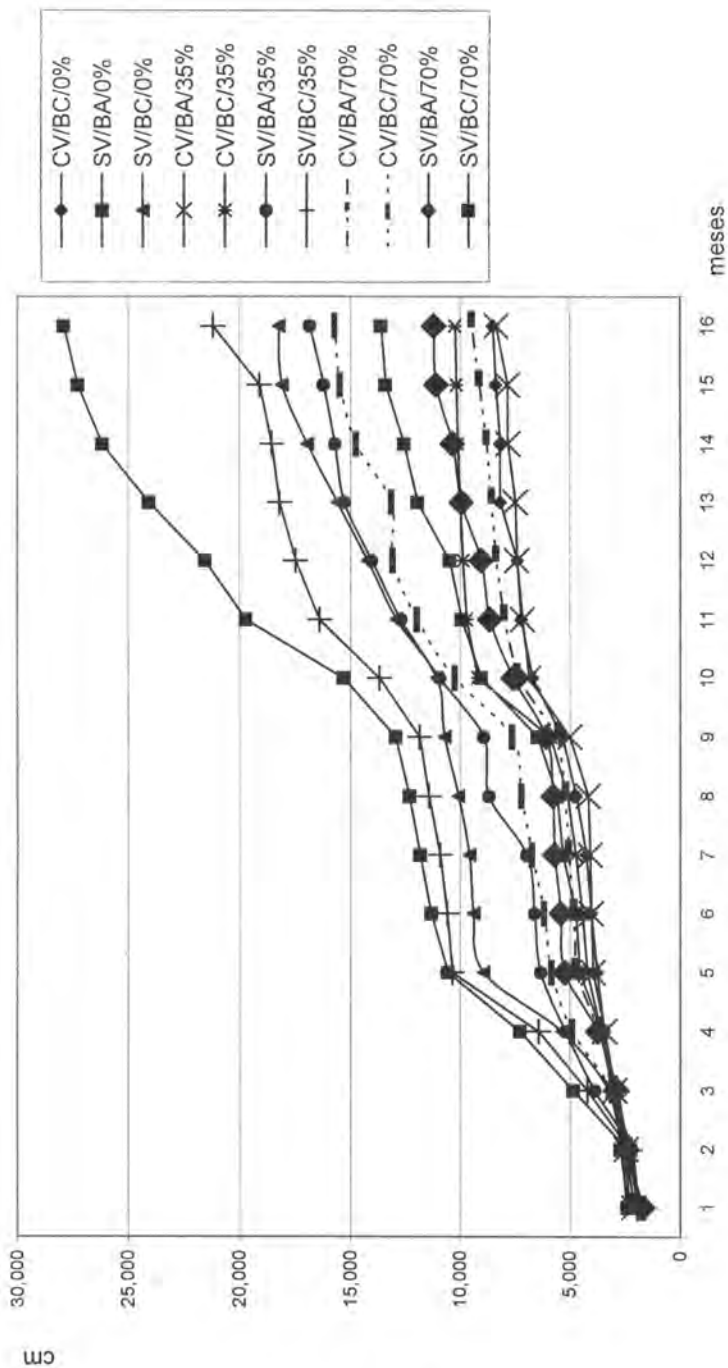


Figura 3. Crecimiento en altura de las plántulas de *Abies religiosa* sometidas a los tratamientos en el invernadero.

Cuadro 3. Especies emergentes en las unidades experimentales.

Familia	Especie
Caprifoliaceae Compositae	<i>Symphoricarpos microphyllus</i> HBK. <i>Achillea lanulosa</i> Nutt <i>Baccharis conferta</i> HBK. <i>Cirsium</i> sp. <i>Eupatorium glabratum</i> HBK. <i>Eupatorium pazcuarensis</i> HBK. <i>Segiesbeckia jorullensis</i> HBK. <i>Senecio barba-johannis</i> DC. <i>S. callosus</i> Schl. & Bip. <i>S. platanifolium</i> Benth. <i>Senecio salignus</i> DC. <i>S. sanguisorbae</i> DC. <i>Stevia monaerdifolia</i> HBK. <i>Stevia pilosa</i> Log.
Euphorbiaceae	<i>Euphorbia</i> aff. <i>potosina</i> Fernald.
Geraniaceae	<i>Geranium potentillaefolium</i> DC.
Gramineae	<i>Brachipodium mexicanum</i> (Roem et Schult.) Link. <i>Festuca tolucensis</i> HBK. <i>Trisetum virletii</i> Fourn.
Labiatae	<i>Salvia elegans</i> Vahl. <i>S. fulgens</i> Cav. <i>Stachys coccinea</i> Jacq.
Leguminosae	<i>Trifolium amabile</i> HBK.
Lesqueceae	<i>Thuidium delicatulum</i> (Hedw.) Mitt.
Loganiaceae	<i>Buddleia parviflora</i> HBK.
Oxalidaceae	<i>Oxalis</i> sp.
Phytolacaceae	<i>Phytolaca icosandra</i> L.
Polemoniaceae	<i>Polemonium mexicanum</i> Cerv.
Rosaceae	<i>Acaena elongata</i> L. <i>Alchemilla procumbens</i> Rose.
Saxifragaceae	<i>Ribes ciliatum</i> Humb. et Bonpl.
Scrophulariaceae	<i>Castilleja tenuiflora</i> Benth.
Solaneaceae	<i>Solanum demissum</i> Lindley <i>S. stoloniferum</i> Schl.

como el agotamiento de los recursos disponibles por la explotación ejercida por las otras especies.

El pobre crecimiento del oyamel se explica en términos de un debilitamiento derivado de una menor captura de luz, causada por la gran cobertura de las herbáceas. Adicionalmente, el sistema de raíces de las coníferas es menos capaz que el de las angiospermas de aprovechar el abastecimiento de agua y nutrimentos en el suelo en sus etapas iniciales; por lo tanto, la falta de captación de luz por la parte aérea y de nutrimentos por la parte subterránea, son factores que repercuten en su tasa de producción foliar y crecimiento vertical.

De las herbáceas, los pastos, por lo general, compiten con los árboles y restringen su crecimiento. El agua es un recurso muy demandado tanto por las plántulas del sotobosque, como por las plántulas forestales. Kozlowski *et al.* (1991) mencionan que el crecimiento 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 indicó que hay una competencia por los nutrimentos, especialmente el nitrógeno, entre las coníferas y las herbáceas así como entre los individuos de cada grupo.

En el caso del presente estudio, las especies asociadas alcanzaron dimensiones en altura y cobertura superiores a las que se observan en condiciones naturales, donde miden de 20 a 30 cm de altura, en promedio, y sus tallos las sostienen de forma vertical, o bien, despliegan estructuras leñosas que les brindan soporte, como sucede con los arbustos. Sin embargo, por estar protegidas dentro del invernadero, en el que la temperatura es $>25^{\circ}\text{C}$ y $<50^{\circ}\text{C}$ y la humedad $>50\%$, su crecimiento fue continuo y su talla desmesurada. Para el periodo de duración del experimento, dichas plantas debieron haber llegado a su máximo desarrollo, haberlo suspendido, y declinado en el invierno. Este comportamiento, además, respondió a la hidratación regular del sustrato que en consecuencia, alteró su fenología, y rompió su ciclo anual; en contraste, el oyamel, a pesar de su reducido tamaño, su permanencia en el sotobosque es de varios años. Por lo tanto, la fuerza de competencia de especies asociadas resultó muy favorecida por el ambiente artificial en el que se trabajó.

Una vez que *A. religiosa* se establece y se incorpora al grupo de plantas arbustivas, *i.e.*, 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, como respuesta a efectos alelopáticos; lo anterior ha sido comprobado para *Abies amabilis*, *A. grandis* y *A. procera* (Rice, 1984). En bosques naturales de oyamel (*Abies religiosa*) se observa una escasa diversidad vegetal en dicho estrato con respecto a la de un bosque de pinos, cuestión que pudiera relacionarse con lo antes mencionado, pero se desconocen argumentos probatorios.

La sobresaliente talla alcanzada por *Abies religiosa* en ausencia de vegetación y sombra confirma las preferencias heliófilas de la especie, como sucede con las coníferas en general, durante sus primeras etapas de vida. Así mismo, no se observaron competidores, pues su presencia se controló constantemente, otorgándole ventajas importantes de espacio y luz a las plántulas emergentes. El factor de procedencia del substrato (de dosel abierto o cerrado), no parece ejercer efecto sobre los resultados obtenidos, lo cierto es que bajo bosque abierto la supervivencia fue más alta sin vegetación y sin sombra; hecho que se vincula con una menor diversidad en dosel abierto en bosque de oyamel, pero que queda sujeto a comprobación. Sin embargo, la mortalidad más alta se dio en el tratamiento de bosque cerrado, con vegetación y sin sombra.

Bajo las características del experimento actual, se presenta una relación de disputa por los recursos; que depende de la habilidad de los individuos para ganar, mediante interacciones agresivas que obedecen al intento simultáneo por el uso de los mismos componentes (McNaughton & Wolf, 1973).

Aun cuando no se comprobaron diferencias estadísticas significativas entre las plántulas muertas con vegetación y sin vegetación, el que se haya acentuado la mayor incidencia de plántulas muertas sin dosel en suelo de bosque cerrado con vegetación sugiere la existencia de uno de los principios de competencia que establece que, cuando las especies utilizan un mismo recurso y que una de ellas aventaje a la otra para su aprovechamiento, provoca la eliminación de la otra que se encuentra en inferioridad al cabo de un tiempo (Margalef, 1974).

En el trabajo aquí expuesto, la contienda se centra en el espacio y en los nutrientes, cuya demanda es alta en las etapas iniciales tanto de las herbáceas anuales como de las coníferas para lograr su establecimiento.

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 eurióicas o pioneras, con tasas de multiplicación elevadas como única forma de ocupar rápidamente un espacio vacío, cuyo poder se basa en una gran capacidad de multiplicación y una vida breve. La estrategia *K* de las pináceas consiste en que los individuos están más adaptados a sobrevivir con pocos recursos y son más eficientes que los de rápida proliferación; con el paso del tiempo, la ventaja se inclina hacia las segundas, que tienen una menor tasa de regeneración (Margalef, 1974).

La colonización vertical y lateral de las herbáceas les permite llenar los espacios disponibles en el menor tiempo posible, y de manera eventual, su presencia modifica las condiciones ambientales al crear sombras someras que favorecerán la geminación y el crecimiento de aquellas que requieren de tal condición, pues no lo lograrían bajo luz total (Oliver & Larson, 1994). Esto resultaría factible

para la regeneración de *Abies religiosa*, pues es importante considerar que bajo condiciones naturales, el crecimiento y desarrollo de dichas herbáceas es paralelo al del oyamel. En el caso del presente estudio, el problema se deriva de la respuesta desmesurada de los taxa asociados.

Al analizar el comportamiento del crecimiento por factor, se define una diferencia clara entre las plántulas acompañadas de vegetación y las que no la tuvieron. La evolución del crecimiento de las plántulas bajo los tratamientos de bosque cerrado, 35 y 70% de sombra es muy cercana, de hecho los resultados finales son muy parecidos.

Sería conveniente plantear un experimento desde la germinación, a fin de ponderar el efecto de las plantas del sotobosque desde esta fase, así como determinar las especies por tipo de substrato diferenciado a partir de la apertura de dosel, por una parte y, por tratamiento con vegetación y sin ella, ya que no se sabe si se trata de los mismos taxa y/o del mismo número de individuos y/o de especies en cada tratamiento. La dimensión en altura y cobertura de cada planta, *i.e.*, de la vegetación del sotobosque y de oyamel, a fin de comparar el aprovechamiento del espacio correspondiente a cada individuo, y a cada grupo.

La obtención del peso seco por planta, tanto para las herbáceas, como para las forestales al término del experimento, aportaría datos de biomasa.

Determinar el tamaño, la disposición y el arreglo de las raíces y su proporción con respecto a las partes aéreas por especie, permitiría evaluar la competencia en el nivel subterráneo.

En forma complementaria, debería efectuarse un análisis de la composición física y química del substrato procedente de bosque con diferente apertura de dosel para enriquecer la información generada.

CONCLUSIONES

El análisis individual de la mortalidad por cada uno de los factores considerados indica que la mayor incidencia se verifica sobre el suelo procedente de bosque cerrado, con vegetación y sin sombra.

La mortalidad del oyamel no se asocia directamente con la presencia de vegetación de sotobosque, pero es más alta sin vegetación, y tiende a ser superior en la condición de substrato procedente de bosque cerrado. La mejor supervivencia se dio bajo 70% de sombra en bosque cerrado con la misma proporción en presencia que en ausencia de vegetación, y con 0% de sombra se dan los extremos de mortalidad y supervivencia, en función del substrato.

El crecimiento en altura de las plántulas de oyamel es significativamente mayor

en el tratamiento sin vegetación que con vegetación, en bosque abierto y libre de sombra.

REFERENCIAS

- Alvarado L., G y J. M. Manzo 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.
- Baker, F. S. 1950. Theory and practice of silviculture. McGraw-Hill Book Co. New York, NY, 502 p.
- Begon, M., J. L. Harper and C. R. Townsend. 1992. Ecology-individuals, populations and communities. Ciencias por una educación popular. pp. 203-288.
- Braun-Blanquet, F. 1985. Fitosociología. H. Blume Ediciones. Madrid, España. pp. 600-635.
- Cronquist, A. 1977. Introducción a la Botánica. C.E.C.S.A. México. pp. 393-400.
- Del Moral, R. and R. G. Cates. 1971. Allelopathic potential of the dominant vegetation of Western Washington. Ecology 52: 1030-1037.
- Kozłowski, T. T. 1979. Tree growth and environmental stress. University of Washington Press. Seattle, WA. 192 p.
- Kozłowski, 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. Kozłowski. 1960. Physiology of trees. McGraw-Hill Book Company, Inc. New York, NY. 642 p.
- Manzanilla B., H. 1974. Investigaciones epidémicas y silvícolas en bosques mexicanos de *Abies religiosa*. BM/SAG. 165 p.
- Margalef, R. 1974. Ecología. Ediciones Omega, S. A. Barcelona. pp. 216-218
- McNaughton, S. J. and L. L. Wolf. 1973. General Ecology. Holt, Rinehart and Winston, Inc. New York, NY. pp. 511-548.
- 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.
- Oliver, C. F. and B. C. Larson. 1994. Forest stands dynamics. McGraw Hill, Inc. Biological Resources Management Series. 468 p.
- Rice, E. L. 1984. Allelopathy. Academic Press, Inc. Col. Physiological Ecology. 2nd Edition. Orlando, Fl. pp. 88-89
- Statistical Analysis Systems (SAS) Institute. 1999-2001. Cary, NC. Versión 8.2
- Spurr, S. H. y B. V. Barnes, 1982. Ecología forestal. AGT Editor, S. A. México. pp. 191-199.
- Zamora-M., M. C., G. F. Reygadas P. y J. Cifuentes B. 1994. Hongos comestibles silvestres de la Subcuenca Arroyo El Zorrillo, Distrito Federal. Publicación Especial No. 1. INIFAP/CENID-COMEF. 97 p.