



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

---

# POSGRADO EN CIENCIAS BIÓLOGICAS

CENTRO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS

Efecto de sombra y estrés mecánico al rizoma  
de *Pteridium aquilinum*, un helecho invasor en  
los trópicos de México

## TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE  
**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**  
(**BIOLOGÍA AMBIENTAL**)

P R E S E N T A

CRISTINA BERENICE PEÑALOZA GUERRERO

DIRECTOR DE TESIS: DR. DIEGO R. PÉREZ SALICRUP

México, D.F.

Febrero 2008



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.

Ing. Leopoldo Silva Gutiérrez  
Director General de Administración Escolar, UNAM  
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 25 de Noviembre de 2007, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRÍA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (BIOLOGÍA AMBIENTAL)** de la alumna **PEÑALOZA GUERRERO CRISTINA BERENICE** con número de cuenta **505016933** con la tesis titulada "**Efecto de sombra y estrés mecánico al rizoma de *Pteridium aquilinum*, un helecho invasor de los trópicos de México**", realizada bajo la dirección del **DR. DIEGO RAFAEL PEREZ SALICRUP**.

Presidente: DR. MIGUEL MARTÍNEZ RAMOS  
Vocal: DRA. MA. DEL CONSUELO BONFIL SANDERS  
Secretario: DR. DIEGO RAFAEL PÉREZ SALICRUP  
Suplente: DR. ERICK DE LA BARRERA MONTPELLIER  
Suplente: DRA. CHRISTINE DESIREE SIEBE GRABACH

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

**Atentamente**  
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPÍRITU"  
Cd. Universitaria, D.F. a 12 de Febrero de 2008.

Dr. Juan Núñez Farfán  
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente de la interesada.

## Agradecimientos

Agradezco el apoyo obtenido a el Posgrado en Ciencias Biológicas de a Universidad Nacional Autónoma de México, así como a los apoyos económicos recibidos por CONACYT y DGEF.

Gracias al financiamiento otorgado del proyecto: “Manejo de bosques tropicales en México: bases científicas para la conservación, restauración y el aprovechamiento de ecosistemas” (SEMARNAT 2002-C01-0597), que permitió la realización de esta tesis.

Gracias a mi tutor, Dr. Diego R. Pérez Salicrup, gracias tu asesoría y a tu amistad. Gracias por el apoyo, confianza y paciencia a lo largo de estos años.

Agradezco el apoyo de mi comité tutorial, Dra. Christina Siebe Grabach y Dr. Miguel Martínez Ramos, gracias por sus valiosos y enriquecedores comentarios, además gracias por el apoyo brindado a lo largo de la maestría., gracias

Así mismo agradezco a los miembros del jurado, Dra. Consuelo Bonfil Sanders y Dr. Erick de la Barrera Montpellier, por el tiempo y atención a la revisión de esta tesis, gracias por los comentarios y valiosas aportaciones.

## Agradecimientos Personales

Dedico esta tesis a mis padres Javier y Guille, como un agradecimiento por el apoyo incondicional en todo el camino recorrido, por los valores inculcados y por su paciencia y cariño en todo momento. A mis hermanos Cynthia, Javier y Lucia, por su apoyo, tolerancia, paciencia y cariño.

A las autoridades de la Comunidad de Frontera Corozal, gracias por el apoyo, disposición y la seguridad brindada durante mi estancia en su comunidad.

A mis compañeros del Laboratorio de Ecología de Manejo de Recursos Forestales: Carmen Godinez, Elizabeth Raya, Gabriela Gutiérrez, Jorge Barajas, Jorge Morfín, Juan Antonio Reynoso y Pavka Patiño; por su apoyo en el campo y en el laboratorio, por los comentarios y críticas a mi trabajo, por su agradable compañía en todo momento.

Gracias a Ma. Alejandra González, Whaleeha Gudiño, Arlette Ricaño y Ximena García por su agradable compañía en campo, en los inicios de esta gran aventura.

A Ivar Vleut por su apoyo, compañía y cariño en todos estos años.

A los amigos sobrevivientes de la Licenciatura y a los amigos hechos durante la maestría, gracias por su compañía y apoyo. Gracias a las compañeras y amigas Ana Alice Eleuterio, Nancy Calderón, Nelly Rodríguez y Yadhira García por sus valiosos comentarios en lo académico y personal, por su amistad a lo largo de estos años.

## Índice

Resumen	6
Introducción	8
Métodos	13
Sitio de estudio	13
<i>Historia de los sitios</i>	14
Efecto de la Sombra	15
Aplicación de fertilizantes	17
Efecto de estrés mecánico	18
Resultados	19
Efecto de la Sombra	19
<i>Condiciones iniciales</i>	20
<i>Condiciones posteriores al tratamiento experimental</i>	20
Aplicación de fertilizantes	21
<i>Transplante</i>	21
<i>Entrevistas</i>	22
<i>Caracterización de suelos</i>	23
Efecto de estrés mecánico al rizoma	23
<i>Condiciones iniciales</i>	23
<i>Condiciones posteriores al tratamiento experimental</i>	24
Discusión	25
Efecto de sombra	25
Aplicación de fertilizantes	27
Estrés Mecánico al Rizoma	28
Conclusiones	30
Gráficas	33
Tablas	42
Anexos	44
Referencias	46

## RESUMEN

*P. aquilinum* es una especie que en las zonas tropicales de México coloniza áreas sometidas a disturbio, principalmente cuando este ocasiona la remoción parcial o total de la cobertura vegetal y por su duración afecta negativamente la resiliencia del área afectada. En el sur de México se observan colonizando zonas agrícolas y ganaderas, deteniendo la sucesión y limitando su uso con fines productivos. Una vez ocurrida la colonización, los campesinos y ganaderos no tienen otra salida que talar áreas de bosque tropical aledañas para poder llevar a cabo sus actividades productivas. En este estudio se evalúa la eficiencia de dos tratamientos para eliminar *P. aquilinum*: Sombreado de frondas y estrés mecánico al rizoma. El estudio se realizó en dos sitios con condiciones similares de invasión en la comunidad Maya Ch'ól de Frontera Corozal, Chiapas. Para el experimento de sombreado se dispusieron seis parcelas experimentales de 7 x 7 m en cada sitio, en tres de éstas se aplicó 80% de sombra y las otras tres se dejaron sin sombra, y en cada parcela se consideró como área de muestreo un área centrada de 3 x 3 m. Las frondas fueron cortadas en todas las parcelas experimentales antes de aplicar el tratamiento y se hizo una trinchera alrededor de la parcela con el fin de mantener aisladas las porciones tratadas por tratamiento y evitar una posible translocación a través del rizoma. Para el experimento denominado estrés mecánico al rizoma se dispusieron ocho áreas de 4 x 4 m, a cuatro de las cuales se les aplicó el tratamiento. El área de muestreo fue también el área central de 3 x 3 m. En el área de muestreo se midieron la densidad de frondas, altura de las frondas, y el estado reproductivo de las mismas. En la periferia de cada área de muestreo se tomaron 10 muestras de 0.5 x 0.5 x 0.20 m de suelo, de las que se extrajo el rizoma. El tratamiento de sombreado fue aplicado durante un año, y el de cercenado de rizoma durante 6

meses. La sombra no afectó la densidad ni la altura de las frondas de *Pteridium aquilinum* ( $F=0.027$ , g.l.=1,  $P>0.05$  y  $F=6.056$ , g.l.=1,  $P>0.05$  respectivamente), ni la biomasa del rizoma ( $F=0.039$ , g.l.=1,  $P>0.05$ ). El tratamiento de cercenado y remoción de rizoma tampoco afectó la densidad ni la altura de frondas ( $F= 1.040$ , g.l.=1,  $P> 0.05$  y  $F= 0.417$ , g.l.=1,  $P>0,05$  respectivamente). Las diferencias observadas fueron entre sitios. Los tratamientos de sombra y estrés mecánico al rizoma no resultaron efectivos para combatir a *P. aquilinum*, al menos en los periodos de un año y seis meses que duraron estos estudios, respectivamente. Los tratamientos empleados para erradicar *P. aquilinum* deben considerar las condiciones específicas del sitio y las características de la población local del helecho, además de ser económicas y aceptadas por las comunidades. Los tratamientos probados en este estudio con estos tiempos de aplicación no son eficientes para reducir la biomasa del helecho. El manejo de estas zonas debe ir dirigido a causar un cambio en las condiciones y favoreciendo el establecimiento de potencial competencia para *P. aquilinum*.



## INTRODUCCIÓN

La sucesión ecológica es el proceso de cambio secuencial de las especies de una comunidad a través del tiempo (Begon *et al.* 2006). La sucesión secundaria ocurre cuando hay regeneración tras un disturbio que no elimina completamente la vegetación en un sitio (Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes 1985, Guariguata y Ostertag 2001, 2002). La trayectoria que sigue el proceso de sucesión está determinada en gran medida por las interacciones entre las especies colonizadoras, la intensidad y el tipo de disturbio, y de los recursos disponibles (Guariguata y Ostertag 2001, 2002, Walker 2002).

Los disturbios pueden variar mucho en escala y fuentes de origen, y pueden ser naturales o antropogénicos. Pickett y White (1985, citado en Hobbs y Huenneke 1992) definen a un disturbio como “cualquier evento relativamente discreto que interrumpe la estructura de ecosistema, comunidad o población y cambia recursos, disponibilidad de sustrato o el ambiente físico”. Ya sea que el disturbio afecte directamente a los individuos que conforman los sistemas (Petraitis *et al.* 1989, citado en Hobbs y Huenneke 1992), o que afecte indirectamente, mediante el cambio en las condiciones y disponibilidad de recursos en los mismos (White y Pickett 1985, Pickett *et al.* 1989), la escala temporal y espacial en que se presenta es la que determina que tan discreto es el evento, y por lo tanto la intensidad del disturbio dependerá del grado de afectación que tenga sobre el sistema (Hobbs y Huenneke 1992). Después de un disturbio, se puede dar el caso de que especies invasoras o malezas se establezcan (Hobbs y Huenneke 1992, Meiners *et al.* 2001). Estas especies, dadas sus características fisiológicas y fenológicas son capaces de restringir parcial o totalmente el establecimiento de otras especies (Guevara *et al.* 1997, Slocum *et al.* 2000). Algunas de estas especies pueden llegar a detener el proceso de sucesión, evitando el establecimiento de especies que típicamente

se establecen en etapas de sucesión tardías. A esta condición se le llama sucesión detenida o inhibida (Niering y Goodwin 1974).

Entre las perturbaciones originadas por la actividad humana, se incluye, entre otras, al manejo agrícola Roza-Tumba-Quema (RTQ; Hernández-Xolocotzi 1959, Martínez-Ramos 1985, Guariguata y Ostertag 2001, 2002). Esta técnica de producción agrícola, que incluye una enorme diversidad de variantes (Hernández-Xolocotzi 1959), es la que abarca más extensión en México (SAGAR 1995) y en el mundo. Además, la RTQ y sus variantes son una de las perturbaciones que han afectado a los bosques tropicales por más tiempo (Gómez-Pompa et al. 1972, Kennedy y Horn 1997).

*Pteridium aquilinum* es una especie que puede colonizar zonas que han sido sometidas a manejo agrícola de Roza-Tumba-Quema (Gliessman 1978, Suazo 1998), y formar parches densos en claros de bosque o terrenos agrícolas abandonados (Suazo 1998, Ouder 2000). Este helecho produce una amplia variedad de metabolitos secundarios que actúan como toxinas y la deposición de sus frondas muertas tiene un efecto alelopático (Gliessman y Muller 1972, Alonso-Amelot 2001). Además forma una gruesa capa de materia orgánica de lenta descomposición de hasta 50 cm de grosor (Suazo 1998, Pérez-Salicrup en prep., Alonso-Amelot 2001, Observación personal), que actúa como barrera física para la germinación y establecimiento de otras especies (Gliessman 1978, Rodríguez y Larqué-Saavedra 1979, Suazo 1998, Lowday y Marrs 1992, Marrs *et al.* 2000, Ouder 2000, Slocum *et al.* 2000). Las frondas de *P. aquilinum* no son palatables al ganado ni a los herbívoros naturales, ya que puede provocar avitaminosis B1, parálisis mecánica, parálisis del rumen, trombocitopenia aguda, degeneración renal y hepática, hemorragias a lo largo del tubo digestivo, cáncer y hematuria vesical bovina. También ocasiona ceguera permanente en caprinos. Algunos de sus efectos pueden ser transmitidos al ser humano a través de la leche de animales

expuestos al helecho, pues se ha podido demostrar que la leche contiene el carcinógeno de *Pteridium*: ptaquilósido, en cantidad suficiente para poder ser el causante o coadyuvante del muy alto índice de cáncer gástrico observado en las comunidades aledañas a campos de *P. aquilinum* (Alonso-Amelot 1999, Alonso-Amelot *et al.* 2001). Y esto ocasiona que las frondas permanezcan en el suelo por mucho tiempo (Cooper-Driver *et al.* 1977, Alonso-Amelot 2001), formando parches tan densos que pueden reducir la intensidad lumínica que llega al suelo (obs. pers.). *P. aquilinum* además posee un rizoma que forma una densa red de estructuras de almacenamiento de carbohidratos. Lo que no sólo facilita la expansión del individuo, sino que también le permite almacenar carbohidratos que le sirven de reserva para la producción de frondas durante la estación de crecimiento (Williams y Foley 1976, Marrs *et al.* 1998, Le Duc *et al.* 2003).

En algunos lugares en los trópicos de México, *P. aquilinum* se establece e inhibe, al menos temporalmente, el proceso de sucesión (Suazo 1998, Edouard *et al.* 2004, Peñaloza-Guerrero 2004, Scheiner 2004, Levy-Tacher *et al.* 2005). Esto representa dos enormes amenazas contra la integridad de los bosques tropicales de nuestro país. Por un lado, al inhibir o detener el proceso de sucesión, se reduce la diversidad regional, ya que se afecta al mosaico dinámico de la vegetación en diferentes fases de sucesión, en lugares donde predomina el RTQ como método productivo. Por el otro, el establecimiento de este helecho obliga a los productores agrícolas a limpiar áreas cada vez más grandes de terreno, toda vez que los sitios invadidos por *P. aquilinum* no son aprovechables para la agricultura. Por ello, es deseable encontrar métodos efectivos para eliminar a esta especie una vez que ha generado parches monoespecíficos.

La disponibilidad de luz en zonas abiertas es una condición que parece favorecer el establecimiento de especies invasoras y de malezas (Pattison 1999, Yamashita *et al.*

2000). Aparentemente, *P. aquilinum* produce menor cantidad de frondas bajo condiciones de baja intensidad de luz (Daniels 1986, Den Ouder 2000). Por ejemplo, en Chiapas se encontró que cuando las intensidades lumínicas eran  $\geq 80\%$  de la radiación solar directa, por lo general en sitios abiertos, *P. aquilinum* se encontraba cubriendo el 100% de la superficie, mientras que en intensidades lumínicas  $\leq 18\%$  de la radiación solar directa no se encontró presente (Suazo, 1998).

Los métodos para controlar *P. aquilinum* han sido clasificados en mecánicos, químicos, biológicos, y aquellos que emplean una combinación de los anteriores (Pakeman y Marrs 1992). Para el caso de las regiones tropicales de México hay escasos reportes sobre métodos de control de *P. aquilinum* (Edouard *et al.* 2004, Levy-Tacher *et al.* 2005). Se ha propuesto que el control de *P. aquilinum* puede darse a partir de ensombrecerlo con un dosel generado mediante estacas de especies con facilidad de arraigar a partir de segmentos vegetativos (Peñaloza-Guerrero 2004). Por ejemplo, mediante la introducción de plántulas de *Ochroma pyramidale*, según una técnica tradicional Lacandona de manejo de Acahuales (Levy-Tacher *et al.* 2005). Al igual que en los dos casos anteriores, Edouard *et al.* (2004) optaron por plantar plántulas de arbustos y árboles, además de cortar las frondas de *P. aquilinum*, logrando así eliminar a este helecho. Por ello, se sugiere que ensombrecer a *P. aquilinum* puede ser una forma útil de disminuir su vigor y facilitar el establecimiento de otras especies, restableciendo el proceso de sucesión.

La aplicación de fertilizantes se ha empleado como estrategia para facilitar el establecimiento de más especies en zonas invadidas por *P. aquilinum* (Petrov y Marrs 2001). En Chiapas, *P. aquilinum* colonizó más vigorosamente terrenos arenosos y menos fértiles, que terrenos aluviales con mayor fertilidad (Suazo 1998). El manejo agrícola de Roza-Tumba-Quema favorece en gran medida la pérdida de nutrientes del

suelo (García-Oliva et al. 1999), ya sea por que estos se pierdan por oxidación o por que disminuya su disponibilidad, debido a los cambios en pH (Buckman y Brady 1970). Se ha observado que *P. aquilinum* es un helecho que se establece mayormente en suelos ácidos, pobres en nutrientes, aunque también se encuentra en suelos calizos (Tryon y Tryon 1982, Siebe *et al* 1995, Suazo 1998). En Chiapas, los lugares en donde se ha encontrado *P. aquilinum* son parcelas agrícolas con un tiempo de utilización de entre 5 y 10 años. Esto sugiere que en zonas tropicales, el enriquecimiento del suelo con nutrientes puede ser útil para facilitar el establecimiento de otras especies vegetales que re-establezcan el proceso de sucesión. La disponibilidad de nutrientes, sobre todo fósforo, suele ser un factor limitante en el establecimiento, supervivencia y crecimiento de plántulas en bosques tropicales y suele ser un factor clave durante la regeneración del bosque (Vitousek 1984).

Se han empleado métodos mecánicos para erradicar *P. aquilinum* en zonas templadas de Inglaterra con resultados exitosos (Le Duc *et al.* 2000, Petrov y Marrs 2001, Pakeman *et al.* 2002). A partir de esos estudios, se ha sugerido que a largo plazo es más efectivo el tratamiento de cortar las frondas año con año combinado con la aplicación herbicida (Le Duc *et al.* 2000). El herbicida empleado en estos experimentos es Asulam, que actúa principalmente sobre el rizoma. Sin embargo, el uso de éste u otros herbicidas afecta a otras pteridiofitas además de *P. aquilinum*. En zonas de gran diversidad, como son las regiones tropicales, el uso de estos herbicidas puede ocasionar grandes daños a la integridad de los ecosistemas, ya que actúa de manera indiscriminada sobre las Pteridofitas (Pakeman y Marrs 1992). Debido a que el costo de estos tratamientos es elevado, y resultarían demasiado laboriosos para una zona tropical, en donde el helecho se recupera en cuestión de meses y el invierno no representa un problema significativo para su recuperación. Pakeman *et al.* (2000) han propuesto

estrategias de manejo para zonas invadidas por *P. aquilinum* bajo diferentes escenarios. Los más efectivos son el uso de métodos mecánicos como chapeo o doblar, así como el uso de herbicidas. Asimismo es efectiva la implementación de un tipo de manejo que permita la re-vegetación del sitio y prevenir la invasión, una vez de haber controlado el helecho. En el caso de las experiencias en México, el corte de frondas permitió la restauración funcional de los sitios afectados, cuándo además se enriqueció con plántulas de árboles (Edouard *et al.* 2004, Levy-Tacher *et al.* 2005).

En este estudio se evalúa la respuesta de *P. aquilinum* a distintos tratamientos de sombra y de estrés mecánico en el rizoma. Los objetivos son determinar el papel que juega la intensidad lumínica en la permanencia de poblaciones monoespecíficas de *P. aquilinum* en campos de cultivo abandonados del trópico húmedo, así como conocer los efectos de manipular la intensidad de luz disponible, en la densidad de rizoma y frondas. Finalmente se busca conocer la respuesta de *P. aquilinum* a un disturbio de estrés mecánico en el rizoma.

## MÉTODOS

### SITIO DE ESTUDIO

Este trabajo se desarrolló en la comunidad indígena de Frontera Corozal (Frontera Echeverría), que fue fundada en 1976 y se ubica en la región norte de la Selva Lacandona (16°49'25.50" N, 90°53'11.43" O). Es una comunidad Cho'1 adyacente a la Reserva de *Lacandonia schismatica* perteneciente al municipio de Ocosingo, Chiapas. La altitud en la región va de 80 a 1750 m, pero este estudio se confinó a sitios entre 189 y 208 msnm. La precipitación media anual de la zona es de 3000 mm, con una estación seca entre los meses de febrero y abril, en los cuales la precipitación es menor al 10% de la precipitación anual. La temperatura media anual es de 22°C. La vegetación de la zona es predominantemente selva alta perennifolia, selva baja perennifolia, bosque secundario y vegetación riparia (Miranda y Hernández-Xolocotzi 1964, Gómez-Pompa y Dirzo 1995). Se seleccionaron dos sitios con condiciones similares y poblaciones de *P. aquilinum*; éstos fueron Naite y Chotal. Ambos sitios albergan una población de *P. aquilinum* con una cobertura de 95-100% y ambos carecen de pendiente.

#### *Historia de los sitios*

Naite se encuentra ubicado a 16°49'10.91" N 91°03'22.50" O y 189 msnm. Este sitio forma parte del área de aprovechamiento de la reserva comunal "La Cojolita" (Establecida en 1992), tiene una historia de uso agrícola de por lo menos 25 años, cuando se abrió una brecha para comunicar terrenos de comuneros de Frontera Corozal.. Este sitio fue originalmente destinado a la explotación de madera, pero en pocos años la selva existente fue eliminada para establecer campos agrícolas a las orillas del camino. El tipo de agricultura llevado a cabo fue roza-tumba-quema, y el cultivo ha sido maíz, combinado con calabaza (pepita) y/o frijol abono (*Mucuna* spp.). *Pteridium aquilinum* comenzó a establecerse hace 18 años, causando problemas en los sitios de cultivo dos

años después. Las medidas tomadas para eliminar al helecho fueron chapear y quemar en las primeras etapas, pero estas prácticas fueron eventualmente abandonadas.

Por su parte Chotal, ubicado a  $16^{\circ} 46' 29.72''$  N  $90^{\circ} 57' 37.01''$  O y 208 msnm se encuentra embebido en una matriz de zonas agrícolas de diferentes propietarios ubicada sobre una loma calcárea. Las primeras frondas fueron vistas hace 13 años y la dominancia como ahora se observa se dio cuatro años después de haberse establecido. La actividad previa a la invasión fue la agricultura de roza-tumba-quema, cultivando maíz combinado con frijol abono. Las medidas tomadas para eliminar *P. aquilinum* de esta propiedad fueron el chapeo y la quema de frondas antes de sembrar y al cosechar. Cuando el helecho fue más denso, se intentó eliminar a la vegetación durante un año, chapeando y quemando. Al no poder eliminar al helecho, se abandonó el terreno. En repetidas ocasiones se ha vuelto a quemar el área con fuego de la parcela productiva que se encuentra pendiente abajo. El parche sigue creciendo hacia la parcela, en dos años de proyecto se observó un avance de 5 metros pendiente abajo.

#### EFEECTO DE LA SOMBRA

En mayo del 2005 se establecieron, en cada uno de los sitios, seis cuadrantes de  $7 \times 6$  m (tamaño de la malla), al centro de cada cuadrante se ubicó un área de muestreo de  $3 \times 3$  m. El área restante dentro del cuadrante fue denominada “área de amortiguamiento”. El tratamiento de sombra fue aplicado en tres de los seis cuadrantes existentes en cada sitio, en los cuales se colocó una malla de sombra a 2.5 – 3 m de altura con retención del 80% de luz. Los tres cuadros sobrantes se dejaron sin tratamiento de sombreado. Alrededor del área de muestreo se excavó una “trinchera” con el fin de delimitar la parcela experimental y de limitar la translocación lateral de nutrientes de las áreas no afectadas por el tratamiento a áreas afectadas.



En mayo del 2005 se midió la densidad y altura de frondas dentro del área de muestreo establecida de cada cuadrante. Se contó el número de frondas nuevas (aún enrolladas), trofófilos (frondas no reproductivas), esporófilos (frondas maduras reproductivas) y frondas muertas (frondas en pie con 90% o más del área foliar en color café). También se midió el grosor de la capa de frondas muertas que cubre el suelo; para esto se seleccionaron diez puntos al azar en los que se midió dicho grosor con una regla rígida. Una vez contadas y medidas las frondas, los sitios fueron chapeados, y el material fue desplazado fuera de los cuadros experimentales. En noviembre del 2005, seis meses después de establecido el experimento, se repitió el procedimiento de contar y medir las frondas, esta vez sin chapear.

En Mayo del 2006, un año después de haber iniciado el experimento, las frondas de cada tratamiento de muestreo fueron contadas y medidas. Posteriormente se cosecharon para ser pesadas en fresco y luego fueron trasladadas al Centro de Investigaciones en Ecosistemas (CIEco), UNAM campus Morelia, en donde fueron secadas durante 24 hr a una temperatura de 60°C. La biomasa es expresada en peso seco por unidad de área. En esta última toma de datos la altura y biomasa de frondas se vio afectada en las parcelas experimentales con el tratamiento de sombra en el sitio Chotal, ya que las redes cayeron e impidieron el crecimiento de las frondas. En estos casos solamente se tomó el número de brotes.

En mayo del 2005 se obtuvieron muestras de rizoma. Para ello, en cada cuadrante experimental, dentro del área de “amortiguamiento”, se establecieron diez cuadros de 0.5 × 0.5 m con 20 cm de profundidad, en los que se extrajo el rizoma. Las muestras de rizoma fueron pesadas después de ser extraídas, y luego fueron trasladadas a CIEco, en donde se secaron durante 24 hr a 60 °C. La biomasa se expresa en peso seco por unidad de volumen. En mayo del 2006 se tomaron 10 muestras del suelo de 0.5

× 0.5 m con 20 cm de profundidad de las que se extrajo el rizoma, esta vez dentro de las áreas de muestreo de 3 × 3 m, y se estimó la biomasa del rizoma. Asimismo se registro la profundidad que alcanzaba el rizoma en cada cuadrante experimental.

Las condiciones iniciales del experimento fueron analizadas mediante ANOVA anidado para la densidad de frondas, la altura de frondas, la biomasa de rizoma, y la profundidad a la que se encontraba el rizoma. Los datos iniciales y finales fueron analizados mediante un ANOVA anidado de medidas repetidas, para las mismas variables antes mencionadas. También se llevó acabo un ANOVA de medidas repetidas para la varianza de alturas. Por último la frecuencia de frondas en cada uno de los estadios de vida de las frondas fue analizada mediante una prueba de  $X^2$ .

#### APLICACIÓN DE FERTILIZANTES

Para llevar a cabo este experimento, en enero del 2005 se transplantó rizoma de *P. aquilinum* a cajas de plástico que contenían 10 cm de piedra caliza y 25-30 cm de tierra del mismo sitio del que se obtuvo el rizoma. Treinta cajas, de 40 × 60 cm con profundidad de 40 cm, fueron acomodadas en dos módulos; uno en donde se aplicaría sombra y otro en donde no. En cada caja se colocaron 500 gr (peso fresco) de rizoma. Una vez trasplantado el rizoma fue irrigado durante un mes y medio. Las cajas se dispusieron en el solar de las oficinas de la Asociación Civil de Frontera Corozal.

En mayo del 2005, cuatro meses después del transplante, no se observaron frondas de *P. aquilinum* en ninguna de las cajas experimentales, y al verificar la supervivencia del rizoma transplantado se detectó que ésta fue de 0%. En Julio del 2005 se transplantó rizoma nuevamente en las cajas. El rizoma fue tomado del mismo sitio del que se había obtenido la vez anterior. Las porciones de rizoma consideradas para trasplante fueron aquellas que estaban constituidas por los dos tipos de rizoma (de

almacenamiento y formador de brotes), y sólo se seleccionaron fragmentos mayores de 15 cm de longitud. El rizoma se extrajo con cuidado de no macerar o fragmentar las porciones. Para trasladarlo se depositaron los fragmentos sobre una cama de frondas y se cubrió con frondas, manteniendo la humedad entre las frondas con un aspersor de agua. También se trasladó tierra para rellenar las cajas una vez que el rizoma fue enterrado. Debido al abandono en que se encontraron las cajas, éstas fueron limpiadas de hierbas, extrayendo las raíces que estas habían desarrollado dentro de ellas. Se aflojó la tierra y se plantó el rizoma, además se agregó más tierra y se regaron dos veces por semana, hasta el inicio de la temporada de lluvias.

Con el fin de conocer el tipo de fertilizantes que se emplean en la región, así como las cantidades usadas, se llevaron a cabo 50 entrevistas a campesinos de la comunidad Ch'ol de Frontera Corozal, Chiapas. Para llevar a cabo esto se hizo contacto con el presidente de la Asociación Silvopastoril, para entrevistar a los miembros de la misma. El tipo de entrevista realizada fue una entrevista abierta semiestructurada (Ver formato de entrevista Anexo 1).

Finalmente, se caracterizaron los perfiles del suelo en cada sitio, y se tomaron muestras de cada horizonte. Se llevaron a cabo análisis físicos y químicos de las muestras.

Los análisis físicos consistieron en determinar textura (porcentajes de arcillas, limos y arenas), capacidad de campo y densidad (aparente y real). Los análisis químicos consistieron en pH activo (medido en agua) y potencial de conductividad eléctrica (medido en solución KCl 1M), porcentaje de materia orgánica por el método de oxidación vía húmeda de Walkley y Black, N orgánico, N amoniacal medido por Nesless, N mineral (Potencialmente mineralizable), Fósforo disponible por método de Olsen. Cationes intercambiables con acetato de amonio, en donde K y Na fueron

determinados por flamometría y Ca y Mg por volumetría de complejo EDTA.

Capacidad de Intercambio Catiónico es la suma de todos los cationes. Los análisis se llevaron a cabo en el laboratorio de suelos del Instituto Tecnológico Agropecuario de Morelia.

#### EFEECTO DE ESTRÉS MECÁNICO EN EL RIZOMA

En los sitios de Chotal y Naite, se ubicaron ocho parcelas de 4 × 4 m, en cada uno de los cuáles, se midió la densidad y la altura de las frondas. Las parcelas fueron posteriormente chapeadas y en cuatro de ellas, se aplicó el tratamiento de estrés mecánico, que consistió en remover el suelo con un azadón en los 20-25 cm. más superficiales de la parcela experimental, cercenando y exponiendo el rizoma al sol. La aplicación del tratamiento se llevó a cabo durante enero del 2006, que es cuando inicia la época más seca del año en la región de estudio. Al igual que en el experimento de sombra, se excavó una “trinchera” alrededor de la parcela experimental para evitar la translocación lateral de nutrientes.

Al cabo de 6 meses se midió densidad y altura de frondas, diferenciando entre los tipos de frondas producidas (frondas nuevas, esporófilas, trofófilas y frondas muertas). Además, se cosechó la biomasa de frondas y rizoma. Las frondas y rizomas cosechados se secaron y se obtuvo la biomasa mediante la técnica descrita anteriormente.

Por último se llevó a cabo una entrevista a 25 comuneros de Frontera Corozal para conocer la postura de los propietarios de tierras agrícolas invadidas ante distintas técnicas para eliminar malezas, y así conocer la aceptación de métodos para eliminar *P. aquilinum*. El tipo de entrevista fue abierta semiestructurada (Ver formato de entrevista en el Anexo 2).

Las condiciones iniciales de los sitios se analizaron mediante un ANOVA anidado, para conocer si los sitios, y las parcelas dentro de éstos, tenían condiciones homogéneas. Los datos iniciales y los obtenidos seis meses después fueron analizados mediante un ANOVA anidado de medidas repetidas. Los datos arrojados por las encuestas solamente se llevo acabo un análisis descriptivo.

## RESULTADOS

### EFEECTO DE LA SOMBRA

#### *Condiciones iniciales*

Antes de la aplicación de los tratamientos en mayo del 2005, la densidad de las frondas vivas no difirió entre sitios ( $F_{\text{Sitio}} = 0.089$ , g.l. 1,  $P > 0.05$ ), ni entre los lugares donde se aplicarían los tratamientos ( $F_{\text{Tratamiento}(\text{Sitio})} = 1.575$ , g.l.=2,  $P > 0.05$ ). La densidad promedio de las frondas vivas fue de  $15.9 \pm 4.9$  individuos/m<sup>2</sup> (a partir de este punto se reportarán promedios  $\pm 1$  error estándar). Por otro lado la altura promedio de las frondas al inicio del experimento fue distinta entre sitios ( $F_{\text{Sitio}} = 42.127$ , g.l.=1,  $P < 0.01$ ) y entre los sitios donde aplicaríamos los tratamientos ( $F_{\text{Tratamiento}(\text{Sitio})} = 13.228$ , g.l.=2,  $P < 0.01$ ), ya que en Chotal la altura de las frondas fue mayor, con  $1.71 \pm 0.18$  m, mientras que en Naite la altura promedio fue de  $1.37 \pm 0.02$  m (Gráfica 1).

La biomasa de rizoma no difirió entre sitios ( $F_{\text{Sitio}} = 0.886$ , g.l.=1,  $P > 0.05$ ), ni entre los sitios donde se ubicarían los tratamientos ( $F_{\text{Tratamiento}(\text{Sitio})} = 1.497$ , g.l.= 2,  $P > 0.05$ ). La biomasa promedio del rizoma fue de  $225.21 \pm 12.53$  gr. La profundidad a la que se encuentra el rizoma tampoco difirió entre sitios ( $F_{\text{Sitio}} = 0.270$ , g.l.=1,  $P > 0.05$ ), ni tratamientos ( $F_{\text{Tratamiento}(\text{Sitio})} = 0.449$ , g.l.= 1,  $P > 0.05$ ), en promedio fue de  $13.5 \pm 3.2$  cm (Tabla 1).

Asímismo en mayo de 2005 se encontró que 56% de las frondas fueron reproductivas, 20.5% fueron no reproductivas, 8.8% fueron frondas nuevas y el resto estaban muertas en pie. En este tiempo de muestreo se observó dominancia de frondas reproductivas (Gráfica 2a).

#### *Condiciones posteriores al tratamiento experimental*

La densidad de frondas no difirió entre sitios ( $F=3.386$ , g.l.=1,  $P>0.05$ ), ni entre tratamientos ( $F = 0.775$ , g.l.=2,  $P>0.05$ ). Se encontraron diferencias entre tiempos de muestreo ( $F = 22.108$ , g.l.=1,  $P<0.05$ , Gráfica 3), siendo en promedio la densidad inicial de  $12.4 \pm 1.5$  individuos/m<sup>2</sup> y la densidad final de  $28.5 \pm 4.5$  individuos/m<sup>2</sup>.

La altura de frondas fue evaluada mediante el cambio de alturas promedio, debido a que las condiciones entre sitios no fueron homogéneas al inicio de experimento. Los cambios en la altura no difirieron entre los tratamientos ni entre los sitios ( $F = 1.164$ , g.l. = 2,  $P>0.05$ ;  $F = 0.679$ , g.l. = 1,  $P > 0.05$ , respectivamente). La varianza en las alturas sólo difirió entre tiempos de muestreo ( $F = 7.419$ , g.l.=1,  $P<0.05$ , Gráfica 4), pero no entre sitios o tratamientos, con una mayor varianza en altura al inicio del experimento que al final.

Debido a que la mayoría de las redes de sombra cayeron total o parcialmente sobre las parcelas experimentales, en repetidas veces del periodo de estudio, no se analizó la biomasa de las frondas que ahí se desarrollaron, ya que las redes afectaron visiblemente el desarrollo de las frondas. La biomasa del rizoma no se vio afectada por el tratamiento de aplicación de sombra ( $F = 2.944$ , g.l.=2,  $P>0.05$ ), pero sí varió entre los sitios ( $F = 16.865$ , g.l.=1,  $P<0.01$ ). La interacción fue significativa ( $F = 4.721$ , g.l. = 2,  $P<0.05$ ; Gráfica 5). Finalmente, la proporción de frondas por estadio de vida fue independiente a los tratamientos y sitios ( $\chi^2 = 186.36$ , g. l. = 4,  $P > 0.05$ ). Las proporción de las frondas al finalizar el experimento fue: 0.8% de frondas reproductivas, 89.7% No reproductivas, 2.5% Inmaduras y 7% Muertas (Gráfica 2b).

#### APLICACIÓN DE FERTILIZANTES

##### *Transplante*

La supervivencia de *P. aquilinum* fue 0%, tres meses después de haber sido transplantado el rizoma en las cajas. En noviembre del 2005, seis meses después de

haber transplantado rizoma nuevamente, sólo 25% de las cajas presentó frondas vivas. El 71% de las frondas encontradas en las cajas eran frondas vivas, 15% frondas muertas, 7.5% frondas inmaduras, y el 6.5% frondas reproductivas. La altura promedio de las frondas fue de  $29.4 \pm 10.3$  cm. Debido a la poca cantidad de cajas con frondas vivas, se decidió no continuar con el experimento de nutrimentos.

### *Entrevistas*

Se entrevistaron 50 comuneros dedicados al cultivo de sus tierras de la comunidad. Las entrevistas nos permitieron conocer el uso de fertilizantes y demás tratamientos que emplean durante el barbecho para mejorar la calidad de su cosecha en el siguiente ciclo.

El uso de fertilizantes es una práctica poco común entre las personas de la comunidad, sólo 28% mencionaron su uso. La mayoría de los agricultores hacen uso de abonos verdes, como es el frijol abono. El frijol abono es empleado de 1 hasta 5 kilogramos por hectárea durante cada tiempo de barbecho; la cantidad aplicada tiene mucho que ver con la disponibilidad y costo del mismo. Los efectos que los campesinos entrevistados atribuyen a la utilización de los abonos verdes incluyen el aumento en la productividad y la reducción de malezas. Además la siembra de frijol abono durante el barbecho es atractiva ya que les permite tener un producto más durante la época de barbecho; el frijol es empleado para consumo de la familia o para la venta. Los efectos observados en cuanto al aumento de la productividad de la parcela no son inmediatos, éstos se observan después de tres o cuatro ciclos de barbecho en los que se aplica el frijol abono. Los resultados inmediatos tienen que ver con el aumento de la materia orgánica en el suelo, debido a la hojarasca que el bejuco aporta al suelo, y aumenta el mantenimiento de la humedad del suelo.



Las personas entrevistadas mostraron gran conocimiento y entendimiento de los procesos de degradación e integración de materia orgánica en el suelo, además de interés por aprender a hacer un mejor manejo de sus zonas agrícolas. Conocen las ventajas y desventajas de la aplicación de fertilizantes, y aunque los conocen prefieren mantener sus suelos bajo este manejo tradicional sin fertilizantes.

#### *Caracterización de suelos*

El sitio Chotal se caracteriza por ser un sitio de suelos poco profundos, con un sólo horizonte de 23 cm de espesor. El suelo es del tipo Arcilloso-Arenoso (40.36% arcillas, 12% limo, 47.64% arena). El pH activo es de 6.72, y pH potencial de 5.75. La materia orgánica del suelo es de 6.46%. La mayoría de los valores para cationes encontrados son altos o adecuados para el suelo, menos el fósforo, ya que el valor que se encontró está dentro de un intervalo que se considera deficiente en un suelo (Tabla 2). La capacidad de intercambio catiónico es de 61.89, que es un valor alto.

El sitio Naite tiene suelos más profundos, con tres horizontes (1-23 cm, 23-26 cm, 26-67 cm). En el horizonte en donde se encuentra el rizoma de *P. aquilinum* el suelo es franco arcilloso arenoso (26% arcillas, 24% limo, 49.64% arenas), con pH activo de 7.07 y potencial de 6.69. La mayoría de las variables tuvieron valores altos, excepto el fósforo, que al igual que el sitio anterior, está dentro de intervalos que se considera deficiente en un suelo. La capacidad de intercambio catiónico es de 50.83 (Tabla 2).

#### EFFECTO DEL ESTRÉS MECÁNICO AL RIZOMA

##### *Condiciones iniciales*

La densidad y la altura de las frondas antes de aplicar el experimento fueron diferentes entre sitios ( $F= 23.912$ , g.l.=1,  $P<0.05$  y  $F= 48.272$ , g.l.=1,  $P<0.05$ ; densidad

y altura respectivamente, ver Grafica 6). La mayor densidad se presentó en Chotal con  $20.3 \pm 4.8$  individuos/m<sup>2</sup>, mientras que en Naite fue de  $13.6 \pm 4.8$  individuos/m<sup>2</sup>. La altura también difirió entre sitios, presentandose las mayores alturas en el sitio de Chotal con un promedio de  $186.1 \pm 6.6$  cm; en Naite la altura promedio fue de  $171.3 \pm 15.9$  cm. Dentro de cada sitio las condiciones de densidad y altura de frondas fueron homogéneas ( $F=0.101$ , g.l.=2,  $P>0.05$  y  $F=0.154$ , g.l.=2,  $P>0.05$ ; densidad y altura respectivamente).

La biomasa de rizoma no fue diferente entre sitios, y dentro de los sitios, entre tratamientos tampoco existieron diferencias ( $F = 2.180$ , g.l.=1,  $P>0.05$ ;  $F = 0.540$ , g.l.=2,  $P>0.05$ ). La biomasa seca promedio al inicio del experimento fue de  $4.536 \pm 0.218$  kg/m<sup>3</sup>.

#### *Condiciones posteriores al tratamiento experimental*

La diferencia en la densidad de frondas difirió entre sitios ( $F = 5.972$ , g.l.=1,  $P<0.05$ . Gráfica 7), pero no hubo diferencias entre tratamientos ( $F = 0.635$ , g.l.=2,  $P>0.05$ ). El sitio que presentó la diferencia en densidad más alta fue Chotal con  $19.382 \pm 4.04$  individuos/ m<sup>2</sup>, mientras que en Naite fue de  $5.775 \pm 3.62$  individuos/ m<sup>2</sup>.

La diferencia en la altura de las frondas difirió entre sitios ( $F= 26.677$ , g.l.=1,  $P<0.05$ ; ver gráfica 7). El sitio que presentó mayor diferencia en las alturas fue Chotal con  $-65.9 \pm 6.4$  cm., mientras que Naite tuvo un promedio de  $-7.5 \pm 9.78$  cm. La biomasa de frondas no fue diferente entre sitios ni tratamientos ( $F = 2.682$ , g.l.=1,  $P>0.05$ ;  $F = 2.367$ , g.l.=2,  $P>0.05$ ), en promedio fue de  $0.868 \pm 0.88$  kg/m<sup>2</sup>. La biomasa de rizoma fue diferente entre sitios, no así entre tratamientos ( $F = 8.48$ , g.l.= 1,  $P<0.01$ ;  $F = 0.583$ , g.l.=2,  $P>0.05$ ; respectivamente), aunque sí hubo diferencias a través del tiempo ( $F = 231.666$ , g.l.=1,  $P<0.01$ , Gráfica 8). Al finalizar el experimento en el sitio

Chotal se presentó mayor biomasa que en Naite que fue en promedio de  $1.5 \pm 0.057$   $\text{kg/m}^3$ , mientras en Naite fue de  $0.85 \pm 0.046$   $\text{kg/m}^3$ . En el primer año se presenta un promedio de  $4.536 \pm 0.218$   $\text{kg/m}^3$  y el segundo  $1.179 \pm 0.045$   $\text{kg/m}^3$ .

## DISCUSIÓN

### EFEECTO DE SOMBRA

El cambio en la disponibilidad de luz no afectó significativamente el crecimiento de *P. aquilinum*. Las diferencias encontradas no son causadas por la aplicación de sombra, y es posible que el corte de frondas previo de la aplicación de la malla de sombra ocasionara las diferencias observadas a través del tiempo. Los valores de biomasa de rizoma al finalizar el experimento muestran que las zonas sombreadas redujeron la biomasa subterránea, en relación a las que no fueron sombreadas. Por su parte las variables en relación a la biomasa aérea no se vieron afectadas significativamente. El tratamiento de sombra aparentemente sólo le impidió llevar a cabo una actividad fotosintética suficiente para reabastecer el almacenamiento de material de reserva en el rizoma tras el evento estresante. La capacidad fotosintética es una de las variables que determina la tasa de crecimiento que tendrá el individuo, y con ésta la cantidad de recurso que será destinado a material de reserva. A pesar de que la capacidad fotosintética de *P. aquilinum* es muy plástica y le permite adaptarse exitosamente a cambios lumínicos de su entorno (Gordon *et al* 1999).

Aquí se observó que la densidad de frondas se duplicó tras un año del inicio del experimento, en ambos sitios y sin distinción de tratamiento (en promedio fue de 15.9 a 28.5 individuos/m<sup>2</sup>) que podría ser una estrategia para maximizar la obtención de recursos tras el evento causado por el corte de frondas. Una respuesta similar se ha observado para esta especie en zonas templadas (Daniels 1986, Le Duc *et al* 2003).

Las medidas adoptadas para evitar la translocación de nutrientes a través del rizoma, es decir, el cavar una trinchera, posiblemente no tuvo el efecto esperado, lo cual podría explicar que no se observara un efecto de los tratamientos sobre la porción del individuo tratada. En un individuo la translocación de sustancias asimiladas mediante la

fotosíntesis, y almacenadas en el rizoma, son dirigidas principalmente a activar los meristemas para producción de frondas y extensión del rizoma (Loresco *et al* 2004).

El corte de frondas llevado a cabo antes de la aplicación de los tratamientos parece haber afectado significativamente los tiempos de producción de esporas. Al inicio del experimento (mayo 2005) se encontró que 56% de las frondas correspondía a frondas reproductivas, mientras que en el último muestreo (un año después de haber iniciado el experimento) menos de 1% de las frondas fueron reproductivas dentro de las parcelas experimentales. Es importante destacar que fuera de la parcela experimental se observaron frondas reproductivas, aunque no se cuantificó su proporción por estar fuera de las parcelas. Se sabe que la producción de frondas reproductivas en *P. aquilinum* es sincrónica (Oikawa *et al* 2004), por lo que la ausencia de frondas reproductivas dentro de las parcelas experimentales, si bien no fue afectada por el tratamiento de sombra, si pudo haber sido afectado por el corte de frondas que se aplicó previamente. Las frondas encontradas dentro de los tratamientos no presentaban indusios en las hojas, lo cuál corrobora que no hubo producción de soros, característicos de las esporofilas (frondas reproductivas). La posibilidad de que el tiempo de producción de esporas se retrasara, sería una gran anomalía debido a la naturaleza sincrónica de *P. aquilinum*. Partiendo de el concepto de nicho (Begon *et al.* 2006), es posible que luego del corte de frondas las condiciones para el helecho permitieran su supervivencia y el crecimiento, pero no su reproducción.

Al finalizar el experimento, la mayoría de las diferencias significativas se presentaron entre sitios y tiempos, no así entre tratamientos. Las diferencias entre los sitios pueden estar relacionadas con su topografía, su historia de manejo o incluso con el tiempo de invasión de *P. aquilinum*. *Pteridium aquilinum* es una planta clonal, y como tal su crecimiento y senescencia pueden estar afectados por mecanismos internos de

desarrollo que dependen de la disponibilidad de recursos o de balances hormonales. *Pteridium aquilinum* posee la capacidad de reproducirse asexualmente por rebrote de fragmentos de rizoma, lo cuál permite el establecimiento de poblaciones de individuos con la misma identidad genética, conocido también como Ramet (Cook 1985). La vasta red de brotes, tallos y rizoma que posee le confiere la flexibilidad ecológica para mantener el balance entre las diferentes funciones de las partes aéreas y subterráneas del individuo (Cook 1985). Es por esto que a pesar de que los sitios comparten muchas similitudes de manejo previo y tiempo de invasión, estas diferencias deben estar relacionadas con la variación de condiciones y recursos que los organismos han tenido para desarrollarse. El hecho de que todas las diferencias significativas fueron observadas a través del tiempo nos lleva a pensar que el corte de frondas al inicio de experimento pudo ser el evento estresante que ocasionó estas diferencias significativas.

#### APLICACIÓN DE FERTILIZANTES

Los análisis realizados en las muestras de suelo de los sitios mostraron un buen estado de los mismos. Los resultados encontrados apoyan el hecho de que *Pteridium aquilinum* no se establece exclusivamente en suelos pobres, sin embargo queda sin conocerse el efecto que tiene el establecimiento de este helecho por periodos mayores a 20 años. Sitios encontrados en Chajul en donde la población de *P. aquilinum* parece tener más de 50 años de establecida presentan características de suelos ácidos y ricos en arcillas con altos niveles de aluminio (Siebe *et al* 1995). La plasticidad de *P. aquilinum* para establecerse tanto en suelos con altos niveles de metales pesados (Chang *et al* 2005), como en suelos en relativo buen estado de conservación (Edouard *et al* 2004, Levy-Tacher *et al* 2005) le confiere una ventaja más sobre muchas especies vegetales.

Los sitios en los que se llevó a cabo este estudio han sido manejados mediante la técnica agrícola de RTQ desde hace 15 años, mientras que la invasión de *P. aquilinum* ha sido desde hace 13-18 años a la actualidad. Las consecuencias de este tipo de manejo agrícola es la disminución en la productividad del suelo por cambios en el pH y disponibilidad de nutrientes (Matson *et al* 1997, García-Oliva *et al* 1999, Menzies y Gillman 2003), cediendo entonces a la colonización e invasión de *P. aquilinum* en estas tierras. Para los sitios de estudio la capacidad de intercambio catiónico presentó niveles sanos, lo cual indica que a pesar de la historia de manejo mayor a 15 años, los suelos en estos sitios no se han degradado en lo que respecta a este parámetro. Probablemente en este caso, como en otros casos de invasión en trópicos, no fue la insuficiencia de nutrientes en los suelos, sino la falta de propágulos viables en los mismos, el paso continuo de personas y animales, y la quema ociosa frecuente por parte de los que manejan las zonas aledañas lo que provocó la invasión de *P. aquilinum*.

En general, las personas que se dedican a hacer agricultura en Frontera Corozal no emplean fertilizantes químicos en sus tierras, un hecho que confirma esto es que ninguna tienda vende fertilizante dentro de la comunidad. El uso de frijol abono (*Mucuna sp*) es preferido. El uso de frijol abono se lleva a cabo para obtener un producto extra de la parcela durante el barbecho, ayuda a mantener y aumentar la productividad de la parcela (Wang *et al* 2005, Kaizzi *et al* 2006) y evita el establecimiento de malezas (Ikuenobe & Anoliefo 2003, Wang *et al* 2005).

#### ESTRÉS MECÁNICO AL RIZOMA

El tratamiento de estrés mecánico al rizoma no disminuyó ni la densidad, ni la altura de las frondas, ni la biomasa del rizoma. Esto hace suponer que efectivamente existió translocación de sustancias de reserva a través del rizoma. Debido a que el

tratamiento se aplicó en los primeros 30 cm de suelo (la mayoría del rizoma se encuentra en los primeros 15 cm de suelo), es probable que bajo la masa más densa de rizoma existieran guías que no fueron afectadas por el tratamiento y, a través de éstas, existiera translocación de nutrientes. Para la variable de densidad de frondas, tras no haber diferencias entre tratamientos se observaron diferencias entre sitios, en ambos aumentó la densidad de frondas, en un sitio fue mayor que en otro. Al igual que esta variable, la altura de frondas no fue diferente entre tratamientos pero sí entre sitios, de igual manera la tendencia fue a disminuir la altura de las frondas en ambos sitios. Esta vez el sitio que había presentado una mayor densidad de frondas fue el que presentó una disminución significativa en la altura de las frondas producidas. En ambos sitios existió una disminución significativa en la biomasa de rizoma asociada al tiempo de muestreo, en el segundo tiempo de muestreo se observó que el rizoma se redujo a menos de la mitad de lo encontrado inicialmente. En este caso el individuo o los individuos, pudieron haber afrontado el disturbio con la producción de frondas para aumentar la superficie fotosintética activa y aumentar las posibilidades de recuperar las partes mutiladas por el tratamiento. De ser así, el helecho tuvo que hacer uso de las sustancias de reserva que estaban contenidas en el rizoma, en los resultados obtenidos tenemos que la biomasa subterránea se reduce significativamente en el tiempo, de  $4.536 \pm 0.218$   $\text{kg/m}^3$  a  $1.179 \pm 0.045$   $\text{kg/m}^3$ .

A pesar de estas diferencias en alturas y densidades de frondas entre sitios, la biomasa de frondas no presentó diferencias significativas, lo que puede estar evidenciando la necesidad del helecho de aumentar su superficie fotosintética para obtener el carbono necesario para el mantenimiento de frondas y recuperar las sustancias de reserva empleadas en la recuperación tras el disturbio. El aumento en la densidad de frondas con menor inversión de carbono ha sido documentada ya antes



como una estrategia de *P. aquilinum* para hacer el uso y obtención de recursos más eficiente después de la ocurrencia de un evento estresante (Daniels 1986, Le Duc et al 2000, Le Duc et al 2003, Oikawa et al 2004). Oikawa et al (2004) encontraron que las frondas tardías presentaban la característica de ser menores en tamaño y grosor de laminas fotosintéticas, el helecho destinaba menos recursos a la producción de éstas por tanto su capacidad fotosintética era menor a las producidas durante la etapa de crecimiento.

La biomasa del rizoma en general presentó diferencias significativas entre sitios y en éstos a través de los tiempos de muestreo, mientras que el tratamiento no tuvo un efecto significativo. En repetidas ocasiones se ha mencionado el inconveniente de trabajar con *P. aquilinum* en campo debido que en un parche de *P. aquilinum* no es fácil identificar cuantos individuos existen, y cuál es su ubicación (mencionado en Le Duc et al 2003). Se observaron muchas partes de rizoma secas e integrándose a la materia orgánica del suelo durante el segundo tiempo de muestreo, sin embargo la translocación lateral de nutrientes de otras partes del individuo no afectadas pudo haber proporcionado los nutrientes necesarios para recuperar las partes de rizoma menos afectadas (Loresco et al 2004).

El tratamiento de estrés mecánico al rizoma no representa un tratamiento efectivo para la eliminación de *P. aquilinum* en sitios con invasión mayor de 12 años. Además representa un manejo costoso tanto económicamente como en términos de labor.

## CONCLUSIONES

*Pteridium aquilinum* es un helecho que se ve favorecido por las condiciones de las zonas desprovistas de vegetación. Grandes extensiones de tierra, cuyo uso principal durante muchos años fue la agricultura, hoy se encuentran dominadas por *P. aquilinum*, por lo que han sido abandonadas por la falta de conocimiento sobre el manejo que puede darse a estas áreas. Además la expansión de los parches ya existentes en las zonas tropicales de Chiapas pone en riesgo la actividad agrícola y ganadera de muchas familias en estas comunidades. Así mismo, esta especie invasora representa una amenaza para las áreas naturales de la región, contribuyendo a la fragmentación de las zonas trópicas (Schneider 2004), así como aumentando la posibilidad de colonización y dominancia de *P. aquilinum* en las áreas clareadas cercanas a estos sitios, atentando contra la diversidad de los áreas naturales aledañas (Meiners *et al* 2001; Meiners *et al* 2002).

En este estudio se identificó el efecto de dos tratamientos sobre el desempeño de *P. aquilinum* con el fin de poder diseñar el tipo de manejo que pudiera ser más efectivo en la erradicación del helecho de estas zonas. Tratamientos que provoquen un fuerte gasto de energía como lo es el daño mecánico que resulta en la reconstrucción de estructuras fotosintéticas, así como tratamientos que reducen la luz disponibles para fotosíntesis debilitaran al individuo, facilitando el establecimiento de otras especies. En este sentido el éxito en las estrategias para erradicar *P. aquilinum* reside en la revegetación posterior al agente estresante (Packeman y Hay 1996, Petrow y Marrs 2000).

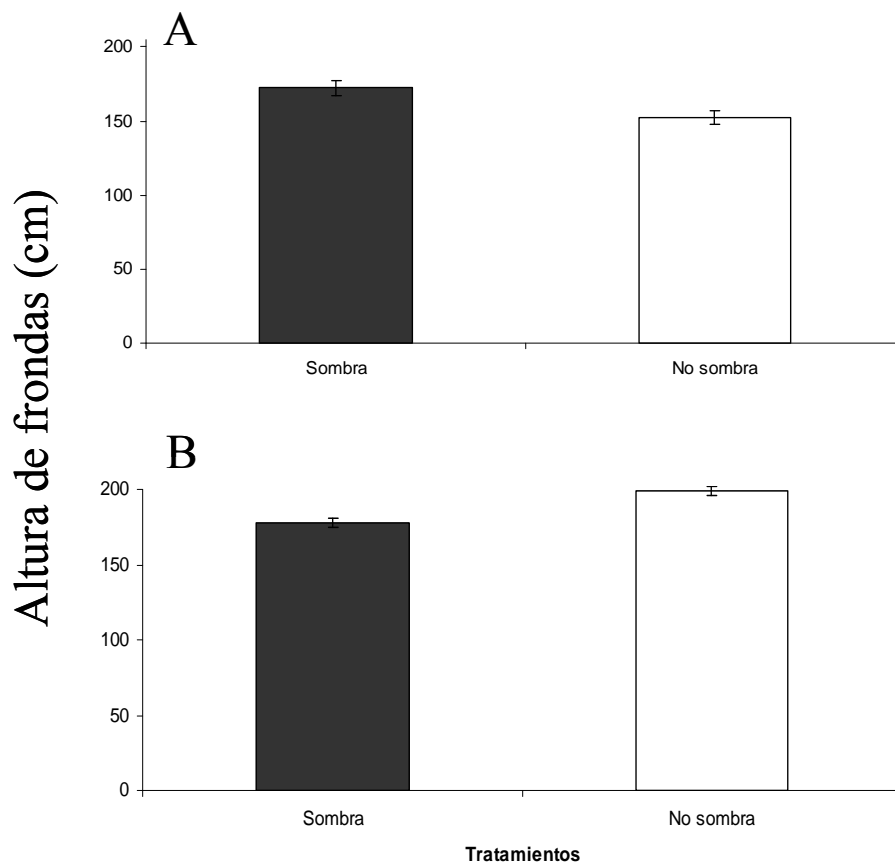
Existen trabajos en los que se aplican tratamientos que pueden ser considerados físicos y que además modifican las condiciones de los sitios, lo que lleva a exitosas restauraciones funcionales de los mismos (Edouard *et al* 2004, Levy-Tacher *et al* 2005). La aplicación de tratamientos como el corte de frondas es una constante aplicada en

estas restauraciones, y debiera considerarse para ser probado, debido a que es un tratamiento físico muy agresivo. En esta tesis, por ejemplo, se encontró una inhibición en la función reproductiva como resultado del corte de frondas.

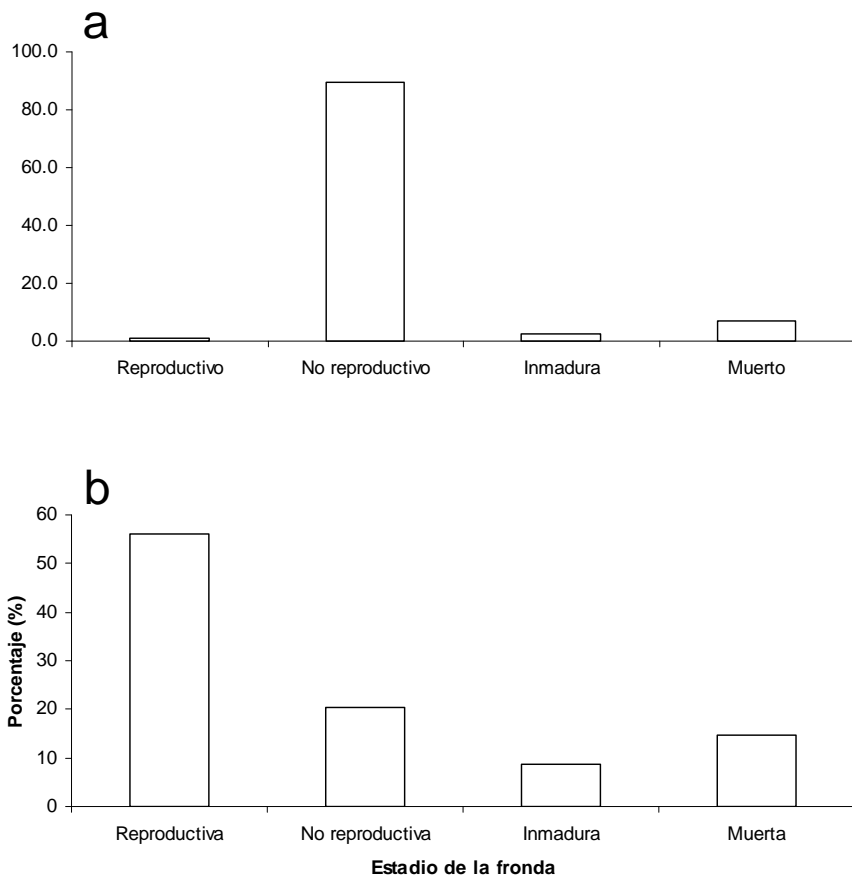
La aplicación de tratamientos físicos combinados con implementación de sombra, como puede ser el uso la re-vegetación post estrés, deben ser considerados como tratamientos eficaces para la recuperar sitios que estén dominados por *P. aquilinum*. No así los tratamientos en los que sólo se provea de sombra. El manejo de estas zonas debe estar dirigido a estresar el o los individuos, además de modificar las condiciones favoreciendo el establecimiento de potencial competencia para *P. aquilinum*.

Los tratamientos evaluados en este estudio no fueron efectivos para erradicar *P. aquilinum*. Sin embargo, se insiste en continuar haciendo investigación para encontrar el tratamiento más eficiente para el control y eliminación de este helecho de los trópicos de México debido a la amenaza que este representa para la conservación e integridad de esta región.

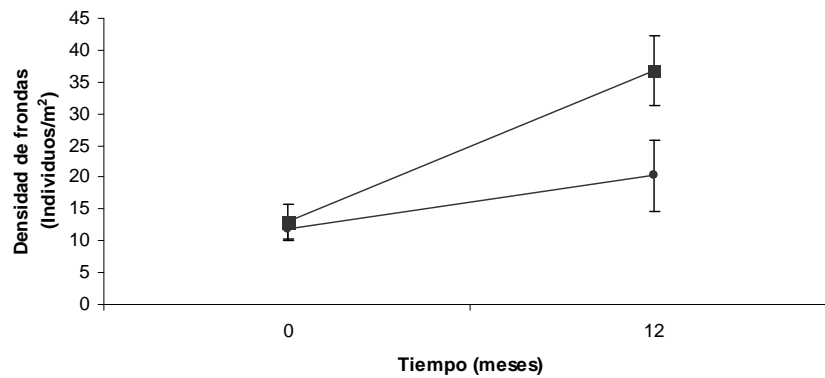
GRÁFICAS.



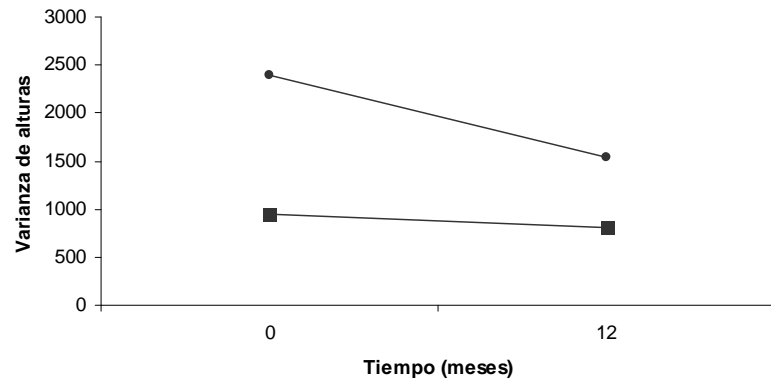
Gráfica 1. Promedio de altura de frondas (cm) al inicio del experimento de sombras. Diferencias entre sitios y tratamientos ( $F = 42.127$ , g.l.=1,  $P < 0.01$  y  $F = 13.228$ , g.l. = 2,  $P < 0.01$ , respectivamente). **A** Naite **B** Chotal



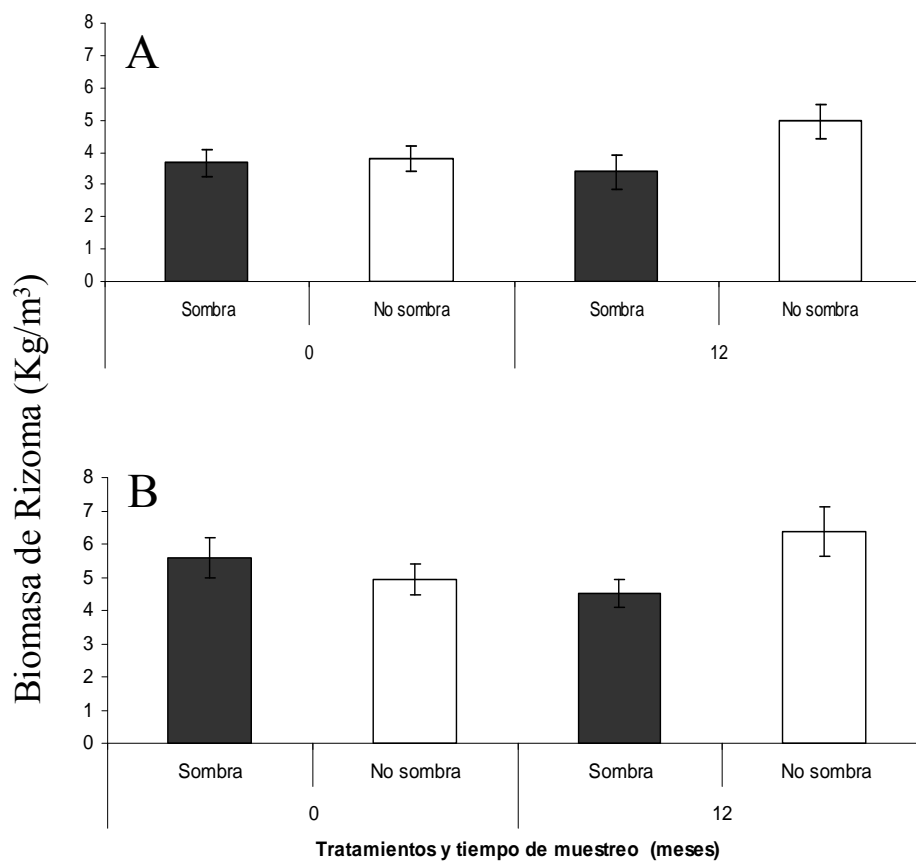
Gráfica 2. Porcentajes de estadios de frondas presentes en los sitios (condiciones iniciales, mayo 2005).



Gráfica 3. Densidad de frondas al finalizar el experimento de sombra. No hay diferencias significativas entre sitios ni tratamientos, sólo entre tiempos de muestreo ( $F = 22.108$ , g.l.=1,  $P < 0.05$ ). ● Naite, ■ Chotal

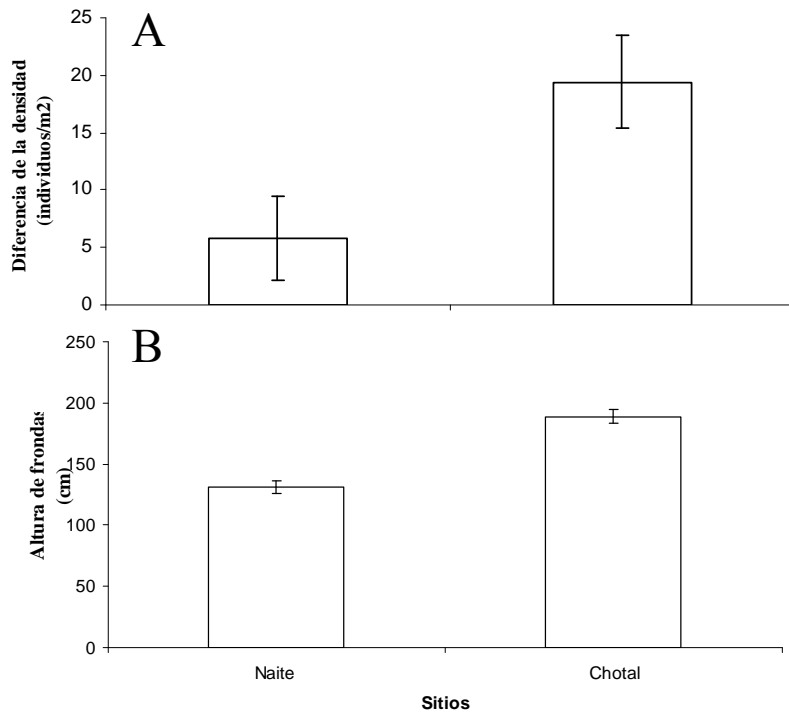


Gráfica 4. Varianza de Alturas en el experimento de sombra. Diferencias significativas en el tiempo ( $F = 7.419$ , g.l.=1,  $P < 0.05$ ). ● Naite, ■ Chotal

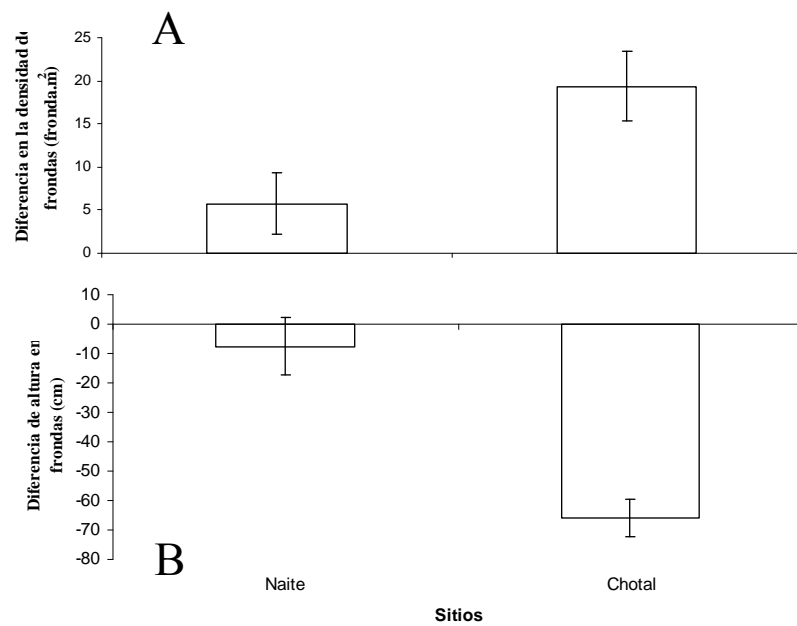


Gráfica 5. Biomasa de rizoma posterior a la aplicación de sombra. Diferencias significativas entre sitios y entre tratamientos por tiempos de muestreo ( $F = 16.865$ , g.l.=1,  $P < 0.01$  y  $F = 4.721$ , g.l.=2,  $P < 0.05$  respectivamente) **A** Naite **B** Chotal

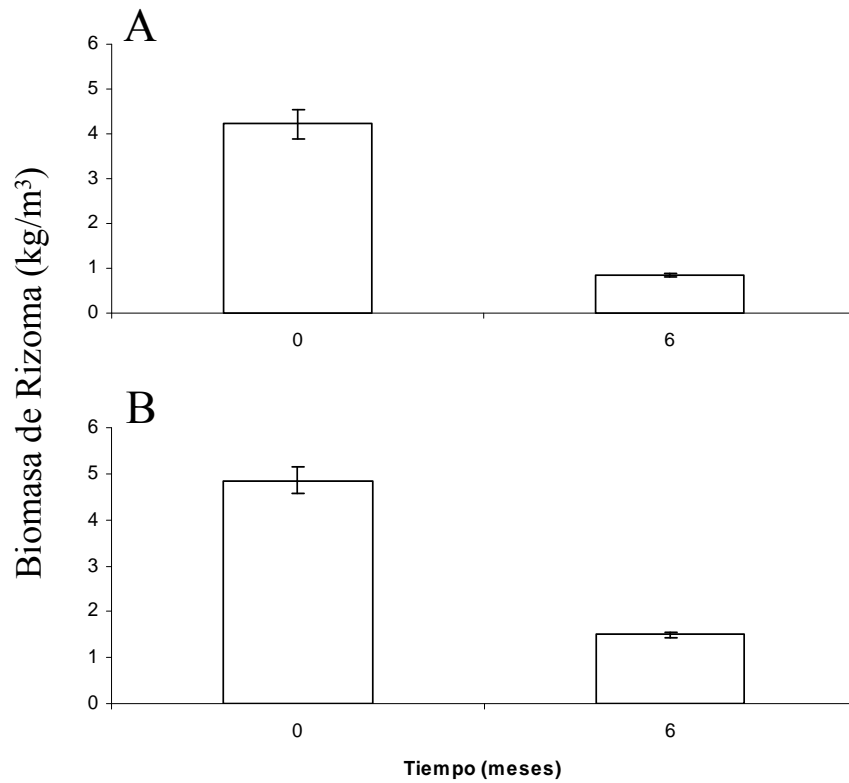




Gráfica 6. Condiciones iniciales para el experimento de estrés mecánico al rizoma: Densidad de frondas (A) y Altura de frondas (B). Diferencias significativas entre sitios para ambas variables (F = 23.912, g.l.= 1, P<0.05 y F = 48.272, g.l.=1, P<0.05 respectivamente)



Gráfica 7. Condiciones finales para el experimento de estrés mecánico al rizoma: cambios en la densidad (A) y la altura de las frondas (B) fueron significativas entre sitios para ambas variables (F = 5.972, g.l.=1, P<0.05 y F = 26.677, g.l.=1, P<0.05 respectivamente).



Gráfica 8. Biomasa de rizoma posterior a la aplicación de estrés mecánico. Diferencias significativas entre sitios y entre tiempos de muestreo ( $F = 8.48$ , g.l.=1,  $P < 0.01$  y  $F = 231.666$ , g.l.=1,  $P < 0.01$  respectivamente) **A** Naite **B** Chotal

TABLAS.

<b>Características</b>	<b>Entre sitios</b>	<b>Entre tratamientos</b>
Densidad de frondas	F = 0.089	F = 1.575
Altura de frondas	F = 42.127**	F = 13.228**
Biomasa de rizoma	F = 0.886	F = 1.497
Profundidad de Rizoma	F = 0.270	F = 0.449

**Tabla I. Condiciones iniciales para el experimento de sombra, Mayo 2005 (\*  $\alpha=0.05$ , \*\* $\alpha=0.01$ )**

<b>Característica</b>	<b>Chotal</b>	<b>Naite</b>
Profundidad	1-23	1-18
% Arcilla	40.36	26.36
% Limo	12	24
% Arena	47.64	49.64
Capacidad de campo	27.69	21.07
Densidad aparente (real)	0.99 (2.08)	0.93 (2.08)
pH activo (potencial)	6.72 (5.75)	7.07 (6.69)
% Materia orgánica	6.46	6.56
N orgánico (Kg/Ha)	161.56	164.09
N amoniacal (ppm)	112.80	46.53
N mineral (ppm)	114.19	67.37
Fósforo total (ppm)	3.16	6.08
C.I.C.	61.89	50.83

**Tabla II. Caracterización de los suelos en dos sitios invadidos por *Pteridium aquilinum* en Frontera Corozal, Chiapas.**

## ANEXOS

### ANEXO 1. ESTRUCTURA DE LA ENTREVISTA ABIERTA SEMIESTRUCTURADA REALIZADA A AGRICULTORES DE FRONTERA COROZAL.

Lugar de procedencia:

Edad:

¿Hace uso de algún fertilizante o abono?

¿Cuánto es lo que aplica?

¿Cada cuánto aplica esa dosis?

¿Ha notado diferencias en la productividad de su parcela?

¿Cuánto tiempo después de la primera aplicación notó las diferencias?

ANEXO 2. ESTRUCTURA DE LA ENTREVISTA ABIERTA SEMIESTRUCTURADA REALIZADA A AGRICULTORES DE FRONTERA COROZAL.

¿Tiene problemas en su parcela por infestación de malezas?

¿Qué malezas ocasionan problemas en su parcela?

¿Qué métodos ha empleado para eliminar a la maleza?

¿Cuál es la frecuencia de la aplicación del método de control?

¿En términos económicos que tan viable es que siga empleándolo?

Enumere en cuanto a su preferencia las siguientes opciones de métodos para eliminar malezas:

Chapear  Sombrear  Sembrar otras especies  Quemar  Aplicar herbicida

¿Considera que el ensombrecer a la maleza puede ser eficaz para eliminarla?

¿Considera que el aplicar estrés mecánico al rizoma puede ser eficaz para eliminarla?

¿Considera que el aplicar fertilizante pudiera ser eficaz para eliminarla?

## REFERENCIAS

- Alonso-Amelot, M.E. 1999. Helecho Macho: salud animal y salud humana. Revista de la Facultad de Agronomía de La Universidad del Zulia. 1999 (16): 528-541.
- Alonso-Amelot, M.E., Oliveros, A., Calcagno, M.P. y E. Arellano. 2001. Bracken adaptation mechanism and xerobiotic chemistry. *Pure applied Chemistry* 73(3): 549-553.
- Begon, M., Harper, J.L. y C.I. Townsend. 2006. Ecology, individuals, populations and communities. Oxford Blackwell. Fourth edition.
- Buckman, H.O. y N.C. Brady. 1970. Naturaleza y propiedades de los suelos. UTEHA. México, D.F.
- Chang, P., Kim, Y.J., y K.W. Kim. 2005. Concentrations of arsenic and heavy metals in vegetation in two abandonment mines tailings in South Korea. *Environmental Geochemistry and Health* 27(2): 109-119.
- Chiariello, N.R., Money, H.A. y K. Williams. 1989. Growth, carbon allocation and cost of plants tissues. Pp 237-365. En: *Plants physiological Ecology, field methods and instrumentation*. Pearcy, R.W., Ehleringer, J., Mooney, H.A., y P.W. Rundel (Eds.). Chapman y Hall (ITP). Great Britain.
- Cook, R.E. 1985. 8. Growth and development in clonal plant populations. In: *Population Biology and Evolution of Clonal Organisms*. Jackson, J.B.C., Buss, L.W. and R.E. Cook (Eds). Yale University Press. Westford, Massachusetts, USA.
- Cooper-Driver, G., Finch, S. y T. Swain. 1977. Seasonal variation in secondary plant compounds in relation to the palatability of *Pteridium aquilinum*. *Biochemical Systematics and Ecology* 5(3):177-184.



- Daniels, R.E. 1986. Studies in the growth of *Pteridium aquilinum* (L.)Kuhn (bracken).  
2. Effects of shading and nutrient application. Weed research 26:121-126.
- Den Ouden, Jan. 2000. The role of bracken (*Pteridium aquilinum*) in forest dynamics.  
PhD. Thesis, Wageningen University, Wageningen, The Netherlands. ISBN 90-5808-288-1; 218 pp.
- Edouard, F., Jiménez, J. Y M. Cid. 2004. Restauración de áreas invadidas por copetate en la región de la Chinantla, Oaxaca, México. LEISA Revista de Agroecología Abril 2004: 34-37.
- Francis, John K. 1991. *Ochroma pyramidale* Cav. Balsa. SO-ITF-SM-41. New Orleans, LA: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Southern Forest Experiment Station. 6 p.
- García-Oliva, F., R. L. Sanford Jr. y E. Nelly. 1999. Effects of slash-and-burn management on soil aggregate organic C and N in a tropical deciduous forest. Geoderma 88:1-12.
- Gliessman, S. R. 1978. The establishment of bracken following fire in tropical habitats. American Fern Journal 68(2):41-44.
- Gliessman, S. R. y C. H., Muller. 1972. The phytotoxic potencial of Bracken *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn. American Journal of Botany 21: 299-304.
- Gómez-Pompa, A. y C. Vázquez-Yanes. 1985. Estudios sobre la regeneración de selvas en regiones cálido-húmedas de México. Pp. 1-25. En: Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México. Volumen II. Gómez-Pompa, A. y S. del Amo R. (Eds.) Alambra Mexicana S.A. de C.V. México.
- Gómez-Pompa, A. y R. Dirzo. 1995. Reservas de la Biosfera y otras Áreas Naturales Protegidas de México. Secretaria de Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca, Instituto Nacional de Ecología y Comisión Nacional para el Conocimiento

y Uso de la Biodiversidad. México.

Gómez-Pompa, A. y R. Dirzo. 1995. Reservas de la Biosfera y otras Áreas Naturales Protegidas de México. Secretaria de Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca, Instituto Nacional de Ecología y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México.

Gómez-Pompa, A., C. Vázquez-Yanes y S. Guevara. 1972. The tropical rain forest: A nonrenewable resource. *Science* 177: 762-765.

Gordon, C., S.J. Woodin, C.E. Mullins and I. J. Alexander. 1999. Effects of environmental changes, including drought, on water use by completing *Calluna vulgaris* (heather) and *Pteridium aquilinum* (bracken). *Functional Ecology* 13(Suppl. 1): 96-106.

Guariguata, M.R. y R. Ostertag. 2002. Capítulo 23: Sucesión secundaria. Pp.591-623. En: Ecología y conservación de bosques Neotropicales. Guariguata, M.R. y G. H. Kattan.(Eds). L.U.R. Catargo, Costa Rica.

Guariguata, M. R. y R. Ostertag. 2001. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management* 148: 185-206.

Guevara, S., Laborde, J., Liesenfeld, D. y O. Barrera. 1997. Potreros y ganadería. Pp. 43-58. En: Historia Natural de los Tuxtlas. Gonzáles, S., Dirzo, R. y R.C. Vogt (Eds). UNAM. México. Pp. 647.

Hartshorn, Gary S. 1978. Tree falls and tropical forest dynamics. *Tropical trees as living systems*. Cambridge, England: Cambridge University Press: 617-638.

Hernández-Xolocotzi, E. 1959. La agricultura en la Península de Yucatán. Los recursos Naturales del Sureste y su aprovechamiento. Publ. IMRNR, Vol. 3, pp. 3-57.

- Hoshizaki, B.J. y R.C. Moran. 2001. Chapter 8. Propagation. Fern grower's manual. Oregon, Portland. Timber Press.
- Kennedy, L. M. y S. P. Horn. 1997. Prehistoric maize cultivation at the La Selva Biological Station Costa Rica. *Biotropica* 29: 368-370.
- Le Duc, G.M., Pakeman, R.J., Putwain, P.D., y R.H. Marrs. 2000. The variable responses of bracken to control treatments in Great Britain. *Annals of Botany* 85 (Suplemento B):17-29.
- Levy-Tacher, S.I., Aguirre, R.J.R., Duncan, G.J., Perales, R.H., Douterlungne, D., Román D.F.J. y B.G.L. Portales. 2005. Rehabilitación de Acahuals a través del manejo tradicional lacancón de Chujúm (*Ochroma pyramidale*). Reporte. 1er congreso Internacional de casos exitosos de desarrollo sostenible del Trópico. 2-4 de Mayo de 2005/ Boca del Río, Veracruz, México.
- Loresco, M.M., Chapman, D.F., y R.D. Cousens. 2004. Translocation of  $^{14}\text{CO}_2$  and  $^{14}\text{C}$ -deoxyglucose in bracken (*Pteridium esculentum* Forst. f. Cockayne): Implications for herbicide efficacy. *Philippine Agricultural Scientist* 87(4): 417-426.
- Lowday, J.E. y R.H. Marrs. 1992. Control of bracken and the restoration of heathland. III. Bracken litter disturbance and heathland restoration. *Journal of applied ecology* 29: 212-217.
- Marrs, R.H., Johnson, S.W., and M.G. Le Duc. 1998. Control of Bracken and the restoration of heathland. VII. The control do rhizomes to 18 years continued bracken control or 6 years of control followed by recovery. *Journal of Applied Ecology* 35: 748-757.
- Marrs, R.H., Le Duc, M.G., Mitchell, R.J., Goddard, D., Paterson, S. y R.J. Pakeman. 2000. The Ecology of Bracken: Its Role in Successional and Implications for Control. *Annals of Botany* 85 (suplemento B): 3-15.

- Martínez-Ramos, M. 1985. Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y regeneración natural de las selvas altas perennifolias. Pp.191- 239. En: Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México. Volumen II. Gómez-Pompa, A. y S. del Amo R. (Eds.). Alambra mexicana S.A. de C.V. México.
- Matson, P.A., Parton, W.F., Power, A.G. y M.J. Swift. 1997. Agricultural Intensification and Ecosystem Properties. *Science* 277: 504-509.
- Meiners, S.J., Pickett S.T.A. y M.L. Cadenasso. 2001. Effects of plant invasions on the species richness of abandoned agricultural land. *Ecography* 24: 633-644.
- Meiners, S.J., Pickett S.T.A. y M.L. Cadenasso. 2002. Exotic plant invasions over 40 years of old field succession: community patterns and associations. *Ecography* 25: 215-223.
- Menzies, N.W. y G.P. Gillman. 2003. Plant growth limitation and nutrient loss following piled burning in slash and burn agriculture. *Nutrient Cycling in Agroecosystems* 65: 23-33.
- Miranda, F. y E. Hernández-Xolocotzi. 1964. Los tipos de vegetación y su clasificación. *Boletín Sociedad Botánica de México* 28: 29-179.
- Murphy, P.G. y A.E. Lugo. 1995. Dry forest of Central America and the Caribbean. Pp. 9-34. En: *Seasonally dry tropical forest*. 1995. Bullock, S. H., H. A. Mooney y E. Medina (Eds). Cambridge University Press. Cambridge, G.B. 450 p.
- Niering, W. A. y R. H. Goodwin. 1974. Creation of relatively stable shrublands with herbicides: arresting "succession" on rights-of-way and pastureland. *Ecology* 55: 784-795.

- Oikawa, S., Hikosaka, K. Hirose, T., Shiyomi, M., Takahashi, S. y H. Yoshimichi. 2004. Cost-benefit relationships in fronds emerging at different times in a deciduous fern, *Pteridium aquilinum*. Canadian journal of Botany 82(4): 521-527.
- Pakeman, R.J. y E. Hay. 1996. Heathland Seedbank under Bracken *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn and their importance for Re-vegetation after Bracken control. Journal of Environmental Management 47: 329-339.
- Pakeman, R.J. y R. H. Marrs. 1992. The conservation value of bracken, *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn, dominated communities in the UK and an assessment of the ecological impact of bracken expansion or its removal. Biological Conservation 62:101-114.
- Pakeman, R.J., Le Luc, M.G. y R.H. Marrs. 2000. Bracken distribution in Great Britain: Strategies for its Control and the Sustainable Management of Marginal Land. Annals of Botany 85(Suplemento B): 37-46.
- Pakeman, R.J., Thwaites, R.H., Le Duc, M.G. y R. H. Marrs. 2002. The effects of cutting and herbicide treatment on *Pteridium aquilinum* encroachment. Applied Vegetation Science 5: 203-212.
- Pattison, R.R., Goldstein, G. y A. Ares. 1998. Growth, biomass allocation and photosynthesis of invasive and native Hawaiian rainforest species. Oecologia 117:449-459.
- Peñaloza-Guerrero, C.B. En revisión. Sobrevivencia y crecimiento de estacas de *Bursera simaruba* en zonas invadas con *Pteridium aquilinum* en un bosque estacionalmente seco al noreste de la península de Yucatán. Tesis Licenciatura. Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Morelia, Michoacán, México.

- Penington, T.D. y J. Sarukhán. 1998. Árboles tropicales de México. Fondo de Cultura Económica. UNAM. México. Pp.521.
- Petrov, P. y H. Marrs. 2000. Follow-up Methods for Bracken Control Following and Initial Glyphosate Application: The use of weed wiping, cutting and reseeding. *Annals of Botany* 85 (Supplement B): 31-35.
- Petrov, P. y H. Marrs. 2001. The reclamation of bracken-dominated pastures in Bulgaria using asulam and fertilizers. *Grass and forage Science* 56: 131-137.
- Petrov, P. y M. H. Marrs. 2000. Follow-up Methods for Bracken Control Following an Initial Glyphosate Application: The Use of Weed Wiping, Cutting and Reseeding. *Annals of Botany* 85(supplement b): 31-35.
- Rodríguez, M.T. y A. Larqué-Saavedra. 1979. Efecto de extractos acuosos de *Pteridium aquilinum* var. *latisculum* (Desv. Under) sobre la germinación de semillas. *Agrociencia* 37:25-32.
- Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos (SARH).1994. Inventario Nacional Forestal Periódico. Superficie forestal por ecosistema. 33 pp.
- Siebe, C., M. Martínez-Ramos, G. Segura-Warnholtz, J. Rodríguez-Velázquez y S. Sánchez-Beltrán. 1995. Soil and vegetation patterns in the tropical rainforest at Chajul, Chiapas, Southeast Mexico. En: *Proceedings of the International Congress on Soils of Tropical Forest Ecosystems. 3rd Conference on Forest Soils, ISSS-AISS-IBG* (D. Simmorangkir, ed.) pp. 40-58. Mulawarman University Press, Samarinda, Indonesia.
- Slocum, M., Aide, T.M., Zimmerman, J.K. y L. Navarro. 2000. La vegetación leñosa en helechales y bosques de ribera en la reserva científica Ébano Verde, República Dominicana. *Moscosa* 11: 38-56.

- Suazo, O.I. 1998. Aspectos ecológicos de la especie *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn (Polypodiaceae) en una selva húmeda de la región de Chajul, Chiapas, México. Tesis de Maestría. Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Morelia, Michoacán, México.
- Tryon, R. M. y A. F. Tryon. 1982. Ferns and Allied Plants, with special reference to Tropical America. Springer-Verlag New York Inc.
- Uhl, C. 1987. Factors controlling succession following slash-and-burn agriculture in Amazonia. *Journal of Ecology* 75:377-407
- Vitousek, P.M. 1984. Litterfall, nutrient cycling and nutrient limitation in tropical forest. *Ecology* 65:285-298.
- Walker, L.R. 2002. Interacciones entre especies durante el proceso de sucesión. En Guariguata, M.R. y G.H. Kattan (Eds). *Ecología y conservación de bosques Neotropicales*. L.U.R. Catargo, Costa Rica. Pp. 593.
- Wang Q., Lin, Y. y W. Klassen. 2005. Influence of summer cover crops on conservation of soil water and nutrients in a subtropical area. *Journal of Soil and Water Conservation*. 60(1): 58-63.
- Williams G.H. y A. Foley. 1976. Seasonal variations in the carbohydrate content of bracken. *Bot. J. Linn. Soc.* 73: 87-93.
- Womack, J.G., Eccleston G.M. y M.G. Burge. 1996. a VEGETATIVE Oil-based Invert Emulsion for Mycoherbicide Delivery. *Biological Control* 6: 23-28.
- Yamashita, N., Ishida, A., Kushima, H. y N. Tanaka. 2000. Acclimatation to sudden increased in light favoring and invasive over native trees in subtropical islands, Japan. *Oecologia* 125:412-419.
- Zar, J.H. 1999. *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall.