



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

**Crecimiento y supervivencia de plántulas
de *Bursera glabrifolia* en respuesta a
diferentes condiciones ambientales**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGA

P R E S E N T A:

LUCÍA CAROLINA MONTES MERELLES

Tutora: Dra. María Teresa Valverde Valdés

2006





Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



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.

Hoja de Datos del Jurado

<p>1. Datos del alumno Montes Merelles Lucía Carolina 55 73 15 25 Universidad Nacional Autónoma de México Facultad de Ciencias Biología 40211365-2</p>
<p>2. Datos del tutor Dra María Teresa Valverde Valdés</p>
<p>3. Datos del sinodal 1 Dra María del Consuelo Bonfíl Sanders</p>
<p>4. Datos del sinodal 2 M en C María Esther Sánchez Coronado</p>
<p>5. Datos del sinodal 3 M en C Mariana Hernández Apolinar</p>
<p>6. Datos del sinodal 4 Dr Ernesto Vicente Vega Peña</p>
<p>7. Datos del trabajo escrito Crecimiento y supervivencia de plántulas de <i>Bursera glabrifolia</i> en respuesta a diferentes condiciones ambientales 71 p 2006</p>

**“Hach Akyum, dios de todos los dioses, creó el cielo y la selva.
En el cielo sembró estrellas y en la selva sembró árboles,
son una sola las raíces de los árboles y las raíces de las
estrellas...
Por eso, cuando cae un árbol, cae una estrella.”
Proverbio Maya**

ÍNDICE

Resumen	3
Presentación	5
Capítulo 1. Introducción	7
Los Recursos Forestales No Maderables	7
La Selva Baja Caducifolia	13
El Crecimiento en las Plantas	18
Objetivos	24
Capítulo 2. Métodos	25
La especie en estudio: <i>Bursera glabrifolia</i>	25
El sitio de estudio: San Juan Bautista Jayacatlán, Oax.	27
Experimento de crecimiento de plántulas	27
Métodos de campo	33
Capítulo 3. Resultados	36
Seguimiento mensual del crecimiento de las plántulas de <i>B. glabrifolia</i> en invernadero	36
Análisis clásico de crecimiento	41
Análisis de supervivencia en condiciones naturales	47
Capítulo 4. Discusión	50
Experimento de invernadero	50
Supervivencia en condiciones naturales	57
Recomendaciones de manejo	59
Capítulo 5. Conclusiones	61
Capítulo 6. Referencias	63
Anexo 1	70
Anexo2	71

RESUMEN

Las selvas bajas caducifolias ocupan una superficie importante de nuestro país, presentan una alta diversidad florística y un gran número de endemismos. Sin embargo, son un ecosistema tropical en el cual se han registrado altas tasas de degradación y de cambio de uso de suelo. Las selvas bajas del estado de Oaxaca se han visto severamente impactadas por la extracción de especies útiles, por ejemplo, los árboles de “copalillo” (i.e. del género *Bursera*) a partir de los cuales se fabrican los alebrijes, que son artesanías de madera tallada. *Bursera glabrifolia*, un árbol dioico que alcanza de 2 a 6 m de altura y un componente dominante de las selvas bajas de Oaxaca, es una de las especies más utilizadas para la producción de alebrijes.

El presente estudio se llevó a cabo con el fin de generar información sobre el crecimiento temprano de *B. glabrifolia* para contribuir a futuras acciones de restauración, reforestación y/o establecimiento de plantaciones con esta especie, lo cual favorecería el mantenimiento y conservación de las selvas tropicales caducifolias.

Se realizó un análisis clásico de crecimiento con plántulas de *B. glabrifolia* que se mantuvieron por cuatro meses en condiciones de invernadero bajo dos tratamientos de luz (100% y 40%) y tres tratamientos de nutrientes (sin nutrientes, nutrientes en baja concentración, 1g de fertilizante que corresponde al 10% del tratamiento de alta concentración, y nutrientes en alta concentración, 10g de fertilizante). El crecimiento se evaluó por medio de la tasa relativa de crecimiento (TRC) que describe el incremento de biomasa seca por unidad de tiempo en relación con el biomasa inicial. También se utilizó el cociente de alometría (K), que compara la tasa de crecimiento de la raíz con el de la parte aérea de una planta, y el índice raíz/vástago (R/V), que se refiere al patrón de asignación de biomasa entre la raíz y la parte aérea de la planta. El crecimiento de las partes aéreas se evaluó por medio de la tasa de área foliar (TAF), que indica la proporción del área foliar con respecto al peso total de la planta, y el área foliar específica (AFE), que mide la proporción del área foliar con respecto al peso de las hojas. En general, las variables de crecimiento evaluadas no resultaron significativamente afectadas por los diferentes tratamientos, con excepción de las variables que involucran la calidad de las hojas (TAF y AFE), que se vieron afectadas por los tratamientos de luz. Hubo una tendencia hacia una

mayor asignación de biomasa a las partes aéreas en las plantas sometidas al tratamiento de nutrientes bajos. Con base en estos resultados, se determinó que las plántulas de *Bursera glabrifolia* son poco plásticas en términos de su capacidad de respuesta ante diferentes condiciones de luz y nutrientes, y presentan un crecimiento más bien conservador, como correspondería a una especie de sucesión tardía.

Por otra parte, se analizó la supervivencia de un grupo de 86 plántulas emergidas en condiciones naturales, durante la temporada de lluvias de 2004 en un área bien conservada de 0.5 ha en la selva baja de San Juan Bautista Jayacatlán, Oaxaca. Se obtuvo una curva de tipo II, en la cual el riesgo de muerte se mantuvo constante a través del tiempo. Las plántulas de *B. glabrifolia* mostraron una mayor esperanza de vida en micrositios con mayor radiación lumínica. Además, las plántulas con un mayor tamaño inicial mostraron una mayor supervivencia. Los resultados anteriores se discuten en términos de sus implicaciones para un manejo adecuado de esta especie.

PRESENTACIÓN

Desde finales de la década de los ochentas y principios de los noventas la demanda comercial de alebrijes, artesanías de madera tallada que se producen en el estado de Oaxaca, ha aumentado considerablemente. Esto se debe principalmente a un aumento en las exportaciones anuales a Estados Unidos, Canadá, Europa y Japón (Chibnik, 1999). Con el incremento del turismo en Oaxaca en las últimas décadas, también se ha intensificado el mercado de estas artesanías.

Los alebrijes originales se hacían de papel maché, sin embargo, los que se elaboran ahora en Oaxaca se tallan a partir de madera de árboles del bosque tropical caducifolio (selva baja). Una de las maderas más utilizadas para la producción de estas artesanías es el llamado “copalillo”, nombre común que se le da a varias especies del género *Bursera*. La predilección por este tipo de madera tiene que ver con que se puede tallar fácilmente cuando está verde y sin embargo endurece cuando seca. Además, es ligera y se le puede dar un terminado muy fino con lija (Brosi, 2000).

Muchas de las especies del género *Bursera* que se encuentran en México son endémicas del país; de alrededor de 100 especies que hay en el mundo, en México se encuentran cerca de 80 especies (Brosi, 2000). La especie que nos ocupa, *Bursera glabrifolia*, es una de las más utilizadas para la producción de alebrijes, ya que los artesanos aprecian su madera por ser suave y por tener una baja cantidad de nudos, lo que facilita su tallado (Brosi, 2000).

La creciente demanda de alebrijes en el mercado artesanal ha propiciado un aumento en la demanda de la madera necesaria para su producción, lo cual ha afectado a las poblaciones de varias especies de *Bursera* en diferentes regiones de Oaxaca (Peters et al., 2003). Por otro lado, las constantes presiones de cambio de uso del suelo para actividades

agrícolas y ganaderas en las selvas bajas han provocado una degradación del hábitat, asociada entre otros factores, a la erosión del suelo, la deforestación y la consecuente pérdida de diversidad (Challenger, 1998). Según varios autores, las selvas bajas son el ecosistema tropical en mayor peligro debido a la alta tasa de degradación y cambio de uso de suelo a que están expuestas (Janzen, 1988; Gentry, 1995; Trejo y Dirzo, 2002).

Las poblaciones de *Bursera glabrifolia* se han visto sumamente afectadas por las presiones antes mencionadas. Inicialmente los árboles que se utilizaban para la talla de alebrijes se extraían de la región de los Valles Centrales de Oaxaca, cerca de los poblados que se dedican a su producción (i.e. Tilcajete y Arrazola). Sin embargo, en fechas actuales la madera se extrae de zonas mucho más alejadas, pues la densidad poblacional de los árboles utilizados se ha reducido marcadamente (Peters et al., 2003). Por lo tanto, es imperativo encontrar la forma de mantener y conservar a estas poblaciones. En este sentido, Purata et al. (2004) han propuesto realizar un manejo forestal adecuado para esta especie. Una de las formas de proteger a sus poblaciones naturales es implementar plantaciones que permitan un manejo sustentable del recurso. Con esto se buscaría preservar el hábitat, a la vez que los pobladores locales podrían obtener beneficios de sus recursos sin degradar los ecosistemas. Sin embargo, para que este tipo de programas puedan ponerse en marcha, se requiere contar con un conocimiento biológico básico sobre la especie en cuestión, en particular, sobre sus características de crecimiento. En esta tesis se pretende generar información sobre el crecimiento temprano de *B. glabrifolia* con el fin de contribuir a futuras acciones de restauración, reforestación y/o establecimiento de plantaciones con esta especie, lo cual favorecería el mantenimiento y conservación de las selvas tropicales caducifolias de Oaxaca y de otras regiones de México.

Capítulo 1

INTRODUCCIÓN

En esta sección se presenta una revisión de aspectos relevantes al tema de esta tesis. En particular, en la primera sección se analiza la problemática en torno a los recursos forestales no maderables, pues *Bursera glabrifolia* se considera un producto forestal no maderable. En seguida se aborda la importancia ecológica de las selvas bajas en nuestro país; por último, se discuten aspectos sobre el análisis del crecimiento en plantas.

Los Recursos Forestales No Maderables

Los recursos naturales han sido parte fundamental del desarrollo de las naciones debido a su valor de uso y a su importancia económica. La mala planeación y la explosión demográfica han llevado en muchas ocasiones a la sobreexplotación de los recursos bióticos, lo que ha generado la degradación de los ecosistemas a nivel mundial (Grainer, 1993). Esto se ha debido a que los criterios de evaluación de las actividades productivas favorecen la productividad económica y muy rara vez se incluyen consideraciones ambientales y sociales. Sin embargo, en años recientes la pérdida de hábitats ha generado mucha preocupación y, como consecuencia, una creciente conciencia sobre los efectos de la actividad del ser humano sobre la naturaleza. Lo anterior ha mostrado la relevancia de desarrollar e implementar programas de manejo y conservación, pues se ha comprendido que las estrategias de conservación no pueden concebirse separadas del uso y manejo de los ecosistemas, sino que deben de ser un componente integral en el proceso de desarrollo socio-económico de cada región (Mahapatra y Mitchell, 1997).

Los bosques son uno de los ecosistemas de los que se extrae una alta proporción de los recursos naturales que utiliza el ser humano. Por lo tanto, es importante desarrollar estrategias que permitan tanto satisfacer los requerimientos ecológicos de los bosques, como las necesidades de las personas que los habitan (Toledo, 1996). En este sentido, los recursos forestales no maderables (RFNM), que brindan una opción de explotación de recursos aunada a la posibilidad de conservación de áreas forestales, juegan un papel fundamental (Purata et al., 2004).

Según la Ley Forestal (1997) existen dos tipos de recursos forestales:

- a) Los recursos forestales maderables (RFM) se refieren con exclusividad a los árboles que se extraen tanto de bosques naturales como de plantaciones y que se contabilizan como producción de madera en rollo. Esta actividad productiva, generalmente de carácter intensivo, incluye la corta del árbol completo para la utilización de la madera, fundamentalmente la del tronco principal, de la cual se obtienen vigas y hojas de madera que se utilizan en la construcción de casas, muebles, utensilios y papel, entre otras cosas.
- b) Los recursos forestales no maderables (RFNM) se refieren a productos generalmente distintos a la madera, tales como semillas, frutos, flores, resinas, fibras, gomas, ceras, rizomas, hojas, tallos, ramas y pencas, entre otros. También hay RFNM en los que el producto aprovechado es la madera (como es el caso de *B. glabrifolia*); sin embargo, no se trata de una producción de madera en rollo, sino del aprovechamiento de partes de los troncos, por ejemplo, para la talla de artesanías, utensilios y otros productos de ese tipo. En este caso la explotación rara vez es de carácter intensivo, sino que generalmente el recurso se extrae directamente de los ecosistemas naturales.

Existe controversia con respecto a qué tipo de productos se consideran RFNM, pues su definición en ocasiones no es tan clara. Algunos criterios que se han utilizado para identificarlos son los siguientes (CONAFOR):

- El producto que se extrae del bosque no es directamente la madera, sino alguna otra parte de la planta.
- Aún cuando el producto aprovechable sea la madera, ésta no se contabiliza como “madera en rollo”, ya que no se utilizan los fustes rectos de los árboles, sino sus ramas y otros pequeños fragmentos para la elaboración de artesanías, utensilios, aditamentos y otras piezas, generalmente de tamaño pequeño.
- La explotación generalmente no se lleva a cabo de manera intensiva, sino a nivel de extracción selectiva, con frecuencia manteniendo relativamente bien conservada la estructura y fisonomía de la vegetación (aunque hay excepciones, por ejemplo, en el establecimiento de plantaciones de *Manilkara zapota* para la obtención del chicle).
- Las ganancias que se obtienen a partir de la venta de los RFNM, generalmente en mercados locales, son relativamente precarias y usualmente funcionan como complemento en las economías familiares de comunidades rurales.

De acuerdo con los criterios anteriores, *B. glabrifolia* puede ser considerada como un RFNM cuya madera se utiliza para la fabricación de artesanías y cuyo manejo y explotación no se da de forma intensiva, sino a través de la extracción selectiva.

Una clasificación que se ha hecho de los RFNM basada en el uso que se da al producto, se muestra a continuación (CONAFOR):

Instrumentos rituales. Numerosos tallos y flores se utilizan de forma ceremonial, así como algunas cortezas y resinas aromáticas, como el copal. En esta misma categoría se considera al musgo y al heno usado en los arreglos navideños.

Espicias. Aquí se consideran productos como el jengibre, orégano, romero, diversos tipos de pimientas, canela, hinojo y anís, por citar sólo algunos de los más conocidos que aún son extraídos de poblaciones silvestres o de plantaciones naturales bajo manejo.

Insumos industriales. Referido centralmente a esencias, colorantes y taninos empleados en la fabricación de perfumes, jabones y alimentos. También se incluye un número importante de especies vegetales de las que la industria farmacéutica obtiene los "principios activos" para la fabricación de medicamentos, anticonceptivos y productos de belleza. Además, se incluye al chicle y la goma de hule, extraídos tradicionalmente de las selvas húmedas y de los cuales se obtiene un sinnúmero de productos de fabricación más o menos elaborada.

Artesanías. En este rubro se incluyen raíces, tallos, ramas, fibras, hojas, frutos y semillas de numerosas especies que son materia prima para elaborar productos artísticos, artesanales y utilitarios. Algunos ejemplos son la "cáscara de coco", los bejucos y carrizos que son ampliamente usados en la fabricación de muebles rústicos y en la cestería, y los quiotes (tallos de las inflorescencias de algunas especies del género *Agave*) que se utilizan para la fabricación de diversas artesanías. Además, se considera a las fibras blandas y duras, así como las hojas de algunas palmas y al algodón silvestre o "coyuchi" que se utiliza en la industria textil. También se incluyen las especies de las que se obtienen lacas, colorantes naturales y los productos de madera labrada, tales como los alebrijes.

Ornamentales. Muchas cactáceas, orquídeas y otras flores se comercializan "vivas" o secas por su valor ornamental, así como en forma de plantas enteras para venta en maceta. También se consideran partes de plantas de uso decorativo (CONAFOR).

La clasificación anterior permite hacer una valoración de la importancia de los RFNM para las comunidades que obtienen beneficios directos o indirectos de su explotación. El aprovechamiento de los productos que se pueden extraer directamente de bosques, sin derribarlos, es de gran importancia para su manejo y conservación, para lo cual es importante el diseño de planes de manejo adecuados para proveer de ingresos económicos a los habitantes locales y así conservar los ecosistemas (Alcorn, 1984).

Una característica sobresaliente de muchos RFNM es su temporalidad. En su mayoría, estos recursos son estacionales, ya que dependen de los ciclos fenológicos de las especies explotadas, por lo que su extracción no es constante en el tiempo (Ley Forestal 1997). Esto provoca que su mercado sea variable y su obtención sea mayoritariamente mediante la recolección, principalmente en zonas campesinas e indígenas (en el caso de México y otros países de Latinoamérica), a la vez que la población de la región lleva a cabo otras actividades productivas paralelas de carácter más intensivo, como por ejemplo la ganadería o la agricultura (Ramírez, 1999). Estas características han hecho difícil el estudio, seguimiento, protección y conservación de los RFNM. De hecho, a la fecha existe todavía un amplio desconocimiento de su importancia, por lo que han sido frecuentemente menospreciados y subutilizados (Ramírez, 1999).

En general se concibe a los RFNM como productos que generan un ingreso poco importante para la economía nacional. Sin embargo, la demanda nacional de RFNM en 1976 fue 35% superior a lo que se cubrió con lo que se generaba dentro del país, por lo que esta demanda tuvo que ser cubierta con productos importados, cuyo monto fue de 207 millones de pesos (de la Cueva, 1978). Esto nos informa de una balanza comercial negativa que podría, incluso, convertirse en positiva al satisfacer no sólo las necesidades nacionales, sino también el mercado extranjero, generando así un superávit y por ende ingresos para la

nación y beneficios para la sociedad. Quince años después, en 1991, la situación fue similar ya que el superávit de la balanza comercial se obtuvo sólo gracias a la producción forestal maderable (CNIF, 1991-1992). A partir de la década de los 90's se ha dado un incremento paulatino en la producción de RFNM, así como en el registro de su explotación y en la percepción de su relevancia (SEMARNAP, 1996; Ramírez, 1999). Esto es importante, pues ciertos estudios realizados en otras partes del mundo han demostrado que los beneficios económicos obtenidos a partir de los RFNM pueden ser incluso mayores a los producidos por los maderables (Peters et al., 1989).

En México, la Ley Forestal (1997) regula los procesos de extracción de los RFNM a través de los mecanismos que permiten el control, transporte, almacenamiento y transformación de este tipo de productos. Así, la explotación racional de los RFNM contribuye al desarrollo del sector forestal en México y fomenta su conservación y restauración, permitiendo incrementos en la producción (Ramírez, 1999). Las especificaciones para poder aprovechar los RFNM con fines comerciales se encuentran en el Reglamento de la Ley Forestal (1997). Su aprovechamiento para uso doméstico o sin fines de lucro se regula por medio de normas oficiales (NOM) expedidas por la Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT) con el fin de conservar, proteger y restaurar los recursos forestales no maderables y la biodiversidad de los ecosistemas. La NOM-005-RECNAT (1997) regula el aprovechamiento de tallos, cortezas y plantas completas, mientras que la NOM-007-RECNAT (1997) regula el aprovechamiento de ramas, hojas o pencas, flores, frutos y semillas (Ramírez, 1999; CONABIO, 2004).

La explotación de *Bursera glabrifolia* como RFNM se encuentra regulada por la NOM-007-RECNAT-1997. Sin embargo, esta ley no regula del todo la forma en la que se utiliza la especie. La comunidad de San Juan Bautista Jayacatlán, en Oaxaca, cuenta con un

plan de manejo para esta especie que fue aprobado en el 2002 por la SEMARNAT (Brosi, 2000; Purata, 2004). Este plan de manejo se encuentra actualmente en sus primeras fases de implementación y es de los primeros para una especie de selva baja en México. La cosecha que el plan de manejo considera como sostenible en este caso es de ocho árboles por hectárea al año. Se estima que la extracción de *Bursera glabrifolia* en Jayacatlán será suficiente para abastecer a Arrazola (Purata, 2004), el segundo pueblo más grande de artesanos fabricantes de alebrijes en Oaxaca (Barbash, 1991). Además, se espera que la explotación y manejo de *B. glabrifolia* en Jayacatlán, Oaxaca, sirva como un modelo para otras comunidades (Purata, 2004).

La Selva Baja Caducifolia

El territorio de México presenta una gran heterogeneidad ambiental debido a su historia geológica y a su complejo relieve orográfico lo que, aunado a una amplia diversidad de condiciones climáticas y edáficas, ha dado lugar a una extensa gama de escenarios ecológicos. Por ello, el territorio mexicano cuenta con la representación de casi todos los biomas de la Tierra (Dirzo, 1992).

La complejidad ecológica del territorio mexicano se ha intentado sistematizar a través de diversos sistemas de clasificación de la vegetación. Uno de los más utilizados actualmente es el propuesto por Miranda y Hernández-X (1963), en el que se reconoce la existencia de un tipo de vegetación denominada “selva baja caducifolia”, en la cual se distribuye *B. glabrifolia*. Otra clasificación muy utilizada es la de Rzedowski (1978), en la que el tipo de vegetación que nos ocupa es denominado “bosque tropical caducifolio”. Por último, Challenger (1998) se refiere a este tipo de vegetación como “selva tropical sub-

húmeda” y menciona que es la tercera zona ecológica más extensa en México: según este autor, puede dividirse en dos sub-tipos: la selva baja caducifolia y el bosque espinoso.

En México la selva baja caducifolia cubre ca. 160,000 km², lo que corresponde a alrededor del 8% de la superficie del país (Rzedowski, 1978). Actualmente, sólo una tercera parte de dicha área permanece en buen estado de conservación; la mayor parte ha sido convertida en pastizales o tierras para uso agrícola. (Flores y Gerez, 1994; Trejo y Dirzo, 2000) Presenta una alta diversidad, pues alrededor del 20% de las especies de la flora mexicana se distribuyen en ella (Rzedowski, 1991); además, cerca del 60% de las especies que se presentan en las selvas bajas caducifolias son endémicas de México. De los vertebrados endémicos de Mesoamérica, el 19.6% habita en selvas bajas caducifolias (Flores y Gerez, 1994).

En México las selvas bajas caducifolias se pueden encontrar en altitudes desde 0 hasta 1500 m (Rzedowski, 1978). Se desarrollan bajo climas cuya temperatura media anual oscila entre 20 y 29°C y la precipitación anual entre 600 y 1200 mm. Las lluvias se concentran en verano, seguidas por un periodo de entre cinco y ocho meses de sequía; durante la temporada de secas la mayoría de los árboles pierden sus hojas (Rzedowski, 1978).

Los componentes arbóreos de la selva baja caducifolia tienden a ramificarse a baja altura. Las copas de los árboles tienen formas de convexas a planas y alcanzan alturas de entre 5 y 15 m (Rzedowski, 1978). El diámetro del tronco por lo general no excede de 50 cm. El estrato arbustivo varía entre 3 y 6 m de altura y puede ser muy denso en donde el dosel no lo es. En áreas donde el suelo es profundo, húmedo y fértil, el dosel está bien desarrollado y se favorece el desarrollo de una mayor superficie foliar (Rzedowski, 1978).

Entre las familias dominantes de las selvas bajas caducifolias se encuentran Burceraceae, Cactaceae y Euphorbiaceae, cuya dominancia aumenta con la proximidad a las regiones áridas (Arriaga y León, 1989). En México, se ha observado que las laderas orientadas hacia el sur o el oeste, que están bajo mayor incidencia de radiación solar y por lo tanto mayor evapotranspiración, presentan una selva más baja y más rala en comparación con las laderas que dan hacia el norte y este (Grubb, 1977). Debido a la marcada estacionalidad de las lluvias y a la consecuente presencia de vegetación caducifolia, la hojarasca que se acumula en el suelo durante la época de secas reduce la evapotranspiración; además, permite el retorno de los nutrientes al suelo (Solís, 1990; Esteban, 1986, citados por Challenger, 1998).

El patrón marcadamente estacional de las lluvias que se presentan en las selvas bajas da lugar a condiciones abióticas estresantes durante buena parte del año lo cual afecta los patrones fenológicos, de germinación, supervivencia y desarrollo de las especies que habitan en estos ecosistemas (Iriarte, 2001). La germinación, que se dispara al inicio de la época de lluvias, se da en un periodo muy corto ya que deben de conjuntarse las condiciones favorables de luz, nutrientes y agua para la supervivencia de las plántulas. Así, en las selvas bajas la dispersión de semillas generalmente ocurre durante la estación de secas; las semillas permanecen en el suelo hasta el periodo de lluvias, cuando aparecen condiciones favorables para la germinación y el crecimiento (Bullock, 1995; Vierra y Scariot, 2006). El banco de semillas a largo plazo no es tan importante en el proceso de regeneración de las selvas bajas caducifolias, ya que la mayoría de las semillas pierden su viabilidad en poco tiempo (Miller, 1999).

La humedad del suelo, que aumenta durante la época de lluvias, determina que existan condiciones favorables para la germinación, el crecimiento y el establecimiento de

plántulas. Se ha reportado que el tamaño de la semilla es muy importante en la regeneración y establecimiento de las plántulas (Ocaña et al., 1997), ya que la germinación de las semillas pequeñas con frecuencia es sensible a la calidad lumínica y a las fluctuaciones de temperatura, mientras que las semillas grandes contienen una alta proporción de humedad, por lo que pueden germinar más rápidamente que las pequeñas (Vázquez-Yañes y Orozco-Segovia, 1993). Las plántulas que provienen de semillas grandes, por lo general, alcanzan un gran tamaño en poco tiempo, por lo que presentan una supervivencia más alta que las que emergieron de semillas pequeñas (Martínez-Ramos, 1985 citado por Ceccón, 2001). En estos casos un crecimiento rápido promueve un establecimiento exitoso y reduce el tiempo de mayor vulnerabilidad de la plántula, lo cual a su vez puede reducir el riesgo de depredación. Conforme la plántula alcanza un mayor tamaño, se incrementa su probabilidad de sobrevivir hasta el siguiente periodo de lluvias, ya que al ir creciendo se favorece una exploración y explotación más eficiente de los recursos del suelo (Rincón et al., 2000).

En las selvas bajas los suelos generalmente son pobres y los pocos nutrientes disponibles se encuentran distribuidos heterogéneamente en el espacio, lo cual afecta la distribución y abundancia de las especies. Por ejemplo, Ceccón et al. (2001) encontraron una correlación positiva entre el número de individuos y la riqueza de especies por un lado y el contenido de nutrientes del suelo (principalmente fósforo y materia orgánica) por el otro, en una selva baja en la península de Yucatán.

Uno de los principales problemas a los que se enfrentan las selvas bajas caducifolias de México es que una gran proporción del área original que ocupaban ha sido modificada por el hombre para el desarrollo de diversas actividades productivas (Trejo y Dirzo, 2002), lo que ha propiciado modificaciones en los procesos naturales de regeneración y

mantenimiento de las especies. El hecho de que las selvas bajas caducifolias estén sujetas a perturbaciones humanas persistentes y extensivas ha llevado a que sean consideradas entre los sistemas más explotados y amenazados de la Tierra (Gerhardt, 1993). Según Masera et al. (1992, citados por Trejo, 1998), la tasa de deforestación anual de estos ecosistemas en México es de 2.02%. Sin embargo, la atención pública se ha centrado a la pérdida de selvas húmedas, por lo que se sabe muy poco acerca del estado de conservación y de los procesos ecológicos que se presentan en las selvas bajas. Por todo lo anterior y debido a su alta diversidad florística, a su amplia distribución en México y su elevada heterogeneidad, es muy importante generar información ecológica sobre este ecosistema (Trejo, 1998).

Para poder mantener en buen estado los recursos naturales del país, entre ellos los de las selvas bajas, es fundamental integrar a las poblaciones locales propietarias de los terrenos en los planes de manejo y conservación. Las comunidades y ejidos son propietarios de aproximadamente el 80% de los bosques de México y los recursos naturales representan para ellos una vía de supervivencia. Su contacto íntimo y cotidiano con la naturaleza, permite que tengan un amplio conocimiento de su ambiente y, por lo tanto, que puedan diseñar estrategias adecuadas para el uso y manejo de diversos recursos naturales. Actualmente muchas comunidades se han organizado y, con la ayuda de profesionistas, han propuesto formas de conservación como las llamadas áreas comunitarias protegidas. Esta nueva estrategia de conservación ha llevado a proteger, sólo en el estado de Oaxaca, 40,000 ha de selvas bajas y bosques de pino-encino. Este hecho logró el reconocimiento llamado “Regalo para la Tierra” que otorga el Fondo Mundial para la Conservación de la Naturaleza (WWF), en el año de 2002 para las comunidades de Ixtepeji y Yavesia (Moctezuma 2003). La comunidad de San Juan Bautista Jayacatlán, donde se llevó a cabo este estudio,

constituye un ejemplo a seguir para otras comunidades en cuanto a la organización que ha logrado y su interés en planear el manejo de sus recursos naturales.

El crecimiento en las plantas

El crecimiento puede definirse como la incorporación de biomasa, que en las plantas se produce gracias a la interacción de los procesos de fotosíntesis, traslocación de nutrientes, respiración y absorción de agua y nutrientes. El carbono fijado a través de la fotosíntesis se puede distribuir hacia los diferentes tejidos o células del organismo y se traduce en el incremento de tamaño, volumen, peso seco, área, número de partes que lo conforman o cambio en la forma; el término crecimiento se utiliza para referirse a cada uno de éstos procesos por separado o en conjunto (Hunt, 1978; Porter y Lawlor, 1991; Lambers et al., 1998).

La tasa de crecimiento de las plántulas es un componente importante del éxito del establecimiento porque es un indicador que nos permite analizar el éxito potencial de regeneración de una población o una comunidad (Porter y Lawlor, 1991; Pearcy et al., 1994). Las plántulas son una de las fases más críticas en el ciclo de vida de las plantas, puesto que son especialmente sensibles y vulnerables a la influencia de los factores del medio. Por lo tanto, durante estas fases la tasa de mortalidad es muy alta (Ruedas et al., 2000). Así, la dinámica poblacional y de regeneración está determinada en gran parte por esta fase de desarrollo, ya que el crecimiento poblacional depende del reclutamiento de nuevos individuos. Al conocer el comportamiento de las fases tempranas de desarrollo se podrá comprender en gran medida la dinámica numérica de las poblaciones (Fenner, 1985).

Las características de crecimiento de una planta dependen de la interacción entre su genotipo y el ambiente. El potencial de crecimiento de un individuo está determinado

genéticamente, pero la medida en que alcanza ese potencial está regulada por el ambiente (Kozłowski et al., 1991). La productividad potencial de una planta es la tasa de crecimiento que puede alcanzar cuando ningún factor limita su crecimiento. Entre los factores que afectan en mayor medida la tasa de crecimiento se encuentran la radiación solar (cantidad y calidad), la disponibilidad de agua y nutrientes y la temperatura. Los nutrientes se pueden dividir en macronutrientes, que son los que las plantas utilizan en grandes cantidades, y los micronutrientes, que utilizan en pequeñas cantidades. Entre los primeros se encuentran el nitrógeno, fósforo y potasio, mientras que algunos ejemplos de micronutrientes son el zinc, hierro, cloro, cobre, molibdeno, manganeso y boro (Lambers et al., 1998; Marshall en Porter y Lawlor, 1991).

En condiciones naturales, las plantas experimentan variaciones constantes en las condiciones ambientales. La temperatura y la radiación lumínica varían temporalmente, tanto a lo largo del día como a través del año, y también espacialmente en los diferentes micrositios de un ecosistema. Los recursos hídricos y nutrientes también se distribuyen de manera heterogénea. Con frecuencia la disponibilidad de uno o varios recursos esenciales para el crecimiento de las plantas se encuentra en niveles menores a los óptimos, por lo que no se alcanza la tasa de crecimiento máxima (Chapin, 1991). Las especies difieren en su capacidad de respuesta a las variaciones ambientales debido a variaciones en su plasticidad fenotípica, la cual les permite aclimatarse (Chapin et al., 1986; Stearns, 1989; Grime y Campbell, 1991; Oyama, 1994).

Grime (1979) clasificó a las plantas según sus respuestas de crecimiento a lo largo de dos ejes continuos, ordenados básicamente por el grado de disturbio y de estrés. Según dicho autor, estos dos factores han afectado tanto la evolución de características de historias

de vida como la velocidad de crecimiento de las plantas. Así, se distinguen dos grandes grupos de plantas:

a) Especies de lento crecimiento.

Se propone que las especies de lento crecimiento han evolucionado en ecosistemas con baja disponibilidad de recursos (i.e. agua y/o nutrientes). Como resultado, sus tasas fotosintéticas y de absorción de recursos son lentas, lo que conlleva bajas tasas de crecimiento. Estas especies suelen producir hojas que se mantienen por largos periodos de tiempo, que generalmente son delgadas y/o pequeñas. Sus defensas ante la herbivoría frecuentemente son inmóviles y de tipo morfológico, por ejemplo, la lignina y las espinas. Sin embargo, cuando producen metabolitos secundarios, éstos son de tipo cuantitativo, es decir, el daño al herbívoro depende de acuerdo a la cantidad ingerida, como en el caso de los fenoles, taninos y flavonoides (Coley et al., 1995). Al cambiar las condiciones ambientales y la disponibilidad de recursos, por ejemplo, debido a la apertura de claros en el dosel, a las variaciones estacionales, o a disturbios antropogénicos, entre otros, las especies de lento crecimiento modifican muy poco su productividad, crecimiento y asignación de biomasa en respuesta a estos cambios. Estas especies suelen presentar asociaciones mutualistas con hongos micorrizógenos (Coley et al., 1995).

b) Especies de rápido crecimiento.

Las especies de rápido crecimiento han evolucionado en sitios con una alta disponibilidad de recursos. Su tasa de absorción de nutrientes y de fotosíntesis es rápida, lo que permite una alta producción de biomasa cuando las condiciones son favorables. Estas plantas producen hojas poco longevas, ya que las un recambian constantemente; éste es uno de los

mecanismos de defensa que presentan ante los herbívoros (defensas móviles). Otra forma de defensa que presentan ante los herbívoros es la producción de metabolitos secundarios, que generalmente son de tipo cualitativo, como alcaloides y glucósidos cianogénicos (Coley et al., 1995). Las plantas de rápido crecimiento buscan y explotan parches ricos en nutrientes, es decir, “forrajean”, por lo que también se les ha llamado especies competitivas (Grime, 1979). Son más plásticas que las de lento crecimiento y responden drásticamente ante cambios ambientales o variaciones en la disponibilidad de recursos, ajustando sus tasas fotosintéticas y de crecimiento, así como sus patrones de asignación de biomasa (Grime, 1979).

Se ha propuesto que las plantas tienden a asignar su biomasa, ya sea a raíces o a partes aéreas, para favorecer la explotación del recurso que más limita su crecimiento. Así, cuando el factor limitante es el agua o los nutrientes, las plantas tienden a asignar una mayor proporción de biomasa a la raíz y cuando el factor limitante es la luz, asignan una mayor proporción de biomasa a las hojas. Esta respuesta se ha observado tanto al nivel de la plasticidad fenotípica, como a nivel evolutivo, dependiendo del tipo de ambientes en los que han evolucionado las especies (Chapin, 1980; Grime y Campbell, 1991). La alta plasticidad de las especies de rápido crecimiento permite que su respuesta de asignación de biomasa ante variaciones en la disponibilidad de recursos sea de mayor magnitud en comparación con la de las especies de lento crecimiento (Chapin, 1980).

El estudio ecofisiológico de las características de crecimiento de las plantas se ha llevado a cabo por medio de un conjunto de técnicas que se conocen globalmente como “análisis de crecimiento” (Hunt, 1978). El análisis de crecimiento es una herramienta muy importante para evaluar el desempeño de las plantas bajo diferentes condiciones y tiene tres enfoques distintos: el clásico, el funcional y el demográfico. Los dos primeros

consisten en poner a crecer a las plantas y posteriormente cosecharlas y secarlas con el fin de medir su biomasa seca, así como analizar la asignación de ésta a las diferentes partes de la planta. La diferencia principal entre el método clásico y el funcional es que el último trabaja con varias cosechas, mientras que el clásico únicamente contempla una cosecha inicial y otra final. Una de las desventajas del análisis funcional es que las cosechas repetidas necesariamente limitan el tamaño de muestra que se puede incluir en cada cosecha. Por su parte, el método clásico presenta la desventaja de que sólo se cuenta con dos datos a través del proceso de crecimiento, ignorando lo que pudo haber ocurrido en intervalos de tiempo más pequeños. Por último, el método demográfico es un análisis dinámico y no destructivo que se lleva a cabo a través de la cuantificación del número de módulos que produce la planta (Bazzaz y Harper, 1977).

En el análisis clásico y funcional, una vez cosechada la planta se mide el área foliar, que es el aparato fotosintético de la planta, posteriormente se seca y se obtiene la biomasa de raíces y partes aéreas, tanto de la primera como de la segunda cosecha, o de las cosechas subsecuentes, seg. Al comparar la biomasa seca de la planta en diferentes momentos se obtiene la tasa relativa de crecimiento ($TRC = \ln Pf - \ln Pi / T2 - T1$; donde Pf es el peso final, Pi es el peso inicial, T1 y T2 se refieren al tiempo) que describe el incremento de biomasa seca por unidad de tiempo en relación con el peso inicial. Otras medidas útiles son: el cociente de alometría ($K = TRC_{raíz} / TRC_{aérea}$) que compara la tasa de crecimiento y desarrollo de la raíz y de la parte aérea de una planta; el índice raíz/vástago ($R/V = P_{raíz} / P_{aérea}$, donde P es la biomasa) que indica los patrones de asignación de biomasa de la planta; la tasa de área foliar ($TAF = AF / P_{total}$ o $TAF = AFE * TPF$; donde AF es área foliar, AFE es área foliar específica y TPF es la tasa del peso foliar (P_{foliar} / P_{total}) que indica la proporción del peso foliar con respecto al peso total de la planta; y el área

foliar específica ($AFE = AF/PF$) que indica la proporción del área foliar con respecto al peso de las hojas (Percy et al., 1994).

La información que se desprende de los análisis de crecimiento en plantas, además de ser relevante por permitir conocer el comportamiento de las especies en respuesta a diferentes variables ambientales, puede ser útil, en términos prácticos para la creación de viveros con diferentes fines. Los viveros son una alternativa para la germinación y crecimiento de plántulas que pueden usarse posteriormente para la reforestación y la creación de plantaciones. Una de las ventajas de los viveros es que las plantas crecen con mayor rapidez debido a que se mantienen en condiciones adecuadas para el crecimiento de las especies de interés. Una vez obtenidas las plántulas, se pueden transplantar, incrementando así el tamaño poblacional. En el caso de las especies que constituyen RFNM, el establecimiento de viveros y plantaciones sería conveniente en ciertos casos, pues los habitantes de las comunidades se verían beneficiados económicamente al aumentar la disponibilidad del recurso.

Objetivo

Objetivo general

Este trabajo pretende estudiar la respuesta de crecimiento de plántulas de *Bursera glabrifolia* ante diferentes condiciones ambientales, así como evaluar su supervivencia en condiciones naturales, con el objetivo de proponer medidas que permitan mejorar su manejo forestal en Jayacatlán, Oaxaca.

Objetivos particulares

1. Determinar la manera en la que diferentes niveles de radiación lumínica afectan el crecimiento de plántulas de *Bursera glabrifolia* en condiciones de invernadero.
2. Evaluar la respuesta de crecimiento de las plántulas ante diferentes concentraciones de nutrientes en condiciones de invernadero.
4. Analizar la supervivencia de plántulas establecidas naturalmente en el campo bajo diferentes condiciones de radiación lumínica.

Capítulo 2

MÉTODOS

El género *Bursera* pertenece a la familia Burseraceae y está conformado por aproximadamente 100 especies distribuidas exclusivamente en el continente Americano, desde el extremo sur de los Estados Unidos hasta Perú (Toledo, 1982). La máxima diversidad del género se encuentra en la vertiente del Pacífico mexicano, donde se distribuyen cerca de 80 especies, de las cuales unas 70 son endémicas del país (Toledo, 1982). El género está dividido en dos subgéneros o secciones, *Bursera* y *Elaphrium*, ésta última también conocida como *Bullockia* (copal) (Toledo, 1982). Las especies utilizadas en la producción de alebrijes pertenecen a la sección *Bullockia*, la cual está compuesta de especies de corteza lisa y no exfoliante, como es el caso de *Bursera glabrifolia*, que es la especie preferida para la elaboración de los alebrijes (Peters, 2002).

La especie en estudio: *Bursera glabrifolia*

Bursera glabrifolia es un árbol o arbusto dioico que alcanza de 2 a 6 m de altura en estado adulto. Su tronco llega a medir 35 cm de diámetro. Presenta una corteza gris o gris rojiza que no es exfoliante, al igual que las otras especies que pertenecen a la sección *Bullockia* (Figura 1). Las hojas son imparipinadas, oblongas en contorno general, de hasta 12.5 cm de largo y 6 cm de ancho. El raquis es alado y la hoja presenta de 4 a 5 pares de foliolos de margen aserrado; el haz es casi glabro y el envés es espaciadamente piloso. Las inflorescencias son paniculadas, de hasta 10 cm de largo, con flores generalmente tetrámeras (en ocasiones pentámeras), de cáliz fusionado en el cuarto basal y pétalos oblongos. Las flores femeninas son muy parecidas a las

masculinas, pero más pequeñas. Son polinizadas por insectos generalistas y sus frutos son pequeñas drupas bivalvadas, ovoides, elipsoidales o esféricas (Figura 2) (Toledo, 1982; Rzedowski et al., 2004).



Figura 1. Árbol de *Bursera glabrifolia* (Mark Ashley Blackman).



Figura 2. Follaje y fruto de *Bursera glabrifolia* (tomado de Peters, 2000).

B. glabrifolia se distribuye en la cuenca del Balsas y en la región de Tehuantepec, y en los estados de Michoacán, Estado de México, Morelos, Puebla, Guerrero y Oaxaca (Fig. 3). Su intervalo altitudinal abarca de los 500 a los 2000 m s.n.m (Toledo, 1982; Kohlmann y Sánchez, 1984). Esta especie constituye un componente dominante de las selvas bajas de Oaxaca.

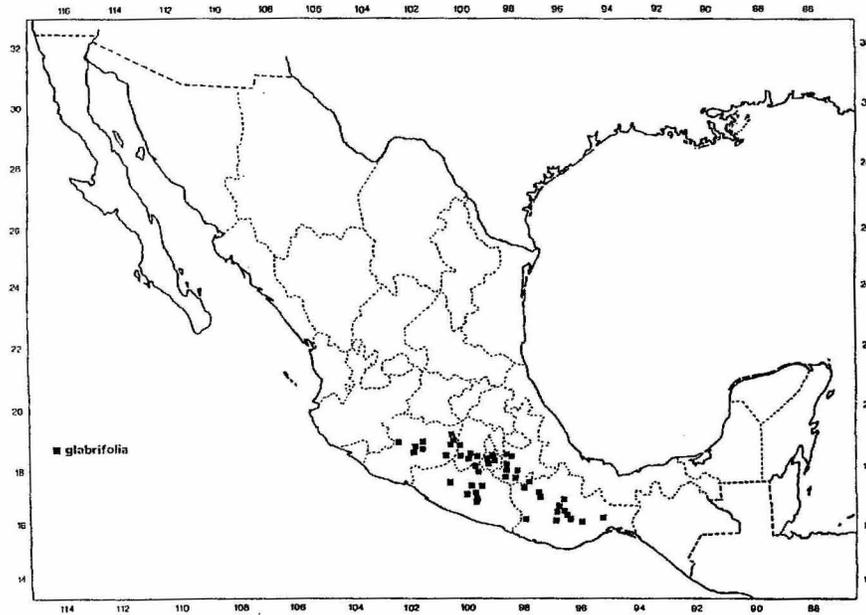


Fig. 3. Mapa de distribución de la especie *Bursera glabrifolia* (tomado de Kohlmann y Sánchez, 1984).

El sitio de estudio: San Juan Bautista Jayacatlán, Oax.

La comunidad de San Juan Bautista Jayacatlán es un municipio que pertenece al Distrito de ETLA, en el estado de Oaxaca (Fig. 4), y cuenta con 12274 hectáreas de superficie. Se localiza en la región conocida como “La Cañada Chica”, aproximadamente 60 km al norte de la ciudad de Oaxaca (17 ° 25' 24" latitud N y 96 ° 49' 19" longitud O). La altitud es de ca. 1800 m s.n.m. (Cruz, 2001). Jayacatlán forma parte de la provincia florística de Tehuacán-Cuicatlán y sus bosques se encuentran en buen estado de conservación, ya

que limita con la porción sur de la Reserva de la Biosfera de Tehuacán-Cuicatlán (Brosi *et al.*, 2000). Su clima es semicálido con invierno fresco (BS1h'(h) w(w)(i)gw); la temperatura media anual es de 21.7 °C y la precipitación anual es de 616.4 mm (García, 1988).

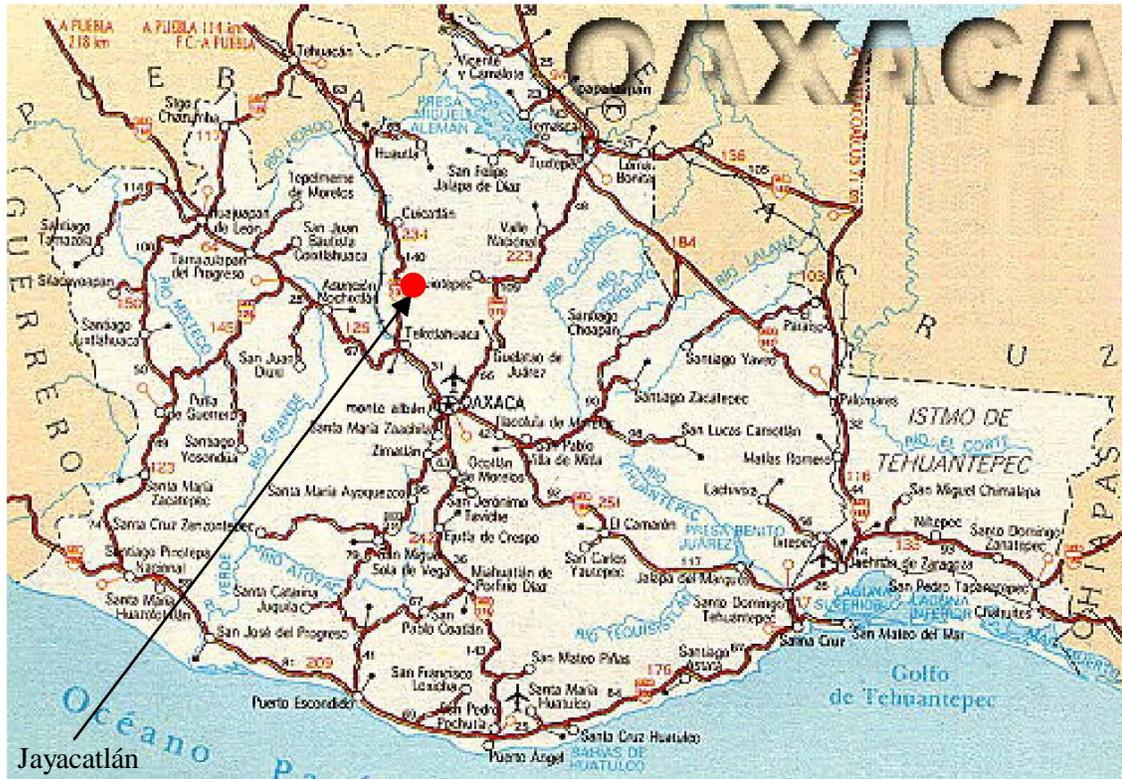


Figura 4. Ubicación del sitio de estudio San Juan Bautista Jayacatlán, Oaxaca (www.laneta.apc.org).

Experimento de crecimiento de plántulas

a) *Colecta y germinación de las semillas.* Se realizó una colecta de semillas, directamente de los árboles, en el mes de noviembre de 2003, en el área de estudio (Jayacatlán, Oaxaca). Las semillas se limpiaron y guardaron por nueve meses en bolsas de papel de estraza, en condiciones de oscuridad y a temperatura ambiente.

El 1 de agosto de 2004 se llevó a cabo la siembra de las semillas. Para este efecto se esterilizaron tres bolsas de tierra negra de 3.5 kg cada una. La tierra se colocó

en bolsas de plástico y se introdujo a un autoclave (100 atmósferas, por una hora, en dos ocasiones dejándola reposar entre cada esterilización por 24 horas).

Del lote de semillas colectadas en el 2003, se escarificaron mecánicamente con una lija 862. Se desinfectaron con una solución de hipoclorito de sodio al 5% por 10 min y se les espolvoreó captán para evitar la contaminación por hongos. Posteriormente se colocaron en charolas con tierra negra humedecida a capacidad de campo y se les tapó con plástico cristal. Se colocaron tres charolas en una cámara de ambiente controlado en las que las condiciones de temperatura fluctuaron de 18°C a 32°C, con un fotoperiodo de 12 horas de luz y 12 horas de oscuridad (las horas de oscuridad coincidieron con la temperatura baja).

b) *Experimento en el invernadero.* Después de una semana de haber germinado las semillas, se transplantaron las plántulas resultantes a bolsas con vermiculita y tierra negra (1:1) y se colocaron en el invernadero de la Facultad de Ciencias, UNAM, donde se regaron cada tercer día con 250 ml de agua. Después de 40 días las plántulas sobrevivientes se trasladaron al invernadero del Instituto de Geología en la UNAM, donde se llevó a cabo el resto del experimento. En total se obtuvieron sólo 52 plántulas, pues el porcentaje de germinación fue muy bajo (11.7%) y algunas plántulas murieron a los pocos días de haber germinado (47.5% de mortalidad). Se hizo una cosecha inicial de cuatro plántulas el día 9 de noviembre de 2004; éstas se secaron durante dos días en el horno a 80°C y posteriormente se pesaron, diferenciando tallo, hojas y raíz. Las 48 plántulas restantes se sometieron al experimento, que consistió en aplicar dos niveles diferentes de radiación fotosintéticamente activa (RFA que mide la radiación lumínica entre los 400 a 200 nm, sus siglas en inglés son PAR) y tres niveles de nutrientes. La radiación lumínica se modificó por medio de una malla de densidad 60% i.e., que se refiere a 40% de su valor al descubierto, con la cual se protegieron las plántulas que se

encontraban en el tratamiento de sombra, mientras que las plántulas restantes se expusieron a la radiación solar directa. Las condiciones promedio de RFA fueron de $76.99 \mu \text{ moles m}^{-2}\text{s}^{-1}$ en la sombra al 40% y de $189.04 \mu \text{ moles m}^{-2}\text{s}^{-1}$ en la luz al 100%. A lo largo del experimento la temperatura mínima fue de 2°C y la máxima de 35°C . Todas las plántulas se regaron una vez por semana con agua desclorada hasta alcanzar la capacidad de campo del sustrato, lo cual se comprobó cuando las bolsas comenzaron a gotear por el orificio del fondo.

En cada uno de los niveles de radiación solar se tuvieron tres niveles de nutrientes: para el tratamiento de nutrientes bajos, se colocó 1g de un fertilizante comercial granulado en 16 plántulas y para el tratamiento de alta disponibilidad de nutrientes se añadieron 10 g de fertilizante a otras 16 plántulas. Además, se mantuvieron 16 plántulas sin nutrientes adicionales a los contenidos en el sustrato (Tabla 1). El fertilizante comercial que se aplicó fue osmocote en concentraciones de 14-14-14 (% de N-P-K respectivamente); con este modo de fertilización, la liberación de los nutrientes se va dando de forma paulatina con cada evento de riego. Cada tratamiento constó de dos plántulas con cuatro repeticiones y su acomodo se muestra en el esquema del invernadero (Fig. 5) en el que se utilizaron 4 mesas i.e. bloques experimentales, cada mesa de 100 cm de ancho 180 cm de largo.

Tabla 1. Tratamientos aplicados a las plántulas de *B. glabrifolia*. Las letras en cada celda se refieren a la nomenclatura utilizada para identificar a cada tratamiento: L/SN = luz/ sin nutrientes; L/NB = luz/ nutrientes bajos; L/NA = luz/ nutrientes altos; S/SN = sombra/ sin nutrientes; S/NB = sombra/ nutrientes bajos; y S/NA = sombra / nutrientes altos.

	Sin nutrientes	Nutrientes bajos	Nutrientes altos
Luz	L/SN	L/NB	L/NA
Sombra	S/SN	S/NB	S/NA

Se mantuvieron las plántulas por cuatro meses en el invernadero bajo las condiciones descritas. Se realizó un seguimiento mensual en el cual se midió la altura, diámetro basal, cobertura y número de hojas de cada plántula.

Para el montaje del experimento se aplicó un diseño de bloques (cuadro latino), que se utilizó con el fin de aleatorizar la distribución de las plántulas y por lo tanto el efecto del ambiente o factores no considerados en el experimento; además, las plantas se rotaron semanalmente dentro de sus bloques, con el mismo fin. En cada mesa se pusieron seis plántulas en sombra y seis en luz (dos de cada nivel de nutrientes), lo cual dio un total de 12 plántulas y se hicieron cuatro réplicas (es decir, cuatro mesas, en donde la mesa es concebida como una unidad muestral), dando una cantidad de 48 plántulas (Fig. 5).

Una vez concluido el experimento, se hizo una cosecha final el 9 de marzo de 2005, siguiendo el método usado para la cosecha inicial, además de la determinación del área foliar por medio de un sistema de análisis de imágenes compuesto por una cámara JVC Modelo TK-5310 y un monitor Burle ambos de E.U.A. Este sistema utiliza el programa Digital Image Analysis System versión 1.6. Con los datos obtenidos de biomasa totales y parciales se calcularon las variables de crecimiento antes mencionadas (ver pg. 21).

c) *Análisis Estadístico*. Con los cálculos de las variables se llevaron a cabo análisis de varianza (ANOVA) con el programa Statistica versión 6.0. Cada una de las variables de crecimiento (i.e. variables de respuesta) se analizó tomando en cuenta el diseño de bloques, en donde el factor RFA (con dos niveles, luz y sombra) se encontraba anidado en el bloque mesa y a su vez los nutrientes (con tres niveles: control, bajos y altos) estaban anidados en el factor radiación. Este tipo de análisis permitió evaluar el efecto del bloque, la radiación y los nutrientes sobre las variables de crecimiento, aunque no se

pudo evaluar la significancia de la interacción entre factores debido al anidamiento. El análisis de medias se hizo mediante la prueba de HSD de Tukey para los bloques que resultaron significativos.

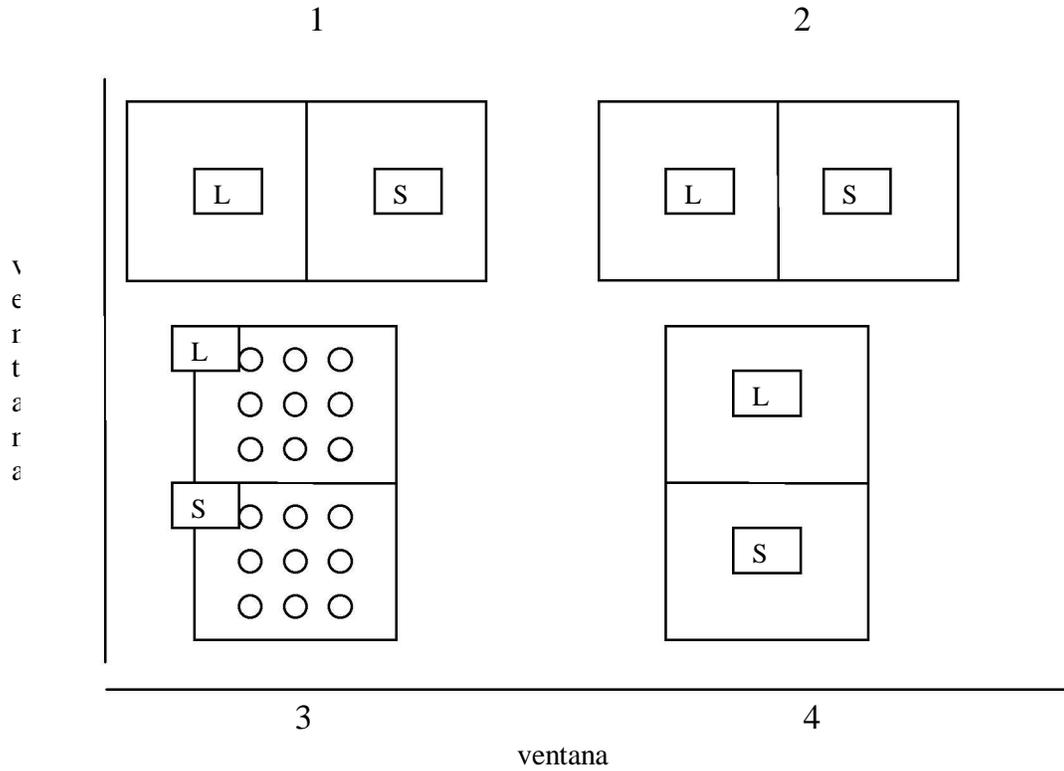


Figura 5. Esquema y fotografías de la disposición de las mesas y plántulas en el invernadero del Instituto de Geología. Cada mesa de 100 cm de ancho y 180 cm de largo estaba dividida por la mitad en dos secciones: luz y sombra. Con condiciones de RFA promedio $76.99 \mu \text{ moles m}^{-2}\text{s}^{-1}$ en la sombra al 40% y de $189.04 \mu \text{ moles m}^{-2}\text{s}^{-1}$ en la luz al 100%; temperaturas mínima de 2°C y máxima de 35°C .

Métodos de campo

- a) *Evaluación de la supervivencia de plántulas en el campo.* A mediados de octubre de 2004, en la comunidad de San Juan Bautista Jayacatlán, se recorrieron 0.5 ha dentro del bosque de 5000 ha de selva baja caducifolia y se ubicaron 86 plántulas de *Bursera glabrifolia* que germinaron en condiciones naturales durante el verano anterior (julio-septiembre de 2004). En los puntos en los que estaban las plántulas seleccionadas se midieron las condiciones de luz, justo por encima de cada plántula, para caracterizar las condiciones lumínicas en cada sitio, empleando un densitómetro esférico de la marca Forestry Suppliers, E.U.A. (que mide el porcentaje de apertura del dosel) y un cuantómetro LI-COR Modelo LI-189, E.U.A. que mide la radiación fotosintéticamente activa. Además, a cada plántula se le midió la altura, los diámetros del tallo a la base y a 1 cm de altura, el número de hojas, y se registró la presencia de herbivoría. Las plántulas se siguieron por un periodo de nueve meses durante los cuales se registraron 6 veces las variables anteriores, así como la supervivencia.
- b) *Análisis Estadístico.*

Inicialmente, se evaluó la forma que presentó la curva de supervivencia de las plántulas de *B. glabrifolia* a lo largo de los 9 meses de observación. Esta evaluación se realizó utilizando el paquete estadístico GLIM, a través de la función Weibull, que es un modelo de dos parámetros que se utiliza comúnmente en ecología para representar la manera en la que cambia el riesgo de muerte conforme pasa el tiempo. La función Weibull tiene la siguiente forma:

$$S_{(t)} = e^{-\lambda \cdot t^\alpha}$$

en donde e es la base de los logaritmos naturales; λ representa la supervivencia; t es el tiempo; y α es el riesgo de muerte. Si $\alpha=1$, el riesgo de muerte es constante

a través del tiempo, lo que representa una curva de supervivencia de Deevey de tipo II (ver Begon et al., 1996 para discusión sobre tipos de curvas de supervivencia). Por otro lado, si $\alpha > 1$ hay un incremento en el riesgo de muerte con la edad (curva de tipo I); y si $\alpha < 1$, existe un decremento en riesgo de muerte con la edad (curva de Deevey de tipo III -Crawley, 1993). Para utilizar la función Weibull en el programa GLIM se ajustaron los datos de supervivencia observados utilizando el “macro weibull” y se analizó el ajuste con una prueba de χ^2 .

Con los datos de supervivencia obtenidos, se llevó a cabo un análisis de supervivencia con el programa GLIM con el objeto de evaluar en qué medida la esperanza de vida de las plántulas se vio afectada por dos variables particulares: a) el tamaño inicial de la plántula y b) el ambiente lumínico en el que se encontraba. El tamaño de las plántulas se evaluó en términos de su volumen al inicio de la temporada (diámetro del tallo por altura, en octubre de 2004). Por otro lado, el ambiente lumínico se analizó de dos maneras: a través del porcentaje de apertura del dosel (medido con un densitómetro esférico por encima de cada plántula) y de la densidad de flujo fotónico (PPD) de radiación fotosintéticamente activa (RFA – medida con un cuantómetro). Esta evaluación del ambiente lumínico se realizó durante el periodo del 4 al 7 de octubre de 2004, entre las 10 y las 15 hrs. Estos días fueron soleados y sin presencia de nubes.

Para el análisis estadístico con el programa GLIM, la variable de respuesta fue la esperanza de vida (EV, número de días que se espera que viva una plántula). En este caso, se trata de una variable “censurada”, pues hubo individuos para los que no se determinó el momento de la muerte (i.e. en las

plántulas vivas al final del periodo de observación - Crawley, 1993). Debido a que la variable de respuesta es “número de días”, se declaró un error de tipo Poisson.

Se ajustaron dos modelos matemáticos, cada uno tomando en cuenta diferentes variables llevaron a cabo dos análisis. En el primero, las variables explicativas fueron el % de apertura del dosel (en término lineal y en un término cuadrático), el tamaño inicial de la plántula (volumen) y las interacciones entre ellas:

$$EV = \text{dosel} + \text{volumen} + \text{dosel}^2 + (\text{dosel} * \text{volumen}) + (\text{dosel}^2 * \text{volumen}) + (\text{error})$$

En el segundo modelo, las variables explicativas fueron la radiación fotosintéticamente activa (también como término lineal y como término cuadrático), el tamaño inicial de la plántula (volumen) y las interacciones entre ellas:

$$EV = \text{RFA} + \text{volumen} + \text{RFA}^2 + (\text{RFA} * \text{volumen}) + (\text{RFA}^2 * \text{volumen}) + (\text{error})$$

Es decir, la única diferencia entre los dos modelos fue que la variable que representó las condiciones lumínicas fue distinta. El efecto de cada una de las variables explicativas sobre la variable de respuesta se evaluó a partir de la disminución en la varianza explicada por el modelo al eliminar cada uno de los términos de la ecuación. El nivel de significancia de esta disminución se evaluó con una χ^2 con 1 grado de libertad.

Capítulo 3

RESULTADOS

a) Seguimiento mensual del crecimiento de las plántulas de *B. glabrifolia* en invernadero:

A partir de la medición mensual del tamaño de las plántulas que se mantuvieron en el invernadero, se pudo evaluar el efecto de los tres niveles de nutrientes, así como los dos niveles de RFA a través del tiempo. La trayectoria que siguieron las variables de crecimiento evaluadas (diámetro del tallo, altura, cobertura, número de hojas) se muestra de manera gráfica a través de los cinco muestreos que se llevaron a cabo durante los 125 días de experimentación (aproximadamente 4 meses) (Figs. 6 a 9). Los análisis estadísticos se llevaron a cabo comparando sólo los valores iniciales contra los valores finales de las variables evaluadas, como se verá más adelante.

Las plantas no vieron afectadas su tasa de incremento en altura por los diferentes niveles de nutrientes aplicados ($F=0.63$; g.l.=21,4; $P=0.64$), tampoco por los dos niveles de radiación ($F=0.99$; g.l.=21,4; $P=0.43$); el efecto del bloque tampoco fue significativo ($F= 0.60$; g.l.=21,3; $P=0.62$). Sin embargo se observó un incremento ligeramente mayor en la altura de las plantas que estuvieron bajo la malla de sombra en comparación con las sometidas a 100% de radiación (Tabla 2). Además, las plantas que estuvieron sometidas al tratamiento de nutrientes bajos mostraron una tendencia hacia un mayor incremento en la altura en comparación con las control o las de nutrientes altos (Tabla 2). El incremento más marcado en altura se presentó después de 80 días de experimentación en todos los tratamientos (Fig. 6).

Tabla 2. Promedio (\pm desviación estándar) de la tasa relativa de incremento en la altura observada en las plántulas de *B. glabrifolia* sometidas a: a) diferentes niveles de radiación lumínica y b) diferentes niveles de nutrientes.

a)		b)	
Radiación	Tasa relativa de incremento en la altura $\text{cm cm}^{-1}\text{día}^{-1}$	Nutrientes	Tasa relativa de incremento en la altura $\text{cm cm}^{-1}\text{día}^{-1}$
100%	3.14 ± 2.61	Sin nutrientes	2.79 ± 2.78
40%	3.64 ± 2.31	1g	4.05 ± 2.36
		10g	3.39 ± 2.11

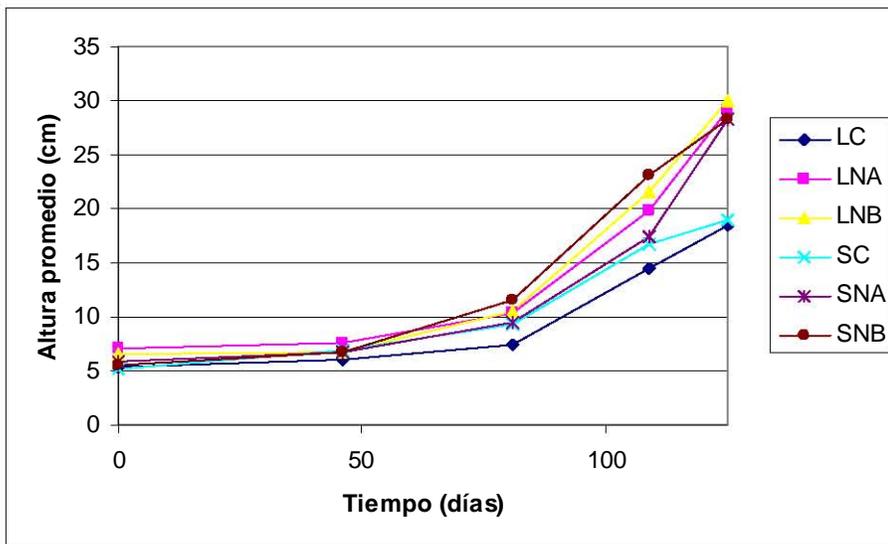


Figura 6. Efecto de los tratamientos sobre la altura promedio de las plántulas de *B. glabrifolia* a lo largo de 125 días de experimentación. La nomenclatura de los tratamientos es de acuerdo con la Tabla 1 (Ver anexo para valores promedio y desviaciones estándar).

Diámetro basal: Las plantas de *B. glabrifolia* no se vieron afectadas en la tasa de incremento del diámetro basal por los diferentes niveles de nutrientes ($F=0.55$; $g.l.=21,4$; $P=0.69$), y tampoco la RFA tubo un efecto significativo ($F=1.82$; $g.l.=21,4$; $P=0.16$); sin embargo, si lo hubo del bloque ($F=3.34$; $g.l.=21,3$; $P=0.03$). Se observó una tendencia a un mayor incremento en el diámetro basal en las plantas con radiación

lumínica del 100% en comparación con aquéllas con 40%. Las plantas que estuvieron sometidas a nutrientes bajos mostraron una tendencia hacia un mayor incremento en el diámetro basal en comparación con los otros dos tratamientos de nutrientes (Tabla 3). Las plantas que alcanzaron los valores absolutos de diámetro basal más altos fueron las del tratamiento 100% de radiación y nutrientes bajos (Fig. 7).

Tabla 3. Promedio (\pm desviación estándar) de la tasa relativa de incremento en el diámetro basal observada en las plántulas de *B. glabrifolia* sometidas a: a) diferentes niveles de radiación lumínica y b) nutrientes.

a)		b)	
Radiación	Tasa relativa de incremento en el diámetro basal $\text{mm mm}^{-1}\text{día}^{-1}$	Nutrientes	Tasa relativa de incremento en el diámetro basal $\text{mm mm}^{-1}\text{día}^{-1}$
100%	1.95 ± 1.02	Sin nutrientes	1.61 ± 1.06
40%	1.29 ± 0.68	1g	1.70 ± 0.67
		10g	1.51 ± 1.01

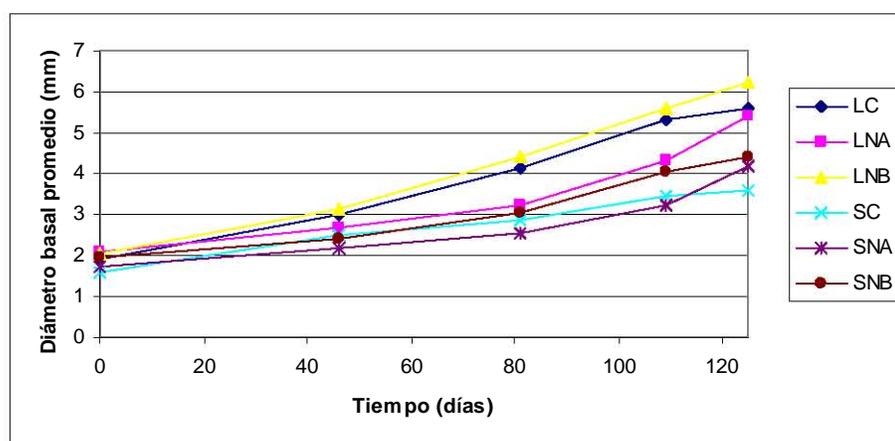


Figura 7. Efecto de los tratamientos sobre el diámetro basal de las plántulas de *B. glabrifolia* a lo largo de 125 días de experimentación. La nomenclatura de los tratamientos es de acuerdo con la Tabla 1 (Ver anexo para valores promedio y desviaciones estándar).

Cobertura: Las plántulas de mostraron una tendencia hacia una mayor cobertura final con el tratamiento de sombra y nutrientes bajos (Fig. 8). Sin embargo, los niveles de nutrientes no tuvieron efecto en la tasa de incremento de la cobertura ($F=0.88$; g.l.=21,4; $P=0.49$), ni tampoco los niveles de radiación ($F=1.00$; g.l.=21,4; $P=0.42$); el efecto del bloque tampoco fue significativo ($F=0.73$; g.l.=21,3; $P=0.54$). Sin embargo, se observó una tendencia hacia una mayor tasa de incremento en la cobertura en las plantas que estuvieron en la sombra que en aquellas bajo el 100% de radiación. Por otro lado, las plantas con niveles bajos de nutrientes mostraron una tendencia hacia un mayor incremento en la cobertura en comparación con los otros tratamientos (Tabla 4).

Tabla 4. Promedio (\pm desviación estándar) de la tasa de incremento en la cobertura observada en las plántulas de *B. glabrifolia* sometidas a: a) diferentes niveles de radiación lumínica y b) diferentes niveles de nutrientes.

a)		b)	
Radiación	Tasa de incremento en la cobertura $\text{cm cm}^{-1}\text{día}^{-1}$	Nutrientes	Tasa de incremento en la cobertura $\text{cm cm}^{-1}\text{día}^{-1}$
100%	9.47 ± 8.24	Sin nutrientes	11.52 ± 8.53
40%	14.40 ± 9.66	1g	14.15 ± 12.28
		10g	10.21 ± 5.77

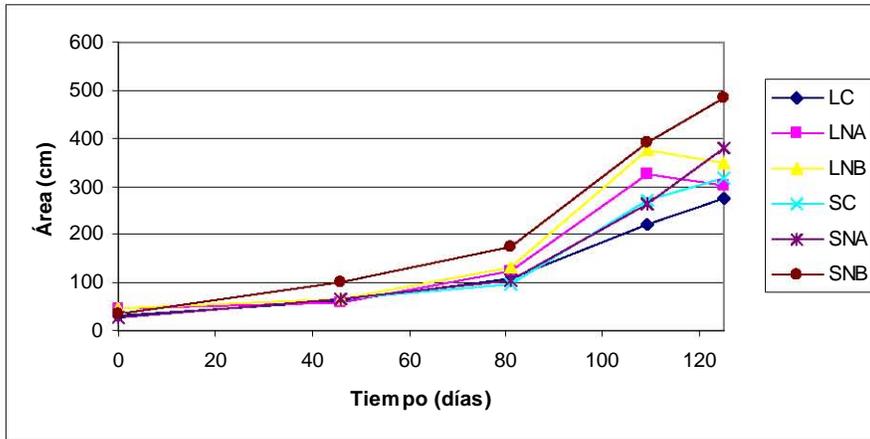


Figura 8. Efecto de los tratamientos sobre la cobertura de las plántulas de *B. glabrifolia* a lo largo de 125 días de experimentación. La nomenclatura de los tratamientos es de acuerdo con la Tabla 1 (Ver anexo para valores promedio y desviaciones estándar).

Número de hojas: Hacia el final del experimento las plántulas de *B. glabrifolia* contaban con entre 14 y 19 hojas. Las plántulas que produjeron un mayor número de hojas fueron las del tratamiento de sombra con nutrientes bajos (Fig. 9). Sin embargo, el incremento de las hojas de las plantas no se vio afectado por los niveles de nutrientes aplicados ($F=1.38$; g.l.= 21, 4; $P=0.27$), ni por los dos niveles de radiación ($F=2.01$; g.l.= 21,4; $P=0.12$). El efecto del bloque experimental tampoco fue significativo ($F=0.12$; g.l.=21,3; $P=0.95$). Se observó una ligera tendencia hacia una mayor tasa de incremento en el número de hojas en las plantas que estuvieron sometidas a 40% de radiación lumínica en comparación con aquellas que estuvieron a 100% (Tabla 5). Además, las plantas que estuvieron sometidas a niveles bajos de nutrientes mostraron una tendencia hacia una tasa de incremento en el número de hojas ligeramente mayor (Tabla 5).

Tabla 5. Promedio (\pm desviación estándar) de la tasa relativa de incremento en el número de hojas observada en las plántulas de *B. glabrifolia* sometidas a: a) diferentes niveles de radiación lumínica y b) diferentes niveles de nutrientes.

a)		b)	
Radiación	Tasa relativa de incremento en el número de hojas (hojas/hojas/día)	Nutrientes	Tasa relativa de incremento en el número de hojas (hojas/hojas/día)
100%	0.74 ± 0.54	Control	0.80 ± 0.44
40%	1.21 ± 0.61	1g	1.10 ± 0.51
		10g	1.06 ± 0.85

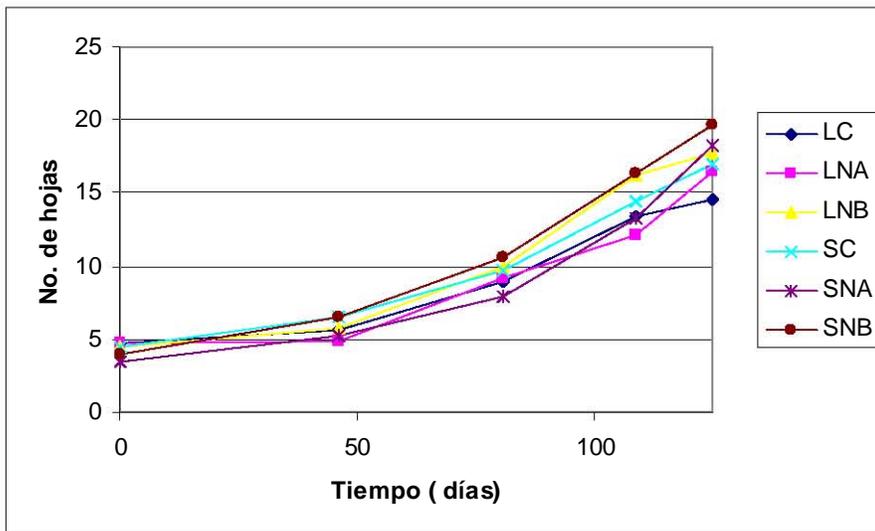


Figura 9. Efecto de los tratamientos sobre el número de hojas de las plántulas de *B. glabrifolia* a lo largo de 125 días de experimentación. La nomenclatura de los tratamientos es de acuerdo a la Tabla 1.

b) Análisis clásico de crecimiento:

Peso seco: La biomasa final de las plantas de *B. glabrifolia* no se vio afectada por los niveles de nutrientes aplicados ($F=0.90$; g.l.= 21, 4; $P=0.47$), ni por los niveles de radiación lumínica ($F=1.26$; g.l.= 21,4; $P=0.31$). El efecto del bloque experimental sobre esta variable tampoco fue significativo ($F=1.57$; g.l.=21,3; $P=0.22$). Se observó una mínima tendencia hacia un mayor peso seco en las plantas que estuvieron sometidas a

100% de radiación lumínica en comparación con aquellas que estuvieron bajo la malla de sombra (Tabla 6). Las plantas que estuvieron sometidas a un nivel bajo de nutrientes (i.e. 1g de osmocote) mostraron una tendencia hacia una mayor acumulación de biomasa en comparación con las de los otros tratamientos (Tabla 6).

Tabla 6. Promedio (\pm desviación estándar) del peso seco final (al cabo de 125 días de experimento) de las plántulas de *B. glabrifolia* sometidas a diferentes niveles de radiación lumínica (a) y diferentes niveles de nutrientes (b).

a)		b)	
Radiación	Biomasa (g)	Nutrientes	Biomasa (g)
100%	3.246 \pm 2.440	Sin nutrientes	1.973 \pm 1.471
40%	2.217 \pm 1.469	1g	3.237 \pm 1.955
		10g	3.020 \pm 2.546

Tasa relativa de crecimiento (TRC): Esta variable no se vio afectada por los diferentes niveles de nutrientes aplicados ($F=0.72$; g.l.=21, 4; $P=0.58$), ni por los niveles de radiación lumínica ($F=1.14$; g.l.= 21,4; $P=0.36$). El efecto del bloque experimental tampoco fue significativo ($F=1.36$; g.l.= 21,3; $P=0.28$). Se observó una ligera tendencia hacia una mayor tasa de crecimiento relativo en las plantas que estuvieron sometidas al 100% de la radiación lumínica en comparación con aquellas que estuvieron bajo la malla de sombra (Tabla 7). Además, las que estuvieron sometidas a niveles bajos de nutrientes mostraron una tendencia hacia una mayor tasa de crecimiento ligeramente mayor (Tabla 7).

Tabla 7. Promedio (\pm desviación estándar) de la tasa relativa de crecimiento observada en las plántulas de *B. glabrifolia* sometidas a diferentes niveles de radiación lumínica (a) y diferentes niveles de nutrientes (b).

a)		b)	
Radiación	Tasa Relativa de Crecimiento $\text{g g}^{-1}\text{día}^{-1}$	Nutrientes	Tasa Relativa de Crecimiento $\text{g g}^{-1}\text{día}^{-1}$
100%	0.026 ± 0.007	Sin nutrientes	0.023 ± 0.006
40%	0.023 ± 0.007	1g	0.026 ± 0.007
		10g	0.025 ± 0.007

Área foliar: Esta variable resultó afectada por los diferentes niveles de nutrientes aplicados ($F=1.55$; g.l.= 21, 4; $P=0.22$), y tampoco por los niveles de radiación lumínica ($F=0.98$; g.l.= 21,4; $P=0.43$). El efecto del bloque experimental sobre esta variable tampoco fue significativo ($F=0.83$; g.l.=21,3; $P=0.48$). Se observó una ligera tendencia hacia una mayor área foliar en las plantas que estuvieron sometidas a 40% de radiación lumínica en comparación con aquellas que estuvieron bajo 100% (Tabla 8). Las plantas que estuvieron sometidas a un nivel bajo de nutrientes mostraron una tendencia hacia una mayor área foliar en comparación con las de los otros tratamientos (Tabla 8).

Tabla 8. Promedio (\pm desviación estándar) del área foliar de las plántulas de *B. glabrifolia* sometidas a diferentes niveles de radiación lumínica (a) y diferentes niveles de nutrientes (b).

a)		b)	
Radiación	Área Foliar (cm^2)	Nutrientes	Área Foliar (cm^2)
100%	259.6 ± 199.0	Sin nutrientes	214.1 ± 152.1
40%	345.6 ± 210.8	1g	375.6 ± 220.5
		10g	328.6 ± 223.6

Área foliar específica (AFE): Esta variable sí se vio afectada por los niveles de nutrientes aplicados ($F=17.13$; g.l.=21,4; $P=0.000002$), así como por la radiación ($F=23.61$; g.l.=21,4; $P<0.0001$). En este caso el efecto del bloque también resultó significativo ($F= 22.09$; g.l.=21,3; $P=0.000001$). Al analizar los datos con una prueba *post hoc* (prueba de HSD de Tukey) se observó que el bloque que mostraba las diferencias era el de la mesa 4 (ver anexo 2). Se observó una mayor AFE en las plantas que estuvieron bajo una radiación lumínica de 40% en comparación con las sometidas al 100% de RFA. Las plantas que estuvieron sometidas a niveles bajos de nutrientes mostraron una mayor área foliar específica, así como aquellas que se encontraban en el bloque número 4 (Tabla 9).

Tabla 9. Promedio (\pm desviación estándar) del área foliar específica observada en las plántulas de *B. glabrifolia* sometidas a diferentes niveles de radiación lumínica (a), nutrientes (b).

a)		b)	
Radiación	AFE (cm ² /g)	Nutrientes	AFE (cm ² /g)
100%	219.7 \pm 118.7	Sin nutrientes	253.4 \pm 60.7
40%	299.8 \pm 32.2	1 g	284.0 \pm 139.9
		10 g	243.7 \pm 61.2

Tasa de peso foliar (TPF): Las plantas no se vieron afectadas en su TPF por los niveles de nutrientes aplicados ($F=0.39$; g.l.=21,4; $P=0.81$), ni por el efecto del bloque experimental ($F=1.13$; g.l.=21,3; $P=0.30$). Sin embargo, sí hubo un efecto significativo de la radiación lumínica ($F=8.63$; g.l.=21,4; $P=0.00027$). La tasa de peso foliar fue mayor en las plantas que estuvieron bajo sombra en comparación con las sometidas al 100% de la RFA (Tabla 10).

Tasa de área foliar (TAF): Esta variable resultó afectada por los niveles de nutrientes aplicados ($F=0.65$; g.l.=21,4; $P=0.64$), ni por el efecto del bloque ($F=0.76$; g.l.=21,3; $P=0.53$). Sin embargo, sí hubo un efecto significativo de la radiación ($F=17.68$; g.l.=21,4; $P=0.000002$). Se observó una mayor tasa de área foliar en las plantas que estuvieron bajo la malla de sombra en comparación con las sometidas al 100% RFA (Tabla 11). Las plantas que estuvieron sometidas a niveles medios de nutrientes mostraron una tendencia no significativa hacia una mayor tasa de área foliar en comparación con los otros dos niveles de nutrientes (Tabla 11).

Tabla 10. Promedio (\pm desviación estándar) de la tasa de peso foliar de las plántulas de *B. glabrifolia* sometidas a diferentes niveles de radiación lumínica (a) y diferentes niveles de nutrientes (b).

a)		b)	
Radiación	TPF (g/g/día)	Nutrientes	TPF (g/g/día)
100%	0.34 \pm 0.3	Sin nutrientes	0.42 \pm 0.13
40%	0.54 \pm 0.1	1 g	0.45 \pm 0.15
		10 g	0.45 \pm 0.16

Tabla 11. Promedio (\pm desviación estándar) de la tasa de área foliar de las plántulas de *B. glabrifolia* sometidas a diferentes niveles de radiación lumínica (a) y diferentes niveles de nutrientes (b).

a)		b)	
Radiación	TAF (cm ² /g)	Nutrientes	TAF (cm ² /g)
100%	73.73 \pm 37.31	Sin nutrientes	111.08 \pm 51.81
40%	160.38 \pm 54.92	1 g	126.91 \pm 57.19
		10 g	116.42 \pm 58.60

Cociente raíz/ vástago (R/V): En general, las plántulas produjeron una mayor proporción de biomasa aérea que de biomasa radicular, lo que se hace patente por el hecho de que todos los valores de la relación R/V fueron mucho menores que uno. Este cociente no se vio afectado por los niveles de nutrientes aplicados ($F= 1.06$; g.l.= 21, 4; $P=0.39$), ni por la radiación lumínica ($F=0.62$; g.l.= 21,4; $P=0.65$); pero el efecto del bloque experimental sí fue significativo ($F=3.20$; g.l.=21,3; $P=0.04$). Se observó una ligera tendencia hacia una mayor inversión proporcional de biomasa hacia la parte aérea en las plantas que estuvieron sometidas al 100% de la RFA en comparación con aquellas que estuvieron al 40% (Tabla 12); por otro lado, las plantas que estuvieron sometidas a mayores niveles de nutrientes mostraron una tendencia hacia un mayor crecimiento relativo de la parte aérea en comparación con las que estuvieron en nutrientes bajos y sin nutrientes (Tabla 12).

Tabla 12. Promedio (\pm desviación estándar) del cociente raíz/vástago de las plántulas de *B. glabrifolia* sometidas a diferentes niveles de radiación lumínica (a) y diferentes niveles de nutrientes (b).

a)		b)	
Radiación	R/V	Nutrientes	R/V
100%	0.179 \pm 0.057	Sin nutrientes	0.185 \pm 0.113
40%	0.150 \pm 0.097	1 g	0.165 \pm 0.054
		10 g	0.140 \pm 0.053

Variable K: Esta variable no se vio afectada por los diferentes niveles de nutrientes ($F= 0.94$; g.l.= 21, 4; $P=0.45$), ni de radiación lumínica aplicados ($F= 1.03$; g.l.= 21, 4; $P=0.41$); pero el efecto del bloque experimental sí fue significativo ($F= 4.64$; g.l.= 21, 3; $P=0.01$). Sin embargo, puede decirse que el crecimiento de la raíz fue ligeramente más rápido en las plantas sometidas a mayor RFA. Por otro lado, las plantas que estuvieron

sometidas a mayores niveles de nutrientes mostraron una tendencia no significativa hacia una velocidad de crecimiento mayor de la parte aérea que de la raíz, en comparación con las que estuvieron con bajos nutrientes y sin nutrientes (Tabla 13).

Tabla 13. Promedio (\pm desviación estándar) de los valores de la variable K para las plántulas de *B. glabrifolia* sometidas a diferentes niveles de radiación lumínica (a) y diferentes niveles de nutrientes (b).

a)		b)	
Radiación	K	Nutrientes	K
100%	1.4554 \pm 0.3306	Sin nutrientes	1.5846 \pm 0.3204
40%	1.5595 \pm 0.4978	1 g	1.4681 \pm 0.3685
		10 g	1.4653 \pm 0.5619

c) Análisis de supervivencia en condiciones naturales:

La supervivencia de las plántulas en condiciones naturales, al cabo de 9 meses de observación, fue de 11.63%. Este periodo abarcó del mes de octubre de 2004, en donde se tenían 86 plántulas vivas, al mes de julio de 2005, cuando sólo 10 quedaban vivas (9 meses en total) (Fig. 10).

Por medio de la función Weibull se determinó que el valor del parámetro α fue de 1.08. El ajuste de los datos a la función fue bueno ($\chi^2 = 5.69$; g.l.=1; P = 0.1706), lo que indica que la curva de supervivencia se ajusta al tipo II, es decir, el valor de α no puede considerarse como distinto de $\alpha = 1$.

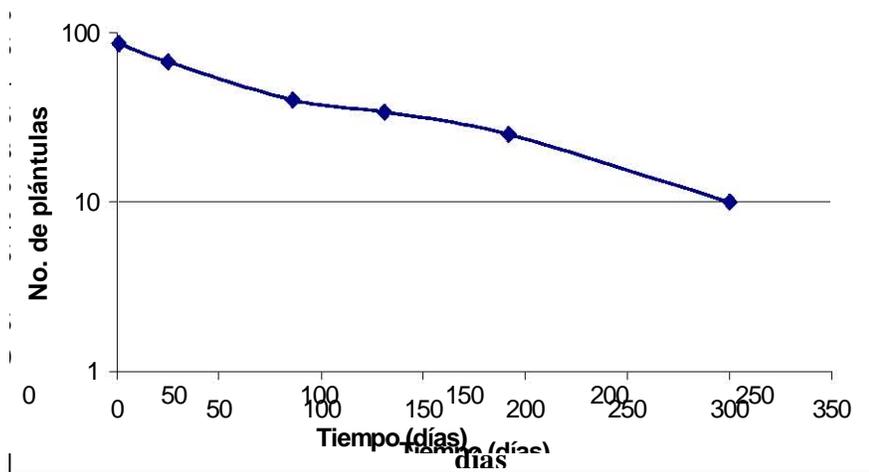


Figura 10. Curva de supervivencia de las plántulas de *B. glabrifolia* evaluadas a lo largo de 9 meses. El día 0 corresponde al 4 de octubre de 2005 y el día 300 al 21 de julio de 2005.

Con respecto al primer modelo que incluyó a la variable lumínica en la forma de apertura del dosel, el modelo completo tuvo una devianza de 112.99. Al eliminar la interacción (dosel² * volumen), se vio que la disminución de la varianza explicada por el modelo no fue significativa ($\chi^2 = 0.02524$; g.l.=1; P=0.80738), por lo que esta variable no tuvo un efecto significativo en la esperanza de vida de las plántulas; la interacción (dosel * volumen) tampoco fue significativa ($\chi^2 = 1.281$; g.l.=1; P=0.2557). El efecto del tamaño inicial de las plántulas (volumen) sobre la esperanza de vida fue significativo ($\chi^2 = 2.972$; g.l.=1; P=0.0147). La esperanza de vida de las plántulas fue mayor al aumentar la apertura del dosel.

Con respecto al segundo modelo (que incluyó a la variable lumínica en la forma de radiación fotosintéticamente activa (RFA), el modelo completo tuvo una devianza de 96.159. Al eliminar la interacción (volumen * radiación²), la disminución de la varianza explicada por el modelo no fue significativa ($\chi^2 = 1.996$; g.l.=1; P=0.2002). Sin embargo, la variable RFA tuvo un efecto significativo sobre la esperanza de vida ($\chi^2 = 5.849$; g.l.=1; P=0.0155), así como el tamaño inicial de las plántulas (volumen), ($\chi^2 =$

4.234; $g.l.=1$; $P=0.0396$). La esperanza de vida fue mayor a mayores valores del volumen inicial de la plántula y a mayores valores de radiación lumínica (RFA)(Figura 11).

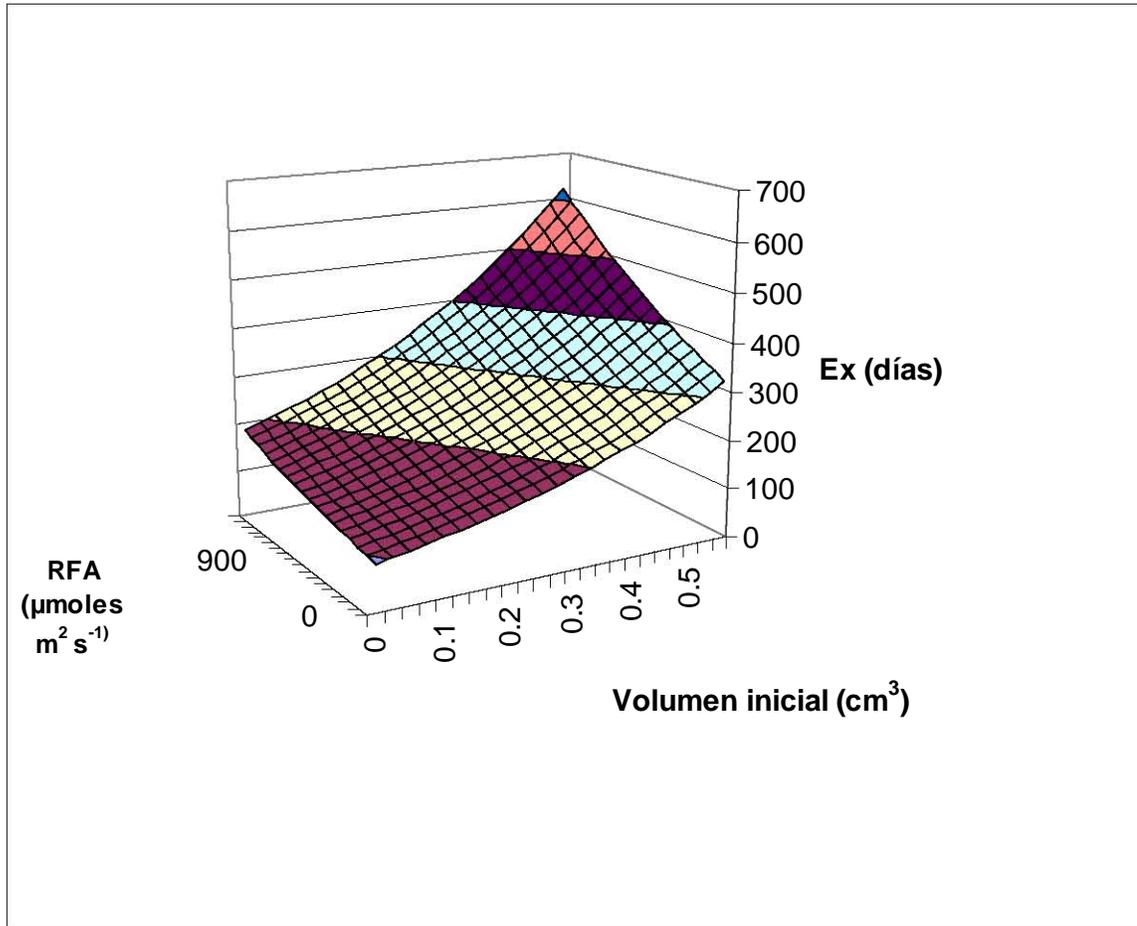


Figura 11. Función que proyecta la esperanza de vida (Ex) de las plántulas de *B. glabrifolia*, de acuerdo con su volumen inicial y con las condiciones de radiación (RAF) en las que se encuentran, según el patrón mostrado por los datos de supervivencia en el campo.

Capítulo 4

DISCUSIÓN

El presente trabajo se llevó a cabo con el fin de contribuir a la conservación de las selvas bajas, pues en estos ecosistemas se presenta una alta tasa de deforestación y cambio de uso de suelo (Murphy y Lugo, 1986; Janzen, 1988; Trejo y Dirzo, 2000), además de la extracción de varias de las especies que la conforman; una de ellas es *Bursera glabrifolia*. En este contexto, es fundamental conocer aspectos básicos de la biología de estas especies y su relación con el ambiente, con el objeto de contribuir a su mejor manejo y explotación. Los análisis presentados en esta tesis ponen de manifiesto algunas de las características del crecimiento temprano de *B. glabrifolia* en condiciones controladas y evalúan el efecto de algunos factores en su supervivencia en condiciones naturales. A continuación se discuten los principales resultados obtenidos y se analizan en este contexto con el objeto de coadyuvar a un manejo adecuado de *B. glabrifolia*.

a) Experimento de invernadero

Los resultados del experimento de invernadero y el análisis de crecimiento de las plántulas de *B. glabrifolia* bajo diferentes condiciones ambientales, pusieron de manifiesto información relevante sobre sus respuestas de crecimiento, tanto en lo que se refiere a la velocidad a la que se acumula la biomasa y a la asignación diferencial a raíces y partes aéreas, como en lo que respecta a la plasticidad de la calidad de las hojas de esta especie en respuesta a los diferentes niveles de luz y nutrientes. Se evaluó el efecto de la luz y los nutrientes puesto que estos factores varían de manera importante, tanto espacial como temporalmente, en condiciones naturales (Harper, 1977; Chapin, 1980; Vazquez-Yañez *et al.*, 1990), particularmente en ambientes como las selvas bajas

caducifolias (Murphy y Lugo, 1986; Rincón y Huante, 1993; Rincón y Huante, 1994; Huante *et al.*, 1995). Así, se consideró importante conocer la tolerancia que tiene la especie estudiada a la variación en estos factores durante las fases iniciales de su ciclo de vida.

La RFA es un recurso fundamental para el crecimiento de las plántulas y se ha observado que algunas especies arbóreas de selva baja son altamente sensibles a cambios en este factor (Huante y Rincón, 1988; Ceccon *et al.*, 2003). Al analizar los datos obtenidos en el experimento de crecimiento en condiciones controladas, se observó que las plántulas de *Bursera glabrifolia* se vieron afectadas significativamente por los niveles de luz y nutrientes, pero sólo en las variables de crecimiento que se refieren a la calidad de las hojas: el Área Foliar Específica (AFE), la Tasa de Área Foliar (TAF) y la Tasa de Peso Foliar (TPF). Las plántulas mostraron mayores valores de AFE y de TAF en condiciones de sombra en comparación con los valores que alcanzaron en condiciones de mayor exposición a la radiación lumínica, tal y como se ha reportado en otros trabajos (Percy *et al.*, 1989; Huante y Rincón, 1993; Lambers *et al.*, 1998). La marcada estacionalidad de la lluvia en las selvas bajas es bien conocida. Esto lleva a que muchas de las especies que ahí se encuentran sean caducifolias, incluyendo a las del género *Bursera*. El hecho de que la especie en estudio haya mostrado plasticidad en la calidad de sus hojas en respuesta a diferentes niveles de RFA, sugiere que tiene la capacidad de responder ante la variación espacial en la abundancia de este recurso al interior de la selva, ajustando su capacidad de fijar CO₂ a lo largo de gradientes lumínicos y optimizando así la captura de radiación lumínica. A su vez, el hábito caducifolio de ésta y otras especies de selva baja, le permiten ser eficiente en el uso del agua, que es el recurso más limitante durante buena parte del año.

En condiciones de sombra, las hojas producidas son más grandes y delgadas, lo que permite a la plántula ser más eficiente en la captación de luz. En contraste, si las plántulas reciben una radiación más intensa, producen hojas más pequeñas y gruesas. De no tener plasticidad en cuanto a la calidad de sus hojas, las plántulas de *B. glabrifolia* no serían capaces de explotar el recurso lumínico de manera eficiente a lo largo de las diferentes condiciones lumínicas que experimentan en los diferentes micrositios en donde se encuentran y, por lo tanto, su ocupación del espacio a nivel local se vería afectada.

Por otro lado, la disponibilidad de nutrientes en las selvas bajas suele ser reducida (Sánchez, 1976; Singh et al., 1989) y suelen encontrarse distribuidos heterogéneamente en el espacio (Becker et al., 1988; Grubb, 1989; Brown, 1994).

En cuanto al efecto de los nutrientes, no se observó una respuesta significativa, aunque hubo una tendencia hacia una mayor asignación de biomasa a las partes aéreas al incrementarse la disponibilidad de nutrientes, por ejemplo en la variable R/V (Tabla 12). Estos factores determinan en mayor medida el éxito de las plántulas en este tipo de ecosistemas.

En lo que se refiere a las demás variables de crecimiento evaluadas, se observó que las plántulas de *B. glabrifolia* son poco plásticas en su capacidad de respuesta ante diferentes condiciones de RFA y nutrientes, pues no se vieron afectadas por los tratamientos.

En resumen, en el experimento de crecimiento se observó lo siguiente:

1. La biomasa final de las plántulas no varió de manera significativa en respuesta a los tratamientos lumínicos o de nutrientes, aunque hubo una tendencia hacía una mayor biomasa en el tratamiento con mayor radiación y niveles bajos de nutrientes, denotando poca plasticidad. En el campo estas son las condiciones en las que generalmente se

desarrolla *B. glabrifolia*, pues las selvas bajas son ambientes en los que domina una alta radiación lumínica y suelos pobres en nutrientes.

2. La tasa relativa de crecimiento (TRC), tampoco mostró una respuesta significativa ante los diferentes niveles de RFA y de nutrientes. Sin embargo, se observó una tendencia hacia una mayor TRC cuando estuvieron sometidas al 100% de RFA y a niveles bajos de nutrientes, de forma similar a la tendencia observada en términos de la acumulación de biomasa.

3. En cuanto al cociente raíz/vástago (R/V), no se encontraron diferencias significativas por efecto de los diferentes niveles de RFA o nutrientes. De acuerdo con la información reportada en la literatura, generalmente se observa una mayor asignación de biomasa hacia las partes de la planta encargadas de obtener los recursos que se encuentran más limitados (Chapin, 1991; Strauss-de Benedetti y Bazzas, 1991; Grime, 1991; Chapin et al., 1993). En este caso, a menores concentraciones de nutrientes efectivamente se observó una tendencia hacia una mayor asignación de biomasa a la raíz, que es el órgano dedicado a la captación de estos recursos. La respuesta de la variable K (que no se refiere a la biomasa, sino a las tasas de crecimiento de cada parte) fue similar a la obtenida para R/V. Sin embargo, la variación de R/V y K en respuesta a los diferentes tratamientos no fue significativa, lo que sugiere que las plántulas de *B. glabrifolia* tienen una plasticidad reducida en estas variables, lo que podría restringir su capacidad de explotación de micrositios ricos en nutrientes en el suelo. Este comportamiento puede ser producto de su evolución en ambientes limitados en nutrientes (Grime, 1994). Aún cuando en el experimento no se aplicó ningún tratamiento que contemplara una ausencia absoluta de nutrientes (debido a que las plantas se sembraron en una mezcla de suelo y vermiculita), la adición de fertilizante debió de haber causado un aumento muy notable en los nutrientes disponibles para las plantas, por lo que se esperaba que su

respuesta de crecimiento ante estas condiciones fuera clara. Es importante hacer notar que durante la cosecha de las plántulas, se encontraron fragmentos de fertilizante en el sustrato, ya que éstos no lograron disolverse por completo en el tiempo que duró el experimento. Por lo tanto, puede ser que la cantidad de nutrientes liberados no haya sido suficiente como para que se tradujera en diferencias importantes en el crecimiento y en la asignación diferencial de biomasa (lo que se podría detectar en el cociente R/V), y por lo tanto, que los resultados sólo muestren una tendencia hacia una mayor asignación de biomasa a las raíces cuando los nutrientes son más limitados.

4. En cuanto al área foliar (AF) se observó que fue similar en condiciones de alta radiación y de sombra, y que los diferentes niveles de nutrientes tampoco tuvieron un efecto sobre esta variable. Sin embargo, hubo una tendencia hacia una mayor área foliar cuando las plántulas se mantuvieron en condiciones de sombra y nutrientes bajos. El hecho de que el tratamiento en el que se encontraron los valores más altos de área foliar fue el mismo en el que se obtuvo la mayor TRC y la mayor biomasa, muestra que estos tres valores están relacionados.

La capacidad de forrajeo de plantas de distintas especies es también diferente, siendo las especies de rápido crecimiento aquellas con mayor capacidad plástica para “buscar” y explotar parches ricos en recursos (Grime et al., 1986; Caldwell, 1994). El comportamiento del cociente R/V en *B. glabrifolia* indica que no es una especie con estas características; más bien, su capacidad de explorar y explotar los parches de abundancia de nutrientes en el Suelo parece limitada. Por otra parte, al hacer una comparación entre el crecimiento de *B. glabrifolia* y el de otras especies de selvas bajas, observamos que el de la primera tiende a ser lento, lo cual reafirma que no es una especie que pueda considerarse como competitiva (Tabla 17).

Así, la ausencia de respuestas significativas ante los factores experimentales para la mayoría de las variables de crecimiento sugiere que *B. glabrifolia* presenta un crecimiento más bien conservador y poco plástico, característico de las especies tolerantes al estrés (*sensu* Grime, 1979), pues es probable que haya evolucionado en ambientes con baja disponibilidad de nutrientes y agua debido a la marcada estacionalidad de las lluvias y los altos índices de evotranspiración durante la época de secas en las selvas bajas (Grime y Hunt, 1975; Chapin, 1988; Grime, 1991). Sin embargo, sí mostró plasticidad en cuanto a la calidad de sus hojas en respuesta a variaciones en el recurso lumínico.

Tabla 17. Tasa relativa de crecimiento (TRC) de especies arbóreas de las selvas bajas caducifolias.

Especie	Familia	TRC _L en radiación alta (g/g/día)	TRC _S en sombra (g/g/día)	Índice de plasticidad (TRC _L /TRC _S)	Ref.*
<i>Celaenodendron mexicanum</i>	Euphorbiaceae	0.007	0.004	1.75	1
<i>Conzattia multiflora</i>	Leguminosae	0.016	0.009	1.78	2
<i>Bursera glabrifolia</i>	Burseraceae	0.026	0.023	1.13	3
<i>Trichilia trifolia</i>	Meliaceae	0.047	0.040	1.18	1
<i>Caesalpinia eriostachys</i>	Leguminosae	0.059	0.048	1.23	1
<i>C. platyloba</i>	Leguminosae	0.066	0.058	1.14	1
<i>Plumeria rubra</i>	Apocynaceae	0.091	0.056	1.62	1
<i>Apoplanesia paniculata</i>	Leguminosae	0.118	0.078	1.51	1
<i>Cordia alliodora</i>	Boraginaceae	0.121	0.084	1.44	1
<i>Cochlospermum vitifolium</i>	Cochlospermaceae	0.021	0.092	0.23	1
<i>Ipomoea wolcottiana</i>	Convolvulaceae	0.137	0.089	1.54	1
<i>Heliocarpus pallidus</i>	Tiliaceae	0.210	0.184	1.14	1

* Referencias: 1= Huante y Rincón (1988); 2 = Tobón (2005); 3 = el presente estudio.

En la Tabla 17 se puede observar que distintas especies arbóreas de selvas bajas difieren en cuanto a su tasa de crecimiento. Por ejemplo, *Celaenodendron mexicanum* tiene un crecimiento conservador, mientras que las plántulas de *Heliocarpus pallidus* son de rápido crecimiento (Huante y Rincón, 1998). Por su parte, *B. glabrifolia* presenta valores más bien bajos de TRC y el contraste entre los valores altos y los bajos de TRC no son tan marcados como en otras especies. Según Lambers et al. (1988), independientemente de si las condiciones son favorables o desfavorables, las especies de lento crecimiento seguirán aproximadamente el mismo ritmo de crecimiento y patrón de asignación de biomasa, mientras que las de rápido crecimiento aprovecharán las "oportunidades" que presentan las condiciones favorables creciendo con rapidez (Grime, 1979, 1991, 1994; Chapin, 1980, 1988; Strauss-de Benedetti y Bazzas, 1991). De acuerdo con estos resultados, podría sugerirse que *B. glabrifolia* es una especie sucesionalmente tardía, ya que es de lento crecimiento y no presenta el comportamiento característico de una especie de rápido crecimiento.

En contraste con la argumentación del párrafo anterior, Hernández-Apolinar et al., (2006) encontraron que la población de *B. glabrifolia* en Jayacatlán muestra altos valores de la tasa de crecimiento poblacional (λ), lo cual es característico de especies de sucesión temprana (i.e. pioneras). Sin embargo, también se observó que su germinación y establecimiento de plántulas no se ven particularmente favorecidas por la presencia de claros en el dosel y alcanzan mayores valores en bosques maduros (Hernández-Apolinar, en prep.). Otras especies del mismo género han mostrado el mismo tipo de comportamiento, como por ejemplo *B. simaruba* (Ceccón et al., 2003). Aún así, existen controversias debido a evidencias que señalan que *B. simaruba* es una especie característica de sucesión temprana (Dickinson et al., 2000). Las especies de sucesión temprana, que generalmente son consideradas más convenientes para programas de

restauración ecológica, suelen reaccionar positivamente a la alta disponibilidad de radiación lumínica. Esto es importante en términos de la utilidad y factibilidad de utilizar a *B. glabrifolia* para la restauración, pues en claros grandes las plántulas no se desempeñarían tan bien como bajo el dosel. Si una selva baja se encuentra degradada debido a un alto nivel de explotación, las plántulas tendrían bajas probabilidades de supervivencia y por lo tanto no sería lo más adecuado utilizarlas en esfuerzos de restauración. Sin embargo, es probable que este comportamiento se modificara conforme se incrementara la edad y/o el tamaño de las plántulas, como se ha reportado en otras especies que crecen en ambientes estacionales como *Senecio praecox* (Rodríguez de la Vega, 2003).

b) Supervivencia en condiciones naturales

La evaluación de la supervivencia de las plántulas de *B. glabrifolia* en condiciones naturales se hizo con el fin de complementar la información obtenida en el invernadero. Al analizar los datos de supervivencia se obtuvo una curva de tipo II, en la cual las probabilidades de muerte son constantes independientemente del tiempo. Sin embargo, hay que tomar en cuenta que el marcaje de las plántulas se llevó a cabo en la fase final del periodo de germinación (i.e. octubre), cuando probablemente la mayoría de las plántulas emergidas durante la temporada de lluvias ya habían muerto. Es probable que el no haber incluido a todas las plántulas que germinaron inicialmente sea la razón por la que los resultados tiendan hacia una curva de tipo II; además, los resultados indican que las plántulas que tuvieron las mayores probabilidades de sobrevivir fueron las que se encontraban en los mayores niveles de RFA. Como el muestreo de estas plántulas se hizo bastante después de la temporada de germinación, es probable que en un inicio hubiera plántulas establecidas en un gradiente de condiciones lumínicas mucho más

amplio que el que se incluyó entre las plántulas marcadas, y que precisamente por encontrarse en condiciones de luz poco favorables, murieran antes de ser muestreadas. Así, la curva de supervivencia obtenida se realizó a partir de una muestra de plántulas que probablemente ya estaba sesgada hacia los sitios más favorables. Tal vez esta sea la razón por la que se obtuvo una curva de tipo II, cuando generalmente las especies arbóreas presentan curvas de supervivencia de tipo III, marcadas por la alta susceptibilidad de las plántulas durante las fases tempranas del ciclo de vida (Begon et al. 1996). La alta mortalidad que se presenta entre las plántulas de especies vegetales generalmente es producto de la presión no sólo de las condiciones ambientales, sino también de la depredación (Tobón, 2005) y el disturbio (Trejo, 2000).

A diferencia de las condiciones del invernadero, las de campo son heterogéneas, y no sólo en términos de la luz y nutrientes, sino también en lo que respecta a la disponibilidad de agua, a la temperatura, el pH, etc.. Esta alta heterogeneidad afecta los patrones fenológicos (Bullock y Solis-Magallanes, 1990), la germinación de semillas (Miller, 1999), la supervivencia de plántulas y juveniles, y el desarrollo y reproducción de los individuos de etapas posteriores (Gerhardt, 1998).

Como se mencionó con anterioridad, de acuerdo con el análisis de supervivencia las plántulas de *B. glabrifolia* mostraron una mayor esperanza de vida en microsítios con mayor radiación lumínica. Probablemente a mayores intensidades de radiación fotosintéticamente activa (RFA), se presenten mayores tasas de crecimiento, asegurando una mayor supervivencia (Porter y Lowlor, 1991). Además, la probabilidad de supervivencia claramente se vio afectada por el tamaño que alcanzó la plántula antes de que empezara la época de secas; quizá las plántulas de mayor tamaño pueden entretar con mayor éxito el estrés hídrico gracias a un mayor desarrollo particularmente de la raíz.

El hecho de que la supervivencia haya sido mayor en sitios con mayores valores de RFA sugiere que *B. glabrifolia* es una especie pionera. Sin embargo, los resultados del experimento de invernadero apuntan en la dirección contraria, pues se observa que es una especie poco plástica y de lento crecimiento. Como ya se dijo, una posibilidad es que al haber hecho el marcaje de las plántulas en la fase final del periodo de germinación, no se haya incluido a todas las plántulas que germinaron inicialmente, y se esté considerando un intervalo reducido de variación lumínica, en el que sólo se consideró a las plántulas que sobrevivieron en las condiciones más adecuadas. Quizá si se considerara un mayor intervalo de RFA, incluyendo sitios muy expuestos, los resultados serían más similares a los del invernadero. Según el estudio demográfico de Hernández-Apolinar (datos en prep.) la supervivencia de *B. glabrifolia* depende de diferentes condiciones de RFA, en claros chicos ($0.6535 \mu \text{ moles m}^{-2}\text{s}^{-1}$) se dio una mejor regeneración que en claros grandes ($3.523 \mu \text{ moles m}^{-2}\text{s}^{-1}$), resultados que reflejan un comportamiento similar a los que se obtuvieron en este trabajo en el experimento de invernadero.

c) Recomendaciones de manejo

Para llevar a cabo el experimento de invernadero se pusieron a germinar las semillas de *B. glabrifolia*. Éstas germinaron en una muy baja proporción (11.5%) y sólo cuando previamente se sometieron a escarificación mecánica. De las semillas del año 2002, pocas germinaron (5%), por lo que suponemos que algunas se encontraban latentes o no eran viables. La latencia está asociada especialmente a ambientes con patrones estacionales de lluvia como los que se presentan en la selva baja (Khurana y Singh, 2001). Otra causa probable de la baja tasa de germinación es que las semillas pierdan su viabilidad en un tiempo reducido. Por estas razones decidimos usar un lote de

semillas colectadas en 2003. Entre las plántulas emergidas, se presentó una alta tasa de mortalidad (47.5%), por lo que sólo pudimos contar con 54 plántulas para someterlas a los tratamientos de crecimiento. Por lo tanto, se requiere seguir estudiando la germinación y el establecimiento temprano de esta especie debido a la dificultad de contar con un número importante de plántulas para establecer viveros y posteriormente reintroducirlas a sitios perturbados, o para aumentar su densidad en bosques abiertos.

En un invernadero sería conveniente colocar las plántulas en condiciones de luz directa y con nutrientes al 10% para asegurar su crecimiento. Una vez determinada la altura inicial con la que será reintroducida al campo, es importante pasar por un periodo de aclimatación con el fin de que las condiciones naturales no resulten tan estresantes y produzcan la muerte de la planta. El monitoreo continuo de las plantas reintroducidas y del estado del medio donde se lleve a cabo son factores importantes para el éxito de las plantaciones y para el mantenimiento de la composición biológica del ecosistema. La reintroducción de esta especie, así como su plan de manejo en Jayacatlán, son factores que contribuirán positivamente a la conservación de la especie en estas selvas bajas y a la economía de las comunidades que habitan en ellas. Al seguir este proceso la reintroducción exitosa debe de ser posible, ya que de acuerdo con los resultados de este estudio, las plántulas tienen mayores probabilidades de supervivencia cuando son más grandes. Por el momento el plan de manejo supone que la regeneración natural es suficiente para mantener a la especie en el tiempo. Sin embargo, en el caso de que la demanda del recurso incremente, ésta se podría enfrentar por medio de la reintroducción de individuos al campo.

Capítulo 5

CONCLUSIONES

- Las variables Tasa de Área Foliar (TAF), Tasa de Peso Foliar (TPF) y Área Foliar Específica (AFE) se vieron afectadas por el nivel de radiación, alcanzando mayores valores bajo 100% de RFA, lo que implica que hay cierta capacidad de respuesta por parte de las hojas ante el ambiente lumínico, mostrando una mayor área foliar específica en condiciones de sombra que en condiciones de alta iluminación.
- En general, las demás variables de crecimiento no se vieron afectadas por los tratamientos aplicados.
- Las plántulas de esta especie son poco plásticas en cuanto a su TRC y R/V, lo que permite clasificarla como estrategia (“S”) (*sensu* Grime, 1979).
- La curva de supervivencia de plántulas en condiciones naturales fue del tipo II. La supervivencia se vio afectada por el tamaño inicial de las plántulas y la radiación fotosintéticamente activa (PAR). A mayor disponibilidad de RFA y mayor volumen inicial las plántulas, éstas mostraron una supervivencia más elevada. Aunque esto parece indicar que se trata de una especie de sucesión temprana, hay que recordar que en estas observaciones sólo se tomaron en cuenta las plántulas que se encontraban vivas en octubre de 2004.
- La conservación de las poblaciones de esta especie depende del buen manejo y mantenimiento de las selvas bajas, ya que es de lento crecimiento, lo que sugiere que se trata de una especie de sucesión tardía y, por lo tanto, no se desarrolla

bien en claros grandes como aquellos causados por la extracción forestal a gran escala.

ANEXO 1

Variable	TRATAMIENTOS					
	LC	LNA	LNB	SC	SNA	SNB
Altura	18.375	29.143	30	18.963	28.357	28.263
	± 12.524	± 15.269	± 14.652	± 8.715	± 10.258	± 13.505
Diámetro basal	5.575	5.429	6.229	3.613	4.186	4.4
	± 1.910	± 1.863	± 1.317	± 1.129	± 1.085	± 1.069
No. de hojas	14.5	16.429	17.714	17	18.286	19.625
	± 7.348	± 10.690	± 6.626	± 4.140	± 5.407	± 5.397
Cobertura	274.889	301.004	350.091	318.970	377.482	481.940
	± 148.498	± 247.164	± 208.111	± 159.000	± 173.618	± 186.970

Valores promedio de los datos tomados en el invernadero para las variables altura, diámetro basal, número de hojas y área. Se muestra también sus desviaciones estándar. Datos tomados el día 125 del experimento. LNB = luz, nutrientes bajos; SC = sombra, control; SNA = sombra, nutrientes altos y SNB = sombra nutrientes bajos.

ANEXO 2

El efecto del bloque resultó significativo en tres pruebas. Se llevó a cabo un análisis de las diferencias de medias por el efecto del bloque por medio de una prueba de HSD de Tukey. A continuación se muestran los valores promedio y las diferencias que existieron entre medias.

Efecto del bloque en el AFE

BLOQUE	MEDIAS
1	235.48 a
2	237.41 a
3	264.80 a
4	338.67 b

Efecto del bloque en R/V

BLOQUE	MEDIAS
1	0.157 ab
2	0.111 a
3	0.183 ab
4	0.211 a

Efecto del bloque en K

BLOQUE	MEDIAS
1	0.958 ab
2	0.844 a
3	0.001 b
4	1.040 b

Capítulo 6

REFERENCIAS

- Alcorn, J. 1984. Development Policy, Forrests, and Peasant Farms: Reflections on Huastec-managed Forests' Contribution to Comercial Production and Resource Conservation. *Economic Botany*, 38 (4): 389-406.
- Arriaga, L y León, JL. 1989. The mexican tropical deciduous forest of Baja California Sur: a floristic and structural approach. *Vegetatio*, 84: 45-52.
- Brosi, B. 2000. *Management of Copal (Bursera spp., Burseraceae) for Artisan Use in Oaxaca, México*. Yale University, School of Forestry and Environmental Studies.
- Barbash, S. 1991. These magicians carve dreams with their machetes. *Smithsonian*, 22 (2): 119-129.
- Bazzaz, FA y Harper, JL. 1977. Demographic analysis of the growth of *Linus usitatissimum*. *New Phytology*, 78: 193-207.
- Begon, M; Harper, JL y Townsend, CR (1996) *Ecology. Individuals, populations and communities*. 3rd Edition. Blackwell Science, Oxford.
- Bullock, SH.1995. *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press, Cambridge. (ed.)
- Ceccon, E. 2001. *Efectos de la fertilización con nitrógeno y fósforo en la dinámica de plántulas de árboles de dos bosques tropicales secos secundarios en Yucatán, México*. Tesis de Doctorado. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Ecología, México, D.F.
- Challenger, A. 1998. *Utilización y Conservación de los Ecosistemas Terrestres de México Pasado Presente y Futuro*. CONABIO, Instituto de

Biología- Diversidad Nacional Autónoma de México y Agrupación Sierra Madre, S.C.

- Chapin FS 1980. The Mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11: 233-260.
- Chapin III, FS; Votousek, PM y Van Cleve, K. 1986. The Nature of Nutrient Limitation in Plant Communities. *American Naturalist*, 127 (1): 48-58.
- Chibnik, M. 1999. Popular journalism and artistic styles in three oaxacan wood-carving communities. *Human Organization*, 58 (2): 182-189.
- Coley, PD; Bryant, JP y Chapin, FS. 1995. Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science*, 230: 895-899
- Crawley, M. 1993. *GLIM for Ecologists*. Blackwell Scientific, Oxford.
- Cruz García, E. 2001. *Historia de Jayacatlán en la Cañada de los Leones*. Carteles Editores- PGO. Oaxaca, México.
- De la Cueva, L. 1978. Análisis de la Producción Forestal en México. *Revista Ciencia Forestal*, 12 (3): 22-39.
- Dirzo, R. 1992. *Diversidad Florística y Estado de Conservación de las Selvas Tropicales de México*. México ante los retos de la Biodiversidad. CONABIO, México 283-290.
- Fenner, M. 1985. *Seed ecology*. Chapman and Hall, Londres.
- Flores, VO y Gerez P. 1994. *Biodiversidad y conservación en México: vertebrados, vegetación y uso de suelo*. 2° ed. CONABIO. Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- García, E. 1988. *Modificación al Sistema de Clasificación Climática de Köppen*. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F.

- Gentry, AH. 1892. Neotropical floristic diversity: Phytogeographical connections between Central and South America, Pleistocene climatic fluctuations, or an accident of the Andean orogeny. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 69: 557-593.
- Gerhardt, K. 1993. Tree Seedling development in tropical dry abandoned pasture and secondary forest in Costa Rica. *Journal of Vegetation Science*, 4 (1): 95-102.
- Grime, J. 1979. *Plant Strategies and vegetation processes*. John Wiley, Chichester. UK.
- Grime, J y Campbell B. 1991. Growth rate, habitat productivity, and plant strategy as predictors of stress response. En; Mooney, H.A., Winnwe, W.E. y Pell, E.J. (eds.). *Response of plants to multiple stresses*. Academic Press, Londres, pp. 143-157.
- Grubb, PJ. 1977. The maintenance of species richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Review*, 52: 107-145.
- Hernández-Apolinar, M.; Valverde, T. y Purata, S. 2006. Demography of *Bursera glabrifolia*, a tropical tree used for folk woodcrafting in Southern Mexico: An evaluation of its management plan. *Forest Ecology and Management*, 223: 139-151.
- Huante, MP. 1996. *Plasticidad, Disponibilidad de Recursos y Crecimiento en Plántulas de la Selva Baja Caducifolia de Chamela, Jalisco: Un Enfoque Experimental*. Tesis de Doctorado. Universidad Nacional Autónoma de México. Centro de Ecología. México, D.F.
- Hunt, R. 1978. *Plant Growth Analysis*. Studies in Biology No. 96. Edward Arnold, Londres.

- Iriarte, S. 2001. *Seedling Growth and Survivorship of Native Tree Species in Response to High Heterogeneity in Wet Second-Growth Forests of Northeastern Costa Rica*. Doctoral Thesis. University of Connecticut.
- Janzen, DH. 1988. Tropical dry forests. The most endangered tropical ecosystem. En: Wilson, EO (ed.). *Biodiversity*. National Academy Press. Washington, pp. 130-137.
- Kohlmann, B. y Sánchez, S. (1984). Estudio aerográfico del género *Bursera* Jacq. Ex L. (Burseraceae) en México: una síntesis de métodos. En *Métodos Cuantitativos en la Biogeografía*. Instituto de Ecología. México D.F.
- Kozlowski, TT; Kramer, P y Ollardy, S. 1991. *The Physiological Ecology of woody plants*. Academic Press, California.
- Lambers, H; Chapin III, FS y Pons, TL. 1988. *Plant Physiological Ecology*. Springer-Verlag New York Inc, USA.
- Ley Forestal. 1997. SEMARNAP. México
- LGEEPA. www.conabio.gob.mx
- Mahapatra, A. y Mitchell, P. 1997. Sustainable development of non-timber forest products: implication for forest management in India. *Forest Ecology and Management*, 94: 15-29.
- Miller, P.M. 1999. Effects of deforestation on seed banks in a tropical deciduous forest of western Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 15: 179-188.
- Miranda, F. y Hernández- Xolocotzi, E. 1963. Los Tipos de Vegetación de México y su Clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 28: 29-179.

- Moctezuma, A. 2003. Áreas Naturales Protegidas Comunitarias, otro camino a la conservación. *Revista Especies*, 12 (2).
- NOM-005-RECNAT-1997 y NOM-007-RECNAT-1997
- www.conabio.gob.mx
- Ocaña, L; Domínguez, S; Carrasco, I; Peñuelas, JL. y Herrero, N. 1997. Influencia del tamaño de la semilla y diferentes dosis de fertilización sobre el crecimiento y supervivencia en campo de cuatro especies forestales. *Actas del II Congreso Forestal Español*. Pamplona. Mesa 3: 461-466
- Oyama, K. 1994. Ecological amplitude and differentiation among populations of *Arabis serrata* (Brassicaceae). *International Journal of Plant Science*, 155(2): 220-234.
- Pearcy, RW. 1994. *Plant Physiological Ecology. Field methods and instrumentation*. Chapman and Hall, Londres.
- Porter, JR y Lowlor, DW. 1991. *Plant Growth Interactions with nutrition and environment*. Cambridge University Press, Nueva York.
- Purata, S; Peters, CM; Chibnik, M; Brosi, BJ; López, AM. y Ambrosio M. (2004). Los alebrijes de Oaxaca y el manejo de las selvas secas. *Ciencia y Desarrollo*, 174: 52-60 p.
- Peters, C; Gentry, A y Mendelsohn, R. 1989. Valuation of an Amazonian Rainforest. *Nature*, 339: 655-656.
- Peters, CM; Purata, SE; Chibnik, M; Brosi, BJ; López, AM y Ambrosio, M. 2003. The Life and Times of *Bursera glabrifolia* (H.B.K.) Engl. in Mexico. *Economic Botany*. 57(4): 432-441

- Ruedas, M.; Valverde, T. y Castillo, S. 2000. Respuesta Germinativa y Crecimiento de Plántulas de *Mammillaria magnimamma* (Cactaceae) bajo diferentes condiciones ambientales. *Bol. Soc. Bot. México* 66: 25-35.
- Ramírez, R. 1999. *Los Recursos Forestales no Maderables de México: Una Revisión*. Tesis de Licenciatura Universidad Nacional Autónoma de México; Facultad de Ciencias. México, D.F.
- Rodríguez de la Vega, R. 2003. Estructura poblacional y distribución espacial de *Senecio praecox* en el ajusco medio, D.F. implicaciones para su reintroducción en sitios perturbados. Tesis de Licenciatura Universidad Nacional Autónoma de México; Facultad de Ciencias. México, D.F.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Editorial Limusa, México, D.F.
- Rzedowski, J. 1991. El endemismo de la flora fanerogámica mexicana: una apreciación analítica preliminar. *Acta Botánica Mexicana*, 15: 47-64
- Rzedowski, J; Medina, R y Calderón de Rzedowski, G. 2004. Las especies de *Bursera* (Burseraceae) en la cuenca superior del río Papaloapan (México). *Acta Botánica Mexicana*, 66: 23-139.
- SEMARNAP. 1996. Programa Forestal y de Suelo 1995-2000. México
- Stearns, SC. 1989. The Evolutionary Significance of Phenotypic Plasticity. *BioScience*, 39(7): 436-445.
- Trejo, I. 1998. *Distribución y Diversidad de Selvas Bajas de México: Relaciones con el clima y el suelo*. Tesis de Doctorado. Universidad Nacional Autónoma de México; Facultad de Ciencias. México, D.F.
- Trejo, I y Dirzo, R. 2000. Deforestation of seasonally dry tropical forest: national and local analysis in Mexico. *Biological Conservation*, 94: 133-142

- Trejo, I y Dirzo, R. 2002. Floristic diversity of Mexican seasonally dry tropical forests. *Biodiversity and Conservation*, 11: 2063–2048.
- Toledo, C. 1996. *Propuestas Globales para el desarrollo Rural Sustentable. En Sustentabilidad y Desarrollo Ambiental*. Seminario Nacional sobre Alternativas para la Economía Mexicana J.L. Calva (coord.). Tomo 2. SEMARNAT, México.
- Toledo, C. 1982. Burceraceae de Guerrero. Tesis de Maestría Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 95-98
- Tobón, W. 2005. Evaluación del crecimiento y establecimiento de plántulas de *Conzattia multiflora* para la restauración de las selvas bajas de Morelia. Tesis de Licenciatura Universidad Nacional Autónoma de México; Facultad de Ciencias. México, D.F.
- Tesis de Licenciatura: Vázquez-Yáñez, C. y A. Orozco. 1984. Fisiología ecológica de las semillas de árboles de la selva tropical. *Revista Ciencias*, 35: 191-201.
- Vieira, Daniel L M ; Scariot, A. . Principles of Natural Regeneration of Tropical Dry Forests for Restoration. *Restoration ecology*, v. 14, p. 11-20, 2006.