

REGENERATION OF *Abies religiosa* IN CANOPY GAPS VERSUS UNDERSTORY, COFRE DE PEROTE NATIONAL PARK, MÉXICO

REGENERACIÓN DE *Abies religiosa* EN CLAROS DEL DOSEL VERSUS SOTOBOSQUE, PARQUE NACIONAL COFRE DE PEROTE, MÉXICO

Rogelio Lara-González^{1,2}, Lázaro R. Sánchez-Velásquez^{1*}, Juan Corral-Aguirre²

¹Instituto de Biotecnología y Ecología Aplicada. Instituto de Genética Forestal. Dirección General de Investigaciones, Universidad Veracruzana, Campus para la Cultura, las Artes y el Deporte, Avenida de las Culturas Veracruzanos No. 101, Colonia Emiliano Zapata, Apartado Postal 250, 91090. Xalapa, Veracruz. México (rolago30@hotmail.com). ²Facultad de Biología, Zona Universitaria, Xalapa, Veracruz, Universidad Veracruzana, (lasanchez@uv.mx).

ABSTRACT

Some studies have shown that fir (*Abies* spp.) regeneration can occur either in canopy gaps or in understory. The purpose of this study was to know how canopy gaps contribute to fir regeneration. Points were randomly chosen in three fir forests, and starting from there the nearest gap was recorded. Likewise, other random samples were placed in understory with the same diameter as that of the gap registered before. Gap age, gap size, and tree seedling for each sample were recorded. The average gap age was 7.61 ± 1.86 yr. The average gap size was 66 ± 42.8 m². The most common gaps were of intermediate size (44-88 m²). Only seedlings of *A. religiosa* (H.B.K.) Schlecht. & Cham and *Pinus montezumae* Lamb. were observed either in gaps or in understory. The number of seedlings was higher in gaps than in understory ($p \leq 0.001$). The average number of seedlings in gaps was $4\,430 \pm 596$ per ha (*A. religiosa* 95.7 % and *P. montezumae* 4.3 %), whereas in understory it was 993 ± 316 per ha (*A. religiosa* 99 % and *P. montezumae* 1 %). There was a significant relationship between gap age and number of seedlings of *A. religiosa* ($R=0.62$, $p \leq 0.001$). The gap size and the interaction gap size-age were not significant ($p > 0.23$) and did not explain the regeneration density.

Key words: *Abies religiosa*, canopy gap, disturbances, fir forest, México, regeneration.

INTRODUCTION

Forests constantly change in structure due to disturbances on a large scale (e.g. fire and clear cutting) as well as on a small scale (e.g. trees

RESUMEN

Algunos estudios han mostrado que la regeneración del abeto (*Abies* spp.) puede ocurrir tanto en claros del dosel y en el sotobosque. El propósito de este estudio fue saber cómo contribuyen los claros del dosel a la regeneración del abeto. Se eligieron puntos aleatorios en tres bosques de abetos y se registró el claro más cercano a cada punto. Asimismo, bajo el dosel se realizó otro muestreo aleatorio con el diámetro igual al claro antes registrado. Se registró la edad y el tamaño de los claros, antes de plántulas para cada muestra. La edad promedio de los claros fue 7.61 ± 1.86 año. El tamaño promedio de los claros fue 66 ± 42.8 m². Los claros más comunes fueron de tamaño intermedio (44-88 m²). Las plántulas de *A. religiosa* (H. B. K.) Schlecht & Cham y de *Pinus montezumae* fueron las únicas observadas en los claros o en el sotobosque. El número de plántulas fue mayor en claros que en sotobosque ($p \leq 0.001$). El número promedio de plántulas en los claros fue $4\,430 \pm 596$ por ha (*A. religiosa*, 95.7% y *P. Montezumae*, 4.3%), mientras que en el sotobosque fue 993 ± 316 por ha (*A. religiosa*, 99% y *P. Montezumae*, 1 %). Hubo una relación significativa entre la edad de los claros y el número de plántulas de *A. religiosa* ($R=0.62$, $p \leq 0.001$). El tamaño de los claros y la interacción tamaño-edad del claro no fueron significativos ($p > 0.23$) y no explicaron la densidad de regeneración.

Palabras clave: *Abies religiosa*, claro del dosel, disturbios, bosque de abetos, México, regeneración.

INTRODUCCIÓN

La estructura de los bosques cambia constantemente debido a disturbios a gran escala (e. g. fuego y tala rasa) y pequeña escala (e. g. árboles derribados por tormentas o por la caída de ramas)

* Author for correspondence ♦ Autor responsable.

Received: May, 2008. Approved: January, 2009.

Published as ARTICLE in *Agrociencia* 43: 739-747. 2009.

brought down by storms or by the fall of branches) (Spies and Franklin 1989; Pham *et al.*, 2004; Worrall *et al.*, 2005). Disturbance in the canopy can produce small gaps which maintain the regeneration of some tree species. In gaps, the regeneration process can include seed rain, seed bank or seedling bank, which activate their development by improving the light available (Coomes and Grubb 2003; Martínez-Ramos, 1994; Arrieta and Suárez 2005).

In México, *Abies religiosa* (H.B.K.) Schlecht. & Cham, known as *oyamel* is a dominant specie in woodlands (fir) forests. These forests are considered relicts and their altitudinal range is from 2000 to 3600 m. It is estimated that fir forest areas in México represent only 0.16 %. There are eight species and five varieties of *Abies* in México (Manzanilla, 1974). The Mexican fir forests have relatively dense canopies; light that reaches the soil is scarce and the understory is sparse (Challenger and Caballero, 1998). The fir species that is more widespread in México is *A. religiosa*. However, some *Abies* populations are being fragmented and reduced (Sánchez-Velásquez *et al.*, 1991; Aguirre-Planter *et al.*, 2000; Brower *et al.*, 2002). Usually, under the canopy of fir forests, *A. religiosa* (like other species of *Abies*) is a shade-tolerant species (Rzedowski, 1978; Spurr and Barnes, 1982; Whitmore, 1989). Nevertheless, some species of *Abies* can regenerate in canopy gaps as well as in understory (Narakawa and Yamamoto, 2001; Sugita and Tani, 2001; Mori and Takeda, 2002). The question posed in this study was: how do the canopy gaps contribute to fir regeneration? Our hypothesis was that fir regeneration is better in canopy gaps than in understory.

MATERIALS AND METHODS

Study area

This research was carried out at the Cofre de Perote, National Park, ejido El Conejo, Veracruz, México, located at 19° 31' 54.5" N and 97° 09' 14.8" W, at an elevation of 3140 m. The climate is temperate cold-sub-humid, with temperatures mean annual between -5 and 22 °C (max. and min.), summer rainfalls and a mean annual precipitation between 1200 and 1500 mm (Medina and Angulo, 1990). The fir forest has a basal area of 70 m² ha⁻¹, approximately (*A. religiosa* trees are larger than 10 cm dbh) (Sánchez-Velásquez *et al.*, 1991), and these are forest belts located on a volcano. The basal area of *Pinus montezumae*

(Spies y Franklin, 1989; Pham *et al.*, 2004; Worrall *et al.*, 2005). Los disturbios en el dosel pueden producir pequeños claros que conservan la regeneración de algunas especies de árboles. En los claros el proceso de regeneración puede incluir lluvia de semillas, banco de semillas o banco de plántulas, los cuales activan su desarrollo a través del mejoramiento en la disponibilidad de luz (Coomes y Grubb, 2003; Martínez-Ramos, 1994; Arrieta y Suárez, 2005).

En México los bosques de *Abies religiosa* (H.B.K.) Schlecht & Cham (especie dominante), son conocidos como bosques de *oyamel*. Estos bosques son considerados como relictos y su gradiente altitudinal es de 2000 a 3600 m. Se estima que las zonas de bosques de oyamel en México representan sólo 0.16 %. En México existen ocho especies y cinco variedades de *Abies* (Manzanilla, 1974). Los bosques de oyamel mexicanos son relativamente densos; la luz que llega al suelo es poca y el sotobosque es escaso (Challenger y Caballero, 1998). La especie de abeto de mayor extensión en México es la *A. religiosa*. Sin embargo, algunas poblaciones de *Abies* se están fragmentando y reduciendo (Sánchez-Velásquez *et al.*, 1991; Aguirre-Planter *et al.*, 2000; Brower *et al.*, 2002). Generalmente, bajo el dosel de los bosques de abetos, *A. religiosa* (como otras especies de *Abies*) es una especie tolerante a la sombra (Rzedowski, 1978; Spurr y Barnes, 1982; Whitmore, 1989). No obstante, algunas especies de *Abies* se pueden regenerar en los claros del dosel y en el sotobosque (Narakawa y Yamamoto, 2001; Sugita and Tani, 2001; Mori and Takeda, 2002). La pregunta planteada en este estudio fue: ¿cómo contribuyen los claros del dosel a la regeneración del abeto? La hipótesis fue que la regeneración del abeto es mejor en los claros del dosel que en el sotobosque.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

Esta investigación se realizó en el Parque Nacional Cofre de Perote, ejido El Conejo, Veracruz, México, localizado a 19° 31' 54.5" N y 97° 09' 14.8" O, a una altura de 3140 m. El clima es templado subhúmedo frío, con temperatura media anual de entre -5° y 22°C (máxima y mínima), lluvias de verano y una precipitación promedio anual de 1200 a 1500 mm (Medina y Angulo, 1990). Los bosques de abetos tienen un área basal aproximada de 70 m² ha⁻¹ (*A. religiosa* árboles con más de 10 cm

is around 1 m² per ha. The soil type is andosol derived from volcanic ash which is characterized by a dark surface layer and is rich in humus. The susceptibility of soil to erosion is high and increases in the case of a clear cutting because of its hillside position (Narave, 1985). *Abies religiosa* is used as Christmas trees, and the adult trees provide wood for housing, furniture, building, roofing, firewood, and fences.

Samples and analysis

Three transects were randomly traced out in three fir forests, choosing randomly 30 points on all transects, and at each point a direction was also randomly taken (right or left from the transect). On this route, a maximum distance of 50 m was covered, and the gap nearest to the point was registered. The minimum size considered for the gap was 5 m in diameter. In each gap, gap size, number of seedlings per species, and gap age were recorded. Gap age was recorded as the time passed since the creation of the gap, and estimated by the number of whorls of the individuals regenerating within the gap; whorls in *Abies* are produced at the rate of one whorl per year (Silvertown and Doss, 1999; Rasmussen *et al.*, 2003; Earle, 2007). Furthermore, a core sample was taken with a Swedish increment borer from two trees located around each gap in order to find the age of the gap. In these samples, the growth ring liberation could be observed, which coincided with the age (number of branch whorls) of advanced regeneration; each ring is equivalent to one year.

In order to estimate the size (m²) of each gap, two diameter measures were taken in the gap, the shortest diameter (SD) and the longest diameter (LD). Afterwards, the average radius (m) was estimated as (SD+LD)/4. The gap area was estimated based on the circle area formula ($A=\pi r^2$). The boundary gap was defined by looking up to the margin of the opening using a clinometer (Suunto, Forestry Supplier, 205 West Rankin ST, P.O. Box 8397, MS, USA). Likewise, from each boundary gap sample, in understory, a cardinal direction was randomly chosen and at a distance of 20 m another sample was placed with the same diameter as that of the gap registered before. In this sample, the number of seedlings per species was recorded.

Applying multiple regressions and correlations step by step (deviance), the relationships between density (number of *A. religiosa* seedlings between ≥ 0.2 and < 2 m tall), gap size and gap age were examined. Furthermore, the same method was used to explore the relationship between two size categories (seedlings with fewer than 3 whorls, and seedlings with three or more whorls) and gap size and gap age. This categorization was made arbitrarily, considering that the number of youngest seedlings (those of the first category) might explain better the relationship between the gap size and the number of seedlings.

(dbh) (Sánchez-Velázquez *et al.*, 1991) y éstos forman cinturones de bosque en el volcán. El área basal de *Pinus montezumae* es de alrededor de 1 m² por ha. El tipo de suelo es andosol proveniente de ceniza volcánica, caracterizado por una capa superficial oscura y rico en humus. La susceptibilidad del suelo a la erosión es alta y aumenta si hay tala rasa debido a la pendiente de las laderas (Narave, 1985). *Abies religiosa* se usa como árbol navideño y los árboles adultos proporcionan madera para viviendas, muebles, construcción, techados, leña, y cercas.

Muestras y análisis

Se trazaron tres transectos aleatoriamente en tres bosques de abetos, se escogieron 30 puntos al azar en todos los transectos, y en cada punto se tomó una dirección también aleatoria (derecha o izquierda del transecto). En esta ruta se cubrió una distancia máxima de 50 m y se registró el claro más cercano al punto. El tamaño mínimo considerado para el claro fue 5 m de diámetro. Se registró el tamaño del claro, número de plántulas por especie y la edad del claro. La edad del claro se registró como el tiempo transcurrido desde la creación del mismo, y se estimó por el número de verticilos de los individuos en regeneración dentro del claro; los verticilos en los *Abies* se producen a una tasa de un verticilo por año (Silvertown y Doss, 1999; Rasmussen *et al.*, 2003; Earle, 2007). Además, con un taladro Pressler se tomó una pequeña muestra (viruta) de madera de dos árboles ubicados alrededor de cada claro para corroborar la edad del claro. En estas muestras se pudo observar la liberación en los anillos de crecimiento, la cual coincidió con la edad (número de verticilos) de la regeneración avanzada; cada anillo es equivalente a un año.

Para calcular el tamaño (m²) de cada claro, se tomaron dos mediciones, el diámetro más corto (SD) y diámetro más largo (LD), y se calculó el radio promedio (m) como (SD + LD)/4. Se estimó el área del claro con la fórmula para el área de un círculo ($A=\pi r^2$). La periferia del claro fue definido observando el margen del claro usando un clinómetro (Suunto, Forestry Supplier, 2005, West Rankin ST, PO Box 8397, MS USA). Además, desde la periferia de cada claro registrado, se tomó una dirección cardinal al azar y a una distancia de 20 m, se realizó un muestreo bajo el dosel con un área igual a la del claro antes registrado. En este muestreo se registró el número de plántulas.

Aplicando regresiones y correlaciones múltiples paso a paso (devianza), se exploró la relación entre la densidad (número plántulas de *A. religiosa* entre ≥ 0.20 a < 2.00 m de altura), y el tamaño y edad de los claros. Además, se usó el mismo método para explorar la relación entre dos categorías de tamaño (plántulas con menos de tres verticilos, y plántulas con tres o más verticilos) y el tamaño y la edad del claro. Esta categorización se hizo arbitrariamente, considerando que el número de plántulas

Also, regression analyses were used between number of seedlings observed in understory and size area. In all cases, the number of seedlings was projected per hectare.

With the Pearson Association Index (I_p), corrected by Yates (Greig-Smith 1983), the association between seedlings of different species was estimated. The comparison between numbers of seedlings in gaps versus number of seedlings in understory (control sample) was estimated by a χ^2 test.

RESULTS AND DISCUSSION

The average gap age was 7.61 ± 1.86 yr. The range of gap sizes recorded was 19.6-219 m² with an average of 66 ± 42.8 m². The most common gaps were those of intermediate size (44-88 m²) (Figure 1). Only seedlings of *A. religiosa* and *P. montezumae* were observed either in gaps or in understory. The number of *A. religiosa* seedlings as well as of *P. montezumae* was considerably higher in gaps than in understory ($p \leq 0.001$) (Figure 2). The average number of seedlings in gaps was 4430 ± 596 per ha (*A. religiosa* 95.7 % and *P. montezumae* 4.3 %), whereas in understory it was 993 ± 316 per ha (*A. religiosa* 99 % and 1 % of *P. montezumae*). There was no significant association between *A. religiosa* and *P. montezumae* (I_p), in gaps ($I_p=0.00$; $\chi^2<0.01$; $p>0.05$) nor in understory ($I_p=0.13$; $\chi^2=0.54$; $p>0.05$).

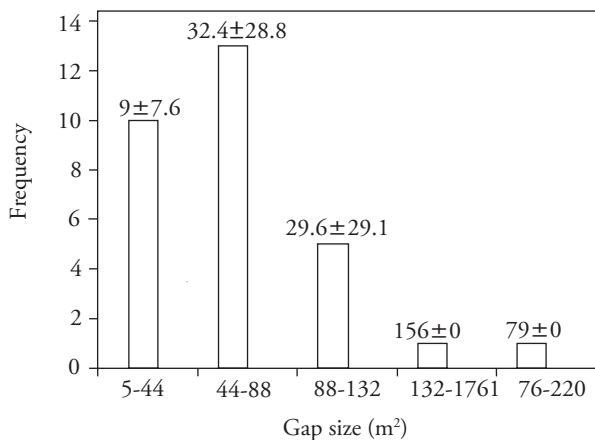


Figure 1. Frequency of gap sizes in fir forests, Cofre de Perote, National Park, México. Values over the bar indicate the average number of individuals and the mean standard deviation per gap size.

Figura 1. Frecuencia del tamaño de los claros en los bosques de abetos, Parque Nacional Cofre de Perote, México. Los valores ubicados sobre la barra indican el número promedio de individuos, así como la desviación estándar por tamaño del claro.

más jóvenes (las de la primera categoría) podría explicar mejor la relación entre el tamaño del claro y el número de plántulas. Asimismo, se usaron análisis de regresión entre el número de plántulas observadas en el sotobosque y el tamaño del área. En todos los casos el número de plántulas se proyectó por hectárea.

La asociación entre plántulas de distintas especies se calculó con el Coeficiente de Correlación de Pearson (I_p), corregido por Yates (Greig-Smith, 1983). La comparación entre número de plántulas en claro versus número de plántulas en sotobosque (muestra control) se calculó con una prueba χ^2 .

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

La edad promedio del claro fue 7.61 ± 1.86 años. El intervalo de tamaños del claro fue 19.6-219 m² con un promedio de 66 ± 42.8 m². Los claros más comunes fueron los de tamaño intermedio (44-88 m²) (Figura 1). Las plántulas de *A. religiosa* (H. B. K.) Schlecht & Cham y de *P. montezumae* fueron las únicas observadas ya sea en los claros o en el sotobosque. El número de tanto de *A. religiosa* y de *P. montezumae* fue significativamente mayor en los claros que en el sotobosque ($p \leq 0.001$) (Figura 2). El número promedio de plántulas en los claros fue 4430 ± 596 ha (*A. religiosa*, 95.7 % y *P. montezumae*, 4.3 %),

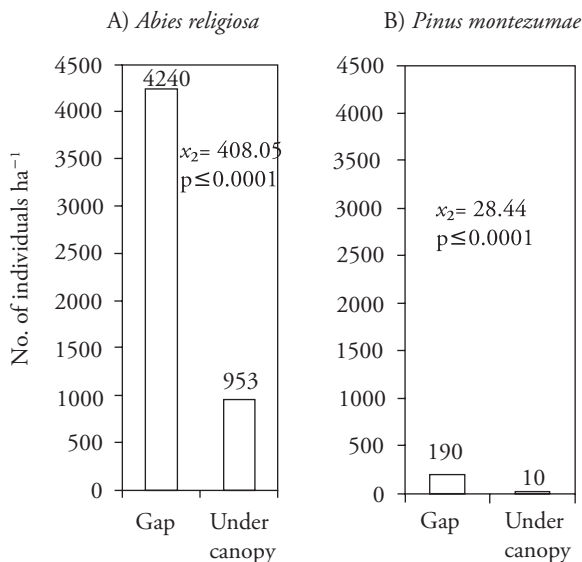


Figure 2. Comparison between numbers of seedlings per hectare in gaps versus number of seedlings in understory (control sample), including: A) *Abies religiosa* and B) *Pinus montezumae*.

Figura 2. Comparación entre número de plántulas por hectárea versus números de plántulas en sotobosque (muestra control), incluyendo: A) *Abies religiosa* y B) *Pinus montezumae*.

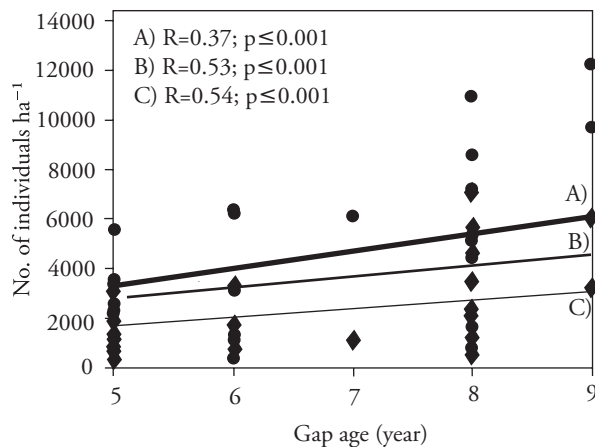


Figure 3. Simple linear relationships between gap size and number of seedlings in two age categories of *Abies religiosa*: A) solid circles indicate seedlings with <3 branch whorls; B) open rhombuses indicate seedlings with ≥3 branch whorls, C) includes both size categories.

Figura 3. Relaciones lineales simples entre tamaño del claro y número de plántulas en dos categorías de edad de *Abies religiosa*: A) los círculos representan plántulas con <3 verticilos; B) los rombos abiertos representan plántulas con ≥3 verticilos; C) incluye ambas categorías de tamaño.

A significant linear relationship between gap age and total number of seedlings per ha of *A. religiosa* was observed ($R=0.54$; $p\leq 0.001$), which is represented by the equation: $Y=678.1 X$; where: X =gap age (years), and Y =number of seedlings of *A. religiosa* (Figure 3). The correlations between gap age and the two categories of regeneration size, i.e., seedlings >3 whorls and seedlings ≥3 whorls (ha), also showed significant relationships ($R=0.37$, $p\leq 0.001$ and $R=0.53$, $p\leq 0.001$). The equation for: A) seedlings with fewer than three whorls and, B) seedlings with three or more whorls were $Y=340.24 X$ and $Y=337.8 X$ (both $p\leq 0.001$) (Figure 3). Significant differences were not observed between either regression linear slopes ($p=0.75$). When the gap size and the interaction gap size-age were added in the regression model, no significant contribution ($p>0.1$) was observed to explain the total number of seedlings nor the number of seedlings per size class (number of branch whorls). The relationship between size (area) and regeneration density in the understory were not significant in all cases ($p>0.05$).

The genus *Abies* has species with high shade tolerance (eg. *A. balsamea* (L.) Mill., Kneeshaw

mientras que en el sotobosque fue 993 ± 316 ha (*A. religiosa*, 99 % y *P. montezumae*, 1%). No hubo asociación significativa entre *A. religiosa* y *P. montezumae* (I_p) en claros ($I_p=0.000$; $\chi^2<0.01$; $p>0.05$) ni en sotobosque ($I_p=0.13$; $\chi^2=0.54$; $p>0.05$).

Se observó una relación lineal significativa entre la edad del claro y el número total de plántulas por hectáreas de *A. religiosa* ($R=0.54$; $p\leq 0.001$), que está representada por la ecuación: $Y=678.1 X$; donde: X =edad del claro (años), y Y =número de plántulas de *A. religiosa* (Figura 3). Las correlaciones entre edad del claro y las dos categorías de tamaño de regeneración, es decir, plántulas > tres verticilos, y plántulas ≥ tres verticilos (ha), también mostraron relaciones significativas ($R=0.37$, $p\leq 0.001$ y $R=0.53$, $p\leq 0.001$). La ecuación para: A) plántulas con menos de tres verticilos y B) plántulas con tres o más verticilos fueron $Y=340.24 X$ y $Y=337.8 X$ (ambas $p\leq 0.001$) (Figura 3). No se observaron diferencias significativas entre las pendientes de regresión lineal ($p=0.75$). Cuando el tamaño del claro y la interacción tamaño-edad del claro se incluyeron en el modelo de regresión, no se observó contribución significativa ($p>0.1$) para explicar el número total de plántulas ni el número de plántulas por clase de tamaño (número de verticilos). La relación entre tamaño (área) y densidad de regeneración en el sotobosque no fueron significativas en todos los casos ($p>0.05$).

El género *Abies* tiene especies con alta (ej. *A. balsamea* (L.) Mill., Kneeshaw *et al.*, 2006) y baja tolerancia a la sombra (ej. *A. sachalinensis* (F. Schmidt) Mast. Kubota and Hara, 1996). Algunos estudios (Rzedowski, 1978; Sánchez-Velázquez *et al.*, 1991; Figueroa y Moreno, 1993; Challenger y Caballero, 1998) sugieren que en los bosques de *A. religiosa* la regeneración sucede en el sotobosque. Mientras que los resultados de este estudio sugieren que la regeneración de *A. religiosa* es considerablemente mayor en los claros que en el sotobosque. Estos datos coinciden con los de otras especies de bosques tropicales (Denslow, 1980, 1987; Whitmore, 1984; Schupp *et al.*, 1989; Schnitzer and Carson, 2001), así como con los de los bosques méxicos de viejo crecimiento (Poulson y Platt, 1989; Runkle, 1989; Ott y Juday, 2002), donde la regeneración en los claros fue mayor. Sin embargo, algunas especies de *Abies* pueden tener plántulas tanto en los claros del dosel como en el sotobosque (Narakawa y Yamamoto, 2001; Sugita y Tani, 2001; Mori y Takeda, 2002). No obstante, es

et al., 2006) as well as low shade tolerance (eg. *A. sachalinensis* (F. Schmidt) Mast. Kubota and Hara, 1996). Some studies (Rzedowski, 1978; Sánchez-Velásquez *et al.*, 1991; Figueroa and Moreno, 1993; Challenger and Caballero, 1998) suggest that in *A. religiosa* forests, regeneration occurs in the understory. In contrast, the results of this study advance that *A. religiosa* regeneration is considerably higher in gaps than in understory. This data agrees with other species of tropical forests (Denslow, 1980, 1987; Whitmore, 1984; Schupp *et al.*, 1989; Schnitzer and Carson 2001), as well as in old-growth mesic forest (Poulson and Platt 1989; Runkle 1989; Ott and Juday 2002), where regeneration in gaps was higher. However, some species of *Abies* can have seedlings both in canopy gaps and in understory (Narakawa and Yamamoto, 2001; Sugita and Tani, 2001; Mori and Takeda, 2002). Nevertheless, in order to evaluate the specific contributions of regeneration (gaps *vs* understory) on the population growth rate (λ), a long term study is necessary.

According to González *et al.* (1991), *A. religiosa* also grows in exposed sites in smaller proportions than understory. It has been observed that in open areas the regeneration is more successful under the canopy of *Baccharis conferta* Kunth. This suggests that *B. conferta* shrub is a nurse species which facilitates fir regeneration (Snook 1993).

Gap size is important in the regeneration process (Brockway and Outcalt, 1998; Schnitzer and Carson, 2001; Ott and Juday, 2002), since light and temperature of the soil are dependents of gap size. The gap sizes in this study were between 19.6 and 219 m², and they are similar to those registered by Runkle (1981), Narakawa and Yamamoto (2001), Ott and Juday (2002), Clinton (2003), and Pham *et al.* (2004). This gap size range can be classified as small gaps according to Coates (2002), who used the following categories: small (20-300 m²), intermediate (301-1000 m²), and large gaps (1001-5000 m²), or as gaps of fine scale (<1000 m²) according to Spies and Franklin (1989). However, our results suggest that regeneration in gaps occur in pulses as time goes by, because there is a strong relationship between number of seedlings and gap age, but not between number of seedlings and gap size, not number of seedlings in understory and size area.

Fir forests are characterized by their simple structure (one to tree species); they are seldom found

necesario realizar un estudio a largo plazo para evaluar las contribuciones específicas de regeneración (claros *vs* sotobosque) en la tasa de crecimiento de la población (λ).

De acuerdo con González *et al.*, (1991), *A. religiosa* también crece en lugares abiertos en proporciones más pequeñas que en el sotobosque. Se ha observado que en áreas abiertas la regeneración es más exitosa bajo el dosel de *Baccharis conferta* Kunth. Esto sugiere que el arbusto de *B. conferta* es una especie de invernadero que facilita la regeneración del abeto (Snook, 1993).

El tamaño del claro es importante en el proceso de regeneración (Brockway y Outcalt, 1998; Schnitzer y Carson, 2001; Ott y Juday, 2002), toda vez que la luz y la temperatura del suelo dependen del tamaño del claro. El tamaño de los claros en este estudio fue entre 19.6 y 219 m², y son similares a los registrados por Runkle (1981), Narakawa y Yamamoto (2001), Ott y Juday (2002), Clinton (2003), y Pham *et al.* (2004). Este rango de tamaño de los claros puede clasificarse en claros pequeños de acuerdo con Coates (2002), quien usó las siguientes categorías: pequeños (20-300 m²), intermedios (301-1000 m²) y grandes (1001-5000 m²), o como claros de fina escala (<1000 m²) según Spies y Franklin (1989). Sin embargo, los resultados del presente estudio sugieren que la regeneración en los claros ocurre en pulsos a medida que el tiempo avanza, porque existe una fuerte relación entre número de plántulas y edad del claro, pero no así entre número de plántulas y tamaño del claro, ni entre número de plántulas y tamaño del área.

Los bosques de abetos se caracterizan por su estructura simple (una a tres especies); rara vez están mezclados con otras especies de árboles, en ocasiones con especies de sucesión tardía y más frecuentemente con especies de sucesión temprana (Rzedowski, 1978; Spurr y Barnes, 1982; Challenger y Caballero, 1998). En el presente estudio, además de *A. religiosa*, sólo se observaron plántulas de *P. montezumae*, principalmente en los claros, pero sus densidades son bajas. *Pinus montezumae* no mostró asociación significativa con *A. religiosa*. Esto puede deberse al hecho de que algunas especies de pino requieren claros mayores a 1000 m² (White, 1979), y por la situación de estos claros de gran extensión, el bosque de abetos podría ser reemplazado por un bosque de pino (Romme y Knight, 1981; Keeling *et al.*, 2006).

mixed with other tree species, sometimes with late successional species and more frequently with early successional species (Rzedowski, 1978; Spurr and Barnes, 1982; Challenger and Caballero, 1998). In this study, besides *A. religiosa*, only *P. montezumae* seedlings were observed, mainly in the gaps, but their densities are low. *Pinus montezumae* did not show significant association with *A. religiosa*. Perhaps this is due to the fact that some pine species require gaps larger than 1000 m² (White, 1979), and under the situation of these large gaps, the fir forest might be replaced by pine forest (Romme and Knight 1981; Keeling *et al.* 2006). In other ecosystems, with the presence of large-scale disturbances (fire and complete clear cutting), some pine species can replace the cloud forest. However, if there are not disturbances, pines can be replaced by cloud forest species (Sánchez-Velásquez, 1986; Jardel, 1991; Sánchez-Velásquez and García-Moya, 1993).

In sum, the regeneration of *A. religiosa* is more successful in gaps than in understory. Seedlings with more than three whorls are mostly associated to the gap age. *Pinus montezumae* regeneration in the gaps was lowest than *A. religiosa*. For the management of these forests, the method of tree selection could be tested, choosing big trees to create regeneration conditions and guarantee a sustainable production of timber and Christmas trees.

CONCLUSIONS

The regeneration of fir forests in Cofre de Perote National Park, México, is higher in canopy gaps (95.7 %) than in understory. Our results are different from some studies which suggest that fir regeneration only occurs in understory. However, a demographic study is necessary to know the true contributions of regeneration, such in canopy gaps as understory, on population growth rate. Our hypothesis was not rejected, *i.e.* the fir regeneration is better in canopy gaps than in understory.

ACKNOWLEDGEMENTS

Thanks to Don Remigio Domínguez and his kind family for their hospitality and the facilities given to carry out this work. This research was financed by Sectorial Funds of CONAFOR-CONACYT (code: 2002-C01-6163) and PRODUCE-Ver Foundation (PRODUVER) through the project: Plantations,

En otros ecosistemas, con la presencia de disturbios a larga escala (fuego y tala rasa total), algunas especies de pino pueden remplazar al bosque mesófilo de montaña. Sin embargo, si no hay disturbios, los pinos pueden reemplazarse con especies de bosque nuboso (Sánchez-Velásquez, 1986; Jardel, 1991; Sánchez-Velásquez y Gracia-Moya, 1993).

En resumen, la regeneración de *A. religiosa* es más exitosa en los claros que en el sotobosque. Las plántulas con más de tres verticilos están principalmente asociadas a la edad del claro. La regeneración de *Pinus montezumae* en los claros fue menor que la de *A. religiosa*. Para el manejo de estos bosques, se podría probar la técnica de selección de árboles, escogiendo árboles grandes para generar condiciones de regeneración y garantizar una producción sustentable de madera y árboles de Navidad.

CONCLUSIONES

La regeneración de bosques de abetos en el Parque Nacional Cofre de Perote, México, es mayor en los claros del dosel (95.7 %) que en el sotobosque. Los resultados son distintos a los de otros estudios que sugieren que la regeneración de abetos sólo ocurre en el sotobosque. No obstante, es necesario realizar un estudio demográfico para conocer las contribuciones reales de la regeneración, tanto en los claros del dosel como en el sotobosque, en la tasa de crecimiento de la población. La hipótesis no fue rechazada; por ejemplo, la regeneración de abetos es mejor en los claros del dosel que en el sotobosque.

—Fin de la versión en Español—

---*---

ecology, and demography of *Abies religiosa* and *A. hickelii*: two potential species for Christmas tree production at Cofre de Perote National Park. Thanks for the revision of the manuscript to Ma. del Rosario Pineda-López, Jorge Galindo-González, Francisco Díaz Fleischer, Jerico Sánchez, Lorena Sánchez, Agrociencia's editor, and two anonymous reviewers who revised and improved the last manuscript.

LITERATURA CITADA

Aguirre-Planter, E., G. R. Furnier, and L. E. Eguiarte. 2000. Low level of genetic variation within and high level of genetic differentiation among populations of species of *Abies* from southern México and Guatemala. *Am. J. Bot.* 87:362-371.

- Arrieta, S., and F. Suárez. 2005. Marginal holly (*Ilex aquifolium* L. populations in Mediterranean central Spain are constrained by low-seedling recruitment. *Flora* 201:152-160.
- Brockway, D., G., and K.W. Outcalt. 1998. Gap-phase regeneration in longleaf pine wiregrass ecosystems. *For. Ecol. Manage.* 106:125-139.
- Brower, L., P., G. Castilleja, and A. Peralta. 2002. Quantitative changes in forest quality in a principal overwintering area of the monarch butterfly in Mexico, 1971-1999. *Conserv. Biol.* 16:346-359.
- Challenger, A., y J. Caballero. 1998. Utilización y Conservación de los Ecosistemas Terrestres de México: Pasado, Presente y Futuro. CONABIO, Instituto de Biología. Sierra Madre, México, D. F. 847 p.
- Clinton, B., D. 2003. Light, temperature, and soil moisture responses to elevation, evergreen understory, and small canopy gaps in the southern Appalachians. *For. Ecol. Manage.* 186:243-255.
- Coates, K., D. 2002. Tree recruitment in gaps of various sizes, clearcuts and undisturbed mixed forest of interior British Columbia, Canada. *For. Ecol. Manage.* 155:387-398.
- Coomes, D., A., and P.J. Grubb. 2003. Colonization, tolerance, competition and seed-size variation within functional groups. *Trends in Ecol. Evol.* 18:283-291.
- Denslow, J., S. 1980. Gap partitioning among tropical rainforest trees. *Biotropica* 12:47-55.
- Denslow, J., S. 1987. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 18:431-451.
- Earle, C., J. 2007. The Gymnosperm Database. <http://conifers.org/pi/ab/>. Cited 27 Dec 2007.
- Figuerola, R., y S. Moreno M. 1993. Estructura y sucesión en poblaciones de *Abies religiosa* y *Abies religiosa* var. *emarginata* en la Sierra de Manantlán, Jalisco. *Agrociencia Ser. Rec. Nat.* 3:49-63.
- González, G., M. Musalem, M. A. Zarate, G. Lara y M.A. Velásquez. 1991. Estudios de germinación en Oyamel (*Abies religiosa* [H.B.K.] Schl et Cham) bajo ambientes naturales en Zoquiapan, México. *Rev. Chapingo* 15:59-66.
- Greig-Smith, P. 1983. Quantitative Plant Ecology. Blackwell Scientific Publications. Oxford. 288 p.
- Jardel, E., J. 1991. Perturbaciones naturales y antrópicas y su impacto en la dinámica sucesional en los bosques de Las Joyas de la Sierra de Manantlán, Jalisco. *Tiempos de Ciencia* 22:9-26.
- Keeling, E., G. A. Sala, and T. H. DeLuca. 2006. Effects of fire exclusion on forest structure and composition in unlogged ponderosa pine/Douglas-fir forests. *For. Ecol. Manage.* 237:419-428.
- Kneeshaw, D., D. R. K. Kobe, and K. D. Coates. 2006. Sapling size influences shade tolerant ranking among southern boreal tree species. *J. Ecol.* 94:471-480.
- Kubota, Y., and T. Hara. 1996. Recruitment processes and species coexistence in a sub-boreal forest in northern Japan. *Ann. Bot.* 78:741-748.
- Manzanilla, H. 1974. Investigación Epidométrica y Silvicultura de Bosques Mexicanos de *Abies religiosa*. SAG, México. 345 p.
- Martínez-Ramos, M. 1994. Regeneración natural y diversidad de especies arbóreas en selvas húmedas. *Bol. Soc. Bot. Méx.* 54:179-224.
- Medina A. M., E., y J. Angulo M. 1990. Atlas Climático del Municipio del Cofre de Perote (Estado de Veracruz). Serie Estudios Climáticos No. 1. Instituto de Ecología A. C. Xalapa, Ver. México. 48 p.
- Mori, A., and H. Takeda. 2002. Light-related competitive effects of overstory trees on the understory conifer saplings in a subalpine forest. *J. For. Res.* 8:163-168.
- Narakawa, Y., and I.S. Yamamoto. 2001. Gap formation, microsite variation and the conifer seedling occurrence in a subalpine old-growth forest, Central Japan. *Ecol. Res.* 16:617-625.
- Narave, H. 1985. La vegetación del Cofre de Perote, Ver., México. *Biótica* 10:35-63.
- Ott, R. A., and G. P. Juday. 2002. Canopy gaps characteristics and their implications for management in the temperate rainforests of southeast Alaska. *For. Ecol. Manage.* 159:271-291.
- Pham, A. T., L. D. E. Grandpré, and S. Gauthier. 2004. Gap dynamics and replacement patterns in gaps of the northeastern boreal forest of Quebec. *Can. J. For. Res.* 34: 353-364.
- Poulson, T. L., and W. J. Platt. 1989. Gap light regimes influence canopy tree diversity. *Ecology*. 70:553-555.
- Rasmussen, H. N., S. Soerensen, and L. Andersen. 2003. Bud set in *Abies nordmanniana* Spach., influenced by bud and branch manipulations. *Tree* 17:510-514.
- Romme, W. H., and D. H. Knight. 1981. Fire frequency and subalpine forest succession along a topographic gradient in Wyoming. *Ecology* 62:319-326.
- Runkle, J. R. 1981. Gap regeneration in some old-growth forests of the eastern United States. *Ecology*. 62:1041-1051.
- Runkle, J.R. 1989. Synchrony of regeneration, gaps and latitudinal differences in tree species diversity. *Ecology*. 70:546-547.
- Rzedowski, J. 1978. La Vegetación de México. Edit. LIMUSA, México. 432 p.
- Sánchez-Velásquez, L. R. 1986. Estudio de la sucesión forestal en la Sierra de Juárez, Oaxaca, México, después de un incendio forestal superficial. *Biotica* 11:219-232.
- Sánchez-Velásquez, L. R., y E. García-Moya. 1993. Sucesión forestal en la Sierra de Manantlán Jal., México: bosque mesófilo de montaña y bosque de Pinus. *Agrociencia* 3:7-26.
- Schnitzer, S. A., and W. P. Carson. 2001. Tree fall gaps and the maintenance of species diversity in a tropical forest. *Ecology* 82: 913-919.
- Schupp, E. W., H. F. Howe, and C. K. Augspurger. 1989. Arrival and survival in tropical treefall gaps. *Ecology* 70:562-564.
- Silvertown, J., and M. Doss. 1999. Evolution of life history in balsam (*Abies balsamea*) in subalpine forests. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 266:729-733.
- Spies, T. A., and J. F. Franklin. 1989. Gap characteristics and vegetation response in coniferous forest of the Pacific Northwest. *Ecology* 70:543-545.
- Snook, L. 1993. Conservation of the Monarch butterfly reserves in México: Focus on the forest. In: Malcolm, S., and M. Zalucki (eds). *Biology and Conservation of the Monarch Butterfly*. Science Series No. 38, Natural History Museum of Los Angeles County. pp: 362-375.
- Spurr, H., y B.V. Barnes. 1982. *Ecología Forestal*. 3ª Ed. AGT Editor, S.A. México. 690 p.

- Sugita, H., and M. Tani. 2001. Differences in microhabitat related regeneration patterns between two subalpine conifers, *Tsuga diversifolia* and *Abies mariesii*, on Mount Hayachine, northern Honshu, Japan. *Ecol. Res.* 16:423-433.
- White, P. S. 1979. Pattern process, and natural disturbance in vegetation. *Bot. Rev.* 45:229-299.
- Whitmore, T. C. 1984. Gap size and species richness in tropical rain forest. *Biotropica* 16:239.
- Whitmore, T. C. 1989. Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology* 70: 536-538.
- Worrall, J. J., T. D. Lee, and T. C. Harrington. 2005. Forest dynamics and agents that initiate and expand canopy gaps in *Picea -Abies* forest of Crawford Notch, New Hampshire, USA. *J. Ecol.* 93:178-190.