



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

---

---

**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**  
INSTITUTO DE BIOLOGÍA

Demografía, conservación y aprovechamiento de  
productos forestales no maderables: el caso de *Dioon*  
*merolae* (Zamiaceae) en Chiapas, México.

**T E S I S**

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:  
**DOCTORA EN CIENCIAS**

P R E S E N T A  
**JULIA MANUELA LÁZARO ZERMEÑO**

TUTOR PRINCIPAL: DR. MARIO GONZÁLEZ ESPINOSA

COTUTORA: DRA. ANA ELENA MENDOZA OCHOA

COMITÉ TUTOR: DR. MIGUEL MARTÍNEZ RAMOS

MÉXICO, D. F.

MAYO DE 2011



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.

Dr. Isidro Ávila Martínez  
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 4 de octubre de 2010, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de DOCTORA EN CIENCIAS de la alumna LAZARO ZERMEÑO JULIA MANUELA con número de cuenta 504008649 con la tesis titulada: "Demografía, conservación y aprovechamiento de productos forestales no maderables: el caso de *Dioon merolae* (Zamiaceae) en Chiapas, México", realizada bajo la dirección del DR. MARIO GONZÁLEZ ESPINOSA:

Presidente:	DR. ALBERTO KEN OYAMA NAKAGAWA
Vocal:	DR. MIGUEL MARTÍNEZ RAMOS
Vocal:	DR. CARLOS MONTAÑA CARUBELLI
Vocal:	DRA. MARIANA HERNÁNDEZ APOLINAR
Secretario:	DR. MARIO GONZÁLEZ ESPINOSA
Suplente:	DR. JAVIER CABALLERO NIETO
Suplente:	DRA. ANA MENDOZA OCHOA

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

Atentamente  
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"  
Cd. Universitaria, D.F. a 11 de abril de 2011.

*M<sup>te</sup> del Coro Arizmendi*  
Dra. Maria del Coro Arizmendi Arriaga  
Coordinadora del Programa

c.c.p. Expediente del (la) interesado (a).

## AGRADECIMIENTOS

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM).

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología CONACyT por haberme otorgado una beca (número 181349) para cubrir los gastos de estudios del doctorado.

A los miembros del Comité Tutorial: Dr. Mario González Espinosa, Dra. Ana Mendoza Ochoa y Dr. Miguel Martínez Ramos, por instruirme y apoyarme a lo largo del doctorado.

## AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer de manera muy especial al Dr. Mario González Espinosa porque aceptó dirigir esta tesis, por haberme dado los elementos necesarios para poder avanzar durante la investigación, por compartir sus conocimientos y amistad conmigo y por hacerme ver siempre en su momento los errores que cometí. Por todo lo aprendido sinceramente gracias.

A la Dra. Ana Mendoza Ochoa porque sin conocerme me brindo todo su apoyo para la realización de esta tesis, pero sobre todo por esas amenas charlas previas que hacían que me sintiera relajada y segura para poder exponerle los avances de la tesis. Por tenerme tanta paciencia al momento de indicarme las cosas y por su sincera amistad, muchas gracias Dra. Ana.

Al Dr. Miguel Martínez Ramos por aceptar ser parte de mi comité, por enseñarme a utilizar los diferentes programas computacionales y por todas las veces que platicamos sobre el sistema de estudio, haciendo con ello que el documento se enriqueciera considerablemente. También le agradezco por haberme contagiado, tal vez inconscientemente, de su filosofía de vida. Gracias por su amistad Dr. Miguel.

Al Dr. Pedro F. Quintana Ascencio por compartir y discutir en varias ocasiones los puntos más importantes de la tesis, por su ayuda incondicional, especialmente con el análisis estadístico, pero sobre todo por su amistad.

Al Dr. Rodolfo Dirzo que tuvo una fuerte influencia en el inicio de la investigación. Gracias por compartir sus experiencias y su amistad conmigo.

A los doctores Carlos Montaña Carubelli, Ken Oyama, Javier Caballero, Neptalí Ramírez Marcial, y a la Dra. Meli Mandujano, quienes hicieron recomendaciones puntuales en beneficio del presente documento.

A la Dra. Mariana Hernández Apolinar por haberme brindado su confianza y por hacer valiosas observaciones desde el momento en que nos conocimos.

A los Dres. Mark Bonta y Jody Haynes por que a partir de la revisión del manuscrito surgieron valiosos comentarios que mejoraron el presente documento. Gracias por apoyarme en el momento preciso.

A Jaime A. Jiménez Fernández por la ayuda en la elaboración de los mapas de distribución, por compartir sus ideas que me hicieron mejorar, y por la compañía y apoyo incondicional que me brindó durante esta parte tan importante de mi vida. Por todo gracias.

A los dueños de los predios de El Campanario, Rancho El Sauz, Finca Ocotlán y parcelas del cerro Nambiyigua, quienes amablemente permitieron que se desarrollara la investigación en sus tierras. Especialmente a los señores Antonio Espinosa y Gabino Vargas y Rigoberto Díaz por toda su amabilidad y disponibilidad para trabajar con sus espadañas.

A todos los jóvenes estudiantes de la Facultad de Biología (UNICACH), y una colada de LAET, que me acompañaron durante las salidas de campo, ellos también me enseñaron cosas valiosas, pero sobre todo a Carlos, Víctor, Felipe y Marisela quienes nunca me han fallado como personas.

A Delia González quien me recibió en su hogar como una integrante más de la familia, apoyándome fuertemente al inicio de este estudio. Gracias Delia por tus concejos, apoyo y amistad sincera.

A Dra. Sandra U. Moreno Andrade que por azares del destino, el día menos pensado me sugirió estudiar el Posgrado en Ciencias Biológicas, pero sobre todo por su entrañable amistad.

Al personal de la biblioteca de ECOSUR que me apoyaron en todo momento consiguiendo la literatura que necesité, física y digitalmente.

A Rocío González que aunque al principio tuvimos algunos rocecillos, en la parte final de esta tesis me ayudó con mucha paciencia para que pudiera realizar cada uno de los trámites de titulación.

A Lilia Espinosa y Armando Rodríguez quienes me atendieron amablemente durante todo el doctorado.

Finalmente, a mi núcleo familiar que está por demás mencionar. Gracias a todos.

*Dedicatoria*

*A todas las especies en peligro de extinción*

# ÍNDICE

RESUMEN	1
ABSTRACT	2
INTRODUCCIÓN GENERAL	3
Los productos forestales no maderables (PFNM)	3
La familia Zamiaceae como sistema de estudio	4
Uso de modelos demográficos	5
Estudio experimental de la defoliación	9
Estructuración de la tesis	10
Aporte de la investigación	12
Literatura citada	13
CAPÍTULO 1. Historia natural de <i>Dioon merolae</i> (Zamiaceae) en la Depresión Central de Chiapas, México	19
Resumen	20
Abstract	21
1. Introducción	22
2. Material y métodos	23
3. Resultados y discusión	24
3.1. Historia evolutiva y distribución de Zamiaceae	24
3.2. Descripción botánica de <i>D. merolae</i>	25
3.3. Distribución geográfica de <i>D. merolae</i>	26
3.4. Crecimiento del tallo y producción de fitómeros	28
3.5. Raíces	31
3.6. Producción de hojas	31
3.7. Reproducción	32
3.6.1. Conos masculinos	32
3.6.2. Conos femeninos	33
3.8. Interacciones con animales	34
3.8.1. Herbivoría	34



3.8.2. Polinización	35
3.8.3. Dispersión de semillas	37
3.9. Los incendios y sus efectos sobre la supervivencia y reproducción	38
3.10. Longevidad y cálculo de la edad	39
3.11. Etnobotánica y conservación	41
4. Agradecimientos	43
5. Literatura citada	44
6. Cuadros y figuras	
Cuadro 1. Resumen de condiciones del hábitat en las regiones en que se encuentran poblaciones de <i>D. merolae</i> en Oaxaca y Chiapas.	54
Figura 1. Distribución de las poblaciones de <i>D. merolae</i> en Chiapas y Oaxaca, México	56
Figura 2. Distribución local y fenología de <i>D. merolae</i>	57
A y B) Distribución de los individuos de <i>D. merolae</i> sobre los montículos de areniscas en las poblaciones de la Depresión Central de Chiapas.	
C) Planta de <i>D. merolae</i> creciendo junto a un talud; nótese la pronunciada inclinación del tallo por la heliofilia de la copa.	
D) Fragmento de un montículo de areniscas con una planta adulta en la base; con el tiempo, posiblemente el fragmento de roca se deslice sobre la planta.	
E) Individuo adulto postrado en el suelo; en la base del tallo se pueden observar al menos cuatro fitómeros, cada uno con una hoja recién producida.	
F) Individuo adulto de <i>D. merolae</i> que muestra las hojas nuevas; las hojas recién producidas son de color verde claro y tomentosas y se sitúan erectas en la parte superior de la copa; las hojas de años anteriores son verde oscuro, glabras y se observan inclinadas.	
G-I) Larvas, pupas y adulto de <i>Eumaeus devora</i> sobre los folíolos de <i>D. merolae</i> ; los adultos de <i>E. devora</i> visitan las poblaciones de <i>D. merolae</i> en los meses de febrero y marzo para ovipositar; las larvas se alimentan de las hojas recién producidas.	
J) Ladera con plantas de <i>D. merolae</i> de hasta 4.6 m de altura; nótese en primer plano el área con roca desnuda.	

- K) Las mismas plantas después de un incendio severo ocasional ocurrido en mayo de 2006.
- L) Microestróbilo, ca. 40 cm de largo.
- M) Megaestróbilo inmaduro, ca. 30 cm de largo.
- N) Semilla de *D. merolae* cubierta por sarcotesta amarilla; a la derecha, una bráctea del cono femenino.
- O) Plántula (un año de edad).
- P) Semillas de *D. merolae* roídas por *Liomys pictus*.
- Q) “Españeros” entrando a la iglesia de San José Terán, Chiapas; los atados de hojas (tercios) han sido llevados durante tres días a lo largo de 60 km.
- R) Tercios de hojas de *D. merolae* en Suchiapa, Chiapas.

CAPÍTULO 2. Individual growth, reproduction and population dynamics of *Dioon merolae* (Zamiaceae) under different leaf harvest histories in Central Chiapas, Mexico

Abstract	60
Keywords	60
1. Introduction	60
2. Materials and methods	
2.1. Species description	61
2.2. Study sites	61
2.3. Demographic data	62
2.4. Analysis	
2.4.1. Statistical analyses	62
2.4.2. Matrix analyses	62
3. Results	
3.1. Population structure and density	63
3.2. Stem growth	63
3.3. Leaf production	64
3.4. Survival	65
3.5. Reproduction and fecundity	65
3.6. Population growth	66

4. Discussion	
4.1. Population structure and density	66
4.2. Defoliation and stem growth	66
4.3. Defoliation and survival	68
4.4. Defoliation and reproduction	68
4.5. Germination and seed predation	68
4.6. Population dynamics	68
4.7. Practical recommendations	69
5. Conclusions	70
Acknowledgements	70
Appendix A. Supplementary material (for on-line use only)	70
References	70
Tables	
Table 1. Analysis of variance on the effect of site on the accumulated stem increment of <i>D. merolae</i> individuals between 2005 and 2008	64
Table 2. Estimates of regression coefficients of <i>D. merolae</i>	65
Figures	
Figure 1. Population structure in three <i>D. merolae</i> populations with different leaf harvesting histories	63
Figure 2. Annual stem growth between 2004 and 2008 in three <i>D. merolae</i> populations with different leaf harvesting histories	64
Figure 3. Scatter graph of mean annual growth as a function of initial stem length in three <i>D. merolae</i> populations with different leaf harvesting histories	64
Figure 4. Annual leaf production in three <i>D. merolae</i> populations with different leaf harvesting histories	65
Figure 5. Mean individual number of leaves produced as a function of initial stem length and leaf harvest regime in three <i>D. merolae</i> populations with different leaf harvesting histories	65
Figure 6. Survival of <i>D. merolae</i> individuals in each size class	66
Figure 7. (a) Number of individuals reproducing 0, 1, 2, 3, or 4 times during a four year period. (b) Mean number of cones produced by female plants as a function	

of size class in each site. (c) Mean individual number of seeds produced as a function of size class in each site	67
Figure 8. Annual finite population growth rates ( $\lambda$ ) of <i>D. merolae</i>	67

CAPÍTULO 3. Efecto de la defoliación experimental en <i>Dioon merolae</i> (Zamiaceae), en el centro de Chiapas, México.	73
Resumen	74
Palabras clave	74
1. Introducción	75
2. Métodos	
2.1. Sitio de estudio	78
2.2. Descripción de la especie	79
2.3. Diseño experimental	79
2.4. Análisis estadístico	80
3. Resultados	
3.1. Número y tamaño de hojas producidas	81
3.2. Crecimiento del tallo	83
3.3. Producción y mortalidad de fitómeros	84
3.4. Producción de conos y supervivencia	84
4. Discusión y conclusiones	85
5. Agradecimientos	91
6. Literatura citada	92
7. Cuadros y figuras	
Cuadro 1. Análisis de varianza de medidas repetidas en adultos de <i>D. merolae</i>	102
Cuadro 2. Efecto acumulativo de tratamientos de defoliación en 2007-2009 sobre (a) número de hojas producidas, (b) longitud de la hoja, (c) área foliar y (d) crecimiento del tallo de individuos para <i>D. merolae</i>	104
Figura 1. Efecto de la defoliación sobre el número de hojas producidas en individuos de <i>D. merolae</i>	105
Figura 2. Efecto de la defoliación sobre la longitud de hojas producidas en individuos de <i>D. merolae</i>	106

Figura 3. Efecto de la defoliación sobre el área foliar por hojas en individuos de <i>D. merolae</i>	107
Figura 4. Efecto de la defoliación sobre el crecimiento promedio del tallo en individuos de <i>D. merolae</i>	108
Figura 5. Efecto de la defoliación sobre el número de fitómeros producidos por individuos de <i>D. merolae</i>	109
Figura 6. Probabilidad de muerte de fitómeros de <i>D. merolae</i> durante los periodos de defoliación experimental	110
Figura 7. Producción de conos de <i>D. merolae</i> en dos años	111
Figura 8. Respuesta de la producción foliar y producción de conos a las diferentes proporciones de defoliación para individuos de <i>D. merolae</i>	112
<b>DISCUSIÓN GENERAL</b>	113
Dinámica poblacional de <i>Dioon merolae</i>	114
Fragmentación del hábitat y conservación de la especie	117
Práctica tradicional de cosecha de hojas y recuperación del tejido fotosintético	119
Aportaciones de esta tesis	121
Áreas pendientes de trabajo ecológico	122
Literatura citada	124

## RESUMEN

Las hojas de *Dioon merolae* (Zamiaceae), una especie de vida muy larga, han sido utilizadas como ofrenda por grupos de la etnia zoque, chiapaneca y mestizos de la Depresión Central de Chiapas desde hace más de 55 años. A partir de las prácticas de aprovechamiento tradicional de las hojas de *D. merolae* (Zamiaceae), se analizaron las consecuencias sobre el desempeño individual y la posibilidad de persistencia de sus escasas poblaciones. La recopilación de observaciones se llevó a cabo en cinco poblaciones de la Depresión Central y una en la Sierra Madre de Chiapas. Las poblaciones de *D. merolae* con distintos regímenes de cosecha (sin cosecha de hojas desde hace más de 55 años, cosechado hasta hace 15 años y cosechado anualmente desde hace más de 25 años); fueron evaluadas anualmente para determinar el efecto de la cosecha sobre los atributos individuales de crecimiento, supervivencia y reproducción, la estructura poblacional y la tasa finita de crecimiento poblacional, y para la elaboración de la historia natural de la especie. Para cada población se incluyeron 250 individuos y se evaluaron de febrero de 2004 a julio de 2008. La respuesta a la defoliación experimental fue evaluada en 40 individuos adultos de *D. merolae*, no defoliados anteriormente, sometidos a tres intensidades de defoliación: testigo, tratamiento 33%, tratamiento 66% y tratamiento >90%, de julio de 2007 a julio de 2009. El crecimiento del tallo, la producción de hojas y la reproducción fue menor en el sitio anualmente cosechado, respecto a los otros dos sitios. La tasa finita de crecimiento poblacional más alta ( $\lambda = 1.05$ ) fue obtenida en el sitio no cosechado. La permanencia fue el componente que más contribuyó al valor de lambda (>90%), seguido por el crecimiento y la reproducción. La longitud de las hojas, el área foliar y la producción de conos y semillas en los individuos sometidos a defoliación de 66% y >90% resultaron afectadas. La defoliación no tuvo efectos negativos sobre el crecimiento, la mortalidad y la producción de hojas e hijuelos.

La cosecha de hojas en individuos adultos sí modifica el desempeño individual de *D. merolae*, por lo que es de suma importancia integrar un plan de manejo que garantice el aprovechamiento de *D. merolae* como PFNM, si sobrepasar el 50% de cosecha de hojas, evitando con ello el deterioro de las poblaciones o incluso, la extinción de la especie.

## ABSTRACT

Leaves of the long-lived *Dioon merolae* (Zamiaceae) have been harvested for decades for ceremonial purposes by Chiapaneca, Zoque cultures and mestizo. Populations of *D. merolae* (Zamiaceae) located in the Central Depression and the Sierra Madre of Chiapas were visited from 2004 to 2008. Were found three different leaf harvesting histories: non-defoliated by humans for at least 55 years, defoliated annually until 15 years ago, and defoliated annually for at least the past 25 years. Vital rates of (growth, survival and fecundity) were evaluated and population growth rates were projected. The response to the intensity of harvest was evaluated by the experimental defoliation in 40 adult individuals not defoliated previously, submitted to four intensities of defoliation: control, treatment 33%, treatment 66% and treatment >90%, from July, 2007 to July, 2009. Natural history of *D. merolae* was described, including: growth pattern of the stem, production of basal suckers (ramets), root growth, production of fronds, strobili and seeds. Plant-animal interactions involved in pollination, herbivory, seed dispersal and predation were described, as well as, the effects of occasional wild fires and the longevity and age estimation. Population structure and stem growth were affected by leaf harvest history. Survival was >60% at all sites across all size classes. Sex ratio of coning adults was 61% males to 39% females. No cones were produced by oldest adults at the annually harvested site. The highest mean values of finite population growth rate were obtained in the non-harvested site ( $\lambda = 1.05$ ). Elasticity analysis indicated that stasis (L) was the component that most contributed to lambda value with 91-98%, followed by growth (G, 1.2-2.9%), and fecundity (F, 0.2-1.1%). Defoliation treatment >90% modified length of the leaves and the leaf area of the adult individuals; only individuals inside the control group and the defoliated 33% produced cones. None of the treatments had effect on the number of produced leaves, growth of the stem, production or mortality of the basal suckers, neither adult individual. Is necessary to improve a sustainable management and conservation plan that consider: harvest of leaves <50%, to increase seed production in the annually harvested site, and recruitment of seedlings at all sites, besides, the interests of involved stakeholders (landowners, pilgrims, conservation organizations and authorities) to effectively reduce anthropogenic pressure on this endangered species.

## INTRODUCCIÓN GENERAL

### *Los productos forestales no maderables*

Los productos forestales no maderables (PFNM) son definidos como bienes de origen biológico (distintos de la madera, la leña y el carbón vegetal) derivados de los bosques, de otras tierras boscosas y de los árboles fuera de los bosques; incluyen hojas, fibras, raíces, rizomas, cortezas, ceras, gomas, frutos y en algunos casos plantas vivas como en el caso de orquídeas, bromeliáceas, palmas, cicadales y cactáceas (FAO 1999; SEMARNAT 2008).

Dadas las características de los PFNM, desde hace miles de años han sido utilizados por los humanos y actualmente son comercializados en mayor o menor grado, contribuyendo con el ingreso económico de las familias de comunidades, principalmente rurales (Belsky y Siebert 1998; Montagnini y Jordán 2005; Tapia-Tapia y Reyes-Chilpa 2008; Roy 2010).

La extracción clandestina y casi siempre excesiva de los PFNM puede verse reflejada en la dinámica de las poblaciones silvestres, aun cuando éstas se encuentran dentro de áreas naturales protegidas (Thompson *et al.* 2009). Debido al desconocimiento de la biología de la mayoría de las especies cosechadas, en muchos casos no existen planes de manejo que aseguren su aprovechamiento sustentable. Lo anterior ha ocasionado que en el corto y mediano plazo, la cantidad de especies de PFNM haya disminuido o las poblaciones se encuentren actualmente deterioradas, y de ahí la importancia de la implementación de nuevos métodos de monitoreo, evaluación y conservación en los que los pobladores que hacen uso del recurso sean los principales actores (Ticktin 2004; Chamberlain *et al.* 2004; Saneesh 2009).



### *La familia Zamiaceae como sistema de estudio*

Las cícadas (convencionalmente se llama así a las especies del orden Cycadales) son un grupo de plantas que constituyen el eslabón entre los helechos y las plantas con semillas. Este grupo ha existido desde finales del Carbonífero y fue uno de los más abundantes en el Mesozoico durante los periodos Triásico y Jurásico. Todas las plantas de este orden son dioicas, de crecimiento lento y tienen poca interacción con otros animales debido a la toxicidad de las hojas y semillas (Norstog y Nicholls 1997; Marler y Shaw 2010). En la actualidad las estimaciones indican que, en general, sus poblaciones tienen tamaño reducido y no exceden los 1000 individuos. Así mismo se reconoce que estas especies de gimnospermas se distribuyen de manera aislada en las regiones tropicales y subtropicales de los continentes africano, americano, australiano y en Asia (Chamberlain 1915; Taylor 1969; Janzen y Martin 1982; Janzen 1986; Donaldson *et al.* 2003).

En el Nuevo Mundo, México es el país con mayor diversidad de especies y endemismos de la familia Zamiaceae. En este se ubican 30% de las especies del género *Zamia*, 100% de las especies del género *Ceratozamia* y diez de las once especies del género *Dioon*.

Desafortunadamente, sus poblaciones son de tamaño muy reducido, y todas ellas se encuentran dentro de alguna categoría de protección, de acuerdo con las leyes nacionales y con criterios de clasificación internacionales. Las zamiáceas en México son usadas por algunos grupos de personas en actos ceremoniales y como plantas de ornato. Aunque la explotación de este grupo de plantas no llega a ser tan fuerte como lo es para algunas cactáceas y palmas, el comercio ilegal y la destrucción del hábitat han sido reportados

como las dos grandes amenazas a las poblaciones (Donaldson *et al.* 2003; Stevenson *et al.* 2003; Naranjo y Dirzo 2009).

Casi todas las especies de cícadas tienen ciclos de vida que van de los 50 a más de 1000 años, su reproducción no es continua (Chamberlain 1915; Vovides 1990) y las semillas en estado silvestre, salvo contados casos (Bonta *et al.* 2006; Saneesh 2009), son escasas, lo cual limita la posibilidad de cultivarlas en grandes cantidades. El conocimiento sobre la biología, demografía, ecología, genética, evolución y biogeografía de las zamiáceas ha avanzado considerablemente en México. No obstante, se requiere de un mejor entendimiento de las condiciones particulares en las que se encuentran las poblaciones para proponer e implementar prácticas de manejo sustentable de este grupo ancestral de plantas (Vovides *et al.* 2003; Ravele y Makhado 2010). De hecho, algunos resultados han sido llevados a la práctica en el sureste mexicano, específicamente en los estados de Veracruz y Chiapas, con la instauración de viveros comunitarios en los que se fomentan las plantaciones de zamiáceas encaminados a su aprovechamiento comercial (Stevenson *et al.* 2003), en un afán por evitar que los individuos que se venden en las calles y en algunos viveros provengan de poblaciones silvestres.

#### *Uso de modelos demográficos*

Los modelos demográficos han sido utilizados para evaluar la variación en el número de individuos y su repercusión sobre la tasa finita de crecimiento poblacional. Leslie (1945) desarrolló un modelo matricial basado en ecuaciones algebraicas y en la edad de los individuos para estudiar la dinámica de las poblaciones. Debido a que los parámetros

demográficos en algunas especies están determinados más bien por el tamaño o la etapa del ciclo de vida de un individuo que por su edad, el modelo demográfico propuesto por Lefkovitch (1965), basado en categorías de tamaños, ha mostrado ser más apropiado para el estudio de la dinámica poblacional de plantas. El modelo matricial se basa en la clasificación de los individuos de una población en categorías que reflejan las etapas del ciclo de vida que son biológicamente relevantes. A partir de los supuestos de que el crecimiento poblacional es denso-independiente y si permanecieran las condiciones ambientales actuales en las que se desarrollan los individuos al momento de ser estudiados (Martínez-Ramos y Álvarez-Buylla 1995; Ticktin *et al.* 2002), usando lapsos de tiempo conocidos, y mediante la contribución de parámetros demográficos estimados (crecimiento, supervivencia y fecundidad), se pueden proyectar a futuro el número de individuos en cada categoría, así como la tasa de crecimiento poblacional (Caswell 2001). Sin embargo, a pesar de la potencia y ventajas operativas que suponen los modelos demográficos, es importante señalar que su uso, interpretación y aplicaciones deben ser realizados con cautela ya que los supuestos antes mencionados no siempre se cumplen en especies de plantas de vida larga (Bierzychudek 1999; García 2003; Franco y Silvertown 2004).

La matriz de transición tipo Lefkovitch (1965) puede construirse a partir de una población dividida en categorías discretas, el tamaño o cualquier otra variable que las caracterice biológicamente. A partir del número de individuos en cada categoría de tamaño en el tiempo  $t$ , se puede hacer una proyección de la población al tiempo  $t+1$ . La ecuación del modelo matricial es:  $\mathbf{n}_{t+1} = \mathbf{A}\mathbf{n}_t$  donde  $\mathbf{n}_{t+1}$  es el vector que contiene las abundancias de cada categoría de tamaño en el tiempo  $t+1$ ,  $\mathbf{A}$  es la matriz cuadrada de proyección de la

población, en ella se agrupan todos los valores de las posibles transiciones entre categorías durante un intervalo de tiempo (ej. un año). Cada elemento  $a_{ij}$  representa la probabilidad de que un individuo en una clase de tamaño  $j$  en el tiempo  $t$  contribuya o se mueva a una clase  $i$  en el tiempo  $t+1$ , y  $\mathbf{n}_t$  es el vector que representa el número de individuos en cada categoría de tamaños en el tiempo  $t$  (Caswell 2001). La matriz  $\mathbf{A}$  comprende a su vez cuatro partes principales: (1) el primer renglón define los valores de fecundidad (F) en el tiempo  $t$  (generalmente un año); (2) la diagonal principal define las probabilidades de permanencia (P) es decir, es la proporción de individuos de la categoría  $i$  que sobrevive y permanece en el mismo estadio  $i$  después de un año; (3) las diagonales por debajo de la diagonal principal definen las probabilidades de crecimiento, (C), es decir, la proporción de individuos de la categoría  $i$  que pasa a una categoría  $j$  en un año; y (4) las diagonales por encima de la principal definen las probabilidades de regresión (R), representan la proporción de individuos de la categoría  $j$  que en un año regresan a una categoría  $i$  (Lefkovitch 1965).

Multiplicando la matriz  $\mathbf{A}$  por el vector  $\mathbf{n}$  que representa el número de individuos en cada clase de tamaños en el tiempo  $t$ , un nuevo vector ( $\mathbf{n}_{t+1}$ ) es obtenido; el vector  $\mathbf{n}_{t+1}$  representa el número de individuos en cada categoría en el tiempo  $t+1$ . Cuando la matriz  $\mathbf{A}$  es multiplicada repetidamente por el nuevo vector ( $\mathbf{n}_{t+1}, \mathbf{n}_{t+2} \dots \mathbf{n}_{t+n}$ ), el número de individuos dentro de cada clase de tamaño llega a ser constante, obteniéndose entonces la estructura estable de la población ( $\mathbf{w}$ ; vector propio derecho). Al alcanzar la  $\mathbf{w}$  la abundancia de los individuos dentro de cada clase de tamaño no cambia, la población crece de manera constante, y es entonces cuando se puede estimar la tasa finita de crecimiento poblacional ( $\lambda$  valor propio positivo dominante), la estructura estable de tamaños  $\mathbf{w}$  y el valor reproductivo  $\mathbf{v}$  (vector propio izquierdo), que se refiere a la contribución de descendientes que un individuo promedio en cada clase de tamaño puede hacer. Los valores de la tasa

finita de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ) se interpretan como sigue: si  $\lambda > 1$ , la población está creciendo, si  $\lambda = 1$ , la población se encuentra en equilibrio, y si  $\lambda < 1$  la población está decreciendo (Caswell 2001).

Otro grupo de herramientas de análisis demográfico son los análisis de perturbación o análisis prospectivos (Caswell 2001). Dentro de ellos se encuentran los análisis de sensibilidad y elasticidad que permiten evaluar la importancia relativa y proporcional, respectivamente, de diferentes elementos ( $a_{ij}$ ) de la matriz, sobre la tasa finita de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ). Los valores de sensibilidad y elasticidad se calculan a partir de la matriz de transición con la que se estimó  $\lambda$  (de Kroon *et al.* 1986; Caswell y Trevisan 1994), y son útiles sobre todo cuando las poblaciones están sometidas a algún tipo de manejo (Durán y Franco 1992; Silvertown *et al.* 1993; Olmsted y Álvarez-Buylla 1995; Caswell 2000; Valverde *et al.* 2006).

Los cambios en algunos elementos de la matriz tendrán efectos mucho mayores sobre  $\lambda$  que los cambios en otros elementos, el análisis de sensibilidad permite medir la relación entre  $\lambda$  y los elementos de la matriz de proyección. La sensibilidad ( $s_{ij}$ ) es la derivada parcial de  $\lambda$  con respecto a  $a_{ij}$ . La derivada parcial mide el cambio en  $\lambda$ , el cual podría resultar de un pequeño cambio en  $a_{ij}$ , manteniendo todos los otros elementos de la matriz  $\mathbf{A}$  fijos en sus valores presentes.  $s_{ij}$  puede ser expresada en términos de la estructura estable ( $\mathbf{w}$ ) y el valor reproductivo ( $\mathbf{v}$ ) mediante la ecuación:  $s_{ij} = \partial\lambda/\partial a_{ij} = \mathbf{v}_i \mathbf{w}_j / \langle \mathbf{v}, \mathbf{w} \rangle$  donde:  $\mathbf{v}_i$  es el valor reproductivo de individuos en la clase  $i$  y  $\mathbf{w}_j$  es la fracción de individuos en la clase  $j$  en la distribución estable del vector  $\mathbf{w}$ ; el término  $\langle \mathbf{v}, \mathbf{w} \rangle$  denota el producto escalar de los vectores  $\mathbf{v}$  y  $\mathbf{w}$  propios de  $\mathbf{A}$  (Caswell 2001). La elasticidad ( $e_{ij}$ ) cuantifica el cambio

proporcional en la tasa de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ) como una función de un cambio proporcional en una transición demográfica (crecimiento, supervivencia, reproducción, etc.), y se representa mediante la ecuación:  $e_{ij} = \partial(\log \lambda) / \partial(\log a_{ij}) = (a_{ij}/\lambda) (\partial\lambda/\partial a_{ij})$  donde  $a_{ij}$  representa la contribución de los individuos en estado  $j$  en el tiempo  $t$  al estado  $i$  en el tiempo  $t+1$ . Las elasticidades de  $\lambda$  con respecto a  $a_{ij}$  siempre suman 1 lo que permite evaluar la contribución de cada categoría de tamaño o proceso demográfico (permanencia, crecimiento, regresión y reproducción) (de Kroon *et al.* 2000).

### *Estudio experimental de la defoliación*

Evolutivamente las plantas han estado sujetas a la pérdida de tejido fotosintético, causado por herbívoros, incendios, caída de ramas y más recientemente, por el aprovechamiento humano (Crawley 1988, Ticktin 2004). Como resultado de la pérdida de tejido fotosintético, los componentes demográficos que se ven afectados son el crecimiento, la reproducción con la subsecuente producción de semillas y en algunos casos, la supervivencia, con la muerte de individuos adultos (McNaughton 1983; Marquis 1984; Bazzaz *et al.* 1987; Tuomi *et al.* 1994; Lovelock *et al.* 1999; Gaoue y Ticktin 2008). No obstante, las plantas cuentan con mecanismos fisiológicos que les permiten tolerar el daño e incluso sobre compensar la defoliación. La redistribución de los recursos remanentes en tallos hojas o raíces, o la activación de zonas meristemáticas latentes (apicales y/o basales), permiten producir nuevamente tallos, hojas y estructuras reproductivas (Painter y Detling 1981; Richards y Caldwell 1985; Belsky 1986; Hendrix 1988, Crawley 1988; Gold y Caldwell 1989; Oyama y Mendoza 1990; Lehtilä y Syrjänen 1995; Anten y Ackerly 2001; Haag *et al.* 2004).

Otro mecanismo que las plantas emplean para compensar el efecto de la defoliación es el incremento en la tasa fotosintética del tejido remanente (Gifford y Evans 1981; Hendrix 1988; Retuerto *et al.* 2003). En la mayoría de las plantas la tasa fotosintética de las hojas remanentes puede incrementar rápidamente después de la defoliación, cuando las condiciones lumínicas son favorables y con ello compensar la pérdida de tejido fotosintético (Morrison y Reekie 1995, Meyer 1998; Anten *et al.* 2003). Sin embargo, en algunas gimnospermas la máxima tasa fotosintética se alcanza hasta después de dos años (Freeland 1952), cuando el desarrollo de las hojas se ha completado. La cantidad de fotosintetizados producidos después de la defoliación depende, por una parte, de factores intrínsecos de la planta (ej. estado fenológico) y, por otra parte, de las condiciones ambientales (ej. competencia interespecífica) (Kaitaniemi *et al.* 1999; Boege 2005). Generalmente, cuando el daño por defoliación es bajo, los mecanismos de compensación le permitirán la recuperación total del tejido fotosintético e incluso puede ocurrir una sobre compensación (McNaughton 1986; Belsky *et al.* 1993). Cuando la defoliación es severa, el mantenimiento del poco tejido fotosintético remanente ocurre a expensas del crecimiento y la reproducción (Delph y Meagher 1995).

### *Estructura de la tesis*

En el primer capítulo de esta tesis se hace una recopilación de los elementos que pueden integrarse como la historia natural de *Dioon merolae* (Zamiaceae) en el área de estudio. Luego de cinco años de observaciones periódicas en tres poblaciones de *D. merolae* de la Depresión Central de Chiapas, se pudo documentar de manera sistemática la biología de la especie haciendo énfasis en la fenología reproductiva y el crecimiento. Se evidenciaron las relaciones animal-planta, en la defoliación, la dispersión y depredación de semillas, y la

muerte accidental por pisoteo. También se describió el paisaje donde se distribuyen las poblaciones de *D. merolae*.

El segundo capítulo de la tesis incluye un análisis del crecimiento, la supervivencia y la reproducción individual de *D. merolae*, así como una aplicación de modelos demográficos que utilizan matrices de Lefkovitch para obtener la tasa finita de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ). La evaluación se realizó en tres poblaciones de *D. merolae* sujetas a diferentes regímenes de cosecha de hojas. En un sitio no se tiene registro de que los individuos de la población hayan sido cosechados al menos en los últimos 55 años; en un segundo sitio, los individuos de la población fueron cosechados hasta hace 25 años y actualmente no se cosechan; finalmente, en un tercer sitio los individuos han estado sujetos a la cosecha anual de hojas desde hace más de 25 años. Aún cuando los individuos siguen produciendo hojas, el análisis demostró que la defoliación continua afecta marcadamente los componentes demográficos de reproducción y crecimiento. Las tres poblaciones evaluadas mostraron  $\lambda$  mayores de 1.0, lo que indica que las poblaciones se encuentran creciendo; aún la población que ha estado sometida a la defoliación anual severa durante casi 60 años.

El tercer capítulo de la tesis presenta los resultados de un experimento de defoliación que se hizo para determinar el efecto de la cosecha sobre el crecimiento, supervivencia y fecundidad de los individuos. Los niveles de defoliación fueron establecidos conforme a las prácticas de cosecha observadas con los *espadañeros*, las personas que anualmente realizan esta práctica: defoliación baja (33%), defoliación moderada (66%) y defoliación severa (>90%). Los resultados del experimento confirmaron lo que realmente ocurre en la población que es anualmente defoliada: la fecundidad y el crecimiento de ven disminuidos



luego de dos años de defoliación severa. La supervivencia no se vio afectada aún en los individuos sometidos a más de 90% de defoliación. A partir de lo anterior se sugiere que para un manejo adecuado de *D. merolae* la cosecha de hojas debe ser moderada, sin exceder el 66%, para que los atributos de crecimiento y fecundidad se mantengan constantes en el tiempo. Finalmente, la última parte de la tesis corresponde a la discusión general que integra los resultados de los tres capítulos precedentes y propone conclusiones globales del estudio.

#### *Aporte de la investigación*

Para poder utilizar y a la vez conservar el recurso es necesario conocer la situación actual de las poblaciones de *D. merolae* sin perder de vista los efectos a largo plazo que la defoliación puede causar sobre los atributos demográficos, si las prácticas de manejo no son las apropiadas. El presente trabajo contribuye con la descripción de la historia natural y con la evaluación de la dinámica poblacional de *D. merolae*, en tres sitios con diferentes historias de uso. La participación de los *espadañeros* es vital para vincular la investigación de campo con la práctica que ellos realizan y de ese modo concientizarles de que aunque las poblaciones están creciendo, el reclutamiento es bajo y algunos individuos grandes mueren a causa de la defoliación severa, lo que en algún momento podría poner en riesgo la persistencia de las poblaciones.

### *Literatura citada*

- Anten, N. P. R. y D. D. Ackerly. 2001. Canopy-level photosynthetic compensation after defoliation in a tropical understory palm. *Functional Ecology* 15: 252-262.
- Anten, N. P. R., Martínez-Ramos, M. y D. D. Ackerly. 2003. Defoliation and growth in an understory palm: quantifying the contributions of compensatory responses. *Ecology* 84: 2905-2918.
- Bazzaz, F. A., Chiariello, N. R., Coley, P. D. y L. F. Pitelka. 1987. Allocating resources to reproduction and defenses. *Bioscience* 37: 58-67.
- Belsky, A. J. 1986. Does herbivory benefit plants? A review of the evidence. *The American Naturalist* 127: 870-892.
- Belsky, J. M., Carson, W. P., Jensen, C.L. y G. A. Fox. 1993. Overcompensation by plants: herbivore optimization or red herring? *Evolutionary Ecology* 7: 109-121.
- Belsky, J. M. y S. F. Siebert. 1998. Nontimber forest products in community development and conservation: the palm *Desmoncus schippii* in Gales Point, Belize. En: Primack, R. B., Bray, D. B. Galletti, H. A. y I. Ponciano (Eds.) *Timber, tourist and temples*. Island Press, Washington, D.C. USA. 426 pp.
- Bierzychudek, P. 1999. Looking backwards: assessing the projections of a transition matrix model. *Ecological Applications* 9: 1278-1287.
- Boege, K. 2005. Influence of plant ontogeny on compensation to leaf damage. *American Journal of Botany* 92: 1632-1640.
- Bonta, M., Flores-Pinot, O., Graham, D., Haynes, J. y G. Sandoval. 2006. Ethnobotany and conservation of tiusinte (*Dioon mejiae* Standl. & L. O. Williams, Zamiaceae) in Northeastern Honduras. *Journal of Ethnobiology* 26: 228-257.
- Caswell, H. 2000. Prospective and retrospective perturbation analyses: their roles in conservation biology. *Ecology* 81: 619-627.
- Caswell, H. 2001. *Matrix population models*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts. USA. 721 pp.
- Caswell, H. y M.C. Trevisan. 1994. Sensitivity analysis of periodic matrix models. *Ecology* 75: 1299-1305.
- Chamberlain, C. J. 1915. A phylogenetic study of cycads. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 1: 86-90.

- Chamberlain, J. L., Cunningham, A. B. y R. Nasi. 2004. Diversity in forest management: non-timber forest products and bush meat. *Renewable Resources Journal* 22: 11-19.
- Crawley, M. J. 1988. Herbivores and plant population dynamics. En: Davy, A. J., Hutchings, M. J. y A. R. Watkinson (Eds.). *Plant population ecology*. Blackwell, Oxford, U. K. 478 pp.
- de Kroon, H., Plaisier, A., van Groenendael, J. y H. Caswell. 1986. Elasticity: the relative contribution of demographic parameters to population growth rate. *Ecology* 67: 1427-1431.
- de Kroon, H., van Groenendael, J. y J. Ehrlén. 2000. Elasticities: a review of methods and model limitations. *Ecology* 81: 607-618.
- Delph, L. F. y T. R. Meagher. 1995. Sexual dimorphism masks life history trade-offs in the dioecious plant *Silene latifolia*. *Ecology* 76: 775-785.
- Donaldson, J., Hill, K. D. y D.W. Stevenson. 2003. Cycads of the world: an overview. En: Donaldson, J. S. (Ed.). *Cycads status, survey and conservation action plan*. International Union for Conservation of Nature and Natural Resources. Gland, Switzerland. Pp. 3-8.
- Durán, R. y M. Franco. 1992. Estudio demográfico de *Pseudophoenix sargentii*. *Bulletin de l'Institut Français d'Études Andines* 21: 609-621.
- FAO, 1999. Los productos forestales no madereros y la generación de ingresos. Actividades forestales de la FAO: Hacia una definición uniforme de los productos forestales no madereros. *Unasylva Revista internacional de silvicultura e industrias forestales* FAO - Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación <fao.org/docrep/x2450s/x2450s0d> (Consultado 10 julio 2010).
- Franco, M. y J. Silvertown. 2004. A comparative demography of plants based upon elasticities of vital rates. *Ecology* 85: 513-538.
- Freeland, R. O. 1952. Effect of age of leaves upon the rate of photosynthesis in some conifers. *Plant Physiology* 27: 685-690.
- Gaoue, O. y T. Ticktin. 2008. Impacts of bark and foliage harvest on *Khaya senegalensis* (Meliaceae) reproductive performance in Benin. *Journal of Applied Ecology* 45: 31-40.

- García, M. B. 2003. Demographic viability of a relict population of the critically endangered plant, *Borderea chouardii*. *Conservation Biology* 17: 1672-1680.
- Gifford, R. M. y L. T. Evans. 1981. Photosynthesis, carbon partitioning, and yield. *Annual Review of Plant Physiology* 32: 485-509.
- Gold, W. G. y M. M. Caldwell. 1989. The effects of the spatial pattern of defoliation on regrowth of a tussock grass. I. Growth responses. *Oecologia* 80: 289-296.
- Haag, J. J., Coupe, M. D. y J.F. Cahill Jr. 2004. Antagonistic interactions between competition and insect herbivory on plant growth. *Journal of Ecology* 92: 156-167.
- Hendrix, S. D. 1988. Herbivory and its impact on plant reproduction. Cap. 12. En: Lovett-Doust, J y L. Lovett-Doust (Eds.). *Plant reproductive ecology. Patterns and Strategies*. Oxford University Press, New York, NY. USA. Pp. 246-263.
- Janzen, D., 1986. Chihuahuan desert nopaleras: defaunated big mammal vegetation. *Annual Review of Ecology and Systematic* 17: 595-636.
- Janzen, D. y P.S. Martin. 1982. Neotropical anachronisms: the fruits the gomphoteres ate. *Science* 215: 19-27.
- Kaitaniemi, P., Neuvonen, S. y T. Nyssönen. 1999. Effects of cumulative defoliations on growth, reproduction, and insect resistance in mountain birch. *Ecology* 80: 524-532.
- Lehtilä, K., y K. Syrjänen. 1995. Compensatory responses of two *Melampyrum* species after damage. *Functional Ecology* 9: 511-517.
- Lefkovitch, L. P. 1965. The study of population growth in organism grouped by stages. *Biometrics* 21: 1-8.
- Leslie, P. H. 1945. On the use of matrices in certain populations mathematics. *Biometrika* 33: 183-212.
- Lovelock, C. E., Posada J. y K. Winter. 1999. Effects of elevated CO<sub>2</sub> and defoliation on compensatory growth and photosynthesis of seedlings in a tropical tree, *Copaifera aromatica*. *Biotropica* 31: 279-287.
- Marler, T. E. y C.A. Shaw. 2010. Distribution of free and glycosylated sterols within *Cycas micronesica* plants. *Scientia Horticulturae* 123: 537-542.
- Marquis, R. J. 1984. Leaf herbivores decrease fitness of a tropical plant. *Science* 226: 537-539.

- Martínez-Ramos, M. y E. Álvarez-Buylla. 1995. Ecología de poblaciones de plantas en una selva húmeda de México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 56:121-153.
- McNaughton, S. J. 1983. Compensatory plant growth as a response to herbivory. *Oikos* 40: 329-336.
- McNaughton, S. J. 1986. On plant and herbivores. *The American Naturalist* 128: 765-770.
- Meyer, G. A. 1998. Pattern of defoliation and its effect on photosynthesis and growth of Goldenrod. *Functional Ecology* 12: 270-279.
- Montagnini, F. y C. F. Jordan. 2005. Tropical forest ecology. The basis for conservation and management. Springer, Berlin, Germany. 295 pp.
- Morrison, K. D. y E. G. Reekie. 1995. Pattern of defoliation and its effect on photosynthetic capacity in *Oenothera biennis*. *Journal of Ecology* 83: 759-767.
- Naranjo, E. J. y R. Dirzo. 2009. Impacto de los factores antropogénicos de afectación directa a las poblaciones silvestres de flora y fauna. En: Capital natural de México. Vol. II. Estado de conservación y tendencias de cambio. CONABIO, México, DF, México. pp. 247-276.
- Norstog, K. J. y T. J. Nicholls. 1997. The biology of the cycads. Cornell University Press, Ithaca, USA. 363 pp.
- Olmsted, I. y E. R. Álvarez-Buylla. 1995. Sustainable harvesting of tropical trees: demography and matrix models of two palm species in Mexico. *Ecological applications* 5: 484-500.
- Oyama, K. y A. Mendoza. 1990. Effects on growth, reproduction and survival of a Neotropical dioecious palm, *Chamaedorea tepejilote*. *Biotropica* 22: 119-123.
- Painter, E. L. y J. K. Detling. 1981. Effects of defoliation on net photosynthesis and regrowth of western wheatgrass. *Journal of Range Management* 34: 68-71.
- Ravele, A. M. y R. A. Makhado. 2010. Exploitation of *Encephalartos transvenosus* outside and inside Mphaphuli Cycads Nature Reserve, Limpopo Province, South Africa. *African Journal of Ecology* 41: 105-110. DOI: 10.1111/j.1365-2028.2009.01086.x
- Retuerto, R., Rodríguez-Roiloa, S., Fernández-Lema, B. y R. Obeso. 2003. Respuestas compensatorias de plantas en situaciones de estrés. *Ecosistemas* 12: 1-7.

- Richards, J. H. y M. M. Caldwell. 1985. Soluble carbohydrates, concurrent photosynthesis and efficiency in regrowth following defoliation: a field study with *Agropyron* species. *Journal of Applied Ecology* 22: 907-920.
- Roy, R. 2010. Contribution of NTFPs (non-timber forest products) to livelihood in upper Humla, Nepal. Tesis Doctoral. Asian Institute of Technology, Bangkok, Thailand. 183 pp.
- Saneesh, C. S. 2009. 'Bread from the wild' *Cycas circinalis* L. Endemic, endangered, and edible. *The Cycad News Letter* 32: 4-5.
- SEMARNAT. 2008. Informe de la situación del medio ambiente en México 2008. Capítulo 2. Ecosistemas terrestres. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, México.  
[http://app1.semarnat.gob.mx/dgeia/informe\\_2008/pdf/cap\\_2\\_ecosistemas.pdf](http://app1.semarnat.gob.mx/dgeia/informe_2008/pdf/cap_2_ecosistemas.pdf)
- Silvertown, J., Franco, M., Pisanty, I. y A. Mendoza. 1933. Comparative plant demography relative importance of life-cycle components to the finite rate of increase in wood and herbaceous perennials. *Journal of Ecology* 81: 465-476.
- Stevenson, D. W., Vovides, A. P. y J. Chemnick. 2003. Regional Overview: New World. En: Donaldson, J. (Ed.). *Cycads status survey and conservation action plan*. International Union for Conservation of Nature and Natural Resources. Gland, Switzerland. Pp. 31-38.
- Tapia-Tapia, E. C. y R. Reyes-Chilpa. 2008. Productos forestales no maderables en México: aspectos económicos para el desarrollo sustentable. *Madera y Bosques* 14: 95-112.
- Taylor, T. N. 1969. Cycads: Evidence from the upper Pennsylvanian. *Science* 164: 294-295.
- Thompson, L. N., Moraes R., M. y M. Baudoin. 2009. Population structure of the endemic palm *Parajubaea torallyi* (Mart.) Burret in harvested zones of the Área Natural de Manejo Integrado El Palmar (Chuquisaca, Bolivia). *Ecología en Bolivia* 44: 17-35.
- Ticktin, T., Nantel, P., Ramírez, F. y T. Johns. 2002. Effects of variation on harvest limits for nontimber forest species in Mexico. *Conservation Biology* 16: 691-705.
- Ticktin, T. 2004. The ecological implications of harvesting non-timber forest products. *Journal of Applied Ecology* 41: 11-21.

- Tuomi, J., Nilsson, P. y M. Åström. 1994. Plant compensatory responses: bud dormancy as an adaptation to herbivory. *Ecology* 75: 1429-1436.
- Valverde, T., Hernández-Apolinar, M. y S. Mendoza-Amaro. 2006. Effect of leaf harvesting on the demography of the tropical palm *Chamaedorea elegans* in South-eastern Mexico. *Journal of Sustainable Forestry* 23: 85-105.
- Vovides, A. P. 1990. Spatial distribution survival and fecundity of *Dioon edule* (Zamiaceae) in a tropical deciduous forest in Veracruz, Mexico with notes on its habitat. *American Journal of Botany* 77: 1532-1543.
- Vovides, A. P., Pérez-Farrera, M. A., González-Astorga, J., González, D., Gregory, T., Chemnick, J., Iglesias, C., Octavio-Aguilar, P. Avendaño, S., Bárcenas, C. y S. Salas-Morales. 2003. An outline of our current knowledge on Mexican cycads (Zamiaceae, Cycadales). *Plant Biology* 4: 159-173.

## Capítulo 1

Historia natural de *Dioon merolae* (Zamiaceae) en Chiapas, México

Enviado al Boletín de la Sociedad Botánica de México



## **Resumen**

Se recopilan observaciones sobre la espadaña (*Dioon merolae*, Zamiaceae) de la Depresión Central (530-600 m) y de la Sierra Madre de Chiapas (1100-1200 m). Se visitaron entre 1997 y 2010 más de 800 individuos de distintos tamaños y en todas las etapas fenológicas. Se revisa la historia evolutiva y distribución de *D. merolae*. La descripción botánica original se complementa con observaciones originales. Se describe el patrón de crecimiento de los tallos desde la etapa de plántula hasta la etapa adulta, la producción de fitómeros basales, el crecimiento de la raíz, y la producción de frondas, estróbilos y semillas. Se discuten las interacciones entre esta especie vegetal y varios grupos animales implicados en la polinización, herbivoría y dispersión y depredación de las semillas. Se discute el efecto de incendios ocasionales sobre la supervivencia y la reproducción, así como la considerable longevidad de *D. merolae* y su estimación. La especie enfrenta actualmente severos problemas para su conservación debido a una ceremonia religiosa popular que implica la defoliación completa de individuos adultos. Se discuten las implicaciones de esta práctica y algunas recomendaciones para el uso sustentable de la especie.

**Palabras clave:** Cycadales, espadaña, *Eumaeus*, fitómeros, *Liomys*.

## **Abstract**

We compiled observations from six populations of *Dioon merolae* (Zamiaceae) located in the Central Depression (530-600 m) and the Sierra Madre of Chiapas (1100-1200 m). More than 800 individuals of different size and in all phenological stages were visited during 1997 and 2010. A revision of evolutionary history and distribution of *D. merolae* is included, along with a botanical description complemented with original observations. The growth pattern of the stems is described from seedlings up to adult plants, as well as the production of basal suckers (ramets), root growth, and the production of fronds, strobili and seeds. Plant-animal interactions involved in pollination, herbivory, and seed dispersal and predation are described. The effects of occasional wild fires on survival and reproduction are discussed, as well as the longevity and age estimation of this long-lived species. *D. merolae* populations are severely threatened due to a local religious ceremony in which adult plants are heavily or almost completely defoliated. The conservation implications of this practice are discussed.

**Key words:** basal suckers, Cycadales, *espadaña*, *Eumaeus*, *Liomys*.

## 1. Introducción

El conocimiento detallado de la historia natural de una especie es un precedente fundamental de los estudios autoecológicos y sinecológicos para, en su momento, proponer prácticas de aprovechamiento sustentable (Peters 1996; Secretariat of the Convention on Biological Diversity 2001; Esparza-Olguín 2004; Guariguata *et al.* 2008). En el caso de algunas especies de Zamiaceae de México se han logrado avances importantes en el conocimiento de su biogeografía (Vovides *et al.* 2004, Gregory y Chemnick 2004; González-Astorga *et al.* 2003), sistemática (Vovides 1983a, Vovides 1983b; Vovides 1985; Bogler y Francisco-Ortega 2004; Caputo *et al.* 2004; Nicolalde 2005), ecología (Vovides 1990; Lázaro-Zermeño 2002; Vovides *et al.* 2003; Pérez-Farrera y Vovides 2004; Pérez-Farrera *et al.* 2006; Sánchez *et al.* 2002, Lázaro-Zermeño *et al.* 2011), genética (Pérez-Farrera *et al.* 2007; Flores-Vázquez 2008; Cabrera-Toledo 2009; Octavio-Aguilar 2009), fisiología (Vovides *et al.* 2002) y etnobotánica (Pérez-Farrera y Vovides 2006; Valdez 2009). Sin embargo, muchos elementos de su historia natural no han sido recopilados ni contrastados con los de especies cercanas, lo cual es necesario si se considera que todas las zamiáceas mexicanas se encuentran bajo alguna categoría de riesgo de acuerdo con la NOM-059 ECOL-2010 (DOF 2010) o la IUCN (IUCN 2001). En este trabajo se recopilan observaciones detalladas sobre aspectos de la historia natural de *Dioon merolae* De Luca, Sabato y Vázquez-Torres (De Luca, Sabato y Vázquez-Torres 1981), una especie que enfrenta severas amenazas para su conservación. Se incluye información original sobre su distribución espacial dentro y entre unidades del paisaje, el crecimiento de tallos y hojas, la reproducción, el crecimiento modular, su longevidad y estimación, sus modos de aprovechamiento y consideraciones sobre su conservación.

## 2. Materiales y métodos

Se realizaron observaciones sobre un total de 870 individuos entre 1997 y 2010 en varias poblaciones de *D. merolae* localizadas en la Depresión Central de Chiapas y una población localizada en la Sierra Madre de Chiapas. Cada población fue visitada al menos cuatro veces al año. Los individuos fueron marcados y ubicados dentro de un mapa dentro de parcelas de 10 × 100 m para facilitar su relocalización y las observaciones. Las medidas de tallos y hojas y el conteo de estas en las copas se realizó *in situ* con métodos no destructivos. Se excavaron las raíces de cinco plantas para definir la conexión de tallos basales a una misma raíz. Se colectaron 10 conos masculinos y seis femeninos para evaluar sus dimensiones y realizar observaciones detalladas de su estructura. Se marcaron los conos femeninos de 22 plantas para realizar observaciones periódicas hasta la liberación de las semillas. Se colectaron semillas en varias ocasiones (al menos 200 semillas) para llevarlas a un jardín común en Jiquipilas y realizar observaciones sobre la germinación y el desarrollo de las plántulas. En febrero de 2005 se colectaron individuos de las especies de insectos que visitaban los conos femeninos, los cuales fueron llevados al laboratorio para su montaje y posterior determinación en el Instituto de Ecología, A.C. Se utilizaron 200 trampas Sherman durante tres noches para capturar las especies de roedores que pueden dispersar y depredan las semillas. Desde 2004 se ha participado en las juntas de organización de los peregrinos y en la realización del corte de hojas en el campo utilizadas en una ceremonia religiosa.

### 3. Resultados y Discusión

#### 3.1. Historia evolutiva y distribución de *Zamiaceae*

Las especies del orden Cycadales constituyen el grupo de gimnospermas dioicas más antiguo y son consideradas como el primer grupo de plantas con semillas (Chamberlain 1915, Mamay 1969; Eckenwalder 1980; Brenner *et al.* 2003). Actualmente, la distribución de las especies de Cycadales se restringe a las regiones tropicales (ocasionalmente subtropicales) de Australia, este de Asia, centro y sur de África, México, Centro América y una especie en Japón (Jones 1993, Donaldson *et al.* 2003; Walters *et al.* 2004). Se estima que existen aproximadamente 314 especies de Cycadales en todo el mundo (Hill *et al.* 2007).

El orden Cycadales incluye las familias Cycadaceae, Stangeriaceae y Zamiaceae. La familia Zamiaceae es la más abundante y diversificada e incluye a los géneros *Ceratozamia*, *Chigua*, *Dioon*, *Encephalartos*, *Lepidozamia*, *Macrozamia*, *Microcycas* y *Zamia* (Donaldson *et al.* 2003). De acuerdo con Mabberley (2008) se han descrito hasta 160 especies de Zamiaceae; sin embargo, Stevenson *et al.* (2003) y Hill *et al.* (2007) solamente reconocen 89 especies, de las cuales 47 se distribuyen en México, 6 en Cuba y el resto en países centroamericanos. En México, el género *Dioon* incluye 13 especies endémicas que se distribuyen entre los 14° y 29° de latitud norte en los estados de Sinaloa, Durango, Nayarit, Jalisco, Colima, Michoacán, Guerrero, Oaxaca y Chiapas, en la vertiente del Pacífico, y en los estados de Tamaulipas y Veracruz en la vertiente del golfo de México (Gregory y Chemnick 2004; González-Astorga *et al.* 2003). Solamente *Dioon mejiae* Standl. & Will. ha sido reportada como endémica de Honduras y El Salvador (Sabato y De Luca 1985; Stevenson *et al.* 2003).

### 3.2. Descripción botánica de *Dioon merolae*

La presente descripción se basa en la original en latín para la especie publicada por De Luca *et al.* (1981) complementada con observaciones originales y de la literatura. *Dioon merolae* De Luca, Sabato y Vázquez-Torres (De Luca *et al.* 1981) consta de un tronco rollizo, erecto o inclinado, de 3 m o más de altura, con diámetro de 25-40 cm. Pueden presentarse uno o más tallos secundarios unidos a una misma base que no rebasan los 3.5 m de longitud. El tallo está poco lignificado debido a que el córtex y la médula son abundantes y el xilema ocupa sólo una pequeña porción entre ellos; el floema está formado por tejido parenquimatoso y fibras y también es escaso. El córtex está atravesado por numerosas trazas foliares, algunas directas y otras que forman una faja interna característica. Los canales por donde circulan el mucílago y la resina se sitúan cercanos a la corteza (Chamberlain 1911; Kozłowski 1971). La especie muestra catafilos densamente lanosos ca. 10 cm de largo y con bases de 2 cm de ancho. Las frondas son planas, numerosas, coriáceas, ascendentes, tomentosas cuando jóvenes al madurar glabras, de 100 cm (-140 cm) de largo. El raquis es semirollizo, recto o irregularmente retorcido; pecíolo semirollizo de 7-10 cm de largo y con base de 2-3 cm de ancho. Folíolos subopuestos, numerosos (120 o más), linear-lanceolados, con una espina aguda, insertados oblicuamente sobre el raquis, imbricados con excepción de los basales, márgenes revolutos, adelgazándose hacia la base, el ápice tendiente a espinuloso. Folíolos inferiores de 1 cm de largo y 2 mm de ancho, gradualmente más grandes, margen entero; folíolos de la parte media 7-9 cm de largo, 10-12 mm de ancho, ca. 20 nervios, márgenes enteros o dentados con 1-2 espinas de 1 mm de largo en la parte superior; los folíolos superiores gradualmente decreciendo hasta 1.5-2.0 cm de largo y 3 mm de ancho, márgenes inferiores enteros o dentados, con una o rara vez dos espinas, márgenes superiores dentados con 1-4 espinas de

1 mm de largo. *D. merolae* produce sus estructuras reproductivas en el ápice de los tallos. Los megaestróbilos emergen entre marzo y mayo, pueden ser fertilizados entre agosto y diciembre durante un periodo individual de fertilidad de tres semanas. El megaestróbilo es ovoide de  $45 \times 25$  cm y pesa en promedio 3.6 kg ( $\pm 1.97$ ,  $n = 6$ ; aunque se han encontrado conos de más de 6.4 kg), ápice agudo; las escamas son lanceoladas de  $10-12 \times 4-5$  cm, densamente lanosas en su exterior. El microestróbilo es alargado cilíndricamente, de (20-)  $30-40$  (-60)  $\times 8-10$  cm; pueden emerger en cualquier época del año y se desarrollan completamente en un lapso de siete meses y pesan en promedio 216 g ( $\pm 128.0$ ,  $n = 10$ ). Los microesporofilos con la base angosta de 2.5 cm de largo; la parte fértil bilobada, la parte estéril hacia arriba con un ángulo menos a  $30^\circ$  del eje (*parte esterili sursum arrecta*); De Luca *et al.* 1981), con una proyección curva terminada en punta en su mitad superior. Las semillas son ovoides, de 3 cm de diámetro y pueden producirse entre 107 y 149 semillas por cono, con un peso promedio de 14.4 g ( $\pm 1.8$ ,  $n = 154$ ) cada una (Lázaro-Zermeño 2002). Las semillas pueden desprenderse del cono generalmente a los ocho meses después de la polinización (en algunos casos hasta 22 meses después). Las semillas están cubiertas por una sarcotesta almidonosa y aromática de color amarillo. Al caerse la sarcotesta y si el embrión se ha desarrollado completamente, la semilla puede germinar de inmediato. Las semillas son recalcitrantes y, por tanto, no forman bancos de semillas.

### 3.3. Distribución geográfica de *Dioon merolae*

La especie se distribuye en poblaciones aisladas en Oaxaca, en la Sierra Madre del Sur, la Sierra de Juárez, los Valles Centrales, en las regiones de Tehuantepec y Los Chimalapas (Chemnick *et al.* 1997; Flores-Vázquez 2008) y en al menos 12 poblaciones en dos

regiones fisiográficas de Chiapas (*sensu* Müllerried 1957): la Depresión Central de Chiapas (municipios de La Concordia, Jiquipilas, Cintalapa y Villaflores) y la Sierra Madre de Chiapas, en los municipios de Arriaga y Tonalá (De Luca *et al.* 1981; Lázaro-Zermeño 2002) (Figura 1). Las características generales de la geología, clima, suelos, vegetación y uso del suelo en cada región se concentran en el Cuadro 1.

Los individuos adultos de *D. merolae* se distribuyen en las partes media y alta de laderas de pendiente moderada (18-25°), principalmente en las laderas de orientación norte de montículos insulares rocosos o promontorios que se elevan abruptamente sobre una planicie o una pendiente suave (conocidos en la nomenclatura geomorfológica internacional como *inselberg*), con suelos muy delgados y ligeros y dosel muy abierto (Lázaro-Zermeño 2002; Pérez-Espinosa 2011) (Figura 2A,B). Las plántulas y los individuos infantiles (< 5 cm de altura) se distribuyen cerca de la planta madre, en oquedades y en la cercanía de taludes (< 10 m; Pérez-Espinosa 2011). En las partes bajas de los montículos, donde los terrenos son casi planos y la profundidad del suelo es mayor de 40 cm, a menudo se encuentran plántulas asociadas con gramíneas y especies arbóreas, aunque muy pocas llegan a establecerse como individuos adultos, posiblemente debido a la competencia por agua y luz. En la Depresión Central de Chiapas, los individuos de tallas pequeñas representan el 30% la población, respecto al 11% reportado para una de las poblaciones de los Valles Centrales de Oaxaca (Flores-Vázquez 2008).



### 3.4. Crecimiento del tallo y producción de fitómeros

El incremento en la longitud del tallo se aprecia cuando hay producción de hojas. Cuando los individuos de *D. merolae* son pequeños el tallo es subterráneo y sólo ocurre el crecimiento lateral, resultado de la expansión del córtex y de la producción de primordios foliares (Stevenson 1980). La elongación empieza a hacerse evidente una vez que el tallo alcanza ~15 cm de diámetro. En los primeros 10 años de vida el incremento en la longitud del tallo es menor de 1.0 cm por año; posteriormente, conforme los individuos incrementan en longitud, la cantidad de hojas producidas también aumenta provocando que el incremento anual del tallo sea de 2-3 cm.

La incidencia de la luz sobre la copa en individuos con tallos bien desarrollados influye en la arquitectura de la planta. Los individuos de *D. merolae* que se establecen en lugares plenamente expuestos al sol tienen tallos erectos. Cuando las plantas crecen debajo de riscos, cornisas, grietas o cerca de taludes o de árboles y arbustos cercanos, donde la luz puede ser escasa en las horas del día en las que los rayos del sol inciden en ángulo bajos, los tallos muestran un acentuado fototropismo y gravitropismo y se curvan e inclinan conforme crecen hasta que acaban por postrarse sobre el suelo (Pérez-Espinosa 2011) (Figura 2C). El fenómeno de curvatura e inclinación del tallo sugiere que los individuos de *D. merolae* son altamente heliófilos y se ha observado también en individuos de *Cycas seemannii* A. Braun (Keppel 2001). Otro factor que influye en la inclinación e incluso la ruptura de los tallos, es la caída de fragmentos de roca. A pesar de que el tallo es flexible por no estar completamente lignificado (Chamberlain 1911; Stevenson 1980), la ruptura en la parte basal evidencia las limitaciones de tipo mecánico a las que están sujetos los tallos

de grandes dimensiones (4-5 m). Es común que los individuos adultos pierdan uno o más tallos a causa de los incendios o de daños causados con machetes. Lo anterior no causa la muerte del individuo, pero sí lo conduce a un estado fenológico previo (por ej. infantil o juvenil). Estos individuos “rejuvenecidos” pueden diferenciarse de otros de edad menor por el tamaño y número de las hojas que producen. Los tallos remanentes pueden producir mayor cantidad de hojas, y éstas son más grandes respecto a las hojas que son producidas por un individuo juvenil que ha crecido a partir de una semilla. El individuo (un *genet sensu* Kays y Harper 1974) con varios tallos basales (fitómeros o *ramets sensu* Kays y Harper 1974), puede persistir por más tiempo de lo que permanecería un individuo monopódico. Aunque la producción de fitómeros basales da lugar a considerar que *D. merolae* sea una especie clonal (como todas las *Zamiaceae*), no parece que éste sea un mecanismo común que permita el crecimiento poblacional mediante módulos, pues no se observa la supervivencia de los tallos desprendidos del sistema radical de manera natural.

Los montículos donde crece *D. merolae* con frecuencia son de areniscas o de otras rocas poco consolidadas, y a menudo, grandes fragmentos de roca caen de las partes altas dañando e incluso derribando individuos adultos que se encuentran establecidos en las partes bajas de las laderas (Figura 2D). Los individuos que crecen sobre la parte de roca que se desgaja se destruyen durante el descenso; en este caso, generalmente mueren y sólo rara vez pueden establecerse nuevamente.

Stevenson (1980) y Jones (1993) mencionan que las Cycadales no poseen, en general, yemas laterales y por ello no producen ramas en un sentido estricto. Cuando los individuos adultos de *D. merolae* sufren daños mecánicos, principalmente en la base del tallo,

producen fitómeros debido a la estimulación de los meristemos basales, que posteriormente se convierten en tallos con copa propia (Chamberlain 1911). La producción de fitómeros puede iniciarse cuando el tallo alcanza los 50 cm de longitud, y algunos individuos pueden llegar a tener hasta 18 tallos (Figura 2E). En la parte media-alta del tallo se encuentran meristemos que al ser estimulados crecen de manera similar a los de la base. La longitud que alcanzan estos brotes es mucho menor a la de un tallo (<100 cm); sin embargo, al desarrollarse también producen su propia copa de hojas. Cada tallo o “rama” con su copa desarrollada puede producir su propio cono.

La inclinación acentuada de los tallos en plantas adultas de *D. merolae* también puede activar los meristemos basales, ya que el peso en uno de los costados del tallo puede actuar como un estímulo mecánico, resultando en la producción de fitómeros que posteriormente se convertirán en nuevos tallos (Chamberlain 1911; Jones 1993). Se desconoce si los fitómeros de *D. merolae* pueden desarrollar raíces y crecer por sí solos una vez que son separados del tallo principal, lo cual permitiría su propagación en viveros, como ha ocurrido con otras especies de Cycadales (Dehgan 1997; J. Haynes com. pers.). Aunque el tallo está protegido por catafilos (estructuras que no llegan a desarrollarse como hojas verdaderas) y cicatrices foliares, los meristemos son activados mediante estímulos físicos o ambientales (Jones 1993). Los estímulos físicos incluyen heridas al tronco con instrumentos cortantes (machetes, navajas) y la caída de rocas. Las altas temperaturas generadas por el fuego también pueden activar los meristemos basales. Se ha observado que el número de fitómeros en la base del tallo de individuos adultos aumenta después de un incendio; sin embargo, si el incendio es muy prolongado se eliminan los fitómeros ya existentes.

### 3.5. Raíces

El sistema radical incluye tres tipos de raíces (Jones 1993). La radícula (raíz principal) y las raíces adventicias se desarrollan rápidamente durante el primer año de vida, alcanzando hasta de 1.5 m de longitud y aún cuando la planta no tenga un tallo visible; este sistema radical resulta eficiente durante el estrés hídrico al que están sujetas las plántulas en los meses de noviembre a abril. Las raíces apogeotrópicas o coraloides (Chamberlain 1935) se desarrollan cuando el tallo alcanza 5 cm de longitud, crecen de modo dicotómico y se encuentran casi expuestas a la superficie del suelo. Su función es fijar el nitrógeno atmosférico mediante la asociación simbiótica con algas azul-verde de los géneros *Nostoc*, *Anabaena* y *Tolypothrix* (Chamberlain 1935, Milindasuta 1975, Argüello 2007).

### 3.6. Producción de hojas

Las hojas se disponen helicoidalmente en el extremo del tallo y forman una copa (Norstog y Nicholls 1997); se producen en un pulso anual en los meses de marzo y abril, antes del inicio de la temporada lluviosa (mayo a noviembre). Sin embargo, puede ocurrir un segundo evento de producción de hojas en el otoño si algún incendio destruye las copas al final de la temporada seca (abril o mayo); en este caso, no se ha observado producción de hojas en la primavera siguiente. Las hojas recién producidas son tomentosas y suaves debido a los tricomas que cubren ambas superficies de los folíolos. Después de unos dos meses, el tomento cae y las hojas se tornan rígidas y adquieren una consistencia coriácea (Figura 2F). El desarrollo de las frondas se completa en un lapso adicional no mayor a tres meses con la consolidación de espinas apicales y laterales. La vida de las hojas individuales es generalmente de dos años y no más de tres. Las plántulas e infantiles producen una hoja al año, en algunos casos hasta por 12-15 años; los individuos con tallos de más de 10 cm de

longitud producen de dos a diez hojas al año hasta alcanzar la etapa reproductiva. Los individuos adultos producen 30-40 hojas en un único pulso anual que contribuyen a formar una copa de hasta 150 hojas.

### 3.7. Reproducción

Todas las especies del orden Cycadales son dioicas (Stevenson *et al.* 1995). Las hojas no muestran características útiles para diferenciar el sexo de los individuos y para ello son indispensables las estructuras reproductivas. La proporción de sexos en los individuos de *D. merolae* es cercana a 1:1, con un ligero sesgo hacia los individuos masculinos (Lázaro-Zermeño *et al.* 2011). A diferencia de otras zamiáceas en las que los individuos masculinos pueden producir conos femeninos, y viceversa, después de soportar largos periodos de estrés hídrico o altas temperaturas (van Wyk y Claassen 1981; Osborne 1985; Osborne y Gorelick 2002), en *D. merolae* no se ha encontrado reversión de sexos a pesar de estar sujetos a este tipo de factores ambientales. Aunque la edad de *D. merolae* puede ser imprecisa, estimamos que los individuos que empiezan a reproducirse pueden tener entre 80 y 100 años (ver apartado acerca del cálculo de la edad).

#### 3.7.1. Conos masculinos

Los individuos con tallos mayores a 70 cm pueden producir microestróbilos (conos masculinos) (Figura 2L). Si durante la etapa reproductiva muere alguno de los tallos más grandes de un individuo adulto, los tallos pequeños (>50 cm) pueden también producir conos. Generalmente, cada individuo produce un cono en cada evento reproductivo, aunque en raros casos (menos del 2%) se producen dos conos a la vez. Los conos masculinos están conformados por microesporófilas dispuestas en espiral de manera compacta sobre un eje

hueco, son poco tomentosos, de color verde amarillento cuando jóvenes y pardo oscuro cuando maduros. La emergencia de conos masculinos puede ocurrir en cualquier época del año y su desarrollo completo se alcanza en siete meses, miden 40-60 cm de longitud y muy rara vez se encuentran conos pequeños con polen (10 cm de longitud). Las microesporófilas se abren al completarse el desarrollo y con ello se promueve la circulación ascendente de las corrientes de viento (Keppel 2001; Niklas y Norstog 1984) y la subsecuente liberación y dispersión del polen, el cual también es dispersado por coleópteros (Jones 1993; Mabberley 2008). El polen no dispersado queda esparcido sobre las hojas como un polvo blanquecino.

### 3.7.2. Conos femeninos

Los megaestróbilos (conos femeninos) (Figura 2M) comienzan a desarrollarse hasta que el tallo alcanza al menos 90 cm de longitud. De manera similar a lo que ocurre en los individuos masculinos, cuando un individuo reproductivo presenta varios tallos y por alguna razón el tallo más grande muere, los tallos pequeños (>70 cm) tienen la facultad de producir conos femeninos. Los conos son de forma ovoide y de color ocre a causa del denso tomento que los cubre. La emergencia de conos ocurre comúnmente en la estación lluviosa, de mayo a octubre. Al principio, el cono emerge y se desarrolla erecto en el ápice del tallo y muchos de los conos se desarrollan completamente en esta posición, pero en algunos casos el corto pecíolo se inclina debido al peso del cono y éste termina desarrollándose en uno de los costados del tallo. En promedio los conos femeninos tardan 13 meses para completar su desarrollo. Quizá debido a que las hojas y los conos de ambos sexos tienen el mismo origen en el ápice del tallo (Kozłowski 1971), durante el tiempo en que se desarrolla el cono no hay producción de hojas. El tiempo de receso entre eventos reproductivos puede durar dos años, pero en algunos casos puede ser de hasta cuatro años

(Vovides 1990). En una población de la Depresión Central de Chiapas en la que las plantas femeninas son defoliadas anualmente, los individuos tardan hasta seis años en volver a producir un cono femenino (Lázaro-Zermeño *et al.* 2011). A diferencia de los individuos masculinos, los individuos femeninos no pueden producir simultáneamente conos y hojas en el mismo año.

### 3.8. Interacciones con animales

#### 3.8.1. Herbivoría

Las hojas y semillas, e incluso raíces y tallos de las cícadas no son comestibles para la mayoría de los animales por contener sustancias tóxicas y cancerígenas (Moretti *et al.* 1981; Hoffman y Morgan 1984; Spencer *et al.* 1987; Oliveira-Cruz 2001; Mejía y Rengifo 2000; Yagi 2004; Pérez-Flores y Soto 2007; Marler y Shaw 2010). Entre estas sustancias se incluyen las cicasinas y neocicinas, derivadas del grupo de los azoxiglucósidos (metilazoximetil- $\beta$ -D-glucósidos; Kobayashi *et al.* 1978), las macrozaminas, derivadas del metilazoximetanol (MAM; Moretti *et al.* 1981), los aminoácidos no proteicos,  $\beta$ -N-metilamino-L-alanina, y  $\beta$ -N-oxilamino-L-alanina (BMAA y BOAA, respectivamente; Vega y Bell 1967; Shaw *et al.* 2007); los esteroides estigmasterol (SS) y  $\beta$ -sitosterol (BSS) y sus derivados glucosilados: estigmasterol  $\beta$ -D-glucósido (BG) y  $\beta$ -sitosterol  $\beta$ -D-glucósido (BSSG) (Marler y Shaw 2010). La herbivoría foliar en *D. merolae* ocurre en los meses de enero a mayo, cuando las mariposas *Eumaeus debora* Hubner (Lepidoptera: Lycaenidae) (C. Castillo-Guevara com. pers.) ovipositan sobre las hojas nuevas de *D. merolae*. Las orugas se desarrollan de manera simultánea con las hojas, y consumen preferentemente los folíolos aunque también se alimentan del raquis destruyendo completamente la hoja (Figura

2G-I). *E. debora* podría secuestrar e incorporar a su cuerpo las sustancias tóxicas presentes en *D. merolae*, tal como ocurre con *E. atala* Poey con la especie *Zamia integrifolia* L. nativa de Florida (Rothschild *et al.*, 1986; Schneider *et al.* 2002). Las mariposas de este género son las que interactúan directamente en la herbivoría de *Zamiaceae*. La defoliación causada por las orugas comprende la eliminación de 40-100% del área fotosintética recién producida, lo cual puede afectar el vigor de los individuos dado que la planta produce hojas sólo una vez al año (Lázaro-Zermeño 2002). En algunas ocasiones, se han encontrado orugas de *E. debora* alimentándose de los megasporófilos (brácteas) del cono femenino.

### 3.8.2. Polinización

De acuerdo con Terry *et al.* (2007) y Tang (1987), los terpenos (mircenos y ocimenos) contenidos en la resina de *Macrozamia lucida* L.A.S. Johnson y *Zamia pumila* L. contribuyen a la polinización, ya que son sustancias con funciones similares a las feromonas. En *D. merolae* se observó que cuando la temperatura ambiental es mayor que 34° C, se desprende un poco de resina en la base de los conos masculinos que atrae a escarabajos picudos (Cucurliionidae), hemípteros, mariposas (Licaenidae) y hormigas pequeñas. Aunque la producción de conos masculinos es constante durante el año y la dispersión del polen ocurre principalmente por viento, algunos conos femeninos no llegan a desarrollarse por completo aun cuando se encuentran cerca de individuos masculinos, resultando en pequeños conos sin semillas. Las semillas de *D. merolae* son consideradas entre las más grandes del género *Dioon* (Sabato y De Luca 1985). Una vez que el cono femenino ha completado su desarrollo, que casi siempre coincide con la temporada de estiaje, las brácteas que lo forman empiezan a separarse unas de otras debido a la deshidratación provocada por el ambiente.



Al momento de caer del cono, las semillas están cubiertas por una excrecencia almidonosa y aromática de color amarillo llamada sarcotesta. La sarcotesta, cuando fresca, es removida por insectos, principalmente hormigas; también puede resecarse y adherirse a la esclerotesta, parte dura de la semilla que encierra el embrión y las sustancias de reserva, inhibiendo así la germinación (Whitelock 2002). Cuando el embrión se ha desarrollado completamente, la semilla puede germinar de inmediato si se expone a condiciones favorables; las semillas no presentan latencia. Tres meses después de la germinación las plántulas muestran completamente desarrollada su primera hoja, la cual mantendrán durante uno o dos años (Figura 2N,O).

El embrión puede ser dañado por coleópteros y roedores, impidiéndose con ello la germinación. Los coleópteros (*Aulacoscelis melanocereus* Chevrolat (Chrysomelidae), *Carpophilus* spp. (Nitidulidae) y una especie no determinada de la familia Bituridae), fueron encontrados entre las brácteas de conos femeninos y horadando la esclerotesta para posteriormente ovipositar en el material de reserva; sus larvas suelen alimentarse de éste y del embrión. Por otra parte, pequeños roedores (*Liomys pictus* Thomas; Heteromyidae) pueden romper la esclerotesta, exponiendo el embrión a la intemperie y provocando así la inviabilidad de la semilla. Las plántulas de semillas que no son liberadas del cono y que germinan sobre la planta progenitora no alcanzan a desarrollar la primera hoja; sólo se observa la emergencia de la radícula y mueren en los siguientes 30 días por falta de nutrimentos y agua.

### 3.8.3. *Dispersión de semillas*

El principal mecanismo de dispersión para *D. merolae* es la gravedad y para que ello ocurra son determinantes la inclinación del terreno y los árboles circundantes. Si la pendiente es suave, las semillas se alejan pocos metros de la planta madre; en pendientes pronunciadas se ha observado que las semillas pueden alejarse hasta 14 metros. En ambos casos, las semillas pueden quedar atrapadas por los troncos o las raíces de los árboles vecinos. La sombra que proporcionan estos árboles puede ser ventajosa para la germinación y el establecimiento de las plántulas; sin embargo, la falta de luz y la competencia por agua pueden representar estrés en las primeras etapas de vida. Cuando la planta madre crece en acantilados, las semillas caen en lugares abiertos, en cuyo caso las plántulas con frecuencia no se establecen debido a la intensa competencia con angiospermas (pastos) o por los incendios rasantes.

Actualmente se pueden identificar muy pocos dispersores de las semillas de *D. merolae*. Sin embargo, la antigüedad del grupo sugiere que en otros periodos pudieron mantenerse prolongadas interacciones con dispersores ahora extintos, como se ha sugerido para un amplio conjunto de especies vegetales neotropicales que mantienen aparentes anacronismos ecológicos entre sus frutos y las poblaciones de animales que podrían dispersarlos (Janzen 1982, 1986; Barlow 2000). Se han avistado urracas (*Calocitta formosa* Swainson) y chachalacas (*Ortalis vetula* Wagler) picoteando los megaestróbilos e iguanas (*Iguana iguana* Linnaeus) comiendo la sarcotesta de las semillas. Considerando el tamaño de estos animales, sería poco probable que una semilla de *D. merolae* fuera dispersada por endozoocoria. Las semillas de *D. merolae* también han sido encontradas en pequeñas grietas, oquedades entre las rocas, comederos de zorras (*Urocyon cinereoargenteus*

Schreber) o sobre nopales y bromelias junto con semillas de *Thevetia ovata* (Cav.) A. DC. (Apocynaceae), *Bursera bipinnata* (Sessé & Moc. ex DC.) (Burseraceae) y *Serjania triquetra* Radkl. (Sapindaceae) (Figura 2P). Los roedores *L. pictus* pueden llevar las semillas a sus madrigueras o extraviarlas en rendijas entre las rocas. Sobre la esclerotesta de las semillas de *D. merolae* se han observado marcas de incisivos de roedores; estas dentelladas coinciden con las encontradas sobre las testas de *T. ovata* y *B. bipinnata*. Estos pequeños mamíferos parecen efectuar la dispersión de *D. merolae* en sentido horizontal, ya que el daño en las semillas ocurre a nivel de la esclerotesta, sin alcanzar al embrión. Si el daño va más allá de la esclerotesta, este es suficiente para promover la contaminación del material de reserva por hongos y bacterias e incluso ocasionar la muerte del embrión. No todas las semillas son depredadas por estos roedores, y como ocurre en especies del género *Quercus* (Quintana-Ascencio *et al.* 1992, Bonfil, 1998), algunas que son olvidadas en las madrigueras germinan posteriormente.

### 3.9. Los incendios y sus efectos sobre la supervivencia y reproducción

Desde hace varias décadas las tierras que circundan los montículos donde se distribuye *D. merolae* en Chiapas son utilizadas como potreros y para cultivos agrícolas de temporal y son limpiadas con la práctica tradicional de roza y quema. Ocasionalmente, los incendios sin control se extienden hasta las partes medias o altas de los montículos. Si el incendio es de poca intensidad y corta duración, las hojas y los tallos de los individuos de *D. merolae* resultan poco afectados; de lo contrario, el exterior de los tallos es calcinado y ocasionalmente los individuos mueren (Figura 2J,K). Los incendios interrumpen de manera definitiva el desarrollo de conos y semillas. Cuando una planta que está produciendo cono se incendia, el cono no alcanza a desarrollarse debido a que los óvulos no alcanzaron a ser

fecundados. En caso de que las semillas se encuentren dispersas en el suelo, las altas temperaturas ocasionan la muerte del embrión. Debido a que no cuentan con un tallo bien desarrollado, las plántulas y los individuos de tallas pequeñas enfrentan una mayor probabilidad de muerte que los adultos. Después de los incendios las plantas pequeñas que sobreviven quedan expuestas a intensidades lumínicas altas y al pisoteo por ganado. Posiblemente estos dos factores contribuyan a limitar la presencia de esta especie en áreas planas con suelos profundos.

### *3.10. Longevidad y cálculo de la edad*

La continua pérdida de tallos complica considerablemente la determinación de la edad de los individuos de *D. merolae*. Vovides (1988, 1990) ha estimado la edad de *D. edule* mediante dos métodos. El primero consiste en obtener una muestra de xilema a partir del cual se determina la presencia de carbono 14 ( $C^{14}$ ) contenido en la celulosa. El segundo método estima indirectamente la edad a partir de la producción de conos, la tasa de crecimiento anual del tallo y el espaciamiento entre eventos reproductivos. Sin embargo, las técnicas empleadas dañan el ápice del tallo exponiéndolo a infecciones fúngicas y suponen que el espaciamiento entre los eventos reproductivos de décadas recientes puede extrapolarse a toda la longitud del tallo. Chamberlain (1911) propuso un método no destructivo para evaluar la edad que consiste en registrar el número total de hojas producidas en un año, contar el número total de cicatrices foliares persistentes en el tronco y dividir este número entre el número de hojas producidas en ese año. De esta manera Chamberlain (1911) estimó que individuos de *D. edule* con un tallo de 1.8 m de longitud tendrían una edad de 970 años. Al método propuesto por Chamberlain (1911) se le hicieron algunas modificaciones para determinar la edad en individuos de *D. merolae*. Un cuadro de

alambre de 25 cm<sup>2</sup> es superpuesto en la porción basal, media y apical del tallo, las cicatrices foliares que quedan más de 50% dentro del cuadro de alambre son contadas y se promedian para las tres porciones. Con la cantidad promedio de cicatrices en 25 cm<sup>2</sup> y el área total del tallo (longitud del tallo × perímetro promedio) se obtiene una aproximación del total de cicatrices foliares para cada individuo. Si los tallos son pequeños el total de las cicatrices puede contarse directamente. La edad se obtiene al dividir el total de cicatrices foliares entre el número promedio de hojas producidas anualmente por un individuo promedio dentro de cada clase de tamaño. Con este método se encontró que individuos con un tallo de 4.0 metros de longitud podrían tener al menos 700 años de edad (Lázaro-Zermeño 2002) y que individuos adultos con una altura de 100 cm (con capacidad de producir conos) pueden tener entre ochenta y cien años de edad. Esta estimación de la edad es conservadora debido a: (1) aunque se producen hojas durante los primeros años de vida no hay cicatrices pues el tronco no se ha desarrollado, (2) al envejecer las cicatrices de la base pueden comprimirse disminuyendo su tamaño, (3) durante los eventos reproductivos la producción de hojas es baja o nula. Los troncos muy inclinados pueden desprenderse de la base de la planta y perecer; sin embargo, las partes enterradas de la planta se mantienen vivas durante una edad hasta ahora no calculada con base en estructuras externas. En el momento actual se diseña un estudio para evaluar las edades máximas de *D. merolae* con base en el C<sup>14</sup> presente en las partes subterráneas de plantas de más de 4 m de altura.

### 3.11. Etnobotánica y conservación

El comercio ilegal con individuos adultos de zamiáceas es frecuente en su área de distribución. En algunas ciudades de los estados de Veracruz y Oaxaca se pueden encontrar vendedores ambulantes ofreciendo individuos de *D. edule*, o partes de ellos (Donaldson *et*

al. 2003). En Chiapas no es frecuente el comercio de individuos adultos o plántulas de *D. merolae* y no parece ser una amenaza para las poblaciones. Sin embargo, en esta entidad la destrucción del hábitat por cambio de uso de suelo representa un riesgo constante para esta especie y actualmente, una antigua tradición de la cultura chiapaneca (Pérez-Farrera y Vovides 2006), que ahora también es practicada por grupos zoques (Valdez 2009) y mestizos, denominada de la Santa Cruz, también representa una amenaza por la alteración de las escasas poblaciones existentes. En un estudio de cinco años realizado en la población anualmente defoliada, se encontró que los individuos femeninos de *D. merolae* se reproducen menos que los individuos no defoliados, y por lo tanto, el reclutamiento disminuye. Otros atributos vegetativos como el crecimiento del tallo y el número de hojas producidas, también se ven afectados por las defoliaciones anuales que exceden la corta de hojas del 50% (Lázaro-Zermeño *et al.* 2011).

La festividad se realiza en los municipios de Suchiapa y Terán (Chiapas). Los peregrinos, también llamados espadañeros, llevan a la iglesia decenas de ofrendas (tercios) que constan de trescientas hojas de espadaña, nombre común que se le da a *D. merolae* (Figura 2Q,R). Los espadañeros obtienen las hojas de los individuos que se distribuyen en los cerros El Estoraque y El Sauz en el municipio de Jiquipilas y en el cerro Nambiyigua, en el municipio de Villaflores. Dado que en estas poblaciones se encuentran sólo decenas de individuos adultos (menos de 200), cada vez se hace más difícil la cosecha de hojas por los incendios periódicos que, con frecuencia, queman las hojas e incluso causan la muerte de los individuos. Los espadañeros comentan que hace 20-25 años las plantas se distribuían notoriamente en la falda del cerro Nambiyigua y que cada individuo presentaba una copa con más de cien hojas. Actualmente, el número de plantas vivas y de hojas en cada planta

han disminuido debido a la cosecha anual mal planificada y su distribución está restringida a las partes altas de los montículos y en acantilados de difícil acceso. Lo anterior ha provocado que los espadañeros busquen nuevas localidades para seguir con la tradicional cosecha de hojas. Algunas de las poblaciones de *D. merolae* localizadas en el municipio de Jiquipilas han estado sometidas a la cosecha anual de hojas por más de 25 años, pero a partir de la disminución de individuos de *D. merolae* en el cerro Nambiyigua, la afluencia de espadañeros a los sitios de El Estoraque y El Sauz ha aumentado y con ello la cosecha de hojas. A dos kilómetros de El Sauz se encuentran tres poblaciones más que han sido cosechadas sólo esporádicamente debido a que los individuos están distribuidos en lugares de difícil acceso.

La conservación de poblaciones viables de *D. merolae* no sólo depende del grado de conservación del hábitat sino también del uso que actualmente reciben. Aunque los individuos de tallas pequeñas son más abundantes que los individuos adultos, la ausencia de un plan de manejo que pudiera presentarse a los espadañeros los expone a ser también sujetos de la cosecha anual de hojas. Los grupos de espadañeros saben que la existencia de la especie es crucial para la celebración de su festividad, pero no tienen claro cómo usar moderadamente este recurso. Parece necesario realizar talleres que involucren tanto a los pobladores dueños de los predios donde crece *D. merolae* como a los espadañeros, en el mejor de los casos con el respaldo de las autoridades eclesiásticas y ambientales, para analizar y proponer prácticas de manejo del recurso que permitan seguir cosechando las hojas y evitar que las poblaciones de esta especie se acerquen cada vez más a la extinción.

#### 4. Agradecimientos

Los autores agradecen a los ejidatarios de Andrés Quintana Roo, municipio de Jiquipilas Chiapas, las facilidades otorgadas para realizar las observaciones dentro de sus parcelas. A Carlos Ernesto Méndez Morales, Luis Felipe Martínez Jiménez, Francisco Javier Borraz Jonapá, Marisela Gómez Cristiani y Beatriz Adriana Pérez Espinosa, por su apoyo en la recolección de los datos en campo. Agradecemos al doctor Miguel Ángel Morón Ríos (Instituto de Ecología, A.C., Xalapa, Ver.) por su valioso apoyo con la identificación de las especies de insectos asociadas a *D. merolae* en este estudio. Agradecemos a Víctor Alonso Gómez López (Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas) por la captura de *L. pictus*, a Jorge Bolaños (El Colegio de la Frontera Sur) por su determinación taxonómica y a Jaime Alberto Jiménez Fernández por la elaboración del mapa de distribución. Agradecemos los valiosos comentarios de Pedro A. Quintana-Ascencio, Carlos Montaña Carubelli, Neptalí Ramírez Marcial, Ken Oyama y Mariana Hernández Apolinar. El doctor Mario Ishiki Ishihara (El Colegio de la Frontera Sur) realizó una revisión de la traducción de la descripción de la especie en latín. Este trabajo es parte de una tesis doctoral del Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), que se llevó a cabo gracias a que la primera autora recibió una beca del CONACyT (núm. 181349).



## 5. Literatura citada

- Arriaga L., Espinoza J.M., Aguilar C., Martínez E., Gómez L. y Loa E. Coords. 2000. *Regiones Terrestres Prioritarias de México, escala de trabajo 1:1,000, 000*. Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad. México, D.F. <http://www.conabio.gob.mx/conocimiento/regionalizacion/doctos/terrestres.html>
- Argüello M.A. 2007. Aislamiento y caracterización de cianobiontes de diversas zamias en Puerto Rico. Tesis de Maestría, Universidad de Puerto Rico, Mayagüez, 65 pp.
- Barlow C. 2000. *The Ghosts of Evolution: Nonsensical Fruits, Missing Partners, and other Ecological Anachronisms*. Basic Books, Nueva York.
- Bonfil C. 1998. The effects of seed size, cotyledon reserves, and herbivory on seedlings survival and growth in *Quercus rugosa* and *Q. laurina* (Fagaceae). *American Journal of Botany* **85**:79-87.
- Bogler D. J. y Francisco-Ortega J. 2004. Molecular systematic studies in cycads: evidence from *trnL* intron and ITS2 rDNA sequences. *The Botanical Review* **70**:260-273.
- Brenner E.D., Stevenson D.W., McCombie R.W., Katari M.S., Rudd S.A., Mayer K. F.X., Palenchar P.M., Runko S.J., Twigg R.W., Dai G., Martienssen R.A., Benfey P.N. y Coruzzi G.M. 2003. Expressed sequence tag analysis in *Cycas*, the most primitive living seed plant. *Genome Biology* **4**:R78. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC329417/pdf/gb-2003-4-12-r78.pdf>
- Cabrera-Toledo D. 2009. Biología poblacional de dos cícadas mexicanas con distintos niveles de rareza. Tesis de Doctorado, Instituto de Ecología, A.C. Xalapa, 152 pp.
- Caputo P., Cozzolino S., De Luca P., Moretti A. y Stevenson D.W. 2004. Systematics of Meso-American *Zamia* (Zamiaceae). En: Walters T. y Osborne R. Eds. *Cycad*

- Classification: Concepts and Recommendations*, pp. 159-172. CAB International, Wallingford.
- Chamberlain C.J. 1911. *The Adult Cycad Trunk*. Hafner, Nueva York.
- Chamberlain C.J. 1915. A phylogenetic study of cycads. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* **1**:86-90.
- Chamberlain C.J. 1935. *Gymnosperms: Structure and Evolution*. University of Chicago Press, Chicago.
- Chemnick J., Gregory T.J. y Salas-Morales S. 1997. A revision of *Dioon tomasellii* (Zamiaceae) from western Mexico, a range extension of *Dioon merolae*, and clarification of *Dioon purpusii*. *Phytologia* **83**:1-6.
- Dehgan B. 1997. Propagation and culture of cycads: a practical approach. *Acta Horticulturae* **486**:123-131.
- De Luca P., Sabato S. y Vázquez-Torres V.M. 1981. *Dioon merolae* (Zamiaceae), a new species from Mexico. *Brittonia* **33**:179-185.
- DOF (Diario Oficial de la Federación) 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010. Protección ambiental. Especies nativas de México de flora y fauna silvestres. Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio. Lista de especies en riesgo.  
[http://dof.gob.mx/nota\\_detalle.php?codigo=5173091&fecha=30/12/2010](http://dof.gob.mx/nota_detalle.php?codigo=5173091&fecha=30/12/2010)
- Donaldson J., Hill K.D. y Stevenson D.W. 2003. *Cycads of the World: An Overview*. En: Donaldson J. Ed. *Cycads: Status Survey and Conservation Action Plan*, pp. 3-8. IUCN/SSC Cycad Specialist Group, Gland.
- Eckenwalder J. 1980. The cycads: the prime of their lives. *Bulletin of the Fairchild Tropical Garden* **35**:11-19.

- Esparza-Olguín L.G. 2004. ¿Que sabemos de la riqueza en especies vegetales? Un enfoque genético-demográfico. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **75**:17-32.
- Flores-Vázquez J.C. 2008. Dinámica de las fases tempranas de desarrollo y genética de poblaciones de la cícada *Dioon merolae* en Los Taviches, Oaxaca. Tesis de Maestría, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. 88 pp.
- García E. 1987. *Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Koeppen (Para Adaptarlo a las Condiciones de la República Mexicana)*. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- González-Astorga J., Vovides A. e Iglesias C. 2003. Morphological and geographic variation of the cycad *Dioon edule* Lindl. (Zamiaceae): ecological and evolutionary implications. *Botanical Journal of the Linnean Society* **141**:465-470.
- Gregory T.J. y Chemnick J. 2004. Hypotheses on the relationship between biogeography and speciation in *Dioon* (Zamiaceae). En: Walters T. y Osborne R. Eds. *Cycad Classification: Concepts and Recommendations*, pp. 137-148. CAB International, Wallingford.
- Guariguata M.R., Cronkleton P., Shanley P. y Taylor P.L. 2008. The compatibility of timber and non-timber forest product extraction and management. *Forest Ecology and management* **256**:1477-1481.
- Hill K.D., Stevenson D.W. y Osborne R. 2007. The world list of cycads. Proceedings of the 7th International Conference on Cycad Biology (CYCAD 2005), Xalapa. Mexico. *Memoirs of the New York Botanical Garden* **97**:454-483.
- Hoffman G.R. y Morgan R.W. 1984. Review: putative mutagens and carcinogens in foods. V. Cycad azoxyglycosides. *Environmental Mutagenesis* **6**:103-116.

- INEGI 2007. Mapa digital de México. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. México, D.F. <http://galileo.inegi.org.mx/website/mexico/viewer.htm>
- IUCN 2001. *Categorías y Criterios de la Lista Roja de la IUCN*. Versión 3.1. Comisión de supervivencia de especies de la IUCN. IUCN, Gland, ii +33 pp. <http://www.iucn.org>
- Janzen D.H. 1982. Neotropical anachronisms: the fruits the gomphotheres ate. *Science* **215**:19-27.
- Janzen D.H. 1986. Chihuahuan desert nopaleras: defaunated big mammal vegetation. *Annual Review of Ecology and Systematics* **17**:595-636
- Jones D.L. 1993. *Cycads of the World*. Smithsonian Institution Press, Washington.
- Kays S. y Harper J.L. 1974. The regulation of plant and tiller density in a grass sward. *Journal of Ecology* **62**:97-106.
- Keppel G. 2001. Notes on the natural history of *Cycas seemannii* (Cycadaceae). *South Pacific Journal of Natural Science* **19**:35-41.
- Kobayashi A. Tadera K., Yagi F., Etoh Y. y Yasuda S. 1978. Chemical reduction of cycasin, the toxic glycoside of cycad. *Memories of the Faculty of Agriculture Kagoshima University* **15**:159-165.
- Kozlowski T. T. 1971. *Growth and Development of Trees*. Academic Press. Nueva York.
- Lázaro-Zermeño J.M. 2002. Dinámica poblacional de *Dioon merolae* De Luca, Sabato y Vázquez Torres, en dos sitios de la Depresión Central de Chiapas, México. Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas. Tesis de Licenciatura. Tuxtla Gutiérrez, 99 pp.
- Lázaro-Zermeño J.M., González-Espinosa M., Mendoza A. Martínez-Ramos M. y Quintana-Ascencio P.F. 2011. Individual growth, reproduction and population

- dynamics of *Dioon merolae* (Zamiaceae) under different leaf harvest histories in central Chiapas, México. *Forest Ecology and Management* **261**:427-439.
- Mabberley D.J. 2008. *Mabberley's Plant-book. A Portable Dictionary of Plants, their Classification and Uses*. Cambridge University Press.
- Mamay S.H. 1969. Cycads: fossil evidence of late Paleozoic origin. *Science* **164**:295-296.
- Marler T.E. y Shaw C.A. 2010. Distribution of free and glycosylated sterols within *Cycas micronesica* plants. *Scientia Horticulturae* **123**:537-542.
- Mejía K. y Rengifo E. 2000. *Plantas Medicinales de Uso Popular en la Amazonía Peruana*. Tarea Asociación Gráfica Educativa, Lima.
- Milindasuta B.E. 1975. Developmental anatomy coralloid root in cycads. *American Journal of Botany* **62**:468-472.
- Miranda F. 1952. *La Vegetación de Chiapas*. Tomo I y II. Talleres gráficos del gobierno del estado de Chiapas, Tuxtla Gutiérrez.
- Miranda F. y Hernández X. E. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **28**:29-179.
- Moretti A., Sabato S. y Siniscalco G. 1981. Monosaccharide composition of the mucilages in *Encephalartos* Lehm. (Zamiaceae). *Giornale Botanica Italiano* **115**:291-297.
- Müllerried F. K.G. 1957. *Geología de Chiapas*. Ediciones del gobierno del Estado, Tuxtla Gutiérrez.
- Nicolalde M.E. 2005. Circunscripción de las especies del complejo *Zamia katzeriana* (Zamiaceae-Cycadales). Tesis de Maestría, Instituto de Ecología, A. C. Xalapa, 48 pp.

- Niklas K. y Norstog K. 1984. Aerodynamics and pollen grain depositional patterns on cycad megastrobili: implications on the reproduction on three cycad genera (*Cycas*, *Dioon*, *Zamia*). *Botanical Gazette* **145**:92-104.
- Norstog K.J. y Nicholls T.J. 1997. *The Biology of the Cycads*. Cornell University Press.
- Octavio-Aguilar P. 2009. Demografía y genética de poblaciones para tres localidades de *Dioon edule* Lindl. (Zamiaceae) en el estado de Veracruz, Tesis de Doctorado, Instituto de Ecología, A.C. Xalapa, 105 pp.
- Oliveira-Cruz C.M. 2001. Substâncias tóxicas ou anti-nutricionais dos alimentos para animais. Tesis de Maestría. Faculdade de Medicina Veterinária, Universidade Técnica de Lisboa, 47 pp.
- Osborne R. 1985. Sex change in cycads: a hope for *woodii*? *Encephalartos* **5**:4-10.
- Osborne R y Gorelick R. 2002. Sex change in cycads. *Palms and Cycads* **76**:10-15.
- Pérez Espinosa, B.A. 2011. Distribución espacial y fototropismo de *Dioon merolae* en poblaciones naturales en Chiapas, México. Tesis de Maestría, El Colegio de la Frontera Sur, San Cristóbal de Las Casas, 58 pp.
- Pérez-Farrera M.A. y Vovides A. P. 2004. Spatial distribution, population structure, and fecundity of *Ceratozamia matudai* Lundell (Zamiaceae) in El Triunfo Biosphere Reserve, Chiapas, Mexico. *The Botanical Review* **70**:299-311.
- Pérez-Farrera M.A. y Vovides A. P. 2006. The ceremonial use of the threatened “*espadaña*” cycad (*Dioon merolae*, Zamiaceae) by a community of the Central Depression of Chiapas, Mexico. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **78**:107-113.
- Pérez-Farrera M.A., Vovides A. P., Octavio-Aguilar P., González-Astorga J., de la Cruz-Rodríguez J., Hernández-Jonapá R. y Maza Villalobos-Méndez S. 2006. Demography

- of the cycad *Ceratozamia mirandae* (Zamiaceae) under disturbed and undisturbed conditions in a biosphere reserve of Mexico. *Plant Ecology* **187**:97-108.
- Pérez-Farrera M.A., Vovides A. P., González D., Hernández-Sandoval L. y Martínez M. 2007. Variación morfológica y genética del complejo *Ceratozamia miqueliana* H. A. Wendl. (Cycadales, Zamiaceae). *Memories of New York Botanical Garden* **97**:519-539.
- Pérez-Flores C. y Soto E. 2007. Neurotoxinas de cianobacterias en los alimentos. *Elementos* **66**:47-50.
- Peters C.M., 1996. "The Ecology and Management of Non-timber Forest Resources. World Bank Technical Papers 322. The World Bank, Washington.
- Quintana-Ascencio P.F., González-Espinosa M. y Ramírez-Marcial N. 1992. Acorn removal, seedling survivorship, and seedling growth of *Quercus crispipilis* in successional forest of the highlands of Chiapas, Mexico. *Bulletin Torrey Botanical Club* **119**:6-18.
- Rothschild M., Nash R.J. y Bell E.A. 1986. Cycasin in the endangered butterfly *Eumaeus atala florida*. *Phytochemistry* **25**:1853-1854.
- Sabato S. y De Luca P. 1985. Evolutionary trends in *Dion*. *American Journal of Botany* **72**:1353-1363.
- Sánchez R.G., Garza-Ocañas F. y Martínez A.J. G. 2002. Distribution and plant fitness of chamal (*Dioon edule* Lindl.) (Zamiaceae) in three localities of the Sierra Madre Oriental, Tamaulipas, México. *BIOTAM* **13**:27-36.
- Secrétariat of the Convention on Biological Diversity. 2001. *Sustainable Management of Non-timber Forest Resources*. Montreal, SCBD, (CBD Technical Series no. 6), Montreal.

- Schneider D., Wink M., Sporer F. y Lounibos P. 2002. Cycads: their evolution, toxins, herbivores and insect pollinators. *Naturwissenschaften* **89**:281-94
- Shaw C.A., Wilson J. M.B., Cruz-Aguado R., Singh H., Hawkes E.L., Lee T. y Marler T. 2007. Cycad-induced neurodegeneration in a mouse model of ALS-PDC: is the culprit really BMAA or is a novel toxin to blame? *Memoirs New York Botanical Garden* **97**:286-307.
- Spencer P.S., Nunn P.B., Hugon J., Ludolph A.C., Ross S.M., Roy D.N. y Robertson R.C. 1987. Guam amyotrophic lateral sclerosis-Parkinsonism-dementia linked to a plant excitant neurotoxin. *Science* **237**:517-522.
- Stevenson D.W. 1980. Radial growth in cycadales. *American Journal of Botany* **67**:465-475.
- Stevenson D.W., Osborne R. y Hill K.D. 1995. *The World List of Cycads*. En: Voster P. Ed. *Proceedings of the 3<sup>rd</sup> International Conference on Cycad Biology (Cycad Society of South Africa)*, Stellenbosch.
- Stevenson D.W. Vovides A. P. y Chemnick J. 2003. *Regional Overview: New World*. En: Donaldson J. Ed. *Cycads: Status Survey and Conservation Action Plan*, pp. 31-47. IUCN/SSC Cycad Specialist Group, Gland.
- Tang W. 1987. Insect pollination in the cycad *Zamia pumila* (Zamiaceae). *American Journal of Botany* **74**:90-99.
- Terry I. Walter G.H., Moore C., Roemer R. y Hull C. 2007. Odor-mediated push-pull pollination in Cycads. *Science* **318**:70.
- Valdez U. 2009. *La Flor de Espadaña en Terán: Ofrenda de los Hojeros a la Santa Cruz*. Universidad Politécnica de Chiapas, Chiapas.



- van Wyk A.E. y Claassen M.I. 1981. Sex reversal in *Encephalartos umbeluziensis*. *Veld and Flora* Diciembre: 120-122.
- Vega A. y Bell. E.A. 1967.  $\alpha$ -amino- $\beta$ -methylaminopropionic acid, a new amino acid from seeds of *Cycas circinalis*. *Phytochemistry* **6**:759-762.
- Vovides A. P. 1983a. Zamiaceae. *Flora de Veracruz*, Fasc. 26. Instituto Nacional Investigaciones Recursos Bióticos, Xalapa.
- Vovides A. P. 1983b. Systematic studies on the Mexican Zamiaceae. I. Chromosome numbers and karyotypes. *American Journal of Botany* **70**:1002-1006.
- Vovides A. P. 1985. Systematic studies on Mexican Zamiaceae II. Additional notes on *Ceratozamia kuesteriana* from Tamaulipas, Mexico. *Brittonia* **37**:226-231.
- Vovides A. P. 1988. Studies on Mexican cycads. Ph. D. Thesis. University of Wales, Cardiff.
- Vovides A. P. 1990. Spatial distribution survival and fecundity of *Dioon edule* (Zamiaceae) in a tropical deciduous forest in Veracruz, Mexico with notes on its habitat. *American Journal of Botany* **77**:1532-1543.
- Vovides A. P., Etherington J.R., Quentin D P. Groenhof A, Iglesias C. y Flores-Martínez J. 2002. CAM-cycling in the cycad *Dioon edule* Lindl. in its natural tropical deciduous forest habitat in central Veracruz, Mexico. *Botanical Journal of the Linnean Society* **138**:155-162.
- Vovides A. P., Pérez-Farrera M.A., González-Astorga J., González D., Gregory T., Chemnick J., Iglesias C., Octavio-Aguilar P., Avendaño S., Bárcenas C. y Salas-Morales S. 2003. An outline of our current knowledge on Mexican cycads (Zamiaceae, Cycadales). *Current Topics in Plant Biology* **4**:159-173.

- Vovides A. P., Pérez-Farrera M.A., González D. y Avendaño S. 2004. *Relationships and Phytogeography in Ceratozamia (Zamiaceae)*. En: Walters T. y Osborne R. Eds. *Cycad Classification: Concepts and Recommendations*, pp. 127-136. CAB International, Wallingford.
- Walters T., Osborne R. y Decker D. 2004. “*We hold these truths...*” En: Walters T. y Osborne R. Eds. *Cycad Classification: Concepts and Recommendations*, pp. 1-11. CAB International, Wallingford.
- Whitelock L. 2002. *The Cycads*. Timber Press, Inc., Portland.
- Yagi F. 2004. Azoxyglycoside content and  $\beta$ -glycosidase activities in leaves of various cycads. *Phytochemistry* **65**:3243-3247.

Cuadro 1. Resumen de condiciones del hábitat en las regiones en que se encuentran poblaciones de *D. merolae* en Oaxaca y Chiapas. SMS = Sierra Madre del Sur, SJ = Sierra de Juárez, VCO = Valles Centrales de Oaxaca, IST = Istmo de Tehuantepec – Distrito Tehuantepec, SS = Sierra Sur de Oaxaca – Distrito Yautepec, CHI = Istmo de Tehuantepec – Distrito Juchitán (Los Chimalapas), DCCH = Depresión Central de Chiapas, SMCH = Sierra Madre de Chiapas, mda = millones de años, *N* = tamaño estimado de la población, incluyendo plántulas. Las regiones fisiográficas de Chiapas corresponden a las propuestas por Müllerried (1957). La clasificación de climas regionales corresponde a García (1987), TMA = temperatura media anual; SBC = Selva baja caducifolia, BE = Bosque de encino, BP = Bosque de pino, BPE = Bosque de pino-encino.

Región	Altitud (m)	Sustrato geológico <sup>5</sup>	Climas regionales <sup>6</sup>	<i>N</i>	Tipos de suelos <sup>5</sup>	Atributos de los suelos <sup>5</sup>	Vegetación original y grado de disturbio <sup>7</sup>	Uso actual del suelo
SMS <sup>1</sup>	1150	Gneis del Precámbrico, calizas del Cretácico	<i>Aw</i> 2, cálido sub-húmedo con lluvias en verano (500 -2500 mm) y TMA de 18-22°	≈400	Regosol, rendzina	Someros, textura fina, fertilidad baja, color rojizo	BPE; severo	Cultivos de frijol y maíz
SJ <sup>1</sup>	1080	Calizas, lutita - arenisca del Jurásico	<i>C(w</i> 2) <i>x'</i> , templado sub-húmedo con lluvias en verano (200-1800 mm) y TMA de 12 a 18°C.	≈100	Regosol, cambisol	Someros, textura fina, fertilidad baja, color claro a rojizo	BPE, BP; moderado	Cultivos de maíz y café
VCO <sup>2</sup>	1600-1700	Metamórficas del Precámbrico, calizas del Mesozoico	( <i>A</i> ) <i>Cb(w</i> <sub>o</sub> )( <i>w</i> ), semicálido sub-húmedo con lluvias en verano (600-700 mm), TMA de 18-20°	≈470	Feozem, regosol, litosol	Someros, textura fina y media, fertilidad moderada, color pardo oscuro	SBC, BE; bajo	Potreros
IST <sup>1</sup>	800-1000	Calizas, limolita y areniscas del Mesozoico (ca. 250 mda)	<i>Aw</i> 2, cálido sub-húmedo con lluvias en verano (500 -2500 mm) y TMA de 18-22°	ND	Regosol, litosol, luvisol	Profundos, color pardo, textura fina o media, fertilidad moderada	SBC; severo	Ganadería, cultivos de maíz, frijol y chile

Cuadro 1. Continuación.

Región	Altitud (m)	Sustrato geológico <sup>5</sup>	Climas regionales <sup>6</sup>	N	Tipos de suelos <sup>5</sup>	Atributos de los suelos	Vegetación original y grado de disturbio <sup>7</sup>	Uso actual del suelo
SS <sup>1</sup>	1500	Ígnea extrusivas del Cenozoico, calizas, limolita-arenisca del Mesozoico	<i>BSI(h')w</i> , semi seco cálido (600-800 mm) y TMA mayor de 22°	ND	Luvisol, cambisol	Someros, textura media, fertilidad media, color rojo a claro	BE,SBC; severo	Cultivos de maguey
CHI <sup>1</sup>	810	Ígneas intrusivas, granito del Paleozoico	<i>Am(f)</i> , cálido húmedo con lluvias de verano (2000-2500 mm) y TMA de 22 °-24°	ND	Regosol, litosol, acrisol	Someros, textura media o gruesa, fertilidad baja, color oscuro	BPE, SBC; moderado	Ganadería, explotación forestal, cultivos de maíz y frijol
DCCH <sup>3,4</sup>	550 - 800	Areniscas del Triásico y Jurásico (ca. 190 mda)	<i>A(f)</i> , cálido sub-húmedo con lluvias de verano (700-1000 mm entre mayo y octubre) y TMA de 25.3°	1000	Litosol, regosol	Someros, textura gruesa, fertilidad baja, color rojizo	SBC, BE; severo	Cultivos de maíz y cacahuete; potreros con quemas anuales
SMCH <sup>3,4</sup>	800 - 1300	Ígneas intrusivas y metamórficas del Paleozoico (ca. 280 mda)	<i>A(w)</i> , cálido húmedo con lluvias en verano (2000-2500 mm) y TMA de 18°-22°	≈300	Litosol, regosol, rendzina, luvisol	Someros, textura media, fertilidad baja, color rojizo	SBC, BPE; moderado y severo	Extracción de madera y leña, potreros, cultivos de maíz

<sup>1</sup>Chemnick *et al.* (1997), <sup>2</sup>Flores-Vázquez (2008), <sup>3</sup>De Luca *et al.* (1981), <sup>4</sup>Lázaro-Zermeño (2002), <sup>5</sup>INEGI (2007), <sup>6</sup>Arriaga *et al.* (2000), <sup>7</sup>Miranda (1952), Miranda y Hernández X. (1963)

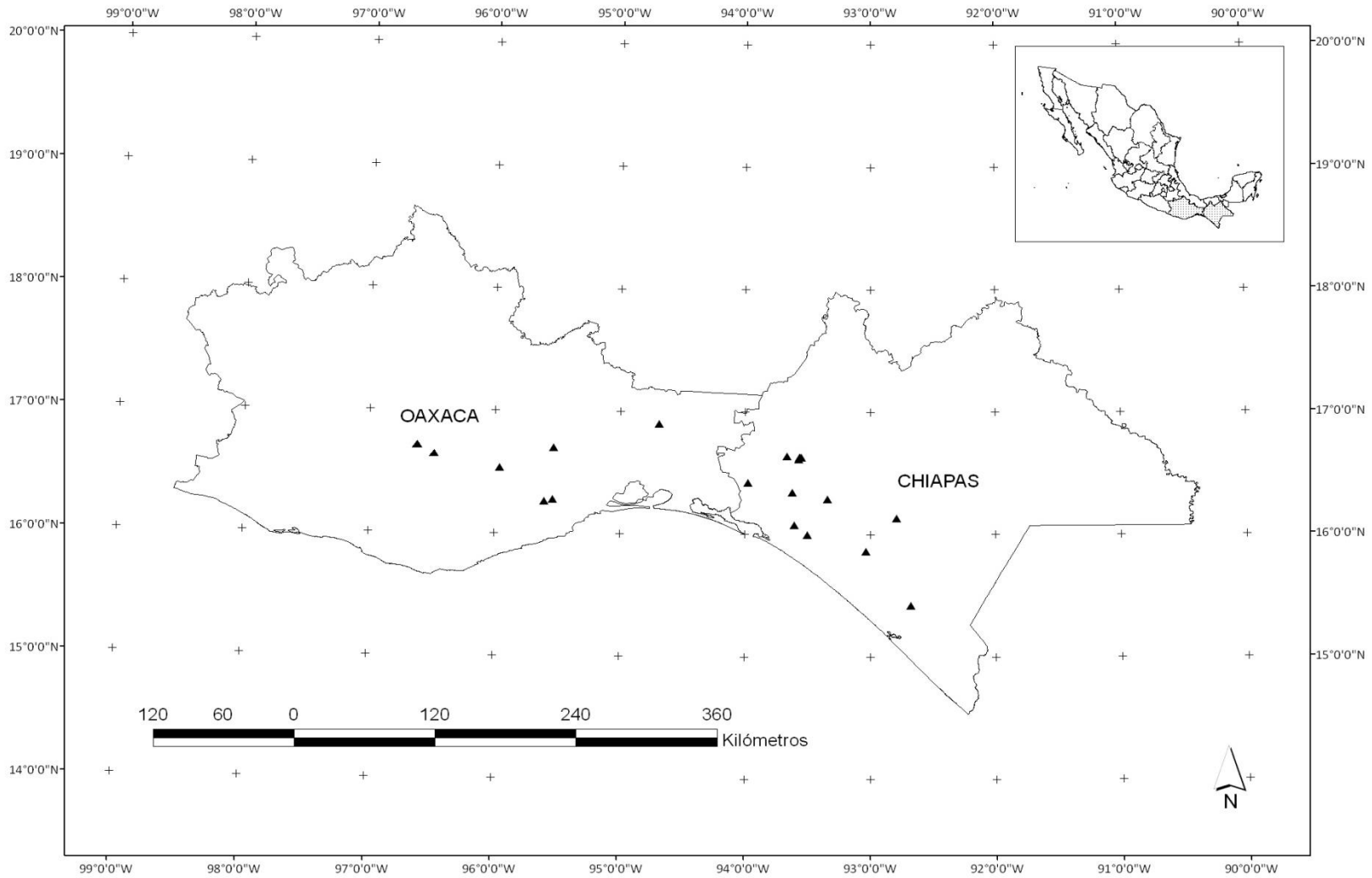


Figura 1. Distribución de las poblaciones de *Dioon merolae* en Chiapas y Oaxaca, México.

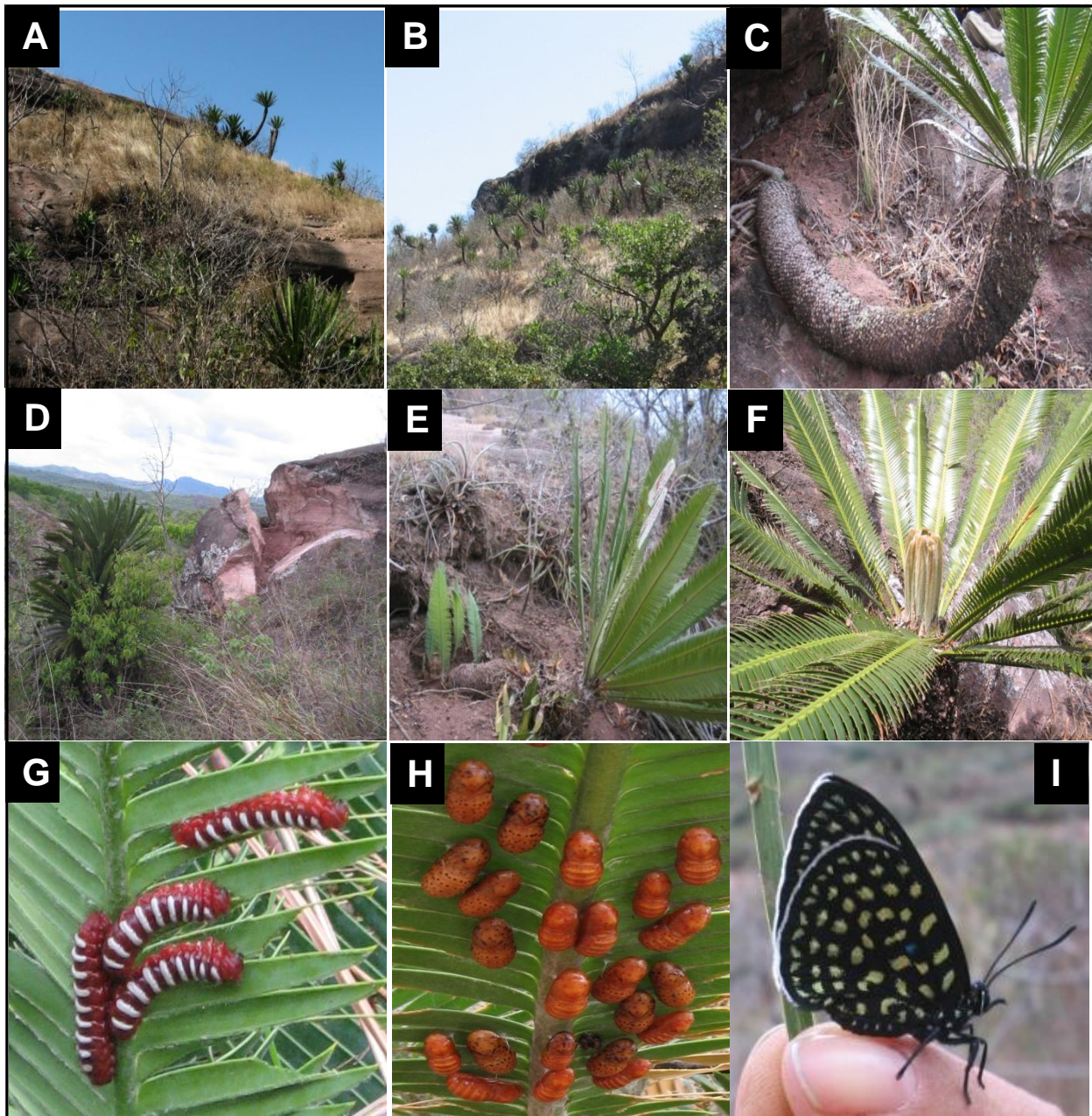


Figura 2. A y B) Distribución de los individuos de *Dioon merolae* sobre los montículos de areniscas en las poblaciones de la Depresión Central de Chiapas. C) Planta de *D. merolae* creciendo junto a un talud; nótese la pronunciada inclinación del tallo. D) Fragmento de un montículo de areniscas con una planta adulta en la base; con el tiempo, posiblemente el fragmento de roca se deslice sobre la planta. E) Individuo adulto postrado en el suelo; en la base del tallo se pueden observar al menos cuatro fitómeros. F). Individuo adulto de *D. merolae* que muestra las hojas nuevas; las hojas recién producidas son de color verde claro y tomentosas y se sitúan erectas en la parte superior de la copa; las hojas de años anteriores son verde oscuro, glabras y se observan inclinadas. G-I). Larvas, pupas y adulto de *Eumaeus debora* sobre los folíolos de *D. merolae*; los adultos de *E. debora* visitan las poblaciones de *D. merolae* en los meses de febrero y marzo para ovipositar; las larvas se alimentan de las hojas recién producidas.



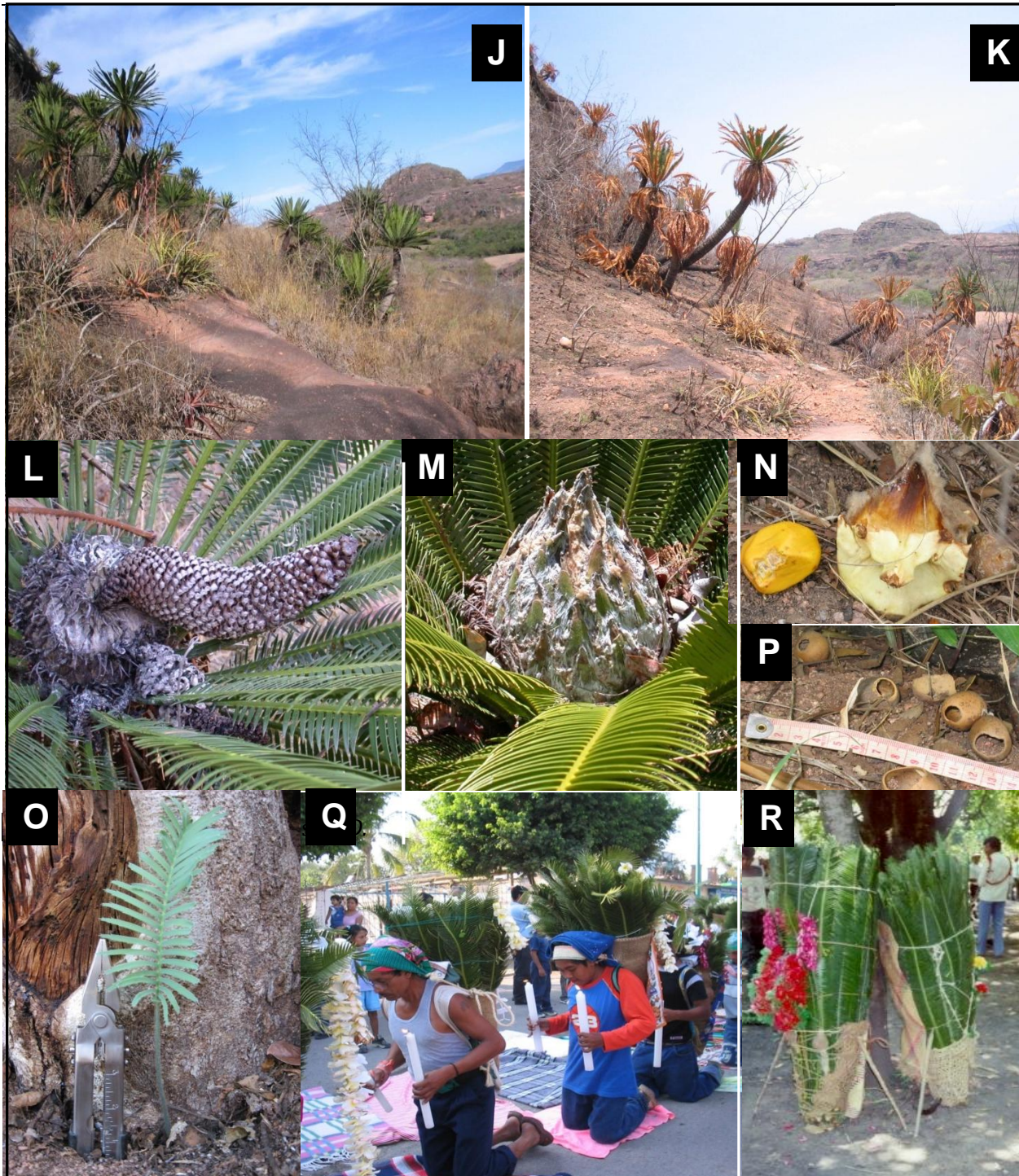


Figura 2. J) Ladera con plantas de *D. merolae* de hasta 4.6 m de altura. K) Las mismas plantas después de un incendio severo ocasional ocurrido en mayo de 2006. L) Microestróbilo, ca. 40 cm de largo. M) Megaestróbilo inmaduro, ca. 30 cm de largo. N) Semilla de *D. merolae* cubierta por sarcotesta amarilla; a la derecha, una bráctea del cono femenino. O) Plántula (un año de edad). P) Semillas de *D. merolae* roídas por *Liomys pictus*. Q). “Espadañeros” entrando a la iglesia de San José Terán, Chiapas con tercios. R) Tercios de hojas formados con 300 hojas de *D. merolae* en Suchiapa, Chiapas.

## Capítulo 2

Individual growth, reproduction and population dynamics of *Dioon merolae* (Zamiaceae)  
under different leaf harvest histories in Central Chiapas, Mexico





Contents lists available at ScienceDirect

## Forest Ecology and Management

journal homepage: [www.elsevier.com/locate/foreco](http://www.elsevier.com/locate/foreco)

## Individual growth, reproduction and population dynamics of *Dioon merolae* (Zamiaceae) under different leaf harvest histories in Central Chiapas, Mexico

Julia M. Lázaro-Zermeño<sup>a,\*</sup>, Mario González-Espinosa<sup>b</sup>, Ana Mendoza<sup>c</sup>, Miguel Martínez-Ramos<sup>d</sup>, Pedro R. Quintana-Ascencio<sup>e</sup>

<sup>a</sup> Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas (UNOACH), Libramiento Norte Avitlán 1150, Colonia Laja-Muñiz, 29005 Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México

<sup>b</sup> Departamento de Biología y Sistemática Invertebrados, Área de Invertebrados de la Facultad de Biología de la Universidad del Estado de México (UEMEX), Apartado Postal 67, San Juan Evangelista de Los Coates, Chiapas, México

<sup>c</sup> Departamento de Botánica y Fisiología, Laboratorio de Ecología de Plantas Vasculares, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), Apartado Postal 70-233, 04510 México, Distrito Federal, México

<sup>d</sup> Laboratorio de Ecología de Pteridofitas y Plantas Vasculares Tropicales, Centro de Investigaciones en Ecosistemas (CIECO), Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), Apartado Postal 27-5, 26000 Mérida, Yucatán, México

<sup>e</sup> Department of Biology, University of Central Florida, 6800 Central Florida Boulevard, Orlando, FL 32816, USA

### ARTICLE INFO

#### Article history:

Received 22 July 2010

Received in revised form 23 October 2010

Accepted 26 October 2010

Available online 21 November 2010

#### Keywords:

Defoliation

Demography

Leaf harvesting

Non-timber forest products

### ABSTRACT

Leaves of the long-lived *Dioon merolae* have been harvested intensively for decades (possibly for centuries) for ceremonial purposes by Zapotec and mestizo groups inhabiting the Central Depression of Chiapas, Mexico. Over a period of four years, we evaluated vital rates (stem growth, leaf production, reproductive performance, and survival) and projected population growth rates in three populations (250 plants each divided into eight size classes: new germinants, seedlings, saplings (S1, S2), and adults, A1–A4) with different leaf harvesting histories: non-defoliated by humans for at least 35 years (or very old harvest), defoliated annually until 15 years ago (recovering from harvest), and defoliated annually for at least the past 35 years (continually being harvested intensively). Population structure was affected by leaf harvest history. Stem growth was negatively affected by the annual harvest of leaves in size classes from seedlings up to A4 (ANOVA,  $P < 0.003$ ); fewer leaves were produced by seedlings, saplings and adults at the annually harvested site (ANOVA,  $P < 0.027$ ). Survival was high at all sites across all size classes; in the annually harvested site, A4 plants showed a decrease in survival (one dead out of four plants). New recruits and leaf production during the four years of study was 61% males in 10% females. At the non-defoliated very adult classes A3 and A4 produced >80% of the cones; cones were produced by the A1 and A2 adult size classes at the annually harvested site. Asymptotic estimates of population growth indicated growing populations ( $\lambda > 1$ ); the highest mean values of finite population growth rate were obtained in the non-harvested site ( $\lambda = 1.0302$ ). Elasticity analysis with population projection matrices indicated that stasis (1.9–38%) was the component that most contributed to  $\lambda$ , followed by growth (0.1–2.9%) and fecundity (0.02–1.1%). We observed defoliation effects on several vital rates due to continuous long-term defoliation, although population growth parameters do not currently suggest a decreased trend as a result of the annual harvest of leaves. The duration of this study of a very long-lived plant species suggests caution when setting levels and frequency of leaf harvest. The results help pinpoint practical recommendations that could be implemented in a sustainable management plan for this species, particularly to increase seed production in the annually harvested site, and recruitment of new germinants and seedlings at all sites. However, sound practices will need to consider the interests of involved stakeholders (landowners, pilgrims, conservation organizations and authorities) to effectively reduce anthropogenic pressure on this endangered species.

© 2010 Elsevier B.V. All rights reserved.

### 1. Introduction

Non timber forest products (NTFP) are essential elements in the diet and in the religious and cultural life of rural communities worldwide (Marshall et al., 2005). Exploitation of these resources has been promoted due to the supposed low environmental impact

\* Corresponding author. Tel.: +52 961 140 9408.

E-mail address: [juliaz@unach.mx](mailto:juliaz@unach.mx) (J.M. Lázaro-Zermeño).



involved in their utilization, when compared to other conventional practices such as cattle husbandry or extensive agriculture, their use has been accepted as an alternative to deforestation (Pulz et al., 2004; Thresh, 2004; Marshall et al., 2006), and as a viable way to foster biodiversity conservation (Rands et al., 2010). Sustainable harvest, generally speaking, involves extraction of a natural resource in such a manner that it is not depleted (Struhsaker, 1998; Martínez-Ballester et al., 2005). Harvesting plant parts does not need to be effected at a commercial scale to have a negative impact on individual performance or on population viability; excessive clandestine harvest for ceremonial or commercial purposes often leads to deterioration of plant populations (Padoch, 1992; Young and Clarke, 2000; Endress et al., 2004). Experimental or observational studies indicate possible consequences on birth and death rates of plant populations due to negative effects on individual survival, reproduction and growth rates after over-harvesting of leaves (Mendoza et al., 1987; Oyama and Mendoza, 1990; Hartzell, 1994; Vanderklein and Brink, 1989; Tuckler et al., 2002; Anten et al., 2003), stems and fruits (Escalante et al., 2004; Hulín et al., 2008), or entire individuals (Harard, 1943; Dimsted and Álvarez-Buylla, 1995; Franklin et al., 2003; Robinson and Donaldson, 2003). Yet some studies have shown no effects (Endress et al., 2006) or positive effects on population growth when defoliation is not severe (López Toledo, 2003). Recommendations from a sustainable harvest plan for a NHP plant species depend on understanding the consequences of individual survival, and reproductive and vegetative performance on population parameter variations within mid- and long-term time frames (Martínez Ramos and Álvarez-Buylla, 1995; Olmsted and Álvarez-Buylla, 1995; Rodríguez-Burriaco et al., 2002; Endress et al., 2006; Martínez Ramos et al., 2008).

Mexican species of *Zamiaceae* are protected by national laws (Diario Oficial, 1999; SEMARNAT, 2002) as well as by international criteria (IUCN, 2001); recently these organizations have considered *Zamiaceae* to be a NHP. Current illegal trade and habitat destruction provided by land-use change and uncontrolled frequent fires are considered the principal factors accounting for reduction in their populations worldwide (Donaldson, 2003; Golding and Hunter, 2003). In the case of *Dioon merolae*, the leaves are used in a traditional remedy of the Zoque culture that appeared to have been carried out continually since pre-Columbian times (Pérez-Tarreda and Vozides, 2006), and that often results in complete defoliation of adult plants. Studies of defoliation of *Zamiaceae* and their demographic consequences are scarce in Mexico and elsewhere (e.g. Negrón-Ortiz and Gorchov, 2000; Robinson and Donaldson, 2003; Cortés-Medina et al., 2003), and therefore, the effects which this tradition could have on survival, growth, and fecundity of *D. merolae* are unknown. This is the only species of *Zamiaceae* whose fully developed leaves are heavily harvested by humans in Mexico. Herbivory on young leaves of *D. merolae* by caterpillars of the butterfly *Eumecurus debora* (Lycenidae) may occur patchily; no herbivory on adult plants or new germinants is known to occur by native mammals.

Defoliation negatively affects growth and reproduction of some plant species (McNaughton, 1983; Bacon et al., 1987; Turner et al., 1994; Lovelock et al., 1999), as well as survival of new germinants and adults (Crowley, 1988; Karban and Strauss, 1991). However, photosynthetic efficiency in the remaining tissue may increase as a response to greater light availability, compensating for up to 30% of lost photosynthetic tissue (Hendrix, 1988; Anten and Ackerly, 2001). Effects of defoliation depend on the stage of development and the life cycle of the species (McNaughton, 1983; Bryant et al., 1983; Ours, 1993), as well as severity and frequency of defoliation (Mendoza et al., 1987; Oyama and Mendoza, 1990; Chazdon, 1991; Trumble et al., 1993; Anten et al., 2003; López Toledo, 2003; Endress et al., 2004; Parra Tabla et al., 2004; Martínez-Ballester et al., 2008).

This study evaluated, over a four-year period, variation in growth, survival, and reproduction of three *D. merolae* populations with different use histories: severe annual harvest, recent sporadic harvest, and the absence of harvest during the past 55 years or more. Research questions were as follows: (1) How do different harvest histories affect current growth, survival, and reproduction of *D. merolae*? (2) Has the population structure of *D. merolae* been differentially modified due to differences in harvest histories over several decades? and (3) Which demographic attributes are most affected due to harvest histories? Answers to these questions provide a basis for recommendations aimed at the sustainable management of *D. merolae*, and may help to define other needed studies.

## 2. Materials and methods

### 2.1. Species description

*D. merolae* De Luca, Sabato, and Vázquez-Ferns (*Zamiaceae*) is an arborescent, tree-like species with a life span encompassing hundreds of years. It is endemic to southeastern Mexico and it has been categorized as endangered (Diario Oficial, 2000; IUCN, 2001). Its populations are distributed in isolated areas of the Central Depression and Sierra Madre of Chiapas (near Milbrich, 1957), as well as in the Sierra Madre of Oaxaca (De Luca et al., 1981; Sabato and De Luca, 1985). Adult *D. merolae* individuals often have a curved aboveground stem which is barely lignified (Jones, 1993), and may reach 4.5 m long (this measurement is not height; the upwardly arched stem increasingly prostrates with age until lying flat on the ground and dies when it separates from the rootstock). Stems produce basal shoots some of which develop into stems with their own crown of leaves; short branches (<80 cm) are less frequently produced in the distal parts of the main stem. Leaves are positioned in whorls forming a crown at the stem's apex (Jones, 1993), and are produced in a single annual flush lasting 6–8 weeks. *D. merolae*, like all cycads, is dioecious (De Luca et al., 1981). Male and female strobili are produced on separate plants; male cones can be produced at any time during the year, but female cones are primarily produced in late summer and fall. Male cones (microstrobili) are glabrous and elongated (20–55 cm in length); female cones (megastrobili) are oval and tomentose and measure 15–25 cm in diameter (De Luca et al., 1981). Because the seeds are recalcitrant, seed banks are not formed.

### 2.2. Study sites

Three study sites were selected in the Central Depression of Chiapas (elevation 500 m) (Secretaría de Planeación y Desarrollo Sustentable, 2006). These *D. merolae* populations are located near each other (an average of 1.4 km apart), but at least 48 km from any other population. The landscape consists of: (1) flatlands, where *D. merolae* are not found and currently are used as pastures and rain-fed agriculture, and (2) slopes, gullies and rocky terraces in higher areas of low hills (inslerts) composed of sandstone and metamorphic rocks of the Mesozoic Era (INEGI, 1984, 1989). *D. merolae* stands occupy only shallow soils on a rocky bed (<30 cm deep) in the upland areas. Climate is warm and humid with summer rains (García, 1987). The majority (90%) of annual rainfall (810–850 mm) occurs from May to October, and median annual temperature is 25.3 °C. Soils are sandy lithosols and regosols in the hills and cambisols and rendzinas in the flatlands (INEGI, 1993). Previously, most of the landscape was covered by tropical dry forest (Miranda, 1952); secondary vegetation currently predominates, mostly due to the establishment of rain fed corn and peanut crops and pasture during the past several decades in flat areas. Light or moderate fires that are set to burn off agricultural residues or old grass in flat



areas surrounding stands at D, meristem occasionally reach the slopes and upland rocky areas. No natural fires are known to occur in the region, but the extent of natural fires may be increased by a number of factors during El Niño years (Román-Cuadra et al., 2003). Likewise, occasional damage by live oak trunk borer may occur sporadically in the three sites.

In this study, trees were selected based on history of D, micro fire leaf harvest during the last six decades. At El Campanario, EC (16°37'N, 93°34'W), there is no record of any harvest, at least during the past 55 years. Fifteen years ago, annual leaf harvest was stopped at Finca Ocotlán, FO (16°37'N, 93°32'W). At Rancho El Sábiz, RS (16°38'N, 93°33'W), leaves have been harvested in early May for more than 25 years. All leaves on the plant are harvested (not cut but pulled out from their bases) once a year from all adult plants as they produce the preferred large size: short leaves ( $<100$  cm long) from saplings ( $<100$  cm trunk height) are not removed.

### 2.3. Demographic data

In January 2004, D, survival individuals in each site were marked and mapped: 241 plants at site EC, 250 at site FO, and 240 at site RS. The sample area was 1.7 hectares (ha) for sites EC and FO, and 15 ha for site RS. To facilitate sampling, 17 and 15 plots (10 m  $\times$  100 m), respectively, were established. For each individual, length of the main and basal stems (provided these latter had a diameter  $\geq 10$  cm) were measured and summed to assign them to a size class. The number of leaves in each crown was counted. At the beginning of the study, a mark was made below the last row of leaves produced, and the one year increase in stem length between the two rows of leaves was measured (length at  $t_1$  – length at  $t_0$ ). The first year leaves were counted and marked with non corrosive paint to distinguish them from those produced in subsequent years. Seeds are released from the trees during the dry season, not only mostly between February and May, but also occasionally anytime up to the end of the rainy season (November). All seeds remaining in mature cones from the previous year and all seeds on the ground that could be associated to individual reproductive females were counted at all sites beginning in January 2004 and each subsequent January during the four year study. The seeds were marked and left in the same locations in which they were found in each respective sample plot. One year later, the number of new germinants was tallied within the same area; also counted were the number of marked seeds that did not germinate.

Individuals were assigned the following size classes based on morphological and reproductive criteria: new germinants or individuals with one leaf and no evident stem (Ng); seedlings with a stem height of 2.0–9.9 cm (S6); saplings with a stem length of 10.0–49.9 cm (S1); saplings with a stem length of 50.0–99.9 cm (S2); adult A1 with a sum of stem lengths of 100.0–149.9 cm (A1); adult with a sum of stem lengths of 150.0–299.9 cm (A2); adult with a sum of stem lengths of 300.0–449.9 cm (A3); adult with a sum of stem lengths of  $>450$  cm (A4). Sex was determined by observing reproductive structures; only classes A1–A4 produced cones. The censuses (including new germinants) were carried out in March of each year.

### 2.4. Analysis

#### 2.4.1. Statistical analyses

Number of individuals within each size class among sites at the start of the study was evaluated with log likelihood ratio G tests (Zar, 1974), which compare the original population structure with a theoretical distribution obtained from 1000 simulations using a Monte Carlo technique (Marriner Ramos and Hoffman, 2002). Differences between the 2004 and 2008 population structures (not independent observations) were evaluated with Friedman's

tests for randomized blocks in each site, considering the two years as blocks and size classes as treatment effects (Sokal and Rohlf, 1995). The initial numbers of individuals among sites in each size class were evaluated with pairwise log-likelihood ratio G tests. Stem growth was estimated as the accumulated annual increase (cm) in stem length and was transformed to its natural logarithm to comply with the assumptions of normality and homogeneity of variances. Differences among accumulated stem growth ( $\ln$ ) in new germinants, seedlings, saplings (S1 and S2) and adults (A1–A4) were separately evaluated with a one-way analysis of variance (ANOVA), including sites as a fixed factor and initial stem size as a covariate. Cases with stem loss due to circumstantial damage (88 of 2262) were not included in the analysis of stem growth. A weight-dependent scatter plot of initial size and average annual growth for each individual from 2004 to 2008 suggested that a quantile regression procedure would help to assess their extreme relationships (Cade et al., 1999; Cade and Noon, 2003). Quantile regression analysis was carried out with the Bossam statistical software version W2008.04.02 (Cade and Richards, 2005). A one way ANOVA model (with initial number of leaves as a covariate) was used to test for differences in total number of leaves produced during the four years of the study in the three sites (Sasuke tool, transformation; Sokal and Rohlf, 1995). Regression models were fitted to evaluate the relationship between stem size and leaf production.

Survival ( $\phi$ ) was estimated throughout four years (February 2004–March 2008) as the probability that an individual would remain alive from one year to the next. Kaplan–Meier survival analysis and log rank Mantel Cox tests were used to compare survival of plants among sites for the whole period of study (Fisher and van Belle, 1993; SPSS, 1997). Fecundity ( $\lambda$ ) was estimated as the total number of seeds produced in one year divided by number of female plants within each size class, assuming a 1:1 sex ratio (a reasonable assumption for most dioecious species (Rahvenbera, 1998, 2000)). This estimate of  $\lambda$  was weighted by the proportion of seeds that survive to become new germinants. Fecundity was evaluated among sites with one way ANOVA and Dunnett's post hoc tests due to the heterogeneity of variances detected by Levene's test. The SPSS statistical package, version 11.5 was used in particular in statistical analyses.

#### 2.4.2. Matrix analyses

Stasis, growth and fecundity rates were used to construct Lefkovich (1995) matrices for each site in each of the four years of study. Because *D. merolae* is a dioecious species a one-sex (female) model was used. The census of established individuals started in January 2004, after seeds produced the previous year (unknown number) had become new germinants using a post-breeding census model. Each matrix entry  $a_{ij}$  represents the probability of transition or mean contribution of an individual in category  $i$  to category  $j$  in one time step (one year). By multiplying matrix  $A$  by a vector representing the number of individuals in each category at time  $t(n_t)$ , a new vector is obtained where each entry represents the number of individuals per category at time  $t+1(n_{t+1})$ .  $\lambda$  (Caswell, 2001), stasis values appear in the matrix diagonal and correspond to individuals that survived and remained within the same size class after one year. Values under the diagonal refer to individuals that changed from one size class to the next in the same period. Values above the diagonal correspond to plants due to mechanical damage. Fecundity values appear on the top row of the matrix. The dominant eigenvalue ( $\lambda$ ) of matrix  $A$  represents the finite rate of population increase; the associated right eigenvector ( $w$ ) corresponds to the stable size distribution; the left eigenvector ( $v$ ) expresses the size specific reproductive value (Caswell, 2001). For each matrix  $A$ ,  $w$  and  $v$  were obtained by iteration until stability was reached (200 iterations). To test the hypothesis that  $\lambda$



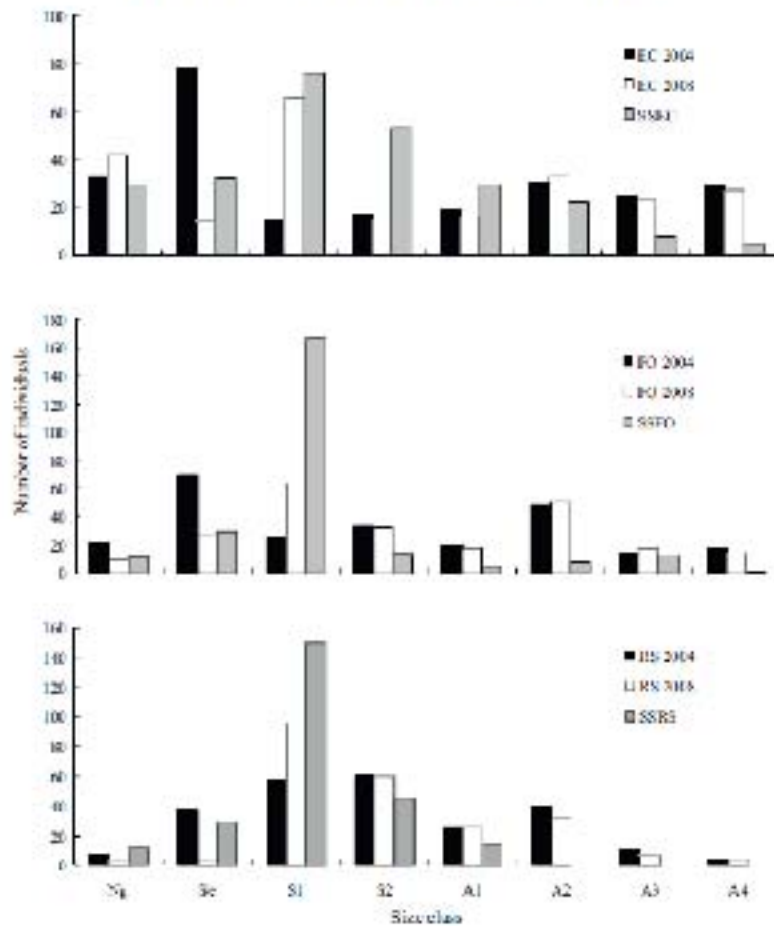


Fig. 1. Population structure (number of individuals in each size class) in three *B. merrillii* populations with different leaf harvesting histories at the start (2004) and end of the study (2008). The grey bars show the population stable structure ( $w$ ) obtained from 1000 bootstrapped matrices. EC = non harvested site, FO = site harvested until 15 years ago, and RS = site annually harvested for more than 25 years.  $SSU$  = values of population stable structure in site EC,  $SSFO$  = values of population stable structure in site FO,  $SSRS$  = values of population stable structure in site RS.

values were different from unity, confidence intervals 95% for each  $\lambda$  were calculated with a Monte Carlo technique (Álvarez-Buylla and Naranjo, 1995), using the program provided by Martínez Ramos and Hurlbert (2003). Elasticity analysis decomposes  $\lambda$  into contributions made by the life cycle transitions (de Kroon et al., 1986). Elasticity ( $e_{ij}$ ) quantifies the proportional change in  $\lambda$  resulting from an infinitesimal proportional change in each element of the matrix transition ( $a_{ij}$ ) and is calculated as  $e_{ij} = (a_{ij}/\lambda) (l_i/\lambda_{ij})$  (for details see Caswell, 2001).

### 3. Results

#### 3.1. Population structure and density

All three sites were different in their population structures (log-likelihood ratio G tests): EC vs. FO,  $G = 21.85$ , d.f. = 7,  $P = 0.003$ ; EC vs. RS,  $G = 116.22$ , d.f. = 7,  $P < 0.001$ ; FO vs. RS,  $G = 50.12$ , d.f. = 7,  $P < 0.001$  (Fig. 1). The population structures observed in the sites differed from the stable population structures (EC: log-likelihood ratio G test = 119.41, d.f. = 7,  $P < 0.001$ ; FO:  $G = 214.60$ , d.f. = 7,  $P < 0.001$ ; RS:  $G = 123.58$ , d.f. = 7,  $P < 0.001$ ; Fig. 1). These differences are mostly accounted for by larger values of saplings (S1, S2) and small adults

(A1) at site EC and by size class S1 at sites FO and RS in the stable structure when compared with the observed 2004 populations (Fig. 1). Individuals of the S0 and A2 classes were most abundant at the start of the study at all three sites; at the end of the study, S1 were the most abundant at EC and FO (Fig. 1). However, no differences between the original and final distribution of size classes were found within sites (at all sites Friedman's tests,  $\chi^2 < 1.8$ , d.f. = 7,  $P > 0.17$ ). Initial density of *B. merrillii* was similar among the three populations: EC (unharvested) and FO (not harvested for the past ten years) included 147 ind ha<sup>-1</sup>, and RS (harvested annually) showed 167 ind ha<sup>-1</sup>.

#### 3.2. Stem growth

Annual stem growths accumulated during the four years of study was analyzed separately for different size classes. Stem growth of new germinants (ln) was similar among the three sites (Table 1). A site effect on accumulated stem growth was found for seedlings and saplings ( $F_{2,201} = 6.11$ ,  $P = 0.003$ ) and adults ( $F_{2,217} = 10.95$ ,  $P = 0.0001$ ; Table 1). Post hoc pairwise comparisons among sites indicated that accumulated stem growth (ln) of seedlings and saplings in the non harvested site ( $1.64 \pm 0.12$  cm) was higher

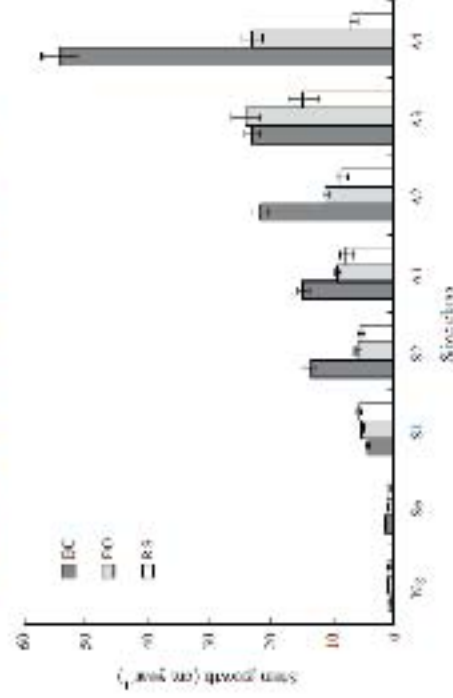


Fig. 2. Annual stem growth (mean  $\pm$  1 s.e.) between 2004 and 2005 in three 0-metre-high trees with different leaf-freshness/chemistry EC, FO and RS over size 70–94, the harvested until 75 years ago, and RS+size annually harvested for more than 20 years. See Table 2 for details of size classes.

Table 1  
Analysis of variance of the effect of size class (size) on the accumulated stem increment: d.f., number of individuals between 2007 and 2008 (in transformed), for all size classes, great size quartile, and stem length was used as a covariate.

Source of variation	d.f.	SS	F	P
All size quartiles				
Site	2	0.107	0.007	0.911
Size	162	18.56		
Total	165	93.14		
All size classes and saplings (33, 34)				
In initial length	1	73.07	154.01	0.001
Site	2	5.64	5.11	0.005
Error	252	90.28		
Total	257	96.29		
P<0.05 (N = 40)				
Initial length	1	24.96	21.55	0.001
Site	2	19.41	15.40	0.001
Error	372	59.63		
Total	381	203.92		

(least significance difference test,  $P < 0.005$ ) than in the harvested sites ( $1.24 + 0.01N$  and  $1.17 + 0.01N$ ;  $P = 0.04$  between rows; Fig. 2), in the case of adult size classes (A1–A4) accumulated mean stem growth (ln) was highest among all three sites: size EC =  $2.90 \pm 0.10$ ;

site FO  $2.45 \pm 0.09$ ; site RS  $2.11 \pm 0.11$  (all pairwise comparisons with  $P < 0.001$ ). (Figure S6) In Supplementary material for online publication shows mean stem growth data by each size class and site in the four years of study. At all three sites, average growth (ln) estimated with annual measurements between 2004 and 2008 increased as a function of initial stem length (Fig. 3). The wedge-shaped data clouds suggested using a quadratic regression analysis to explore maximum rates of change (Coble et al., 1999; Calkin and Mann, 2003). The quadratic regression estimated that rates of change between initial stem size and average annual stem growth (ln growth) were greater than those obtained through the ordinary least squares (OLS) procedure (Table 2). The model corresponding to quantile Q<sub>0.75</sub> showed an increase in the slope of the regression of 26% for EC, 36% for FO and 12% for RS, compared to the value of Q<sub>0.25</sub>. The increase in the regression coefficient for Q<sub>0.75</sub> was 23% and 24% at sites FO and RS, respectively.

### 3.3. Leaf production

Total number of leaves produced by adults (A1–A4), the only size classes that are harvested, differed among the three sites ( $F_{2,33} = 12.74$ ,  $P < 0.001$ ; Fig. 4). Average ( $\pm$  1 s.e.) number of leaves

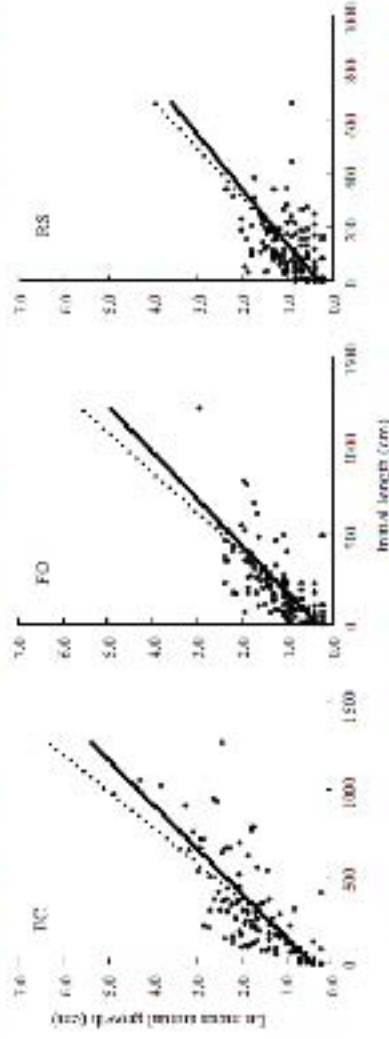


Fig. 3. (a) Scatter graph of mean annual growth (ln) as a function of initial stem length (cm) in 2004 in three 0-metre-high trees with different leaf-freshness/chemistry EC = 0-metre-high trees until 15 years ago, and FO and RS = size annually harvested for more than 20 years. The horizontal line represents the Q<sub>0.25</sub> quartile, which is equivalent to the ordinary least squares regression (OLS). The dotted line corresponds to the Q<sub>0.75</sub> quartile (see Table 2).



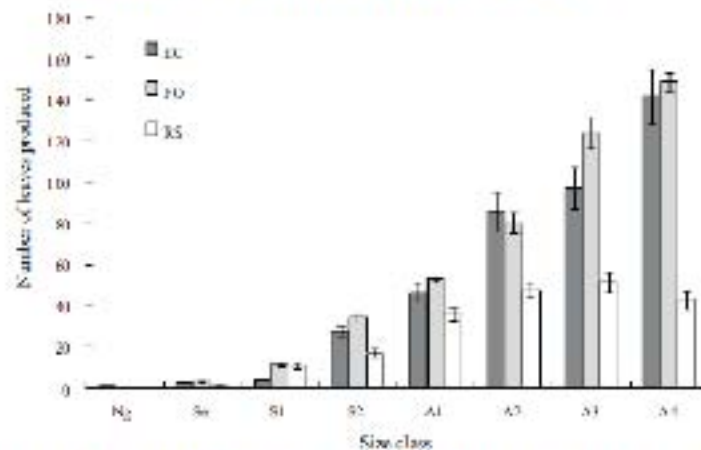


Fig. 4. Annual leaf production (mean  $\pm$  1 s.e.) between 2004 and 2008 by individuals of different size classes in three *D. merisii* populations with different leaf harvesting histories: EC = non-harvested site, FO = site harvested until 15 years ago, and RS = site annually harvested for more than 25 years.

Table 2

Estimates of regression coefficients ( $\beta$ ) for the model  $Y = a + bX$ , where  $Y$  is natural logarithm of stem girth (cm) and  $X$  is stem length in 2004 ( $n = 106$ ), and  $P$  values for the null hypothesis  $\text{rank}(\beta) = 0$  for four selected quantities ( $Q$ ). In those sites subjected to different leaf harvesting histories, EC = non-harvested site, FO = site harvested until 15 years ago, and RS = site annually harvested for more than 25 years. The slope estimate for  $Q = 0.50$  is equivalent to ordinary least squares (OLS).

$Q$	$b$	$P$		
		EC	FO	RS
0.50	0.0076 <sup>***</sup>	0.0072 <sup>***</sup>	0.0049 <sup>***</sup>	
0.75	0.0049 <sup>***</sup>	0.0041 <sup>***</sup>	0.0077 <sup>***</sup>	
0.00	0.0042 <sup>***</sup>	0.0020 <sup>***</sup>	0.0053 <sup>***</sup>	
0.95	0.0036 <sup>***</sup>	0.0045 <sup>***</sup>	0.0061 <sup>***</sup>	

<sup>\*</sup>  $P < 0.05$ .

<sup>\*\*\*</sup>  $P < 0.001$ .

produced by adults (stem length  $> 100$  cm) were  $23.18 \pm 4.89$  leaves per plant in EC,  $25.35 \pm 5.36$  leaves in FO, and  $11.15 \pm 0.83$  leaves in RS. (Figure SM2 in 'Supplementary material for online publication' shows mean number of leaves produced by each size class and site in the four years of study). At all three sites leaf production increased in direct proportion to stem length (Fig. 5). At sites EC and FO a linear model with stem length as the predic-

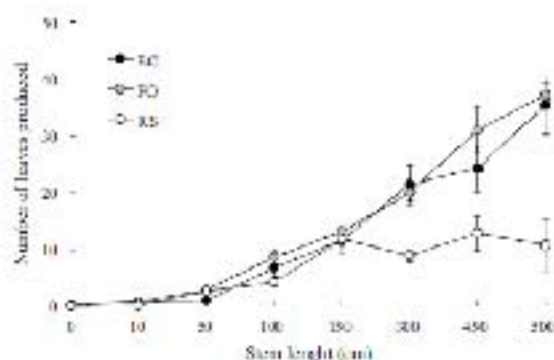


Fig. 5. Mean individual number of leaves produced as a function of initial stem length (2004) and leaf harvesting regime in three *D. merisii* populations with different leaf harvesting histories: EC = non-harvested site, FO = site harvested until 15 years ago, and RS = site annually harvested for more than 25 years.

tor variable explained  $> 45\%$  of observed variation ( $Y = 5.88X - 9.16$ ,  $R^2 = 0.56$  and  $Y = 0.30X - 8.95$ ,  $R^2 = 0.57$ , respectively). In the site with annual harvest (RS) the best fitting between these two variables was obtained with a power model ( $Y = 0.38X^{0.74}$ ,  $R^2 = 0.88$ ).

Total number of leaves produced during the study was not different between female and male individuals in any site: site EC (mean  $\pm$  1 s.d.): females,  $37.51 \pm 35.63$ , males,  $52.66 \pm 50.01$  (Mann-Whitney's  $U$  test,  $U = 641.0$ ,  $P = 0.11$ ); site FO: females,  $51.28 \pm 43.80$ , males,  $30.57 \pm 26.95$  ( $U = 98.00$ ,  $P = 0.09$ ); site RS: females,  $31.65 \pm 14.98$ , males,  $28.50 \pm 8.58$  ( $U = 4.50$ ,  $P = 0.59$ ). Seedlings and saplings (S1 and S2) differed in the number of leaves (non-harvestable because of their small size) produced among sites ( $F_{2,229} = 3.67$ ,  $P = 0.027$ ; Fig. 4).

#### 3.4. Survival

Survival of individuals could be analyzed only for new germinants, seedlings, and adult classes A1, A2, and A4, as no mortality was recorded in the remaining classes in any site. New germinants showed the lowest survival value (MS4) at site EC: EC vs. FO; log-rank (Mantel-Cox's test),  $\chi^2 = 14.15$ , d.f. = 1,  $P < 0.001$ , and EC vs. RS,  $\chi^2 = 14.36$ , d.f. = 1,  $P < 0.001$ ; survival of new germinants was not different at sites FO and RS ( $P = 0.34$ ). Survival of seedlings was different only between sites FO and RS:  $\chi^2 = 5.23$ , d.f. = 1,  $P = 0.022$ . There were no differences in survival of A1 and A2 size classes for any pair of site comparisons (all  $\chi^2 < 2.95$ , d.f. = 1,  $P = 0.085$ ). Finally, survival of the largest adults (A4) was higher at site EC vs. RS:  $\chi^2 = 5.52$ , d.f. = 1,  $P = 0.019$ , and at site FO vs. RS:  $\chi^2 = 9.00$ , d.f. = 1,  $P = 0.003$ . In general, survival of *D. merisii* individuals was  $> 0.7$ , with N<sub>2</sub> and S<sub>2</sub> showing the lowest values of all size classes (Fig. 6).

#### 3.5. Reproduction and fecundity

Sex could be determined for 113 of the total 338 reproductive individuals: 68 males (59%) and 44 females (39%). Proportion between sexes was significantly different from 1:1 ( $\chi^2 = 5.53$ , d.f. = 1,  $P = 0.019$ ). Sex of the remaining adult individuals was not determined as they did not produce cones during the study. Female cones emerged from August to December, and they reached complete development in an average of 13 months ( $\bar{x} = 22$  months,  $n = 7$ ). Male cones were produced throughout the year, and the average length of development was seven months ( $\bar{x} = 8$  months,  $n = 10$ ). In all sites, both males and females rarely reproduced



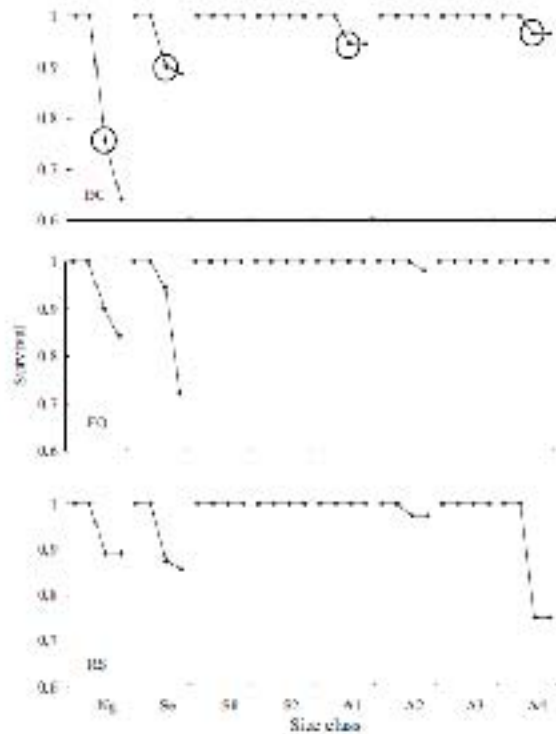


Fig. 6. Survival of *D. merolae* individuals in each size class. Each solid line shows survival through annual intervals between 2004 and 2008. Values inside circles in the upper panel (before) correspond to site EC in the year period after a disturbance (in 2006–2007). EC = non harvested site, FO = site harvested until 17 years ago, and RS = site annually harvested for more than 25 years. See Section 2 for definitions of size classes.

more than twice during the study period (Fig. 7a). Individuals of classes A2–A4 at site EC produced more cones per year than any other individuals at the other two sites (Fig. 7b). Adult females in the A3 and A4 size classes at the site with annual leaf harvest (RS) did not produce cones in any of the four years of study (Fig. 7b). Average annual fecundity (number of seeds produced by an individual within a given year) varied among sites ( $F_{2,12} = 7.68$ ;  $P = 0.001$ ); individuals in the non-harvested site (E1) had higher average annual fecundity when compared with those of sites FO (Dunnnett's test,  $P = 0.033$ ) and RS ( $P = 0.026$ ), where they had similar fecundity ( $P = 0.99$ ; Fig. 7c). Size specific reproductive value obtained as the left eigenvectors of the projection matrices did not differ among sites (Kruskal–Wallis's test,  $\chi^2 = 0.245$ , d.f. = 2,  $P = 0.89$ ).

#### 7.6. Population growth

The mean annual finite rate of population growth ( $\lambda$ ) was  $\lambda > 1.00$  at the RS site and did not differ from unity at sites EC and FO (Fig. 8). The non harvested site (EC) had  $\lambda$  values non significantly different from unity in the four years of study, even after the fire event in 2005 ( $\lambda = 0.9681$ ); FO had  $\lambda > 1.00$  in the first period of study (2004–2005), and RS had  $\lambda > 1.00$  in 2005–2006 and 2007–2008 (Fig. 8). (Table SM1 in supplementary material for online publication shows mean  $\lambda$  values and their 95% confidence intervals for each year.) The elasticity analysis indicated that entries corresponding to survival or stasis (L) of individuals in size class S2 was the component that most contributed (19–38%) to the value

of  $\lambda$  in the four study periods, followed by growth (G) (1.2–2.0%) and fecundity (F) (0.2–1.1%; see projection and elasticity matrices of the three populations in supplementary material for online publication, Tables SM2 and SM3, respectively).

## 4. Discussion

### 4.1. Population structure and density

Projections of Lefkovich matrices may be helpful to infer equilibrium conditions of populations when  $\lambda$  values are not different from unity such as in the three populations of *D. merolae* in this study. Equilibrium conditions may also be suggested by a convergence between the observed size structure and the predicted stable size distribution. In this study, the observed size class structures at all sites differed from their predicted stable structures, and  $\lambda$  values derived from the transition matrices were, with a few exceptions, different from unity. Small sample sizes in some of the size classes available in rare species such as *D. merolae* may affect model predictions and may help to explain this discrepancy. Raimondo and Donaldson (2003) found a similar difference between the stable and the observed size structures in the African cycad *Encephalartos villosus*, and suggested that the small sample size of adult plants used to estimate survival parameters probably introduced an artifact resulting in overestimation of the number of *E. villosus* plants in the largest size class. In our study system major discrepancies between the stable and the observed structures involve size classes S1, S2, and A1, which had some of the smallest sample sizes in the three sites (Fig. 1); this coincides with large permanence values, particularly in S1 and S2, and may account for the observed lack of fit between the predicted and observed size structures. Alternatively, and not mutually exclusively, this pattern can be accounted for by scarcity or high mortality of new germinants and seedlings caused by such factors as an occasional fire (even a ground level fire may kill new germinants), interspecific competition with shrubs and grasses in lower slope areas where soils might be deeper, or density dependent drought effects in areas with shallow soils on the slopes limiting transition to the S1, S2 and A1 classes in two of the sites. In the site that has been continuously harvested, S1 and S2 have the highest numbers of individuals, suggesting high recruitment in the past and (or) low mortality of seedlings that does not longer prevails (Fig. 1).

In the sites studied, highest density of *D. merolae* was relatively low ( $167 \text{ ind ha}^{-1}$ ) in comparison to other *Dioon* species, such as *D. meliae* from Honduras, with  $834 \text{ ind ha}^{-1}$  (Rouza et al., 2006), and *D. edule* from central Veracruz, with  $2300 \text{ ind ha}^{-1}$  (Herrera-Aguilar et al., 2008); yet it was similar to that of *D. merolae* in Iama Cotacacana, Guatemala ( $116 \text{ ind ha}^{-1}$ ; Flores-Vázquez et al., in press), and much greater than that of *D. purpusii* ( $12 \text{ ind ha}^{-1}$ ; Vázquez-Espinosa and Sosa-Sosa, 2012) in the southern part of the Sierra Madre de Oaxaca. The rarity of *D. merolae* populations in our study sites is related to the spatial extent of the particular type of landscape to which individuals of all size classes are confined: high areas of hills with little human disturbance, lack of soil and fuel, and where interspecific competition is low due to scarce vegetation cover (these same factors are mentioned for *D. spinulosum* in northern Oaxaca (Salcedo-Castañeda, 2009). In four *D. merolae* populations studied in the Central Valley of Oaxaca (Flores-Vázquez et al., in press), short-stemmed and non-reproductive individuals were less abundant than adults in comparison to the three populations included in this study.

### 4.2. Defoliation and stem growth

The growth pattern in small *D. merolae* individuals is similar to that observed for *D. edule* (Vovides, 1990) and some palms (Lugo

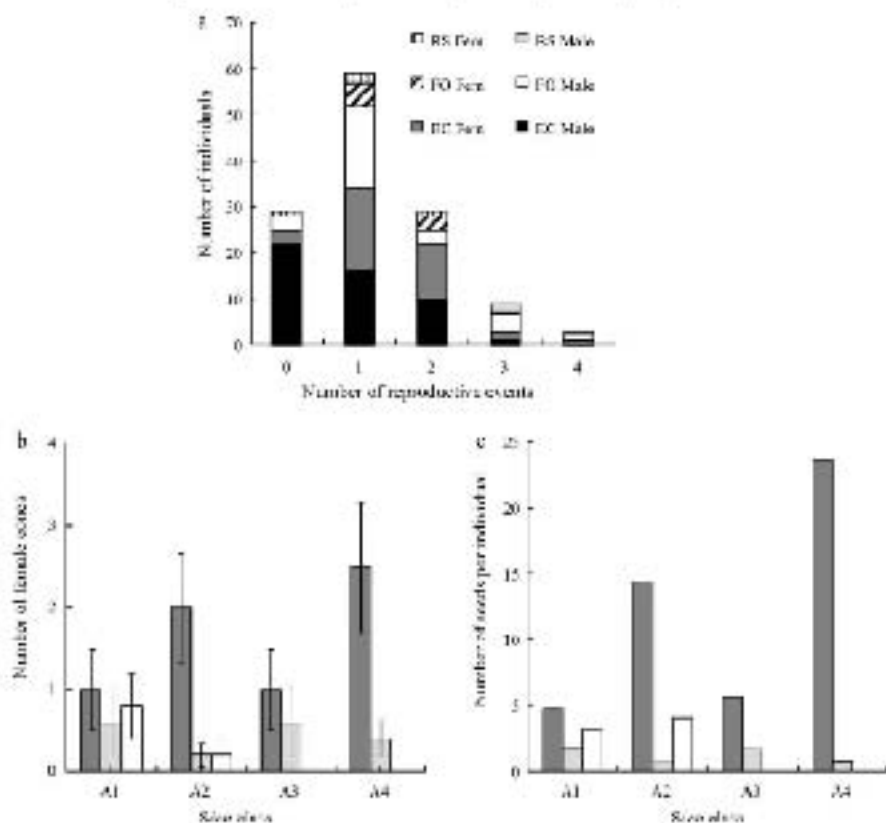


Fig. 7. (a) Number of individuals reproducing 0, 1, 2, 3, or 4 times during a year period (2004–2008); individuals that did not produce cones during the study were set as 0 at the start based on remains of cones (the presence of bracts in female cones, and the central axis in male ones). (b) Mean number of cones produced by female plants between 2004 and 2008 as a function of size class in each site. (c) Mean individual number of seeds produced between 2004 and 2008 as a function of size class in each site. In panels (a) and (b) black bars = site BC, grey bars = site FO, white bars = site RS.

and Rivera, 1987), where small-stemmed individuals increase mostly in stem thickness. Longitudinal stem growth becomes evident in individuals of the sapling class (S2). Stem growth in *D. meridensis* is not as slow as it has been suggested for *D. edulis* ( $<0.5 \text{ cm year}^{-1}$ ; Vesiltes, 1960), but appeared to be drastically reduced by the annual leaf harvest (Fig. 2). Besides being affected

by recent human disturbance events such as uncontrolled fire, leaf harvest, cattle trampling, removal of small plants, and habitat fragmentation, Zamaceae species may have been exposed over long periods to defoliation on recently produced leaves by caterpillars such as *E. deflorata* and *E. rufibronne* (Eucamidae) on *D. meridensis*, *D. mejiae* (M. Bonta and J. Heyne, pers. comm.), *Zamia fischeri*, and

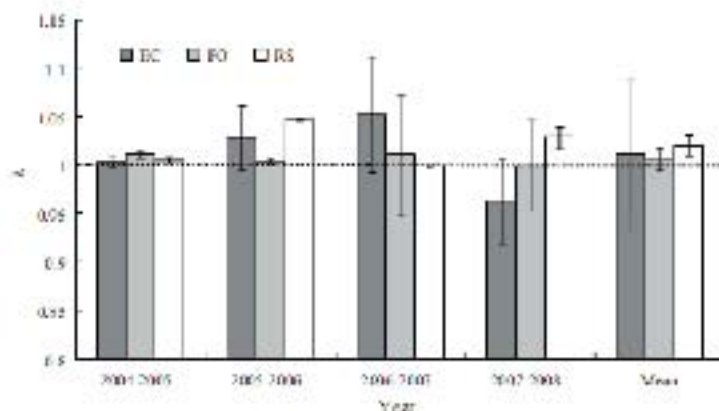


Fig. 8. Annual fibre population growth rates ( $\lambda$ ) as predicted by the fibre matrix models and the mean for the period 2004–2008 in each site (with 95% confidence intervals). The horizontal dashed line indicates  $\lambda = 1.0000$ . BC = 100% harvested site, FO = site harvested until 15 years ago, and RS = site annually harvested for more than 45 years.



*Ceratozamia mexicana* (Contreras-Medina et al., 2003). Larvae of *E. deflorans* cause more severe herbivory on new leaves of *D. merolae* in the site without leaf harvesting (up to >50%) than in the other two sites, sometimes as frequently as every two years. Nevertheless, these plants may withstand this defoliation and usually grow twice as much compared to similarly sized individuals that have been severely defoliated by humans during the past 25 years (Fig. 2). As in other Zamianae (Negrón-Ortiz and Brookes, 1989; Negrón-Ortiz and Gorchov, 2000), it appears that the defoliated *D. merolae* plants may translocate resources from remaining parts (old leaves, stem and/or roots) to support a new pulse of leaves; in this study, individuals that have been annually defoliated by humans greatly decreased their stem growth (Fig. 2), produced less leaves (Fig. 4), increased reproduction (Fig. 3) and etc.).

Stimulation of basal meristems and subsequent stem branching may occur in response to a variety of types of stress (Schwartz and Hermann, 1998; Negrón-Ortiz and Gorchov, 2000) or in response to plant age when the stems become prostrate (Norsborg and Nicholls, 1997). In time, a few basal shoots may develop into stems, produce their own crown of leaves and cones, and may affect individual growth and reproduction, with effects on fitness of older individuals (Pérez-Farrera et al., 2006). As in *E. villosus* (Raimondo and Donaldson, 2007) and *Ceratozamia mexicana* (Pérez-Farrera et al., 2006), the production of basal stems in *D. merolae* from a common rootstock favors the permanence of the genet after the main tilted stem separates from the rootstock and eventually dies.

Quantile regression analysis estimated rates of change between individual annual stem growth as a function of initial stem length. Yet stem growth can hardly be explained only by its length at the beginning of the evaluation period, and other potentially limiting factors can be envisaged (even if not measured) such as leaf harvest, predation by caterpillars, limited availability of soil nutrients, and annual variations in temperature or precipitation. Although quantile regression analysis does not pinpoint hidden causal factors, it does allow an estimation of their combined effect (Cade et al., 1998; Cade and Noon, 2003). In this study, the slope of the regression between annual stem growth as a function of initial stem size increased (72–30%), with a data subset representing more extreme values ( $Q > 0.75$ ), as if the effect of hidden factors had been controlled (Hosono, 2003).

#### 4.3. Defoliation and survival

The initial stages of the life cycle are considered to be the most risky for plants (Harper, 1977), and for *D. merolae* mortality risks are higher and survival lower when the stem has not exceeded 10 cm in length. After four years, mortality of established new perennants was higher (17%) than that of saplings and adults (>1, S2, and A3; 0%), yet new germinant survival in areas not completely open was considerably higher than in populations of *D. spiculosa* ( $\geq 30\%$ ; Salomé Castañeda, 2009) and *D. edule* (60%; Octavio Aguilar et al., 2008). New germinant death caused by occasional trampling and ground level fires is possible; however, the low accumulation of fuel due to cattle grazing and cutting of woody stems for firewood in flat areas, does not foster intense fires and high mortality in the slopes and rocky upland areas to which the distribution of *D. merolae* is mostly restricted. As *D. merolae* individuals grow, their chances of survival increase, similar to *E. villosus* and *E. cycadifolius* (Raimondo and Donaldson, 2003). Ninety percent of adults (A1–A4) remained alive during the four years of study, with the exception of A4 individuals at site R5 (75% in 2007). Despite their large size, these latter individuals are almost completely defoliated every year, and in the process they may suffer incidental mechanical damage that eventually increases their probability of dying (as reported for *Zamia pumila* by Negrón-Ortiz and Gorchov, 2000).

#### 4.4. Defoliation and reproduction

No data are available on age at which the first cone is produced in the wild by female plants of *D. merolae*, whose age from germination is known, and no cones have been observed on individuals aged 13–15 years old maintained in nurseries. This contrasts with observations of male cones produced by 15 years old plants of *D. edule*, and 18-year-old females of the same species reported from a botanical garden at the tropical humid locality of Xalapa, Veracruz (A.P. Vovides, *Instituto de Biología, A.C.*, pers. comm.). According to leaf production rates during the four years of study and the number of leaf scars on the stem, monopodic individuals observed at their supposed first reproduction event and with 80–100 cm stem length may be expected to have at least ca. 80 years at site BC, ca. 110 years at site FQ, and ca. 180 years at site R5. Reproductive plants of *D. merolae* have a supranodal but irregular pattern of cone and seed production. This could be due to (1) insufficient pollen production to fertilize all ovules within a cone (Eklén and Eriksson, 1995; Brookes et al., 2008), (2) the absence of pollinators to carry out fertilization that is not mediated by wind (Norsborg, 1997; Grudoff, 1984; Terry et al., 2004), or (3) low number of cones produced (Haig and Westoby, 1988; Niesenbaum, 1996). On the one hand, in *Cycas* and *Zamia* species that have a close relationship to fire regimes, seed viability may be negatively affected by fires that may partially or completely destroy cones and damage embryos (Wallinson and Brown, 1992; Negrón-Ortiz and Gorchov, 2000); on the other hand, Vovides (1980) and Grudoff (1981) have reported that fires may stimulate production of female cones in *D. edule* and male cones in *C. medley*, respectively, and production of female cones of *Z. pumila* (Negrón-Ortiz and Gorchov, 2000). In *D. merolae*, occasional fires seem to decrease the capability of producing cones in both sexes only in the years following an event: only six female cones were produced two years after the fire, which is one-half the number of cones produced the year before the fire. Fires may also result in abortive cones through the removal of pollinating insects (Terry, 1990).

#### 4.5. Germination and seed production

Delgado (1983) reported that seeds of Zamianae show physiological dormancy. For *D. merolae* in Veracruz, a germination rate of 76.4% was reported (Pascón-Sánchez, 1999). In this study, *in situ* germination was higher (only 4% out of 149 seeds did not germinate after 50 days at site BC [Lázaro-Zaragoza and Gómez-Vázquez, unpubl. data; no data are available from the harvested sites]). In addition to availability of viable seeds, another factor that may influence recruitment is the presence of seed predators, including Coleoptera of the Chrysomelidae (*Anilacis* spp.), Nitidulidae (*Carpophagus* spp.), and Buprestidae (unidentified species) families, and the mole rat *Lyomys pirus* (Heteromyidae), that is capable of breaking the sclerotesta. In the unharvested site, up to 70% of seeds produced per individual per year may be damaged by these predators. Seeds also germinate in the dens of rodents after being transported and lost by them; >50% of the new germinants emerging in dens have been observed to survive up to two years after germination.

#### 4.6. Population dynamics

In this study, all  $\lambda$  values were at or above unity, indicating that all three populations are either stable or increasing. The elasticity analysis indicated that the reproductive component contributed in only a tiny proportion to  $\lambda$  values. As in other studies, stasis or permanence was the demographic variable that most contributed in the value of  $\lambda$  (Negrón-Ortiz et al., 1998; Raimondo and Donaldson, 2003; Aguirre-Try, 2004; Octavio-Aguilar et al.,



2008; Calavera-Toledo, 2009), and its influence tended to increase with size class (see elasticity matrices in supplementary material, Table SM3). Yet these results should be viewed with caution vis-à-vis practical recommendations for the conservation of *D. merolae* and of other species with similar life history attributes. Demographic studies of long-lived and rare plants that grow slowly are complicated by a relatively small number of size classes with limited sample size (Enright et al., 1995). In this study, size classes were defined using clear-cut morphological criteria and a balance of sample sizes. Probability of transition from the new germinants to the seedlings size class within a year is relatively high in our study system. Yet transitions between size classes after the seedling class are rather low because of low growth rates recorded either annually or over the four years of study, accounting for the high value of starts of  $\lambda$ . Survival was high among saplings and adults during the same period, but this may be too short a time span to account for occasional severe disturbances that could result in significant demographic changes in such a long-lived species. Therefore, it is not surprising that values of  $\lambda > 1$  are observed at all sites, even if almost no reproduction occurred during the four years of study, in particular in the annually harvested site (R). This seemingly contradictory result does not guarantee that subsequent harvests as currently performed (i.e. with almost complete defoliation) will not cause long-term population decrease (a similar case with the more dynamic populations of the palm *Chamaedorea elegans* is reported by Valverde et al., 2006). Further monitoring of our study populations is needed to include a wider variation of environmental conditions and the incidence of more extreme disturbance factors to obtain more reliable estimates of their  $\lambda$  values and to support the ensuing conservation recommendations. The studied populations include individuals aged from only a few months to at least 500 years old (estimated upon number of leaf scars and rate of leaf production). In contrast, the four years of study (2004–2008) did not include extreme environmental conditions that may affect survival, growth and fecundity, as caused by severe El Niño years like the one recorded in southern Mexico in 1998 (Román-Cruz et al., 2003; Martínez Ramos et al., 2009). A considerable extension of the observation time in this sort of study using projection matrices may be the only way to include significant effects of fecundity on population growth, in addition to survival, for very long-lived species studied within a small sample of the environmental conditions experienced by the whole population (Tjallingii and Ranker, 1998; Bierzychudek, 1999; Caswell, 2000; Kaimowitz and Donaldson, 2003; García, 2003; Miller et al., 2007). Meanwhile, conclusions on population dynamics should be regarded as preliminary and the ensuing conservation recommendations for *D. merolae* should thus mostly guided by precautionary principles.

At site R, a fire occurred in 2008 before the onset of the rainy season, but it did not cause  $\lambda$  to drop below 1.0 in subsequent years, suggesting adaptation to occasional fires by size classes S1, S2 and adults. Yet the relatively lower survival of new germinants observed after the fire in this site might not be traceable within the set of individuals that will eventually become saplings (S1 and S2) after the considerable number of years needed to attain such size classes (at least 30 years). This study incorporates the occurrence of a fire in the analysis of population growth using projection matrices (see Rejmánek and Donnellson, 2003). This demographic approach has been used to analyze the evolutionary history of plants assumed to be driven by exposure to recurrent fires (e.g. the grass *Zooidiplosis* by Sánchez-Valdovinos et al., 2002, and the palm *Borassus oerfifolium* by Barot et al., 2000). In our study system, however, the influence of fire (occasional and mostly at ground level only) is restricted mostly to new germinants and seedlings and based on available information cannot be considered a recurrent and severe disturbance factor influencing population structure and dynamics.

#### 4.7. Practical recommendations

This study provides evidence of short- or long-term effects of annual severe defoliation on population and individual performance attributes of *D. merolae*. Results of vital rates (survival, growth and fecundity) and population projection matrices focused recommendations aimed towards sustainable leaf harvest and conservation of this endangered species. Population growth or equilibrium conditions at all sites are suggested by  $\lambda$  values exceeding unity, which could lead to allowing the continued current practice of complete defoliation; yet long-term negative effects on population parameters suggested by poor reproductive performance of continuously harvested individuals cannot be discarded considering the short time span of this study (four years) given the age that adult plants are estimated to reach (centuries). Therefore, a precautionary approach is warranted in proposing recommendations. Demographic fluctuations of an order not yet observed within the time frame of this study may occur under particularly stressful annual climatic conditions, and could accentuate the negative effects imposed by severe defoliation in those years (García, 2003; Isparza-Uguin, 2004; Hernández-Apollinar et al., 2006; Gooze and Ticktin, 2010).

A general possible recommendation aimed to increase the local abundance of the studied species includes the protection of the sites through fencing in the lower parts of slopes that occur near pastures. *D. merolae* populations could be increased by natural establishment or transplant into these areas but will probably require fencing to maintain them free of livestock or human damage by trampling or removal. Additionally, herbaceous cover on both sides of the fence should be removed to avoid the escape of fire from nearby pastures. The most vulnerable individuals identified in this study (S1 and M size classes) should be removed from annual complete defoliation, or at least be subjected to such practices as deferred harvests (one or two years), or the setting of limits on the number of leaves that could be removed annually (WZ, Lizaso-Zaragoza, unpubl. data). Considering the deeply entrenched communal tradition of removing leaves by neighboring communities of pilgrims (though they may even arrive from localities at 150–200 km away), and mindful of the need to avoid animosity towards the conservation project, possible deferral of harvests should be negotiated with them. Likewise, it can be recommended to negotiate changes in harvest regimes either regarding the proportion of leaves removed or concentrating leaf removal to the most vigorous individuals (classes M1 and M2); an experimental study on levels of defoliation over a number of years is currently being conducted and it is expected that it will provide additional input to define this practice).

The results of this study indicate that long-term severe defoliation may have deleterious consequences on the ability of plants to recover their photosynthetic tissues, with essential efforts on their reproductive capacity and population recruitment. It should be noted that reproduction of large adults in the annually harvested site was nil, and the number of new germinants over the period of study was very low compared with the non-harvested site (Fig. 1). At this time, we consider that  $\lambda$  values equal to or above unity may mislead recommendations that require a longer period of field studies. During a more advanced stage of conservation action, intensive education efforts should focus on convincing people to stop collecting or to collect fewer leaves for ceremonial purposes. The collaboration of both conservation and Catholic-religious authorities with academic groups would be particularly helpful in this regard. Germination was not found to be a problem in the production of new germinants in nurseries, and this can be put in work for conservation. Seeds could be carefully collected in the field before they are attacked by predators, and taken to



local universities to produce new populations, which could then be transplanted into the sites at the start of the rainy season when they have become seedlings five to ten years old. Youth from the communities where the trees are used should be involved in collecting the seeds and maintaining school nurseries, even possibly creating a stewardship program with clear objectives tied to the environmental offerings maintained by their parents. The results of this study provide basic guidelines aimed towards the conservation and (or) sustainable management of *U. macrocarpa*. Yet it is acknowledged that research should be conducted on the population and individual effects of test harvesting in addition to relevant social interactions with multiple stakeholders.

## 5. Conclusions

The four year study shows that frequent long term defoliation of *U. macrocarpa* individuals has consequences on population structure, stem growth, leaf production, reproductive performance, and recruitment; yet no differences in population growth were evident among sites, lack of recruitment by the larger adult classes in the annually harvested population is particularly concerning, and indicates that urgent measures should be implemented to save their reproduction and survival. Due to the very long life span of *U. macrocarpa*, values of  $\lambda \geq 1$  observed over a period of four years in defoliated and non defoliated populations do not necessarily reflect long term trends and should be taken with caution when defining harvesting regimes. In contrast, three, as the one that occurred in the non harvested site in 2006, may have effects on reproduction and recruitment within one or two years following the fire; yet their sporadic occurrence does not seem to cause detrimental trends in reproductive variables such as those observed in the annually defoliated population. The analysis of individual and demographic responses to defoliation proposes certain variables that could be implemented to foster the sustainable management of *U. macrocarpa*; yet any recommendations in the change of practices can only be implemented in full agreement with all stakeholders (landowners, pilgrims, conservation organizations, and authorities).

## Acknowledgements

We thank Mr. Ulal López and Mr. Oscar Méndez from ejido Audites Quintana Roo, Iquiqueles, Chiapas, for allowing us to conduct this study in their lands; Mr. Antonio Espinosa, Mr. Roberto Díaz and his wife Digna Ríos also allowed us to work in their lands and kindly welcomed us in their homes; Carlos Méndez, Felipe Martínez, Mariela Gómez, Victor Gómez, Eber Vargas, and Beatriz Pérez-Expinoza collaborate with enthusiasm in field work activities; Dr. Miguel A. Morán-Ríos kindly identified beetle species; Dr. Mark Beuda and Jody Teague kindly revised English language and offered valuable comments. In particular, JIMIZ thanks her family for transportation and maintenance during some field work periods. This work is part of a doctoral thesis submitted to the program Doctorado Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), in agreement with Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas (UNICACH), JIMIZ was supported over a period of five years by the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) through a doctoral scholarship (No. 181349). Partial support for fieldwork activities at the end of the study was received from the Transmexcan of the Financiamiento Comunitario through the Bufaral project (INFCO Programme Transmexcan 6 FMS-2004-INFCO-DIV-3 PROPM/0331137).

## Appendix A. Supplementary data

Supplementary data associated with this article can be found, in the online version, at doi:10.1016/j.wetman.2011.03.004.

## References

- Agarwal, R., 2004. Combining demographic deconvolution and analysis of variance. *Stat. Neerlandsche* 52, 225–232.
- Alvarado, E., Sartin, N., 1991. *Indice de crecimiento poblacional humano*. *Revista de Geografía* 14, 19–30.
- Alvarado, E., Sartin, N., 1992. *Indice de crecimiento poblacional humano*. *Revista de Geografía* 15, 225–232.
- Alvarado, E., Sartin, N., 1993. *Indice de crecimiento poblacional humano*. *Revista de Geografía* 16, 225–232.
- Alvarado, E., Sartin, N., 1994. *Indice de crecimiento poblacional humano*. *Revista de Geografía* 17, 225–232.
- Alvarado, E., Sartin, N., 1995. *Indice de crecimiento poblacional humano*. *Revista de Geografía* 18, 225–232.
- Alvarado, E., Sartin, N., 1996. *Indice de crecimiento poblacional humano*. *Revista de Geografía* 19, 225–232.
- Alvarado, E., Sartin, N., 1997. *Indice de crecimiento poblacional humano*. *Revista de Geografía* 20, 225–232.
- Alvarado, E., Sartin, N., 1998. *Indice de crecimiento poblacional humano*. *Revista de Geografía* 21, 225–232.
- Alvarado, E., Sartin, N., 1999. *Indice de crecimiento poblacional humano*. *Revista de Geografía* 22, 225–232.
- Alvarado, E., Sartin, N., 2000. *Indice de crecimiento poblacional humano*. *Revista de Geografía* 23, 225–232.
- Alvarado, E., Sartin, N., 2001. *Indice de crecimiento poblacional humano*. *Revista de Geografía* 24, 225–232.
- Alvarado, E., Sartin, N., 2002. *Indice de crecimiento poblacional humano*. *Revista de Geografía* 25, 225–232.
- Alvarado, E., Sartin, N., 2003. *Indice de crecimiento poblacional humano*. *Revista de Geografía* 26, 225–232.
- Alvarado, E., Sartin, N., 2004. *Indice de crecimiento poblacional humano*. *Revista de Geografía* 27, 225–232.
- Alvarado, E., Sartin, N., 2005. *Indice de crecimiento poblacional humano*. *Revista de Geografía* 28, 225–232.
- Alvarado, E., Sartin, N., 2006. *Indice de crecimiento poblacional humano*. *Revista de Geografía* 29, 225–232.
- Alvarado, E., Sartin, N., 2007. *Indice de crecimiento poblacional humano*. *Revista de Geografía* 30, 225–232.
- Alvarado, E., Sartin, N., 2008. *Indice de crecimiento poblacional humano*. *Revista de Geografía* 31, 225–232.
- Alvarado, E., Sartin, N., 2009. *Indice de crecimiento poblacional humano*. *Revista de Geografía* 32, 225–232.
- Alvarado, E., Sartin, N., 2010. *Indice de crecimiento poblacional humano*. *Revista de Geografía* 33, 225–232.
- Alvarado, E., Sartin, N., 2011. *Indice de crecimiento poblacional humano*. *Revista de Geografía* 34, 225–232.
- Alvarado, E., Sartin, N., 2012. *Indice de crecimiento poblacional humano*. *Revista de Geografía* 35, 225–232.
- Alvarado, E., Sartin, N., 2013. *Indice de crecimiento poblacional humano*. *Revista de Geografía* 36, 225–232.
- Alvarado, E., Sartin, N., 2014. *Indice de crecimiento poblacional humano*. *Revista de Geografía* 37, 225–232.
- Alvarado, E., Sartin, N., 2015. *Indice de crecimiento poblacional humano*. *Revista de Geografía* 38, 225–232.
- Alvarado, E., Sartin, N., 2016. *Indice de crecimiento poblacional humano*. *Revista de Geografía* 39, 225–232.
- Alvarado, E., Sartin, N., 2017. *Indice de crecimiento poblacional humano*. *Revista de Geografía* 40, 225–232.
- Alvarado, E., Sartin, N., 2018. *Indice de crecimiento poblacional humano*. *Revista de Geografía* 41, 225–232.
- Alvarado, E., Sartin, N., 2019. *Indice de crecimiento poblacional humano*. *Revista de Geografía* 42, 225–232.
- Alvarado, E., Sartin, N., 2020. *Indice de crecimiento poblacional humano*. *Revista de Geografía* 43, 225–232.
- Alvarado, E., Sartin, N., 2021. *Indice de crecimiento poblacional humano*. *Revista de Geografía* 44, 225–232.
- Alvarado, E., Sartin, N., 2022. *Indice de crecimiento poblacional humano*. *Revista de Geografía* 45, 225–232.
- Alvarado, E., Sartin, N., 2023. *Indice de crecimiento poblacional humano*. *Revista de Geografía* 46, 225–232.
- Alvarado, E., Sartin, N., 2024. *Indice de crecimiento poblacional humano*. *Revista de Geografía* 47, 225–232.
- Alvarado, E., Sartin, N., 2025. *Indice de crecimiento poblacional humano*. *Revista de Geografía* 48, 225–232.
- Alvarado, E., Sartin, N., 2026. *Indice de crecimiento poblacional humano*. *Revista de Geografía* 49, 225–232.
- Alvarado, E., Sartin, N., 2027. *Indice de crecimiento poblacional humano*. *Revista de Geografía* 50, 225–232.
- Alvarado, E., Sartin, N., 2028. *Indice de crecimiento poblacional humano*. *Revista de Geografía* 51, 225–232.
- Alvarado, E., Sartin, N., 2029. *Indice de crecimiento poblacional humano*. *Revista de Geografía* 52, 225–232.
- Alvarado, E., Sartin, N., 2030. *Indice de crecimiento poblacional humano*. *Revista de Geografía* 53, 225–232.
- Alvarado, E., Sartin, N., 2031. *Indice de crecimiento poblacional humano*. *Revista de Geografía* 54, 225–232.
- Alvarado, E., Sartin, N., 2032. *Indice de crecimiento poblacional humano*. *Revista de Geografía* 55, 225–232.
- Alvarado, E., Sartin, N., 2033. *Indice de crecimiento poblacional humano*. *Revista de Geografía* 56, 225–232.
- Alvarado, E., Sartin, N., 2034. *Indice de crecimiento poblacional humano*. *Revista de Geografía* 57, 225–232.
- Alvarado, E., Sartin, N., 2035. *Indice de crecimiento poblacional humano*. *Revista de Geografía* 58, 225–232.
- Alvarado, E., Sartin, N., 2036. *Indice de crecimiento poblacional humano*. *Revista de Geografía* 59, 225–232.
- Alvarado, E., Sartin, N., 2037. *Indice de crecimiento poblacional humano*. *Revista de Geografía* 60, 225–232.
- Alvarado, E., Sartin, N., 2038. *Indice de crecimiento poblacional humano*. *Revista de Geografía* 61, 225–232.
- Alvarado, E., Sartin, N., 2039. *Indice de crecimiento poblacional humano*. *Revista de Geografía* 62, 225–232.
- Alvarado, E., Sartin, N., 2040. *Indice de crecimiento poblacional humano*. *Revista de Geografía* 63, 225–232.
- Alvarado, E., Sartin, N., 2041. *Indice de crecimiento poblacional humano*. *Revista de Geografía* 64, 225–232.
- Alvarado, E., Sartin, N., 2042. *Indice de crecimiento poblacional humano*. *Revista de Geografía* 65, 225–232.
- Alvarado, E., Sartin, N., 2043. *Indice de crecimiento poblacional humano*. *Revista de Geografía* 66, 225–232.
- Alvarado, E., Sartin, N., 2044. *Indice de crecimiento poblacional humano*. *Revista de Geografía* 67, 225–232.
- Alvarado, E., Sartin, N., 2045. *Indice de crecimiento poblacional humano*. *Revista de Geografía* 68, 225–232.
- Alvarado, E., Sartin, N., 2046. *Indice de crecimiento poblacional humano*. *Revista de Geografía* 69, 225–232.
- Alvarado, E., Sartin, N., 2047. *Indice de crecimiento poblacional humano*. *Revista de Geografía* 70, 225–232.
- Alvarado, E., Sartin, N., 2048. *Indice de crecimiento poblacional humano*. *Revista de Geografía* 71, 225–232.
- Alvarado, E., Sartin, N., 2049. *Indice de crecimiento poblacional humano*. *Revista de Geografía* 72, 225–232.
- Alvarado, E., Sartin, N., 2050. *Indice de crecimiento poblacional humano*. *Revista de Geografía* 73, 225–232.
- Alvarado, E., Sartin, N., 2051. *Indice de crecimiento poblacional humano*. *Revista de Geografía* 74, 225–232.
- Alvarado, E., Sartin, N., 2052. *Indice de crecimiento poblacional humano*. *Revista de Geografía* 75, 225–232.
- Alvarado, E., Sartin, N., 2053. *Indice de crecimiento poblacional humano*. *Revista de Geografía* 76, 225–232.
- Alvarado, E., Sartin, N., 2054. *Indice de crecimiento poblacional humano*. *Revista de Geografía* 77, 225–232.
- Alvarado, E., Sartin, N., 2055. *Indice de crecimiento poblacional humano*. *Revista de Geografía* 78, 225–232.
- Alvarado, E., Sartin, N., 2056. *Indice de crecimiento poblacional humano*. *Revista de Geografía* 79, 225–232.
- Alvarado, E., Sartin, N., 2057. *Indice de crecimiento poblacional humano*. *Revista de Geografía* 80, 225–232.
- Alvarado, E., Sartin, N., 2058. *Indice de crecimiento poblacional humano*. *Revista de Geografía* 81, 225–232.
- Alvarado, E., Sartin, N., 2059. *Indice de crecimiento poblacional humano*. *Revista de Geografía* 82, 225–232.
- Alvarado, E., Sartin, N., 2060. *Indice de crecimiento poblacional humano*. *Revista de Geografía* 83, 225–232.
- Alvarado, E., Sartin, N., 2061. *Indice de crecimiento poblacional humano*. *Revista de Geografía* 84, 225–232.
- Alvarado, E., Sartin, N., 2062. *Indice de crecimiento poblacional humano*. *Revista de Geografía* 85, 225–232.
- Alvarado, E., Sartin, N., 2063. *Indice de crecimiento poblacional humano*. *Revista de Geografía* 86, 225–232.
- Alvarado, E., Sartin, N., 2064. *Indice de crecimiento poblacional humano*. *Revista de Geografía* 87, 225–232.
- Alvarado, E., Sartin, N., 2065. *Indice de crecimiento poblacional humano*. *Revista de Geografía* 88, 225–232.
- Alvarado, E., Sartin, N., 2066. *Indice de crecimiento poblacional humano*. *Revista de Geografía* 89, 225–232.
- Alvarado, E., Sartin, N., 2067. *Indice de crecimiento poblacional humano*. *Revista de Geografía* 90, 225–232.
- Alvarado, E., Sartin, N., 2068. *Indice de crecimiento poblacional humano*. *Revista de Geografía* 91, 225–232.
- Alvarado, E., Sartin, N., 2069. *Indice de crecimiento poblacional humano*. *Revista de Geografía* 92, 225–232.
- Alvarado, E., Sartin, N., 2070. *Indice de crecimiento poblacional humano*. *Revista de Geografía* 93, 225–232.
- Alvarado, E., Sartin, N., 2071. *Indice de crecimiento poblacional humano*. *Revista de Geografía* 94, 225–232.
- Alvarado, E., Sartin, N., 2072. *Indice de crecimiento poblacional humano*. *Revista de Geografía* 95, 225–232.
- Alvarado, E., Sartin, N., 2073. *Indice de crecimiento poblacional humano*. *Revista de Geografía* 96, 225–232.
- Alvarado, E., Sartin, N., 2074. *Indice de crecimiento poblacional humano*. *Revista de Geografía* 97, 225–232.
- Alvarado, E., Sartin, N., 2075. *Indice de crecimiento poblacional humano*. *Revista de Geografía* 98, 225–232.
- Alvarado, E., Sartin, N., 2076. *Indice de crecimiento poblacional humano*. *Revista de Geografía* 99, 225–232.
- Alvarado, E., Sartin, N., 2077. *Indice de crecimiento poblacional humano*. *Revista de Geografía* 100, 225–232.



- Lozada, S., Morada, C., Guzman, R., 2004. Demographic and potential extirpation of the litter palm *Beccaria carolinensis* (Arecaceae) in northern Quintana Roo, México. *Forest Ecol. Manage.* 187, 3–18.
- Esparza-Olguin, L.G., 2004. ¿Qué sistemas de riego en especies vegetales? Un enfoque genético demográfico. *Bot. Soc. Bot. Méx.* 73, 17–32.
- Fisher, J.D., van Belle, G., 1993. *Biostatistics: A Methodology for the Health Sciences*. Wiley, New York, USA, 961 pp.
- Frost, S.K., Barker, J.A., 1976. Analysis of a transition matrix model for forest demography: quantitative regression analysis of spatial and temporal differences. *Ecology* 57, 1131–1140.
- Hines, W.G., 1971. A matrix model for population ecology of species. *Am. Nat.* 105, 357–390.
- Hines, W.G., 1988. *Matrix Population Models*. Sinauer Associates, Sunderland, MA, USA, 443 pp.
- Prockter, R.P., Silva-Núñez, D.M., Doyl, L.A., Wilkinson, A.D., 2003. Predicting the impacts of harvesting using structured population models: the importance of density-dependence and timing of harvest for a tropical palm tree. *J. Appl. Ecol.* 40, 846–858.
- Caase, D.C., Takahashi, T., 2010. Effects of harvest of rattan-like forest products and ecological differences between sites on the demography of *Adiantum matricariae*. *Cons. Biol.* 24, 627–634.
- Corvalán, F., 1987. *Metodologías de sistemas de clasificación ecológica de Koeppen*. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México, México, México, 296 pp.
- Corvalán, M.R., 2003. Demographic stability of a taller population of the critically endangered plant *Berberis cavanillesii*. *Cons. Biol.* 17, 1692–1699.
- Gallego, J.S., Foster, P.J., 2002. A field test of a model of plant growth and implications of considering life-history and functional traits. *Cons. Biol.* 12, 507–528.
- Hart, D., Westoby, M., 1988. On limits to seed production. *Am. Nat.* 131, 757–780.
- Hartung, J., 1974. *Population Biology of Plants*. Academic Press, New York, USA, 802 pp.
- Hendrix, S.D., 1988. Herbivory and its impact on plant reproduction. In: Lovett Doust, J., Lovett Doust, J. (Eds.), *Plant Reproductive Ecology: Patterns and Strategies*. Oxford University Press, New York, USA, pp. 146–263.
- Hernández-Appeltar, M., Valverde, T., Purata, S., 2005. Demography of *Bumelia glabra* (Fabaceae), a tree with a high seed output in a semi-arid Mexican environment of an endangered plant. *Forest Ecol. Manage.* 211, 139–151.
- Jansen, A.H., 1989. Demographic consequences of a demographic transition for a tree. *Ecology* 70, 217–228.
- Kahn, J.A., Miller, L.J., Chappell, W.R., 2008. Population dynamics of the endangered palm *Manisotia* from a matrix analysis of individual knowledge. *Biotropica* 40, 550–558.
- Dutton, M.A., 2002. Introductory essay: critical issues for improving predictions. In: Scott, J.M., Highland, T.J., Morrison, M.L., Houlder, J.B., Raphael, M.G., Wall, W.A., Samson, T.B. (Eds.), *Facilitating Species Occurrences: Issues of Accuracy and Scale*. Island Press, Washington, USA, pp. 7–21.
- INEGI, 1994. *Carta Topográfica Japattita*. Hoja ETB-88. Escala 1:50,000. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática, México, México.
- INEGI, 1993. *Carta Administrativa 1:500,000*. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática, Aguascalientes, México.
- INEGI, 1999. *Carta Geológica Tuxtla Gutiérrez 1:250,000*. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática, Aguascalientes, México.
- ICZN, 2013. *ICZN Red List of Threatened Species*. Version 2013.1. www.redlist.org.
- Jones, K.L., 1993. *Cycads of the World*. Ancient Plants in Today's Landscapes. Smithsonian Institution Press, Washington, USA, 212 pp.
- Karim, A., Strauss, S., 1995. Effects of herbivores on growth and reproduction in their perennial host plant species. *Ecology* 74, 25–40.
- Leffler, L.P., 1975. The study of population growth in organisms grouped by stages. *Biometrics* 31, 1–18.
- López Talada, L.A., 2003. *Recuperación funcional y demográfica post-defoliación en palmas: el caso de palmas ante (Chamaedorea elegans y CL elongata)*. M.Sc. Thesis Universidad Nacional Autónoma de México, México, 150 pp.
- Lovejoy, C.E., Rosada, J., Wimmer, K., 1999. Effects of elevated CO<sub>2</sub> and defoliation on respiratory growth and photosynthesis in seedlings of a tropical tree. *Ecophysiology* 10, 208–220.
- Lugo, A.K., Burslem, D.F.P., 1987. Leaf production, growth rate, and age of the palm *Borassus* in the Luquillo Experimental Forest, Puerto Rico. *J. Trop. Ecol.* 3, 147–163.
- Martínez-Ballester, A., Martínez, C., Martínez-Ramos, M., Caballero, J., 2005. Applying demographic demographic models to assess sustainable use: the Maya management of X'an palms. *Ecol. Soc.* 10, 17–35.
- Martínez-Ballester, A., Martínez, C., Caballero, J., 2008. The effect of Maya traditional harvesting on the leaf production and demographic parameters of Sabal palm in the Yucatan Peninsula, Mexico. *Forest Ecol. Manage.* 256, 1220–1224.
- Martínez-Ramos, M., Álvarez-Buylla, E.R., 1995. Estructura de poblaciones de palmas en una selva húmeda de México. *Bot. Soc. Bot. Méx.* 74, 121–175.
- Martínez-Ramos, M., Hoffman, I., 2007. *Modelos Matemáticos y I.D.* Instituto de Estadística, Geografía e Informática, Aguascalientes, México, México.
- Martínez-Ramos, M., Aron, N.P.R., Avery, D.B., 2009. Defoliation and ENSO effects on vital rates of an evergreen tropical rain forest palm. *J. Ecol.* 97, 1050–1061.
- McViggin, S.G., 1992. Compensatory plant growth as a response to herbivory. *Oikos* 61, 229–238.
- Marshall, I., Schreyer, B., Newton, A.C., 2006. Conservación de productos forestales no maderables. Centro Municipal de Vigilancia de la Conservación del INREMA. *Conservación* 115, 148 pp.
- Mendoza, A., Wilcox, D., Savillón, J., 1987. Effects of experimental defoliation on growth, reproduction and survival of *Acrocomia* seedlings. *J. Ecol.* 75, 242–251.
- Miller, M.T., Aron, J.A., Allen, G.A., 2007. Demographic differences between two sympatric lilies (*Calochortus*) with contrasting distributions, as revealed by matrix analysis. *Plant Ecol.* 191, 203–218.
- Miranda, F., 1972. *La vegetación de Chiapas-Tuxtla y I.* Ediciones del Gobierno del Estado, Instituto de Estudios, México, 104 pp.
- Muller-Landau, H., 1997. *Ecología de Chiapas*. Ediciones del Gobierno del Estado Instituto de Estudios, México, 100 pp.
- Negón-Díaz, V., Sánchez, J., 1989. Population dynamics in *Acacia* (Zamizaceae) I. New species, leaf phenology, and leaf biomass. *Am. J. Bot.* 76, 891–900.
- Negón-Díaz, V., Sánchez, J.E., Sánchez, J., 1990. Reproductive structure in *Acacia* (Zamizaceae) in northern Puerto Rico. II. Seed germination and stage-structured population projection. *Int. J. Plant Sci.* 157, 605–614.
- Negón-Díaz, V., Coedon, D.L., 2000. Effects of fire season and seed rain frequency on the cycad *Zamia pumila* (Zamiaceae) in slash pine savanna, Douglas National Park Florida, Int. J. Plant Sci. 161, 685–693.
- Niswonger, E.A., 1985. Lifetime herbivory and population definition and selection in a shrub in a Mexican forest. *Ecology* 77, 2124–2131.
- Newton, R.J., 1987. Cycads and the origin of lower seedlings. *Am. Nat.* 75, 370–379.
- Newton, R.J., Nichols, T.J., 1997. *The Biology of the Cycads*. Cornell University Press, Ithaca, USA, 363 pp.
- Olvera-Aguilar, F., González-Valencia, J., Viveros, A.I., 2008. Population dynamics of the tropical cycad *Bowiea whitei* (Zamiaceae): life history stages and management. *Bot. J. Linn. Soc.* 159, 281–291.
- Olvera, J.R., 1993. Local distribution affects reproductive output in herbaceous perennial and woody plants in a tropical dry forest. *Ecol. Appl.* 3, 149–155.
- Ortiz-Lugo, A., Álvarez-Buylla, E.R., 1996. Sustainable harvesting of tropical forest: demography and matrix models of two palm species in Mexico. *Ecol. Appl.* 6, 484–500.
- Orruff, R., 1968. Size distribution and cone behavior of the Australian cycad *Leptodermis profligata* Aust. J. Ecol. 14, 241–245.
- Orruff, R., 1981. Size class, reproductive behavior, and insect associates of *Cycas acuta* (Zamiaceae) in Australia. *Bot. Soc. Trop.* 205–210.
- Pagan, X., Martínez, A., 2001. Effects on growth, reproduction and survival of a Neotropical palm tree palm (*Amorpha*) species. *Biología* 102, 119–125.
- Parker, I., 1993. The biology of non-indigenous forest products in Mexico: a matrix generalization and resource partitioning. *Acta Oecol.* 14, 11–20.
- Pérez-Labá, V., Díaz-Uruy, V., Cornejo, M., 2004. Effect of defoliation on leaf growth, sexual depression and reproductive success of *Chloroceryle acanthifolia* (Euphorbiaceae). *Plant Ecol.* 173, 153–160.
- Pérez-Sánchez, M., 1979. *Conservación y aprovechamiento de palmas de Biotropia de Leidy (Zamiaceae) en un hábitat natural Centro del Parque-Arboreta municipal de Coahuila de Zaragoza, B.S. Thesis, Universidad Veracruzana, Xalapa, México, 27 pp.*
- Pérez-Ezerra, M.A., Vasquez, A.P., 2006. The potential use of the threatened "serotinous" cycad (*Neovegetia Zamizaceae*) by a community of the Central Depression of Chiapas, Mexico. *Bot. Soc. Bot. Méx.* 78, 107–113.
- Pérez-Ezerra, M.A., Vasquez, A.P., Gómez-Agüero, F., González-Arroyo, J., de la Cruz-Rodríguez, J., Hernández-Juárez, R., Martínez-Villalobos, M., 2006. Demography of the cycad *Neovegetia Zamizaceae* under disturbed and undisturbed conditions in a landscape reserve of Mexico. *Plant Biol.* 10, 207–218.
- Pruitt, K., 2003. Impacts of insect herbivory on populations of the tree cycad *Wollemia* in an endangered reserve in Park, Queensland. *Biotropica* 25, 2–14.
- Putz, F.E., Bate, G.S., Skellam, S.H., James, R., Harrison, J., 2001. Tropical forest management and conservation of diversity. *Cons. Biol.* 15, 7–25.
- Raimundo, D.C., Donaldson, J.S., 2003. Response of cycads with different life histories to the impact of plant collecting: simulation models to determine important life history stages and population recovery times. *Bot. Conserv.* 111, 345–358.
- Randi, M.R.W., Adams, W.M., Berman, L., Burdhan, S.H.M., Clements, A., Gómez, H., González, R., Huber, J., Kups, V., Martínez-Ramos, J.P.M., Villar-Lanza, B., Vera, R., 2010. Endemism and conservation challenges. *Environ. Biol. Evol.* 32, 1398–1400.
- Rodríguez-Martínez, S., Ornelas, M.A., Lugo, J., 2001. Demographic and life history of *Lymantria* only over an evergreen palm forest in Luquillo experimental forest. *Forest Ecol. Manage.* 211, 325–340.
- Romero-Corzo, J.M., García, M., Betanc, J., 2003. Environmental and human factors influencing fire trends in ENSO and non-ENSO years in tropical Mexico. *Ecol. Appl.* 13, 1177–1182.
- Rothberg, A., 1978. Sexuality and gender stability in the dioecious plant of a forest. *J. Linn. Soc.* 128, 127–148.
- Rosenberg, A., 2000. A field survey of flowering plants in forest: sex ratio in seven tree species. *Bot. J. Linn. Soc.* 134, 439–449.
- Schott, S., De Leeuw, P., 1987. Evolutionary trends in *Clusia*. *Am. J. Bot.* 74, 1077–1102.
- Schott, G., Martínez, F., 2009. Forest matrix demography of *Diospyros* species in a dry forest (Zamiaceae) on San Miguel, Yucatán, Mexico. M.Sc. Thesis, Instituto de Ecología A.C., Xalapa, México, 128 pp.
- Sánchez-Vázquez, L., Escobar, L., Martínez-Ramos, M., Álvarez-Buylla, E., Martínez, R., 2002. Population dynamics of *Clusia* species in an endangered potential forest: effect of slash and burn practices. *J. Ecol.* 90, 684–692.
- Schweitzer, M.W., Hermann, S.M., 2003. Is slow growth of the endangered *Torreya* (*Juniperus*) common? *Bot. Soc. Bot. Méx.* 78, 107–113.

- Seminario de Planeación y Desarrollo Sustentable, 2007. Los municipios de Chiapas en línea. [www.seplangob.mx](http://www.seplangob.mx).
- SEMARNAT, 2002. Norma Oficial Mexicana NOM-058-ECOL-2001. Protección ambiental. Especies nativas de México de flora y fauna silvestres. Clasificación de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio. Lista de especies en riesgo. México, México, 120 pp.
- Sokal, R.R., Rohlf, F.J., 1995. Biometry, third ed. W.H. Freeman, New York, USA, 887 pp.
- STAT, 2007. STAT. Advanced Statistical Software Inc., Chicago, USA, 579 pp.
- Stulacki, T.T., 1998. A biological perspective on the role of saproxylic larvae in regeneration. *Cons. Biol.* 12, 931–939.
- Trey, W., 1995. Reproduction in the cryptid *Termitomyces* in the climax forest on small-pore sandy soil. *Int. J. Bot.* 31, 136–144.
- Treu, J., Moore, C., Weber, G.H., Foster, R.B., Soemer, R.R., Davidson, J.D., Morley, R., 2011. Association of tree thermotolerance and soil heat with polychaetes in *Miconia* species. *Plant Syst. Evol.* 245, 233–247.
- Triller, E., Nantel, P., Baudouin, J., Jouis, L., 2002. Effects of variation on harvesting limits for non-amber forest species in Mexico. *Cons. Biol.* 16, 691–702.
- Trumble, J.L., Krombein-Kawch, D.M., Vog, G.F., 1995. Plant compensation for ant-tended herbivory. *Annu. Rev. Entomol.* 38, 93–110.
- Tsutsui, J., Nishida, P., Akita, M., 1994. Plant temperature responses and dormancy as an adaptation to herbivory. *Oecologia* 101, 1429–1433.
- Valverde, T., Hernández-Gollnar, M., Mendoza-Amaro, E., 2005. Effect of leaf harvesting on the demography of the marked palm *Chorizanthe oligata* in south western Mexico. *J. Sci. Res.* 23, 87–105.
- Vanderlin, D.W., Reich, P.B., 1999. The effect of defoliation intensity and history on photosynthesis, growth and carbon reserves of two conifers with contrasting leaf lifespan and growth habits. *New Phytol.* 144, 371–380.
- Wardle, M.J., 1990. Spatial distribution, survival and fecundity of *Dirosalix* (*Zinnia*) in a tropical deciduous forest in Veracruz, Mexico with notes on its habitat. *Am. J. Bot.* 77, 1532–1543.
- Watkinson, A.R., Sibly, J.A., 2009. The life history and population structure of *Cycas armstrongii* in monsoonal Northern Australia. *Oecologia* 113, 341–349.
- Yáñez-Espinoza, L., Soto-Soto, E., 2007. Population structure of *Pinus patzcuilii* in Guasca, México. *Neotrop. Bot. Con.* 2, 46–54.
- Young, P.C., Clark, D.B., 2010. Germination, demography, and viability of fragmented populations. *Can. J. Bot.* 88, 4–15 pp.
- Zar, J.H., 1974. *Statistical Analysis*. Prentice-Hall, Englewood, Cliffs, USA, 715 pp.

## Capítulo 3

Efecto de la defoliación experimental en *Dioon merolae* (Zamiaceae), en el centro de Chiapas, México.



## Resumen

En el centro de Chiapas los individuos de *Dioon merolae* (Zamiaceae) han sido defoliados como parte de una práctica de manejo no lucrativa de comunidades mestizas y de la etnia zoque. Las hojas de *D. merolae* son cada vez más difíciles de conseguir ya que el número de individuos distribuidos en lugares accesibles producen hojas pequeñas o han muerto. Menos de 300 individuos adultos han quedado aislados y no están sometidos a la cosecha anual de hojas. Con el presente estudio se evaluó la respuesta a la intensidad de cosecha con la defoliación experimental en 40 individuos adultos de *D. merolae*, no defoliados anteriormente, sometidos a cuatro intensidades de defoliación: testigo (0%), tratamiento I (33%), tratamiento II (66%) y tratamiento III (>90%), de julio de 2007 a julio de 2009. Los atributos de longitud de la hoja, área foliar y producción de conos resultaron afectados por la defoliación experimental. En tan solo dos años los individuos bajo el tratamiento de defoliación severa (>90%) mostraron un decremento en la longitud de las hojas y el área foliar, y sólo los individuos dentro del grupo testigo y los defoliados 33% produjeron conos en este mismo lapso. Ninguno de los tratamientos de defoliación tuvo efecto sobre el número de hojas producidas, el crecimiento del tallo o la producción de fitómeros. Los distintos tratamientos de defoliación no afectaron la mortalidad de los fitómeros ni de individuos adultos. Los tratamientos de defoliación mayores de 33% podrían modificar el desempeño individual de *D. merolae*, afectando a corto plazo los componentes vegetativo y reproductivo si ocurren de manera sostenida.

*Palabras clave:* área foliar, cosecha de hojas, productos forestales no maderables, reproducción, Zamiaceae.

## 1. Introducción

Los productos forestales no maderables (PFNM) son parte primordial de los ciclos productivos y alimenticios de las poblaciones humanas. Con frecuencia son empleados durante actividades religiosas y culturales (Nepstad y Schwartzman 1992; Hiremath 2004; Marshall *et al.* 2006) y han sido extraídos de los bosques de todo el mundo por milenios (Montagnini y Jordan 2005; Gaoue y Ticktin 2007). Cuando las cosechas son excesivas y (o) incorrectas pueden modificar las tasas vitales de crecimiento, supervivencia y reproducción (Endress *et al.* 2004; 2006), y provocar que el recurso se agote, lo cual, en ocasiones, conduce al cese de la actividad (Southgate 1998; Anderson y Putz 2002; Guedje *et al.* 2007). Actualmente se ha sugerido que el conocimiento científico debe integrarse a los conocimientos de las personas que hacen uso de los PFNM para que la cosecha pueda realizarse de manera sustentable y a largo plazo; es decir, sin que ello afecte el crecimiento poblacional (Pinard 1993; Ticktin *et al.* 2002; Svenning y Macía 2002; Escalante *et al.* 2003; Endress *et al.* 2004, 2006; Ticktin 2005; Martínez-Ballesté *et al.* 2006; López-Hoffman *et al.* 2006; Holm *et al.* 2008).

Las Cycadales fueron las primeras gimnospermas con semillas y tuvieron su máxima abundancia y diversificación hace unos 150 millones de años durante la Era Mesozoica (Chamberlain 1915, Eckenwalder 1980). Toda son especies dioicas y actualmente su distribución se limita a las regiones tropicales (ocasionalmente subtropicales) de Australia, este de Asia, África, América y se compone de 305 especies casi todas de distribución restringida (Chemnick *et al.* 1997; Hill *et al.* 2004). México incluye casi la mitad de las especies de Zamiaceae del Nuevo Mundo, representadas por los géneros *Ceratozamia*, *Dioon* y *Zamia* (Donaldson *et al.* 2003). Estas plantas son muy apreciadas por los



coleccionistas y aficionados a la jardinería debido a su atractivo aspecto y al reducido número de especies (Stevenson *et al.* 2003). En ciertas circunstancias pueden ser comercializadas ilegalmente para venderse como plantas de ornato (Gilbert 1984; Montagnini y Jordan 2005; Chemnick y Pérez-Farrera 2007; Vovides *et al.* 2011) y utilizadas como parte de festividades religiosas (Pérez-Farrera y Vovides 2006; Bonta *et al.* 2006; Lázaro-Zermeño 2002). Los estudios con gimnospermas requieren de varios años de observaciones dado que su crecimiento es lento respecto al de otras plantas (Vanderklein y Reich 1999; Stevenson *et al.* 2003). A pesar de que los estudios demográficos con plantas tropicales han proliferado en las últimas tres décadas, el manejo, la conservación y el uso potencial de este grupo de plantas como PFSM aún no se han definido. (Clark y Clark 1987; González 2004; Pérez-Farrera *et al.* 2006a, Cabrera-Toledo 2009, Salomé-Castañeda 2009).

La respuesta a la defoliación y los mecanismos compensatorios que pueden estar implicados han sido ampliamente estudiados en palmas (ej. Mendoza *et al.* 1987; Oyama y Mendoza 1990; Barot *et al.* 2000; Anten y Ackerly 2001; Anten *et al.* 2003; Endress *et al.* 2006; Berry *et al.* 2008; Sánchez-Ramos *et al.* 2010). Los trabajos relacionados con la defoliación en la familia Zamiaceae son escasos debido a que la cosecha de hojas relacionada con prácticas de ritos y la herbivoría no son eventos comunes. Clark y Clark (1988) trabajaron con la producción de hojas y el costo de la reproducción de *Zamia skinneri* en Costa Rica y encontraron que esta especie puede producir en promedio 2.2 hojas al año, y un cono femenino, o algunas veces hasta tres conos masculinos en un periodo de seis años. Negrón-Ortiz y Breckon (1989) reportan la fenología y el recambio de hojas en *Zamia debilis* y mencionan que las hojas pueden desarrollarse en seis meses y

permanecer en la planta casi por tres años. En otro trabajo, Negrón-Ortiz y Gorchov (2000) describen el efecto de los incendios y la herbivoría sobre los individuos de *Zamia pumila*. Un mes después de ocurrido el incendio se producen hojas; sin embargo, la larva de *Seirharctia echo* (Arctiidae) puede defoliar totalmente a las plantas, provocando la muerte de algunos adultos pero promoviendo nuevamente la producción de hojas en los individuos que sobreviven.

Actualmente, en la Depresión Central de Chiapas, las poblaciones se enfrentan a la destrucción de su hábitat, a los incendios esporádicos, y al saqueo de individuos. Las hojas de *Dioon merolae* han sido utilizadas desde hace varios cientos de años por culturas locales (Pérez-Farrera y Vovides 2006) y más recientemente por zoques y mestizos (Lázaro-Zermeño *et al.* enviado al Boletín de la Sociedad Botánica México). Varios grupos de personas (a partir de aquí *espadañeros*) cosechan anualmente las hojas de individuos adultos formando atados de hasta 300 hojas a los que llaman tercios. Los *espadañeros* están conscientes de que el tamaño y cantidad de las hojas disminuyen cuando la planta es totalmente defoliada cada año y algunas veces algunos individuos mueren cuando se les defolia totalmente durante varios años. A pesar de que la cosecha de hojas se efectúa como parte de una festividad anual y sin fines de lucro, esta práctica resulta suficientemente pernicioso para alterar el crecimiento y la reproducción, y en menor grado, la supervivencia de los individuos de *D. merolae* (Lázaro-Zermeño *et al.* 2011).

La cosecha de hojas ha ocurrido en la Depresión Central de Chiapas al menos desde hace más de 50 años (Valdez 2009). Actualmente no existe un plan de manejo para las poblaciones de *D. merolae*, a pesar de que es una especie que se encuentra protegida por la

NOM-059-SEMARNAT-2010 (DOF 2010) y bajo los criterios de la IUCN (2001); como especie en peligro de extinción y vulnerable, respectivamente.

Para comprobar si la defoliación modifica el desempeño individual de *D. merolae*, se aplicaron tres niveles de defoliación durante dos años. Proponemos que en *D. merolae* la cantidad de área foliar producida está relacionada directamente con la intensidad y la frecuencia de defoliación, y que los individuos sujetos a intensidades de defoliación severas anuales recuperarán sólo parcialmente el tejido fotosintético, afectando a la postre los atributos de crecimiento supervivencia y reproducción. Los objetivos del presente trabajo fueron: (1) evaluar cuál de las tres intensidades diferentes de defoliación experimental afecta menos la respuesta individual de *D. merolae* en cuanto a la supervivencia, el crecimiento y la reproducción, y (2) identificar la intensidad de defoliación que permite la recuperación total del material fotosintético después de la primera y segunda defoliación anual, para sugerir un nivel de cosecha óptimo.

## **2. Métodos**

### *2.1. Sitio de estudio*

La parcela donde se llevó a cabo el experimento se localiza al SE de Jiquipilas, en la Depresión Central de Chiapas, en los 16° 37' N, 93° 34' W. El clima es cálido húmedo con lluvias en verano y la temperatura media anual es de 25.4° C (García 1987). La vegetación secundaria predominante es derivada de selva baja caducifolia (Miranda 1952). La cubierta vegetal original fue modificada desde hace muchos años con cultivos de maíz, cacahuate y potreros.

## 2.2. Descripción de la especie

La población estudiada de *Dioon merolae* cuenta con aproximadamente 300 individuos, los cuales se distribuyen únicamente en las laderas de los cerros de areniscas en los 550 metros (INEGI 1993). Los individuos de *D. merolae* presentan tallos erectos o postrados de hasta de 4.6 m. de longitud. Las hojas se producen cada año entre abril y mayo, y en individuos adultos se disponen en el ápice del tallo formando una copa de 100-140 hojas. Las estructuras reproductivas también se producen en el ápice del tallo de individuos separados. El polen es dispersado por el viento y por insectos; las semillas están cubiertas por una sarcotesta de color amarillo y son dispersadas por gravedad y por roedores (*Liomys pictus*). En la base del tallo hemos observado que se producen fitómeros (*ramets*), como resultado de la activación de los meristemas localizados en esta porción del tallo; sin embargo en el medio natural, los fitómeros no se separan de la planta madre para ocupar mayor territorio.

## 2.3. Diseño experimental

En junio de 2007 se seleccionaron al azar 40 individuos de *D. merolae* que no han estado sujetos a defoliación previa, cuyo tallo principal midiera más de 50 cm de longitud; este tamaño mínimo corresponde al de los individuos cosechados en las actividades realizadas por los *espadañeros* en el rancho El Sauz durante tres años previos. Los individuos seleccionados se asignaron a cuatro grupos de diez individuos cada uno y a cada individuo se le asignó aleatoriamente uno de los cuatro tratamientos de defoliación: 0% (testigo), 33% (tratamiento I), 66% (tratamiento II) o >90% (tratamiento III). A cada individuo se le colocó una etiqueta con un número de identificación de acuerdo con el tratamiento al cual pertenecía. Durante la selección de los individuos se evitó que tuvieran conos en desarrollo, y por tanto, en ese momento no fue posible la determinación del sexo. En otras dos

poblaciones de *D. merolae* hemos observado que la defoliación total promueve hasta el 25% de mortalidad de los individuos adultos (Lázaro-Zermeño *et al.* 2011). Por lo anterior, y considerando que se trata de una especie en peligro de extinción, a cada individuo dentro del tratamiento III se le dejaron dos hojas en la copa; por lo tanto, la defoliación en el tratamiento III fue siempre mayor a 90%. Las hojas remanentes se marcaron con pintura indeleble para distinguirlas de las que se producirían al año siguiente. Los individuos de *D. merolae* producen las hojas sólo una vez al año. A cada individuo se le tomaron los siguientes datos al inicio del experimento: longitud y perímetro del tallo, número de hojas, número de fitómeros en la base del tallo y su respectivo número de hojas, y número de hojas retiradas en cada tratamiento. Las estructuras reproductivas producidas durante los periodos de observaciones fueron registradas. Se registró anualmente en cada individuo (en los periodos 2007-2008 y 2008-2009) el diámetro del tallo, el número de hojas producidas, la presencia o ausencia de estróbilos y el número de fitómeros producidos. La defoliación se realizó en julio de 2007, julio de 2008 y julio de 2009, desprendiendo las hojas desde la base de acuerdo con la práctica tradicional. A cada hoja desprendida o dejada en la planta se le registró la longitud, el ancho de las partes media, basal y apical, y la presencia o ausencia de herbivoría; cuando la hubo, la porción afectada de la hoja fue estimada visualmente en cuartiles. Dado que la producción de hojas en *D. merolae* ocurre a finales de marzo, los tratamientos se aplicaron en julio de cada año, cuando las hojas se encontraban completamente desarrolladas.

#### 2.4. Análisis estadístico

El efecto de la defoliación anual (2007-2008 y 2008-2009) sobre la producción anual de hojas y fitómeros, la longitud de las hojas producidas, el área foliar y el crecimiento del

tallo fue evaluado con un análisis de varianza de medidas repetidas. El análisis incluyó a los tratamientos de defoliación (con cuatro niveles: testigo, 33,66 y 99%) como factor inter sujetos y a la longitud del tallo principal (transformada a su logaritmo natural) evaluada en 2007 como covariable. Para cumplir con los supuestos de homogeneidad de varianza y normalidad, las variables longitud de la hoja, área foliar y crecimiento del tallo fueron transformadas previamente a su logaritmo natural. La probabilidad asociada al valor del cociente  $F$  se ajustó con la  $\epsilon$  de Greenhouse-Geisser (von Ende 2001). Cuando se encontraron diferencias significativas entre tratamientos se contrastaron con la prueba *post hoc* de Bonferroni (SPSS 1997). Se evaluó también el efecto acumulado de los tratamientos de defoliación durante el periodo 2007-2009 con un análisis de covarianza con un criterio de clasificación. El tratamiento se incluyó como factor fijo y la longitud del tallo (ln longitud inicial) como covariable. Cuando se encontraron diferencias significativas entre tratamientos se contrastaron con la prueba *post hoc* de Bonferroni (SPSS 1997). Para evaluar la mortalidad de fitómeros se aplicó una prueba de  $\chi^2$ . Todos los análisis se efectuaron con el paquete estadístico SPSS versión 15.0.

### **3. Resultados**

#### *3.1. Número y tamaño de las hojas producidas*

El análisis de varianza de medidas repetidas mostró que el efecto del factor intra-sujetos (tiempo) no fue significativo ( $F_{1,34} = 3.39$ ,  $P = 0.07$ ) sobre la producción de hojas entre 2007-2008 y entre 2008-2009. Tampoco se encontró efecto significativo de las interacciones entre ln altura inicial  $\times$  tiempo ni del tratamiento  $\times$  tiempo ( $F_{1,34} = 2.54$ ,  $P = 0.120$ ;  $F_{3,34} = 2.45$ ,  $P = 0.08$ , respectivamente). Los efectos inter-sujetos (tratamiento)

fueron similares entre los diferentes niveles de defoliación ( $F_{3,34} = 0.21$ ,  $P = 0.89$ ); la covariable ln altura inicial tampoco arrojó valores significativos ( $F_{1,34} = 3.02$ ,  $P = 0.09$ ) (Cuadro 1a, Fig. 1a). Tampoco se encontraron diferencias entre los tratamientos de defoliación con el análisis de covarianza sobre la producción de hojas para el periodo 2007-2009 ( $F_{3,34} = 0.81$ ,  $P = 0.49$ ) (Cuadro 2a, Fig. 1b).

Los tratamientos de defoliación (factor inter-sujetos) no tuvieron efecto sobre la longitud promedio de las hojas producidas ( $F_{3,34} = 2.65$ ,  $P = 0.07$ ) después del primer año ni durante el segundo periodo de evaluación entre 2008 y 2009 ( $F_{1,34} = 0.91$ ,  $P = 0.35$ , factor intra-sujetos) (Cuadro 1b, Fig. 2a). La covariable altura inicial (ln) tampoco arrojó valores significativos ( $F_{1,34} = 0.84$ ,  $P = 0.37$ ), ni se encontró efecto significativo de las interacciones ln altura inicial  $\times$  tiempo y tratamiento  $\times$  tiempo ( $F_{1,34} = 1.03$ ,  $P = 0.32$ ;  $F_{3,34} = 2.35$ ,  $P = 0.09$ , respectivamente). Luego de dos años (2007 a 2009) pudo observarse el efecto acumulado de las defoliaciones sobre la longitud de las hojas, encontrándose diferencias entre dos tratamientos de defoliación ( $F_{3,34} = 3.67$ ,  $P = 0.02$ ) (Cuadro 2b): las hojas del tratamiento de defoliación severa (>90%) tuvieron menor tamaño que las del tratamiento de 33% (prueba de comparación múltiple de Bonferroni,  $P = 0.017$ ); las restantes comparaciones no indicaron diferencias significativas ( $P > 0.113$ ) (Fig. 2b).

El análisis de varianza de medidas repetidas del área foliar por hoja no detectó diferencias entre los tratamientos de defoliación (factor inter-sujetos) ( $F_{3,34} = 2.41$ ,  $P = 0.08$ ) durante el primer periodo de evaluación (2007-2008), ni después de una segunda defoliación entre 2008 y 2009 ( $F_{1,34} = 0.52$ ,  $P = 0.48$ , factor intra-sujetos) (Cuadro 1c) (Fig. 3a); en ningún caso resultaron significativas las interacciones ln altura inicial  $\times$  tiempo y tratamiento  $\times$

tiempo ( $F_{1,34} = 0.62$ ,  $P = 0.44$ ;  $F_{3,34} = 1.81$ ,  $P = 0.17$ , respectivamente) ni la covariable ln altura inicial ( $F_{1,34} = 0.22$ ,  $P = 0.64$ ). Sin embargo, el efecto acumulativo después de dos años (2007 a 2009) de tratamientos anuales de defoliación fue diferente entre estos ( $F_{3,34} = 3.29$ ,  $P = 0.03$ ) (Cuadro 2c) (Fig. 3b). Después de dos años de defoliación continua el área de las hojas de las plantas del tratamiento de 90% fue menor que el área foliar de las plantas del tratamiento de 33%. Al eliminar más de 90% de las hojas se observa una reducción de ca. 30% del área foliar en las nuevas hojas producidas en 2009, respecto a las hojas producidas por los individuos de los tratamientos de 33% en 2007 (prueba de comparación múltiple de Bonferroni,  $P = 0.046$ ); los demás tratamientos no difirieron del testigo (prueba de comparación múltiple de Bonferroni,  $P > 0.057$  en todos los casos) (Fig. 3).

### 3.2. Crecimiento del tallo

El análisis de varianza de medidas repetidas utilizado para evaluar el crecimiento anual del tallo no detectó diferencias entre los tratamientos de defoliación ( $F_{3,34} = 1.39$ ,  $P = 0.27$ ; factor inter-sujetos) durante el primer periodo de evaluación (2007-2008) ni después de una segunda defoliación (2008-2009) ( $F_{1,34} = 0.05$ ,  $P = 0.82$ ; factor intra-sujetos) (Cuadro 1d) (Fig. 4a); las interacciones ln altura inicial  $\times$  tiempo y tratamiento  $\times$  tiempo y la covariable ln altura inicial tampoco tuvieron efecto sobre el crecimiento del tallo ( $F_{1,34} = 0.41$ ,  $P = 0.53$ ;  $F_{3,34} = 0.91$ ,  $P = 0.45$  y  $F_{1,34} = 0.09$ ,  $P = 0.76$ , respectivamente). Tampoco se encontraron diferencias en el efecto acumulativo sobre el crecimiento del tallo después de dos años (2007-2009) de defoliación anual ( $F_{3,34} = 0.83$ ,  $P < 0.490$ ) (Cuadro 2d) (Fig. 4b). Al cabo de dos años los individuos incrementaron en promedio entre  $3.4 \pm 1.4$  cm (testigo) y  $5.7 \pm 1.27$  cm en el tratamiento  $>90\%$  (Fig. 4b).



### *3.3 Producción y mortalidad de fitómeros*

De los 40 individuos sometidos al experimento de defoliación durante los años 2007-2008 y 2008-2009, sólo catorce individuos produjeron fitómeros: cuatro del tratamiento testigo, tres del tratamiento 33%, cinco del tratamiento 66% y dos del tratamiento >90%. Los individuos dentro del tratamiento de 66% produjeron en promedio 1.0 fitómero  $\text{ind}^{-1} \text{año}^{-1}$  y en los demás tratamientos se produjeron de 0.71 a 0.9 fitómeros  $\text{ind}^{-1} \text{año}^{-1}$  (Figs. 5a y 5b). La probabilidad de muerte de los fitómeros producidos en los niveles de defoliación 66% y >90% fue de 0.10 a 0.40 en el periodo 2007-2008 y para los fitómeros producidos en el periodo 2008-2009 dentro de los tratamientos 33%, 66% y >90% fue de 0.20 a 0.50 (Fig. 6). No se detectaron diferencias en la mortalidad de fitómeros en ninguno de los tratamientos de defoliación ni en el tratamiento testigo ( $\chi^2 = 17.18$ , g.l. =21,  $P = 0.700$ ).

### *3.4 Producción de conos y supervivencia*

La probabilidad de producción de conos fue calculada para ambos sexos (Fig. 7). Sin embargo, durante el periodo 2007-2008 sólo cuatro individuos produjeron conos (tres individuos del tratamiento testigo y uno del tratamiento 33% de defoliación); durante el periodo 2008-2009 sólo cinco individuos produjeron conos (tres individuos del tratamiento testigo y dos del tratamiento 33% de defoliación). Los individuos de ambos sexos dentro de los tratamientos de defoliación 66% y >90% no produjeron conos durante los dos años de estudio (Fig. 7). La probabilidad de muerte para los individuos del tratamiento testigo, 33 y 66% fue cero en ambos periodos (2007-2008 y 2008-2009). Sólo se observó la muerte de un individuo perteneciente al tratamiento >90% durante el tiempo que duró el experimento entre 2007 y 2009.

#### 4. Discusión

Los resultados de este estudio indican que en un período de sólo dos años la defoliación puede afectar la longitud de las hojas producidas, el área foliar, y probablemente la reproducción de *D. merolae* en cuanto a la probabilidad de producción de conos de ambos sexos. Sin embargo, después de la primera defoliación los efectos no son evidentes en todas las variables, pues al parecer las plantas muestran una respuesta compensatoria en el crecimiento del tallo, el número de hojas producidas y el número de fitómeros producidos. En varias especies de *Chamaedorea* (Endress *et al.* 2004a; Ramírez-Ramírez 2005; Hernández-Barrios 2008) sí se encontraron efectos inmediatos de la defoliación sobre la longitud de las hojas, aunque Chazdon (1991) encontró en *Geonoma congesta* que ni la remoción de hojas o la de fitómeros tuvieron influencia sobre el tamaño de las hojas producidas después de la defoliación. En *D. merolae* el decremento en la longitud de las hojas es evidente sólo después de la segunda defoliación. Durante la tradicional cosecha de hojas de *D. merolae* se seleccionan para su remoción las hojas más largas, por lo que una disminución en la longitud de la hoja podría tener un efecto positivo en la recuperación del material fotosintético, suponiendo que las hojas de tamaño pequeño no serán preferidas en cosechas subsecuentes.

Las variables más relacionadas con la reposición del tejido fotosintético tienen que ver con las características anatómicas de la planta, con la cantidad y tipo de sustancias almacenadas y la disponibilidad de agua y luz (Schoonhoven *et al.* 2005). En este estudio, los individuos bajo los tratamientos de defoliación de 33% y 66% alcanzaron a producir la misma cantidad de área foliar que los individuos del tratamiento testigo, pero no así aquellos sometidos a la defoliación más severa (>90%), los cuales produjeron menos área foliar respecto a los

individuos de los demás tratamientos. Esto sugiere que dentro de cierto umbral los recursos almacenados en la planta pueden utilizarse para reponer, al menos parcialmente, la pérdida de tejido fotosintético. Se ha propuesto que además de la distribución interna de fotosintatos, otro mecanismo fisiológico inducido por la defoliación es el incremento en las tasas fotosintéticas del tejido remanente (Anten *et al.* 2003). En este sentido, la continua defoliación de *D. merolae* podría conducir a la producción de hojas de menor tamaño, como se encontró en este estudio, pero con tasas fotosintéticas más eficientes que podrían favorecer la recuperación de la planta (como se ha sugerido para *Dioon edule*; Vovides *et al.* 2002).

Bajo condiciones de estrés los atributos más afectados son la reproducción y el crecimiento, ya que la mayor parte de los recursos son asignados a la supervivencia; bajo defoliación excesiva puede esperarse que la planta cese su crecimiento y reproducción antes que morir (Mooney 1972; Crawley 1997; Retuerto *et al.* 2003; Zuidema *et al.* 2007). La defoliación y el crecimiento de la planta pueden estar positivamente correlacionados y, en tal caso, las plantas con altas tasas de defoliación pueden crecer más rápido que las no defoliadas (Crawley 1988; Trumble *et al.* 1993). Sin embargo, López-Toledo (2003) encontró en dos especies de *Chamaedorea* que después del primer periodo de defoliación del 33% el crecimiento se mantuvo similar al testigo. Lo anterior coincide con lo encontrado en este estudio con *D. merolae* en los dos años con defoliación consecutiva (Fig. 4a), ya que el crecimiento del tallo fue similar entre el testigo y los tratamientos de defoliación en este periodo. No obstante, en una población cercana en la que las plantas de *D. merolae* han sido cosechadas anualmente desde hace más de 55 años, se ha encontrado evidencia de que

el crecimiento se reduce a la postre ante defoliación severa continua (Lázaro-Zermeño *et al.* 2011).

Se ha encontrado en especies de plantas herbáceas y arbustivas que la reducción en el crecimiento en la temporada posterior a la herbivoría es proporcional a la cantidad de tejido foliar removido (Lee y Bazzaz 1980; Marquis 1984; Hendrix 1988), lo cual indica que los daños causados por la pérdida de tejido foliar no alcanzan a ser compensados antes de que ocurran reducciones en el crecimiento o la reproducción. Para el caso de *D. merolae*, no se detectó que el crecimiento del tallo de los individuos fuera diferente entre tratamientos. Posiblemente esto se debe a que *D. merolae* es una especie de larga vida y de alta resiliencia lo que le permite soportar daños severos en un lapso breve después de su ocurrencia.

La producción de estructuras vegetativas puede verse afectada, entre otras cosas, por la herbivoría (Stinner y Abrahamson 1979; Crawley 1983, 1985, 1988). En individuos adultos de *D. merolae* que no sufrieron remoción anual de hojas, la capacidad para producir fitómeros se mantuvo constante durante los dos años del experimento. En el segundo año, los individuos del tratamiento de remoción de hojas de 66% fueron ligeramente estimulados por la defoliación para producir fitómeros, mientras que los individuos bajo el tratamiento >90% produjeron cantidades similares a las producidas por los individuos testigo. Lo anterior sugiere que la defoliación moderada puede estimular la producción de fitómeros de *D. merolae* y no la altera si es intensa, debido posiblemente a que los recursos son empleados más bien en la constante reposición de tejido fotosintético que en la producción de fitómeros. Una de las ventajas que presenta la propagación vegetativa frente a la

reproducción sexual es la menor tasa de mortalidad de los descendientes (Williams 1975). En *D. merolae* ninguno de los niveles de cosecha de hojas incrementó la mortalidad de fitómeros basales en los años siguientes a la primera defoliación. Por otra parte, aunque las reservas se encuentren disponibles para los fitómeros, las condiciones lumínicas u otras causas pueden no ser adecuadas para su desarrollo o mantenimiento y así promover su muerte (Abrahamson 1980). Es conveniente hacer notar que la gran mayoría de los fitómeros basales mueren antes de alcanzar los 5 cm de altura, y que aún después de alcanzar dicha talla, los incendios ocasionales amenazan su persistencia. La probabilidad de que un fitómero alcance a convertirse en un tallo basal de más de 50 cm de altura es desconocida pero posiblemente muy pequeña. La mayoría de las plantas tienen 1-3 tallos basales (se conoce sólo un caso extremo de una planta con 18 tallos basales en el área de estudio).

La reproducción puede responder de maneras distintas a las diferentes intensidades de defoliación (Clark y Clark 1988; Tang 1990; Thomas y Donald 2001; González 2004). En algunos casos de plantas perennes, la producción de semillas puede reducirse drásticamente sin ningún efecto perceptible sobre el crecimiento, mientras que en otros casos niveles bajos de herbivoría pueden reducir tanto el crecimiento como la producción de semillas (Marquis 1984). Para este estudio, el efecto de la defoliación sobre la reproducción de *D. merolae* fue difícil de evaluar y la interpretación de los resultados debe ser cautelosa debido a: (1) el escaso número de individuos que produjeron conos durante el tiempo que duró el estudio, (2) el reducido tamaño de muestra ( $n = 40$ ) y (3) el alto costo energético empleado durante la producción del cono (Tang 1990) que impide su producción en periodos anuales o bianuales. Las plantas femeninas de *D. merolae* pueden tardar hasta cuatro años sin

producir conos (Lázaro-Zermeño *et al.* 2011), lo cual apenas coincide con la duración de este estudio. Sin embargo, es importante señalar que el corto plazo de este estudio se pudo notar que los individuos bajo los tratamientos de 66 y >90% defoliación no produjeron conos, lo cual sugiere que el efecto de la defoliación media y severa podría afectar el componente reproductivo de *D. merolae* en ambos sexos. La misma tendencia se observó en individuos de *D. merolae* que han sido defoliados consecutivamente por más de 50 años (Lázaro-Zermeño *et al.* 2011).

Los tratamientos de defoliación no afectaron la supervivencia, lo cual sugiere que los individuos adultos de *D. merolae*, tal y como se ha encontrado en otras *Zamiaceae*, cuentan con sustancias de reserva suficientes y mecanismos fisiológicos que les permiten tolerar la pérdida casi de total de área foliar (González 2004), al menos durante periodos tan breves como el de la duración de este estudio respecto a la larga vida de los adultos. Esto contrasta con lo reportado para algunas especies de palmas arbustivas (*Astrocaryum mexicanum* y *Chamaedorea* spp.), en las cuales se ha observado muerte de individuos infantiles cuando la defoliación es total (Mendoza *et al.* 1987; López-Toledo 2003). Aunque se pueden reconocer claras diferencias en el tamaño de los órganos de reserva de *Dioon* y *Chamaedorea*, no se excluye que con el tiempo defoliaciones totales y repetidas incrementen la mortalidad, tal como se ha observado en otras zamiáceas (DeVries 1983; Negrón-Ortiz y Gorchov 2000).

En *D. merolae* la defoliación puede ser tolerada por los individuos, inclusive en los niveles más altos de cosecha, con la producción de cantidades similares de hojas y con crecimiento constante del tallo. Sin embargo, el efecto de la defoliación excesiva podría repercutir en el

corto plazo sobre el componente reproductivo (Fig. 8). Los resultados de este estudio experimental en condiciones de campo indican que los tratamientos de defoliación de 33% y 66% permiten la compensación del daño por remoción de hojas. La defoliación severa (>90%) no permite que los individuos recuperen la longitud de las hojas ni su área foliar en un periodo de dos años y, en ningún caso, compensan excesivamente la defoliación (*overcompensation*). Aunque el estudio se llevó a cabo durante dos periodos (2007-2008 y 2008-2009), no se descarta la posibilidad de que la heterogeneidad ambiental, o micrositios ocupados por las plantas elegidas, junto con un tamaño de muestra que puede ser reducido y la longevidad de la especie, hayan tenido efecto sobre los resultados de la defoliación experimental. Por tanto, se continuará el experimento durante al menos dos o tres años adicionales. Aun cuando la especie parece tolerar defoliaciones sucesivas, se debe establecer un plan de manejo y conservación para *D. merolae* en el cual, entre otros puntos, se enfatice la rotación de las parcelas visitadas para cosechar las hojas, de manera que se permita la recuperación de los individuos adultos y la cosecha de hojas sea vigilada para que los individuos no sean totalmente defoliados. Con la finalidad de evitar la disminución en el número de individuos dentro de las poblaciones que actualmente son excesivamente cosechadas, es urgente formar grupos de trabajo con los *espadañeros* para instruirlos sobre las consecuencias de sus prácticas y definir niveles óptimos de cosecha de hojas, que en lo sucesivo no deberán ser mayores al 50% para permitir la reproducción y viabilidad demográfica de las poblaciones. Los atributos que no fueron modificados inmediatamente después de la remoción de hojas podrían verse afectados si la defoliación severa ocurre sostenidamente.

## **5. Agradecimientos**

Los autores agradecen a los señores Gabino Vargas Jiménez y Luis Mendoza Morales, ejidatarios de Andrés Quintana Roo, municipio de Jiquipilas Chiapas, las facilidades otorgadas para realizar el experimento de defoliaciones y las observaciones dentro de sus parcelas. A Carlos Ernesto Méndez Morales, Mario Carlos Robles Molina, Ángel Rafael Hidalgo Pimentel, Jesús Manuel López Vila, Carlos Alberto Escobar Jiménez, Luis Erick Roblero Galdámez, Luis Felipe Martínez Jiménez, Marisela Gómez Cristiani, Víctor Alonso Gómez López, Ella Fanny. Zúñiga Juárez, Jaime Alberto Jiménez Fernández, por su colaboración en el trabajo de campo. La primera autora agradece a su núcleo familiar el haberle apoyado logísticamente en las salidas de campo. Este trabajo es parte de una tesis del programa Doctorado en Ciencias del Instituto de Biología de la Universidad Nacional autónoma de México (UNAM), en convenio con la Universidad de Ciencias y artes de Chiapas (UNICACH), y se llevo a cabo gracias a que JMLZ recibió la beca CONACyT con número 181349 por cinco años y al apoyo recibido de la Comunidad Europea a través del proyecto ReForLan (INCO Programme Framework 6, FP6-2004-INCO-DEV-3, Proyecto No. 032132).



## 6. Literatura citada

Abrahamson, W. G. 1980. Demography and vegetative reproduction. En: Solbrig, O. (Ed.)

Demography and evolution in plants populations. Blackwell, Oxford, UK. 221 pp.

Anderson, P.J. y F. E. Putz. 2002. Harvesting and conservation: are both possible for the palm, *Iriartea deltoidea*? Forest Ecology and Management 170: 271-283.

Anten, N. P. R. y D. D. Ackerly. 2001. Canopy-level photosynthetic compensation after defoliation in a tropical understorey palm. Functional Ecology 15: 252-262.

Anten, N. P. R., Martínez-Ramos M. y D. D. Ackerly. 2003. Defoliation and growth in an understory palm: quantifying the contributions of compensatory responses. Ecology 84: 2905-2918.

Barot, S., Gignoux, J., Vuattoux, R. y S. Legendre. 2000. Demography of a savanna palm tree in Ivory Coast (Lamto): population persistence and life-history. Journal of Tropical Ecology 16: 637-655.

Berry, E. J., Gorchov, D. L., Endress, B. A. y M. H. H. Stevens. 2008. Source-sink dynamics within a plant population: the impact of substrate and herbivory on palm demography. Population Ecology 50: 63-77.

Bonta, M., Flores, P. O., Graham, D., Haynes, J., y G. Sandoval. 2006. Ethnobotany and conservation of tiusinte (*Dioon mejiae* Standl. & L.O. Williams, Zamiaceae) in north-eastern Honduras. Journal of Ethnobiology 26: 228-257.

Cabrera-Toledo, D. 2009. Biología poblacional de dos cícadas mexicanas con distintos niveles de rareza. Tesis Doctoral. Instituto de Ecología A. C. Xalapa, Veracruz, México. 152 pp.

Chamberlain, C. J. 1915. A phylogenetic study of cycads. Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA 1: 86-90.

- Chazdon, R. L. 1991. Effects of leaf and ramet removal on growth and reproduction of *Geonoma congesta*, a clonal understorey palm. *Journal of Ecology* 79: 1137-1146.
- Chemnick, J., Gregory, T.J. y S. Salas-Morales. 1997. A revision of *Dioon tomasellii* (Zamiaceae) from western Mexico, a range extension of *Dioon merolae*, and clarification of *Dioon purpusii*. *Phytologia* 83: 1-6.
- Chemnick, J. y M.A. Pérez-Farrera. 2007. Cycad focus. *Dioon merolae* De Luca, Sabato y Vázquez-Torres: its history, ethnobotany and conservation. *The Cycad Newsletter* 30: 8-10.
- Clark, D. B. y D. A. Clark. 1987. Temporal and environmental patterns of reproduction in *Zamia skinneri*, a tropical rain forest cycad. *Journal of Ecology* 75: 139-149.
- Clark, D. B. y D. A. Clark. 1988. Leaf production and the cost of reproduction in the neotropical rain forest cycad, *Zamia skinneri*. *Journal of Ecology* 76: 2-11.
- Crawley, M. J. 1983. *Herbivory. The dynamics of animal-plant interactions.* Blackwell, Oxford, UK. 437 pp.
- Crawley, M. J. 1985. Reduction of oak fecundity by low density herbivore populations. *Nature* 314: 163-164.
- Crawley, M. J. 1988. Herbivores and plant population dynamics. En: Davy, A. J., Hutchings, M. J. y A. R. Watkinson (Eds.). *Plant population ecology.* Blackwell, Oxford, UK. 478 pp.
- Crawley, M. J. 1997. *Plant ecology.* Blackwell, Oxford, UK. 717 pp.
- DeVries, P. J. 1983. *Zamia skinneri* y *Zamia fairchildiana* (zamia palmera siempre verde, cycad) Pp. 349-350. En: Janzen, D. H. (Ed.). *Costa Rican Natural History.* University of Chicago Press, Chicago, IL, USA. 816 pp.

- DOF (Diario Oficial de la Federación). 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010. Protección ambiental. Especies nativas de México de flora y fauna silvestres. Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio. Lista de especies en riesgo.
- [http://dof.gob.mx/nota\\_detalle.php?codigo=5173091&fecha=30/12/2010](http://dof.gob.mx/nota_detalle.php?codigo=5173091&fecha=30/12/2010)
- Donaldson, J. S., Hill, K. D. y D. W. Stevenson. 2003. Cycads of the world: An overview. En: J. S. Donaldson (Ed.). Cycads status survey and conservation action plan. Gland, Switzerland. Pp. 3-8.
- Eckenwalder, J. 1980. The cycads: the prime of their lives. Bulletin of the Fairchild Tropical Garden 35:11-19.
- Endress, B. A., Gorchoy, D. L. y R. B. Noble. 2004. Non-timber forest product extraction effects of harvest and browsing on an understory palm. Ecological Applications 14: 1139-1153.
- Endress, B. A., Gorchoy, D. L., Peterson, M. B. y E. Padrón Serrano. 2004a. Harvest of the palm *Chamaedorea radicalis*, its effects on leaf production, and implications for sustainable management. Conservation Biology 18: 822-830.
- Endress, B. A., Gorchoy, D. L. y E. J. Berry 2006. Sustainability of a non-timber forest product: effects of alternative leaf harvest practices over 6 years on yield and demography of the palm *Chamaedorea radicalis*. Forest Ecology and Management 234: 181–191.
- Escalante, S., Montaña, C. y R. Orellana. 2003. Demography and potential extractive use of the liana palm *Desmoncus orthocanthos* Martius (Arecaceae) in Southern Quintana Roo Mexico. Forest and Ecology Management 187: 3-18.

- Gaoue, O. G. y T. Ticktin. 2007. Impacts of bark and foliage harvest on **Khaya senegalensis** (Meliaceae) reproductive performance in Benin. *Journal of Applied Ecology* 45: 35-40.
- García, E. 1987. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Koeppen. Instituto de Geografía. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., México.
- Gilbert, S. 1984. Cycads, status, trade, exploitation and protection 1977-1982. World Wide Foundation. Washington, DC, USA.
- González, F. 2004. Herbivoría en una gimnosperma endémica de Colombia, *Zamia encephalartoides* (Zamiaceae) por parte de *Eumaeus* (Lepidoptera: Lycaenidae). *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias* 107: 233-242.
- Guedje, N. M., Zuidema, P. A., During, H., Foahom, B. y J. Lejoly. 2007. Tree bark as a non-timber forest product: The effect of bark collection on population structure and dynamics of *Garcinia lucida* Vesque. *Forest Ecology and Management* 240: 1-12.
- Hendrix, S. D. 1988. Herbivory and its impact on plant reproduction. En: Lovett-Doust, J and L. Lovett-Doust (Eds.). *Plant reproductive ecology. Patterns and strategies.* Oxford University Press, New York, NY, USA. Pp. 246-263.
- Hernández-Barrios, J. C. 2008. Bases ecológicas del manejo sustentable de productos forestales no maderables: el caso de la palma "xate" *Chamaedorea ernesti-augustii*. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México. México, México. 58 pp.
- Hill, K. D., Stevenson, D. W. y R. Osborne. 2004. The world list of cycads. *The Botanical Review* 70: 274-298.
- Hiremath, A. J. 2004. The ecological consequences of managing forest for non-timber products. *Conservation and Society* 2: 212-216.

- Holm, J. A., Miller, C. J. y W. P. Cropper Jr. 2008. Population dynamics of the dioecious palm *Mauritia flexuosa*: simulation analysis of sustainable harvesting. *Biotropica* 40: 550-558.
- INEGI, 1993. Carta edafológica Tuxtla Gutiérrez. Hoja E15-11. Escala 1:250 000. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. Aguascalientes, Aguascalientes, México.
- IUCN, 2001. Categorías y criterios de la Lista Roja de la IUCN. Versión 3.1. Comisión de supervivencia de especies de la IUCN. IUCN, Gland, Switzerland. Ii +33 pp.  
[www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org).
- Lázaro-Zermeño, J. M. 2002. Dinámica poblacional de *Dioon merolae* De Luca, Sabato y Vázquez-Torres (Zamiaceae) en dos sitios de la Depresión Central de Chiapas, México. Tesis de Licenciatura. Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas. Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México. 99 pp.
- Lázaro-Zermeño, J. M., González-Espinosa, M., Mendoza, A., Martínez-Ramos, M. y P. F. Quintana-Ascencio. 2011. Individual growth, reproduction and population dynamics of *Dioon merolae* (Zamiaceae) under different leaf harvest histories in central Chiapas, México. *Forest Ecology and Management* 261: 427-439.
- Lee, T. D. y F. A. Bazzaz. 1980. Effects of defoliation and competition on growth and reproduction in the annual plant *Abutilon theophrasti*. *Journal of Ecology* 68: 813-821.
- López-Hoffman, L., Monroe, I. E., Narváez, E., Martínez-Ramos, M. y D. Ackerly. 2006. Sustainability of mangrove harvesting: How do harvesters' perceptions differ from ecological analysis? *Ecology and Society* 11 (2): 14.  
<http://www.ecologyandsociety.org/vol11/iss2/art14/>

- López-Toledo, L. A. 2003. Recuperación funcional y demográfica post-defoliación en plantas: el caso de palmas xate (*Chamaedorea elegans* y *Ch. elongata*). Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México. México, México. 150 pp.
- Marquis, R. J. 1984. Leaf herbivores decrease fitness of a tropical plant. *Science* 226: 537-539.
- Marshall, E., Schreckenberg, K. y A. C. Newton. 2006. Comercialización de productos forestales no maderables. Centro Mundial de Vigilancia de la Conservación del PNUMA, Cambridge, UK. 148 pp.
- Martínez-Ballesté, A., Martorell, C., Martínez-Ramos, M. y J. Caballero N. 2006. Applying retrospective demographic model to assess sustainable use: the Maya management of Xa'an Palms. *Ecology and Society* 10: 17-36.
- Mendoza, A., Piñero D. y J. Sarukhán. 1987. Effects of experimental defoliation on growth, reproduction and survival of *Astrocarium mexicanum*. *Journal of Ecology* 75: 545-554.
- Miranda, F. 1952. La vegetación de Chiapas. Tomo I y II. Talleres gráficos del gobierno del estado de Chiapas, Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México.
- Mooney, H. A. 1972. The carbon balance of plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 3: 315-346.
- Montagnini, F. y C. F. Jordan. 2005. Tropical forest ecology. The basis for conservation and management. Springer, Berlin, Alemania. 295 pp.
- Negrón-Ortiz, V. y G. J. Breckon. 1989. Population structure in *Zamia debilis* (Zamiaceae): I. Size classes, leaf phenology, and leaf turnover. *American Journal of Botany* 76: 891-900.

- Negrón-Ortiz, V. y D. L. Gorchoy. 2000. Effects of fire season and postfire herbivory on the cycad *Zamia pumila* (Zamiaceae) in slash pine savanna, Everglades National Park, Florida. *International Journal of Plant Sciences* 161: 659-669.
- Nepstad, D. C. y S. Schwartzman. 1992. Non-timber product extraction from tropical forest. Evaluation of a conservation and development strategy. *Advances in Economic Botany*. 9: vii-xii.
- Oyama, K. y A. Mendoza. 1990. Effects of defoliation on growth, reproduction and survival of a Neotropical dioecious palm, *Chamaedorea tepejilote*. *Biotropica* 22: 119-123.
- Pérez-Farrera, M. A. y A. P. Vovides P. 2006. The ceremonial use of the threatened “espadaña” cycad (*Dioon merolae*, Zamiaceae) by a community of the Central Depression of Chiapas, Mexico. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 78: 107-113.
- Pérez-Farrera, M. A., Vovides P., A. P., Octavio-Aguilar, P., González-Astorga, J., de la Cruz-Rodríguez, J., Hernández -Jonapá, R. y S. Maza Villalobos-Méndez. 2006a. Demography of the cycad *Ceratozamia mirandae* (Zamiaceae) under disturbed and undisturbed conditions in a biosphere reserve of Mexico. *Plant Ecology* 187: 97-108
- Pinard, M. 1993. Impacts of stem harvesting on populations of *Iriartea deltoidea* (Palmae) in an extractive reserve in Acre, Brazil. *Biotropica* 25: 2-14.
- Ramírez-Ramírez, F. 2005. La palma mayán (*Chamaedorea hooperiana* Hodel): situación actual y evaluación de los efectos de la cosecha de hojas en la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas, Veracruz. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México. México, México. 156 pp.

- Retuerto, R., Rodríguez-Roiloa, S., Fernández-Lerma, B. y J. R. Obeso. 2003. Respuestas compensatorias de plantas en situaciones de estrés. *Ecosistemas* 12: 1-7.
- Salomé-Castañeda, E. 2009. Parámetros demográficos de *Dioon spinulosum* Dyer & Eichler (Zamiaceae), en San Miguel Soyaltepec, Oaxaca. Tesis de Maestría. Instituto de Ecología A. C. Xalapa, Veracruz, México. 129 pp.
- Sánchez-Ramos, G., Reyes-Castillo, P., Mora Olivo, A. y J. G. Martínez-Ávalos. 2010. Estudio de la herbivoría de la palma camedor (*Chamaedorea radicalis*) Mart., en la Sierra Madre Oriental de Tamaulipas, México. *Acta Zoológica Mexicana nueva serie* 26: 153-172.
- Schoonhoven, L. M., van Loon, J. J. A. y M. Dicke. 2005. *Insect-plant biology*. Oxford University Press, Oxford, UK. 421 pp.
- Southgate, D. 1998. *Tropical forest conservation. An economic assessment of the alternative in Latin America*. Oxford University Press, Oxford, New York, USA. 175 pp.
- SPSS. 1997. *SPSS Advanced statistics 7.5*. SPSS Inc., Chicago, IL, USA. 579 pp.
- Stevenson, D. W., Vovides, A. P. y J. Chemnick. 2003. *Regional Overview: New world*. En: Donaldson, J. S. (Ed.). *Cycads status survey and conservation action plan*. Gland, Switzerland. pp. 31-38.
- Stinner, B. R., y W. G. Abrahamson. 1979. Energetics of the *Solidago canadensis*-stem gall insect-parasitoid guild interaction. *Ecology* 60: 918-926.
- Svenning, J. y M. J. Macía. 2002. Harvesting of *Geonoma macrostachys* Mart. leaves for thatch: an exploration of sustainability. *Forest Ecology and Management* 167: 251-262.



- Tang, W. 1990. Reproduction in the cycad *Zamia pumila* in a fire-climax habitat: an eight-year study. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 117: 368-374.
- Thomas, P.R. y M. W. Donald. 2001. How experimental defoliation and leaf height affect growth and reproduction in *Trillium grandiflorum*. *Journal of the Torrey Botanical Society* 128: 393-399.
- Ticktin, T., Nantel, P., Ramírez, F. y T. Johns. 2002. Effects of variation on harvesting limits for non timber forest species in Mexico. *Conservation Biology* 16: 691-705.
- Ticktin, T. 2005. Applying a metapopulation framework to the management and conservation of a non-timber forest species. *Forest Ecology and Management* 206: 249-261.
- Trumble, J. T., Kolodny-Hirsch, D. M. y I. P. Ting. 1993. Plant compensation for arthropod herbivory. *Annual Review of Entomology* 38: 93-119.
- Valdez, U. 2009. La flor de espadaña en Terán: ofrenda de los hojeros a la Santa Cruz. Universidad Politécnica de Chiapas, Chiapas, México. 66 pp.
- Vanderklein, D. W. y P. B. Reich. 1999. The effect of defoliation intensity and history on photosynthesis, growth and carbon reserves of two conifers with contrasting leaf lifespan and growth habits. *New Phytologist* 144: 121-132.
- von Ende, C.N. 2001. Repeated-measures analysis: growth and other time-dependent measures. En: S.M. Scheiner y J. Gurevitch (Eds.). *Design and Analysis of Ecological Experiments*. Oxford University Press, New York, NY, USA. pp. 134-157.
- Vovides, A. P., Etherington, J. R., Quentin-Dresser, P., Groenhof, A., Iglesias, C. y J. Flores-Ramírez. 2002. CAM-cycling in the cycad *Dioon edule* Lindl. in its natural

- tropical deciduous forest habitat in central Veracruz, México. *Botanical Journal of the Linnean Society*. 138: 155-162.
- Vovides, A. P., Pérez-Farrera, M. A. y C. Iglesias. 2011. Cycad propagation by rural nurseries in Mexico as an alternative conservation strategy: 20 years on. *Kew Bulletin* 65: 1-8.
- Williams, G. C. 1975. *Sex and evolution*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA. 210 pp.
- Zuidema, P.A., de Kroon, H. y M. J. A. Werger. 2007. Testing sustainability by prospective and retrospective demographic analyses: evaluation for palm leaf harvest. *Ecological Applications* 17: 118-128.

## 7. Cuadros y figuras

Cuadro 1. Análisis de varianza de medidas repetidas para (a) el número de hojas producidas, (b) longitud de la hoja, (c) área foliar y (d) crecimiento del tallo en adultos de *Dioon merolae* bajo cuatro tratamientos de defoliación. En cada caso se consideró el tratamiento como factor para efectos inter-sujetos, el tiempo como factor para efectos intra-sujetos y la altura inicial (transformada a su logaritmo natural) como covariable.

Fuente de variación	g. l.	CM	<i>F</i>	<i>P</i>
A. Hojas producidas				
Efectos intra-sujetos				
Tiempo	1	22.69	3.39	0.074
Ln altura inicial × Tiempo	1	16.95	2.54	0.120
Tratamiento × Tiempo	3	16.37	2.44	0.080
Error	34	6.68		
Efectos inter-sujetos				
Ln altura inicial	1	9.13	3.02	0.091
Tratamiento	3	0.62	0.20	0.892
Error	34	3.02		
B. Longitud de la hoja				
Efectos intra-sujetos				
Tiempo	1	0.004	0.91	0.347
Ln altura inicial × Tiempo	1	0.005	1.03	0.318
Tratamiento × Tiempo	3	0.011	2.35	0.089
Error	34	0.005		
Efectos inter-sujetos				
Ln altura inicial	1	0.03	0.84	0.365
Tratamiento	3	0.09	2.65	0.065
Error	34	0.04		

### C. Area foliar

Efectos intra-sujetos				
Tiempo	1	0.01	0.52	0.477
Ln altura inicial × Tiempo	1	0.01	0.62	0.435
Tratamiento × Tiempo	3	0.05	1.81	0.165
Error	34	0.03		
Efectos inter-sujetos				
Ln altura inicial	1	0.03	0.22	0.639
Tratamiento	3	0.29	2.41	0.084
Error	34	0.12		

### D. Crecimiento del tallo

Efectos intra-sujetos				
Tiempo	1	0.02	0.05	0.821
Ln altura inicial × Tiempo	1	0.20	0.41	0.525
Tratamiento × Tiempo	3	0.43	0.91	0.445
Error	34	0.47		
Efectos inter-sujetos				
Ln altura inicial	1	0.04	0.09	0.760
Tratamiento	3	0.59	1.37	0.269
Error	34	0.43		

---

Cuadro 2. Efecto acumulativo de tratamientos de defoliación en 2007-2009 sobre (a) número de hojas producidas, (b) longitud de la hoja, (c) área foliar y (d) crecimiento del tallo de individuos de *Dioon merolae* bajo cuatro tratamientos de defoliación evaluado con un análisis de covarianza con un criterio de clasificación. En cada caso se consideró el tratamiento como factor fijo y la altura inicial (ln) como covariable.

Fuente de variación	g. l.	SC	F	P
A. Hojas producidas				
	1			
Ln altura inicial		7.19	4.06	0.052
Tratamiento	3	4.33	0.81	0.494
Error	34	60.26		
Total	39			
B. Longitud de la hoja				
	1	0.01	0.26	0.610
Ln altura inicial				
Tratamiento	3	0.23	3.67	0.022
Error	34	0.71		
Total	39			
C. Área foliar/hoja				
	1			
Ln altura inicial		0.01	0.009	0.925
Tratamiento	3	0.83	3.29	0.032
Error	34	2.85		
Total	39			
D. Crecimiento del tallo				
	1	0.34	0.88	0.355
Ln altura inicial				
Tratamiento	3	0.95	0.83	0.488
Error	34	13.05		
Total	39			

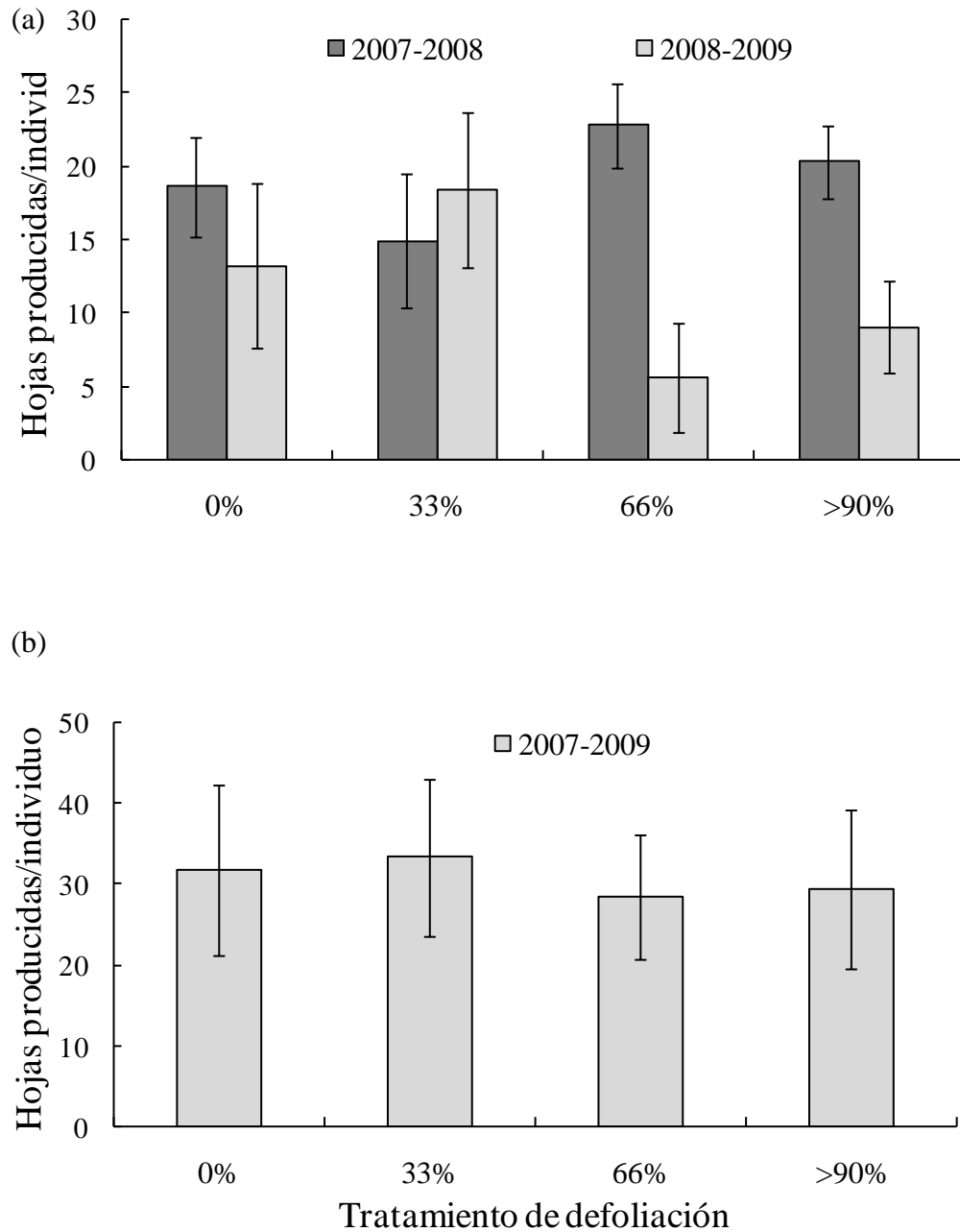


Figura 1. Efecto de la defoliación sobre (a) el número de hojas producidas en 2007-2008 y 2008-2009 y (b) el número de hojas producidas en 2007-2009 en individuos de *Dioon merolae* de la Depresión Central de Chiapas, México. La altura de las barras representa la media y las líneas verticales indican  $\pm 1$  error estándar.

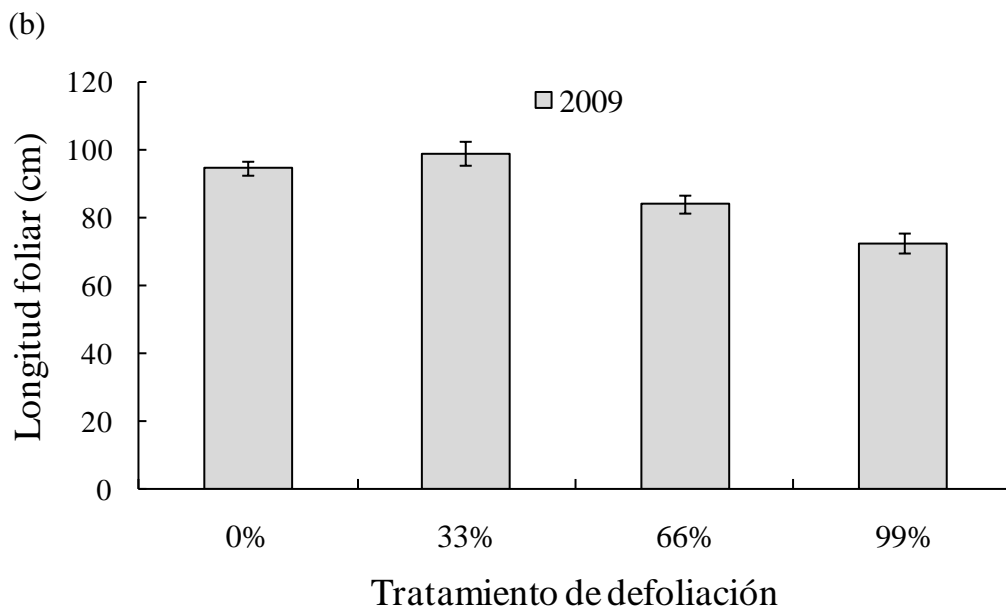
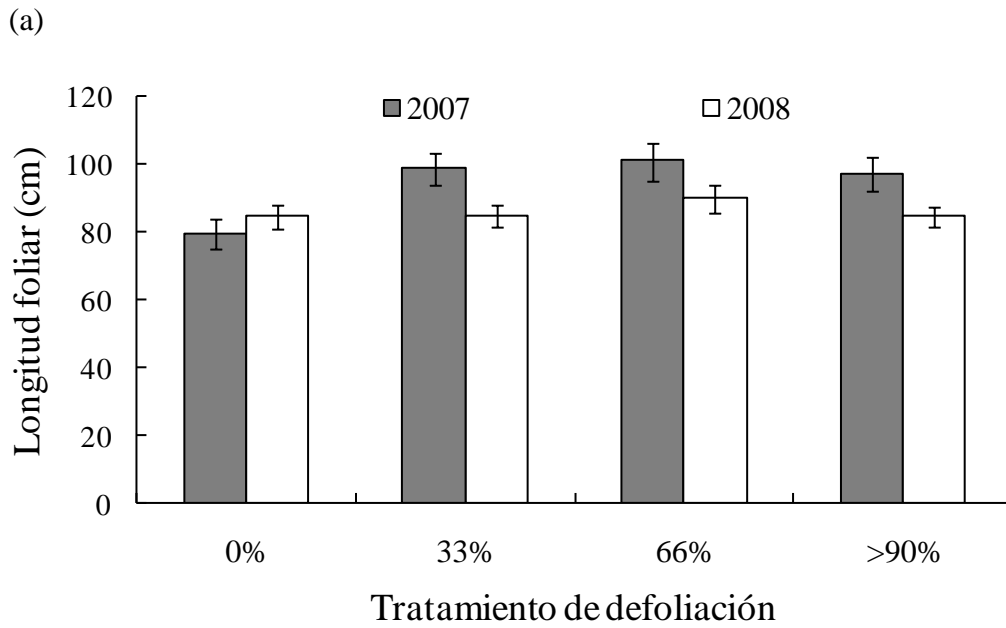


Figura 2. Efecto de la defoliación sobre la longitud de las hojas producidas (a) en 2008 y (b) en 2009, en individuos de *Dioon merolae* de la Depresión Central de Chiapas, México. La longitud de las hojas en el año 2007 se presenta como referencia del tamaño previo a las defoliaciones experimentales. La altura de las barras representa la media y las líneas verticales indican  $\pm 1$  error estándar.

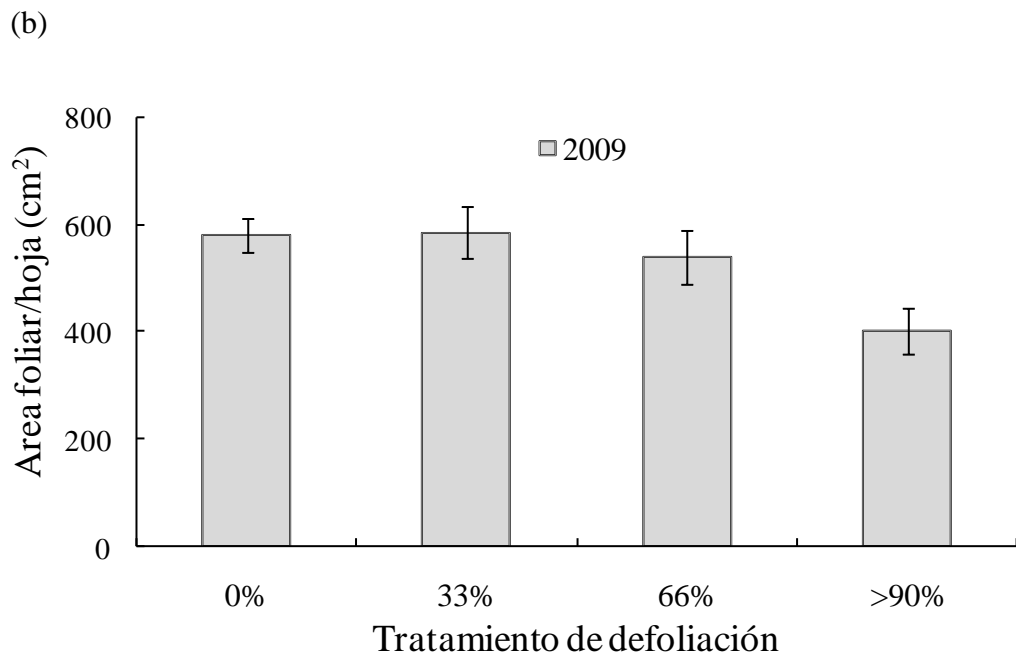
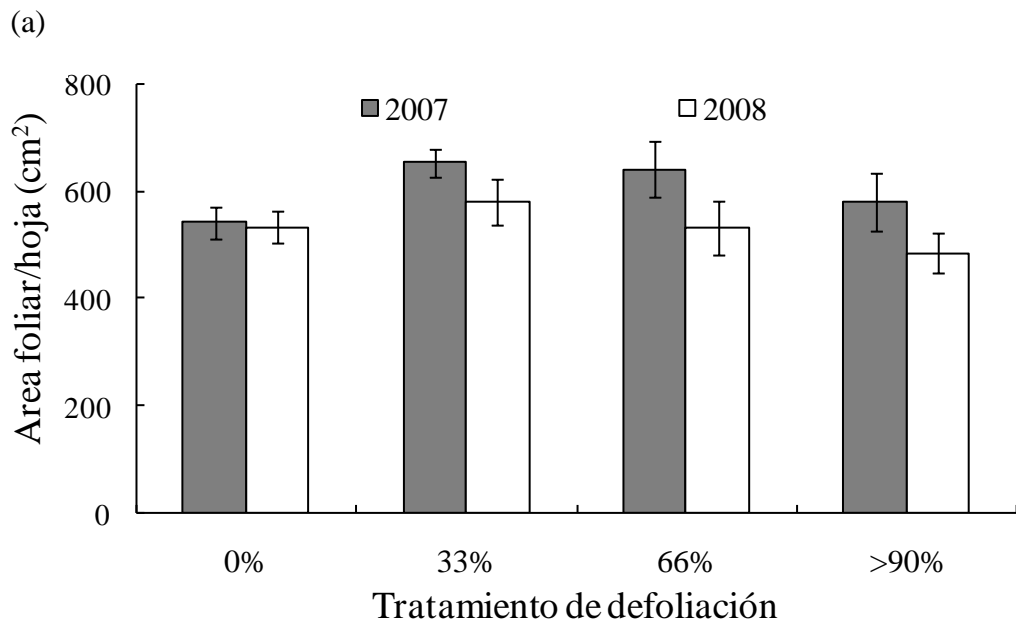


Figura 3. Efecto de la defoliación sobre el área foliar por hoja (a) en 2008 y (b) en 2009 en individuos de *Dioon merolae* de la Depresión Central de Chiapas, México. El área foliar en el año 2007 se presenta como referencia del tamaño previo a las defoliaciones experimentales. La altura de las barras representa la media y las líneas verticales indican  $\pm$  1 error estándar.



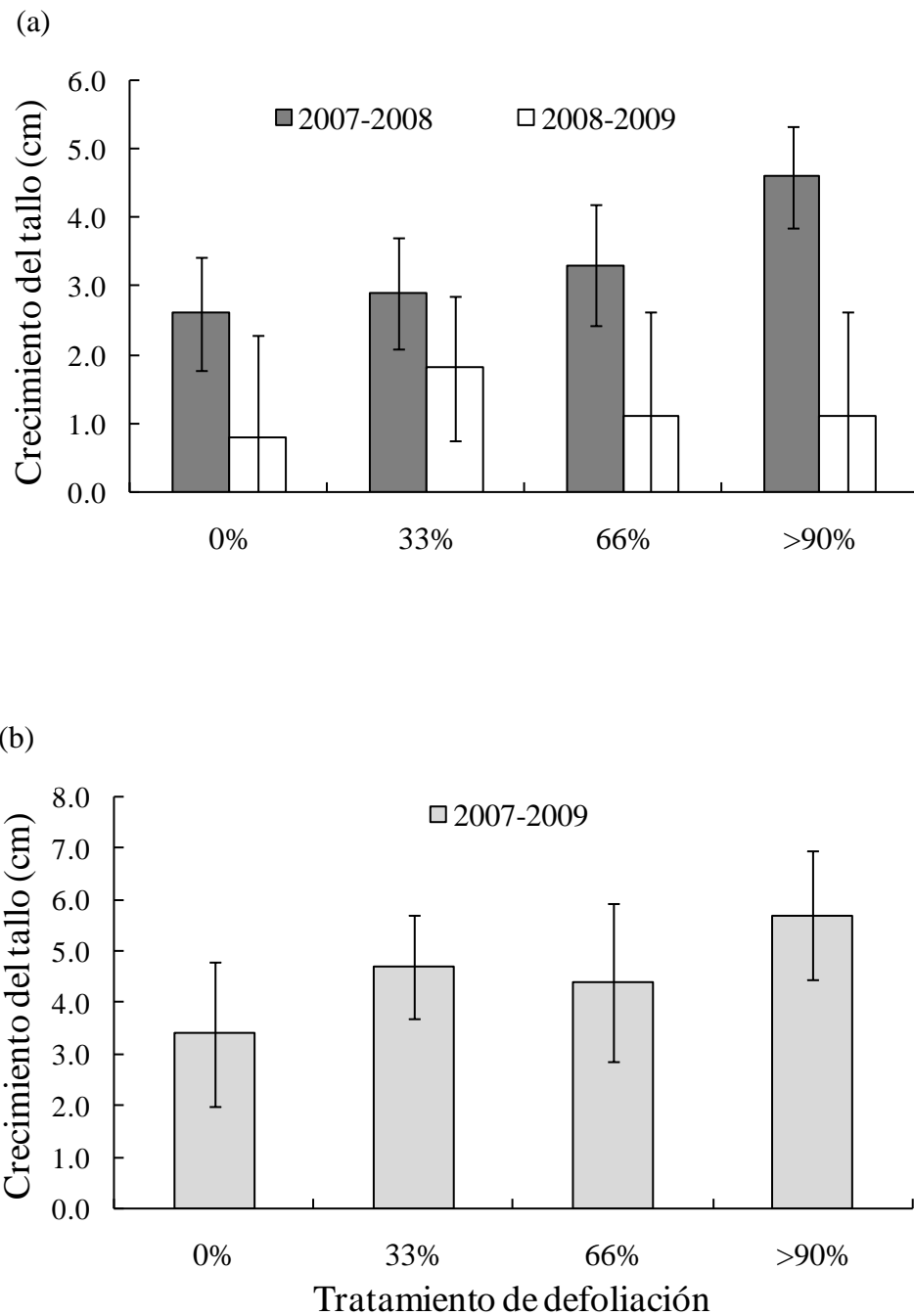


Figura 4. Efecto de la defoliación sobre el crecimiento promedio del tallo durante (a) los periodos 2007-2008 y 2008-2009 y (b) durante el periodo 2007-2009 en individuos de *Dioon merolae* de la Depresión Central de Chiapas, México. La altura de las barras representa la media y las líneas verticales indican  $\pm 1$  error estándar.

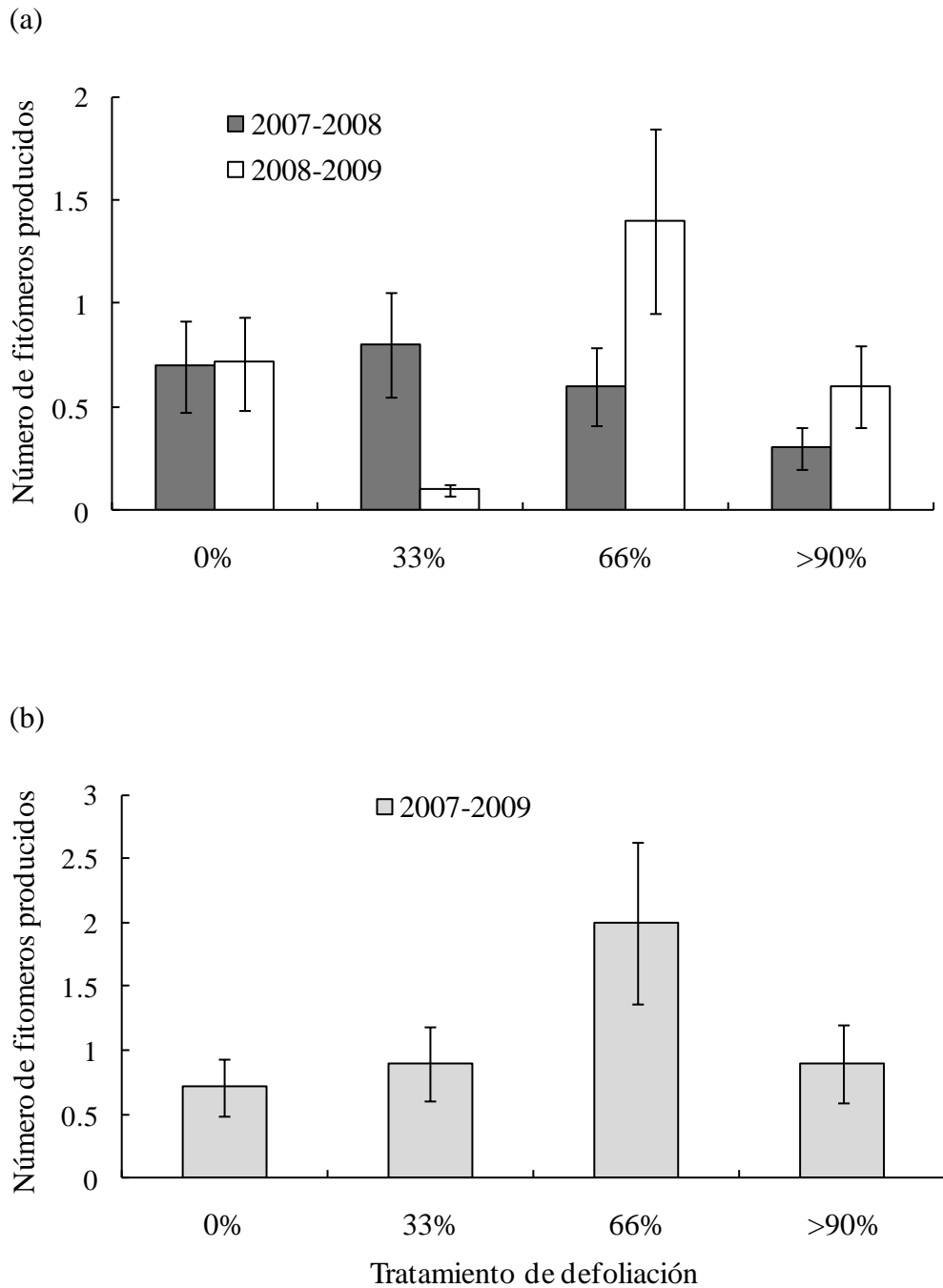


Figura 5. Efecto de la defoliación sobre el número de fitómeros producidos (a) en los periodos 2007-2008 y 2007-2008 y (b) en el periodo 2007-2009 por individuos de *Dioon merolae* de la Depresión Central de Chiapas, México. La altura de las barras representa la media y las líneas verticales indican  $\pm 1$  error estándar.

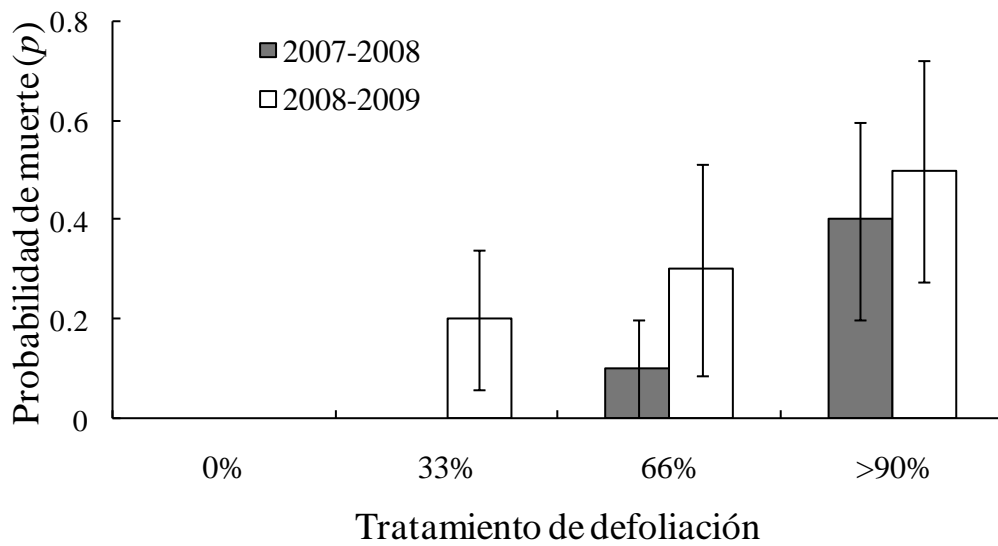


Figura 6. Probabilidad de muerte de fitómeros durante los periodos de defoliación experimental 2007-2008 y 2008-2009 en individuos de *Dioon merolae* de la Depresión Central de Chiapas, México. La altura de las barras representa la media y las líneas verticales indican  $\pm 1$  error estándar.

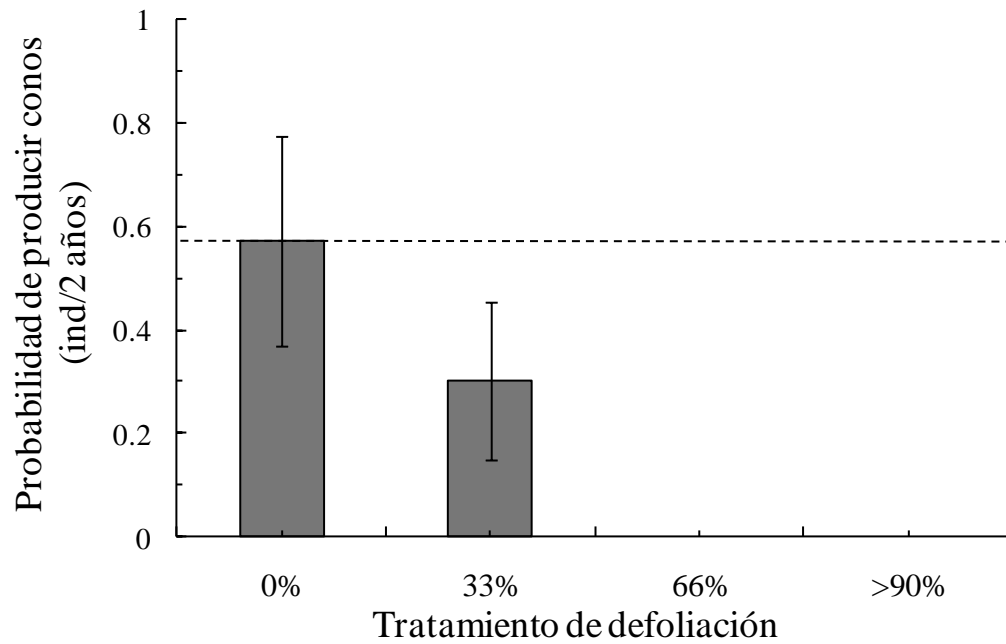


Figura 7. Producción de conos (media  $\pm$  1 e.e.) en dos años (2007-2009). La línea punteada representa la compensación estimada con respecto al tratamiento testigo.

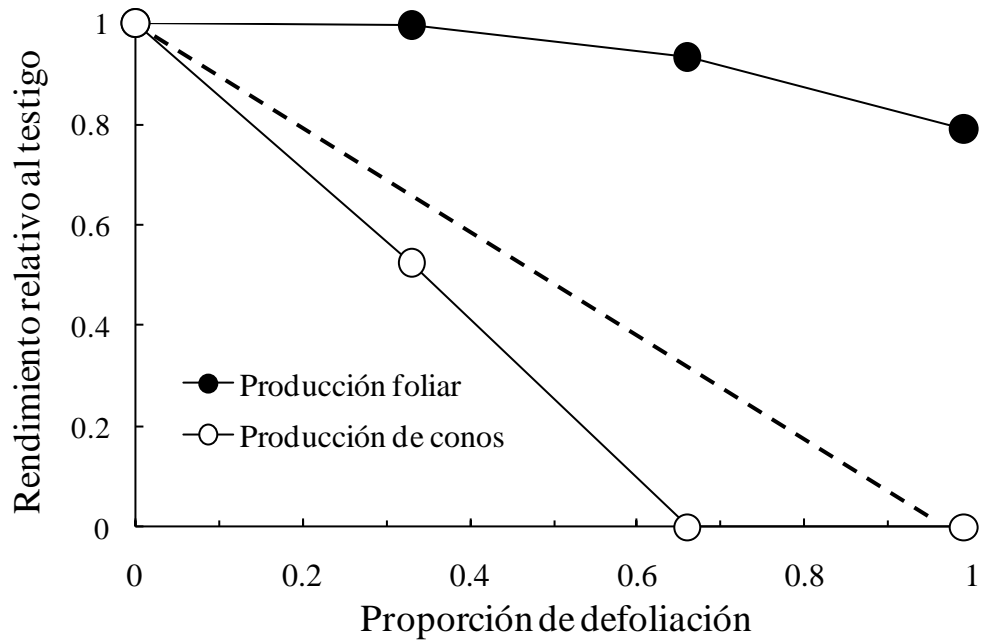


Figura 8. Respuesta de la producción foliar y producción de conos a las diferentes proporciones de defoliación para individuos de *D. merolae*. La línea punteada diagonal representa la reducción proporcional.

## DISCUSIÓN GENERAL

En este trabajo se describe la práctica de aprovechamiento tradicional de las hojas de *Dioon merolae* (Zamiaceae), una especie de vida muy larga, y se analizan sus consecuencias sobre el desempeño individual y la persistencia de sus poblaciones en la Depresión Central de Chiapas con base en los resultados de un detallado estudio demográfico de cinco años de duración y de un estudio experimental de defoliación evaluada al cabo de dos años. Si bien los resultados de este estudio concentran información obtenida mayormente desde 2004, la autora cuenta con datos cuantitativos y observaciones sobre las mismas poblaciones de *D. merolae* obtenidos desde 1997. Se partió de identificar y evaluar con gran precisión la intensidad de la práctica tradicional de cosecha de hojas. Esta actividad está asociada a una ceremonia revivida desde hace poco menos de un siglo, pero que posiblemente tiene orígenes prehispánicos (Pérez Farrera y Vovides 2006). Para ello se participó en la cosecha de hojas y se realizaron entrevistas no estructuradas a numerosos peregrinos participantes (ca. 80 personas), miembros de la etnia zoque residentes en Terán y Suchiapa (Chiapas). Por otra parte, desde 1997 se realizaron observaciones para documentar el mayor número posible de aspectos sobre la historia natural de la especie en estudio. Esta información detallada, en su oportunidad, permitió diseñar y luego interpretar los estudios sobre la dinámica poblacional, sobre el desempeño individual de acuerdo al régimen histórico de cosecha y de los resultantes del experimento sobre intensidades de cosecha de hojas.

Los resultados muestran que cuando la defoliación es severa y continuada, se modifican la estructura poblacional, el crecimiento, la reproducción, y en menor grado, la supervivencia. Hasta hace veinte años los estudios realizados con poblaciones de *D. merolae* describieron

someramente algunos aspectos de la ecología y distribución de la especie y sus usos en la Depresión Central de Chiapas (Palacios-Espinosa 1990; Rzedowski 1991; Palacios-Espinosa y Cabrera-Cachón 1997; Valdez 2009). Recientemente, Pérez-Farrera y Vovides (2006) detallaron el uso de las hojas de *D. merolae* para hacer ofrendas como parte de una festividad, proponiendo, a partir de la posibilidad de cosechas anuales no decrecientes, que éstas no afectan el desempeño individual y la persistencia de las poblaciones. El presente estudio, realizado entre 2004 y 2008, detectó patrones de respuesta individual y poblacional a la cosecha anual de hojas de *D. merolae* que eran desconocidos y sienta nuevas bases para definir y aplicar prácticas de manejo sustentable.

#### *Dinámica poblacional de Dioon merolae*

Las plantas que tienen un ciclo de vida largo por lo general presentan poblaciones en las cuales las plántulas y los individuos jóvenes son abundantes y los adultos son más bien escasos (Negrón-Ortiz y Breckon 1989; Pérez-Farrera *et al.* 2000; Olmsted y Álvarez-Buylla 1995; García 2003; Rodríguez-Buriticá *et al.* 2005; Yáñez-Espinosa y Sosa-Sosa 2007). La historia natural de *Dioon merolae* se documentó con observaciones de campo iniciadas esporádicamente en 1997, y de manera continua y sistemática entre 2004 y 2008, en varias poblaciones ubicadas en el municipio de Jiquipilas, Chiapas (Capítulo I). A partir de 2004 las observaciones se concentraron mayormente en una de las poblaciones con mayor número de individuos (170 individuos/ha) y con bajo impacto por actividades humanas, en la que todos los estadios fenológicos estuvieron bien representados. El bajo reclutamiento de *D. merolae* en el pasado puede ser uno de los factores que han determinado los cambios observados en la estructura poblacional actual (otros factores podrían incluir sequías extremas, saqueo, patógenos o incendios moderados rasantes), ya

que el número de reclutas en la estructura de tamaños que permitió predecir un modelo matricial (véase abajo), resultó mayor que el observado en el sitio anualmente defoliado. Lo anterior podría incrementar el riesgo de extinción de esta especie endémica de distribución restringida, como ocurre con *D. caputoi* en cuyas poblaciones predominan los individuos adultos (Cabrera-Toledo 2009).

A partir de los modelos matriciales de proyección poblacional utilizados para la estimación de la tasa finita de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ) en cada una de las tres poblaciones de *D. merolae*, se encontró que las tasas fueron similares entre las tres poblaciones en cualquiera de los años y sus valores se mantuvieron cercanos o ligeramente arriba de la unidad. Los valores de elasticidad sumados para cada proceso demográfico, crecimiento (G), permanencia (S) y fecundidad (F), fueron similares a los obtenidos en otras especies de *Zamiaceae* (Negrón-Ortiz *et al.* 1996; Raimondo y Donaldson 2003; Aguirre-Fey 2004; Pérez-Farrera *et al.* 2006; Octavio-Aguilar *et al.* 2008; Cabrera-Toledo 2009; Salomé-Castañeda 2009). El valor de elasticidad correspondiente indicó que la supervivencia es el atributo que más contribuye al valor de  $\lambda$ , en algunos casos con más de 98%, seguido del crecimiento y la reproducción, que siempre es menor a 4.0% (Capítulo II). En cambio, los atributos individuales más afectados por la defoliación son el crecimiento y la reproducción, y por último la supervivencia, que muestra poco detrimento tanto por la cosecha anual de hojas como por la defoliación experimental. Los valores de reproducción individual fueron menores en el sitio donde las plantas adultas son defoliadas anualmente. Al parecer, los individuos que han sido sometidos a la defoliación continua durante más de 50 años han mostrado capacidad para recuperar el tejido fotosintético removido, lo cual se asocia con valores de  $\lambda$  cercanos a la unidad. No obstante, la escasez de semillas, plántulas



e individuos jóvenes (brinzales) en la población defoliada anualmente permiten suponer que el reclutamiento ocurrido durante al menos los últimos 50 años fue bajo, al igual que la transición de plántulas a brinzales y de brinzales a juveniles. Pérez-Farrera *et al.* (2006) reportaron en dos poblaciones de *Ceratozamia mirandae* dentro de la Reserva de la Biosfera La Sepultura que los valores de elasticidad sumados para la fecundidad, en ambas poblaciones, contribuyen con más de 16% al valor de  $\lambda$ ; sin embargo, los valores obtenidos en ese estudio están por debajo (0.96) o ligeramente arriba de la unidad (1.05), lo cual indica que la permanencia es el atributo demográfico en *D. merolae* que aporta más al valor de  $\lambda$  y que el valor de los otros dos procesos demográficos (crecimiento y fecundidad) puede variar sin repercusión sobre el valor de  $\lambda$ . La práctica de cosechar hojas anualmente ocasiona que el crecimiento y la reproducción individual se depriman y el análisis matricial no parecer ser suficientemente sensible para relacionar estas reducciones con la dinámica poblacional debido a la alta influencia de la supervivencia sobre  $\lambda$  en una especie tan longeva como *D. merolae*. Un caso similar es el de *Borderea chouardii*, una especie de larga vida que en un lapso de 100 años muestra que el escaso reclutamiento observado no afecta la  $\lambda$  debido a la baja mortalidad de la especie (García 2003).

La presencia de tallos basales (fitómeros que alcanzan más de 5 cm de longitud) en el tallo principal fue caracterizada por primera vez para esta especie y se estableció que si bien es una forma de propagación, de manera natural no se desprenden de la planta madre para establecerse por separado. Se observó que la mayoría de los fitómeros mueren poco después de ser producidos (al cabo de dos años o menos), sin influir aparentemente en el desempeño de la planta. Cuando algunos de ellos se convierten en tallos, unidos en la base a otros tallos mayores, con su respectiva copa de hojas, incrementan la superficie de tejido

fotosintético del individuo y pueden contribuir con una mayor producción de conos, como ocurre en *Ceratozamia mirandae* (Pérez-Farrera *et al.* 2006). Patrones similares en la producción y muerte de fitómeros basales se han reportado para la especie africana *Encephalartos cycadifolius* (Raimondo y Donaldson 2003). Para *D. merolae* se desconoce si la mortalidad está relacionada con las condiciones lumínicas o con el vigor de la planta.

#### *Fragmentación del hábitat y conservación de la especie*

Las poblaciones de *D. merolae* muestran una mayor densidad que otras especies del género, así como una alta diversidad genética (González-Astorga *et al.* 2008; Flores-Vázquez 2008). Cabrera-Toledo (2009) ha documentado en cuatro poblaciones de *D. caputoi* que la diversidad genética es alta a pesar del reducido tamaño de la población estudiada (20 ind/ha), y sugiere que la fragmentación de las poblaciones y el hábitat no parecen afectar la diversidad genética debido a que el área en la cual se distribuyen ya es pequeña. Para el caso de *D. merolae* también se reporta una alta diversidad genética pero con mayor número individuos en cada población (Cabrera-Toledo 2009). Las implicaciones de lo anterior respecto a la conservación de las especies deben tomarse con cautela, ya que si bien ambas especies cuentan con alta diversidad genética, la presión de los daños asociados a la defoliación anual, el pisoteo de plántulas, los incendios rasantes, la ganadería extensiva y los saqueos esporádicos, han reducido los adultos reproductivos de *D. merolae* en las poblaciones de la Depresión Central y la Sierra Madre de Chiapas. Por tratarse de una especie de vida muy larga, dicha disminución modifica la estructura poblacional y el reclutamiento, con ello a la postre puede verse limitada la capacidad de las poblaciones para mantenerse demográficamente viables (Billington 1991; Doak y Morris 1999; García 2003; Picó y Quintana-Ascencio 2005). Asimismo, la fragmentación del hábitat, además de

causar el distanciamiento entre individuos, puede provocar la disminución de los polinizadores y dispersores por limitación de recursos para mantener sus poblaciones, con la consecuencia de que las poblaciones de *D. merolae* aisladas pueden ser más vulnerables a la extinción local y a los efectos de la deriva genética y la endogamia (Lande 1988; Soulé *et al.* 1992; Álvarez-Buylla *et al.* 1996; Young *et al.* 1996; González 2004; Picó y Quintana-Ascencio 2005).

Los ambientes donde se distribuyen las especies del género *Dioon* presentan suelos someros y pedregosos, son pobres en nutrimentos y tienen una baja precipitación anual (Vovides 1990; Yáñez-Espinosa y Sosa-Sosa 2007; Lázaro-Zermeño *et al.* 2011). El menor tamaño de las poblaciones de *D. merolae* respecto al de otras especies del género (Vovides 1990; Salomé-Castañeda 2009) posiblemente se relacione con factores como el uso del suelo y prácticas asociadas, la competencia con otras especies y la limitación por dispersión de semillas. Aunque la probabilidad de muerte de *D. merolae* disminuye conforme incrementa la longitud del tallo, el pastoreo y los incendios ocasionales son factores que pueden influir en la supervivencia de individuos de tallas pequeñas (Pérez-Farrera *et al.* 2006; Flores-Vázquez *et al.* en prensa) o adultos (Sinha y Brault 2005); algo similar ha sido reportado para *D. spinulosum* (Salomé-Castañeda 2009), y se observó para una población de *D. merolae* después de un incendio ocurrido en mayo de 2006, en el cual fueron eliminadas algunas semillas, plántulas y juveniles (<15 cm de altura), así como dos individuos reproductivos (ca. 1 m de altura). En el sitio que no ha sido cosechado, los individuos pequeños (tallo <10 cm) de *D. merolae* son relativamente abundantes, en contraste con su escasez en las poblaciones de la misma especie de los Valles Centrales de Oaxaca (Flores-Vázquez 2008); sin embargo, en la población en la que los individuos

adultos son defoliados anualmente, los reclutas son escasos. Lo anterior sugiere que en la Depresión Central de Chiapas la especie puede colonizar sitios cercanos a las plantas madre (Cabrera-Toledo 2009), aunque probablemente sí sufre de competencia con otras especies vegetales principalmente de tipo herbáceo, y que como consecuencia de las distintas historias de uso se modifica la estructura de tamaños.

#### *Práctica tradicional de cosecha de hojas y recuperación del tejido fotosintético*

Los individuos de *D. merolae* son defoliados frecuentemente por larvas de la mariposa *Eumaeus debora*; sin embargo, la remoción de hojas recién producidas no parece perjudicar a los individuos adultos. El experimento de defoliación mostró que la defoliación severa (cuando se retira casi 100% de las hojas totalmente desarrolladas de individuos adultos) es capaz de en tan sólo dos años ocasionar disminución en la longitud de las hojas producidas y disminución en la producción de conos especialmente de conos femeninos, lo cual podría repercutir en la futura producción de semillas y el establecimiento de plántulas. El conocer los patrones de respuesta a la defoliación permite sugerir niveles de cosecha de hojas que no afecten negativamente el crecimiento, la supervivencia y la reproducción de la especie (Rodríguez-Buriticá *et al.* 2005; Pavón *et al.* 2006). En este estudio se encontró que la defoliación severa (>90%) en individuos adultos de *D. merolae* impide que el área foliar inicial se recupere totalmente, ya sea por la disminución en el área o la longitud de las hojas posteriormente producidas, similar a lo encontrado en varias especies de palmas (O'Brien y Kinnaird 1996; Ratsirarson *et al.* 1996; Endress *et al.* 2006; Valverde *et al.* 2006). En *D. merolae* se desconocen los mecanismos fisiológicos subyacentes y su expresión morfológica que permitirían explicar la permanencia de los individuos en la población. Se desconoce si después de la defoliación los recursos almacenados en los tallos y raíces se

emplean en la producción de hojas con efectos negativos sobre la reproducción; sin embargo, se observó que el efecto sobre el componente reproductivo es proporcionalmente más acentuado que el efecto sobre el componente vegetativo (Capítulo III, Fig. 6). Negrón-Ortiz y Gorchov (2000) encontraron que *Zamia pumila* está adaptada a la defoliación; cuando los individuos de esta especie son totalmente defoliados por larvas de *Seirarctia echo*, el número de hojas producidas en la siguiente temporada aumenta (aunque no se ha realizado una evaluación continua de esta respuesta compensatoria a lo largo de múltiples eventos anuales de defoliación severa). Tomando en cuenta que para *D. merolae* la defoliación experimental sólo fue evaluada en dos ciclos (2007-2008 y 2008-2009), no es posible aseverar que defoliaciones completas y por tiempo más prolongado, puedan mantener la producción compensatoria de hojas en *D. merolae*; más bien, con base en la evidencia disponible, es posible interpretar que la defoliación intensa anual puede tener un efecto negativo sobre la reproducción y el crecimiento individual. Es importante considerar, como ha sido reportado para otras *Zamiaceae* (Pérez-Farrera *et al.* 2006), que el tamaño de los individuos de *D. merolae* se relaciona directamente con el área foliar producida, facilitando la recuperación que sigue a la defoliación (quizá por tener mayor cantidad de sustancias de reserva almacenadas en el tallo o raíz). Actualmente, en la población que ha estado sometida a la cosecha de hojas por más de 55 años los individuos adultos de gran tamaño son poco abundantes, con posibles consecuencias demográficas por baja reproducción y escaso reclutamiento futuro (Lázaro-Zermeño *et al.* 2011). En este trabajo se encontró evidencia de que las plantas en etapa reproductiva tienen la capacidad de recuperarse después de una defoliación que no exceda un tercio del total de las hojas. Como ya ha sido descrito para otras especies cuando se las somete a defoliación moderada, las sustancias de reserva en tallos y raíces permiten la recuperación del tejido fotosintético

(Chazdon 1991; Obeso 1993; Retuerto *et al.* 2003). El costo de compensar la defoliación se refleja retrasando el crecimiento, la reproducción, especialmente en individuos femeninos (Kaitaniemi *et al.* 1999; Pellegrino y Musacchio 2006) y en algunos casos, el número y tamaño de hojas e hijuelos (Meyer 1998; Tong *et al.* 2003; Ramírez-Ramírez 2005).

#### *Aportaciones de esta tesis*

En este estudio se obtuvieron los elementos suficientes y necesarios para entender los patrones demográficos de una especie que ha sido sometida a diferentes historias de uso (sin cosecha de hojas, anteriormente cosechada y con cosecha anual de hojas). La cosecha de hojas de *D. merolae* como práctica fundamental de la tradicional peregrinación de la Santa Cruz no había sido evaluada y se suponía que su remoción no tenía efecto negativo sobre el desempeño individual y poblacional. Aunque las hojas no tienen ningún valor comercial, y por tanto no parece haber un riesgo sobre las poblaciones motivado por razones de beneficio económico, además del asociado a la celebración de una ceremonia anual, se encontraron evidencias de que la defoliación excesiva y sostenida sí modifica el crecimiento y reproducción individual y la estructura poblacional de *D. merolae*. Sin embargo, la información obtenida durante los cinco años de este estudio todavía amerita ser ampliada, a la luz de la gran longevidad de la especie y el largo tiempo requerido para detectar respuestas en algunas variables, para dilucidar de manera definitiva los efectos de la cosecha anual de hojas sobre la dinámica poblacional analizada con matrices de transición. Se sugiere que en lo sucesivo la cantidad de hojas cortadas de cada individuo no sobrepase el 50%. Esto hace de suma importancia que mientras se acumule la evidencia requerida para el diseño de un plan de manejo *ad hoc*, bajo la aplicación de un principio precautorio, se integre cuanto antes un plan de manejo y conservación que ya vincule a

todos los actores que participan en la cosecha de hojas. (Joyal 1996; Caballero *et al.* 2001; Ticktin y Johns 2002; Vovides *et al.* 2011).

### *Áreas pendientes de trabajo ecológico*

Para avanzar en el conocimiento sobre el efecto de la defoliación en *D. merolae* se pueden sugerir nuevas líneas de estudio que evalúen el crecimiento poblacional durante un periodo más prolongado (Raimondo y Donaldson 2003), de especial relevancia por tratarse de una especie de muy larga vida (Henschel y Seely 2000). La actividad fotosintética de las hojas remanentes es otro aspecto pendiente de evaluar puesto que se desconoce la relación que hay entre la eficiencia fotosintética y el grado de defoliación, el tamaño, el sexo de los individuos, y el ambiente lumínico donde se desarrollan. Se requiere de experimentación ecológica en condiciones de campo para evaluar la competencia con herbáceas sobre la disponibilidad de agua y nutrientes como un factor que posiblemente influye en el establecimiento de *D. merolae* en las partes bajas de las laderas de los promontorios (*inselbergs*), donde se encuentran suelos más profundos y mayor disponibilidad de recursos. El impacto del disturbio humano, especialmente los efectos que el pastoreo y los incendios ocasionales puedan tener sobre individuos pequeños, debe ser analizado con detalle para hacer las recomendaciones pertinentes en el contexto de las prácticas actuales de uso del suelo en campos agrícolas en barbecho y potreros aledaños a los promontorios con *D. merolae*. Se requiere de estudios que analicen las interacciones de la especie con polinizadores, depredadores y dispersores de las semillas y la competencia de juveniles y adultos por espacio, recursos del suelo y luz con especies arbustivas y arbóreas en las áreas con suelos más profundos y fértiles. Las acciones que pueden adoptarse para mejorar la relación entre las poblaciones de *D. merolae* y los peregrinos *espadañeros* deben incluir no

sólo a los grupos de la etnia zoque y mestizos, sino también a los dueños de las parcelas donde se distribuye la especie y a las autoridades competentes (ambientales, educativas, sin excluir las religiosas) para establecer una estrategia conjunta de gestión integral que permita el aprovechamiento del recurso sin que en ningún caso se afecte la permanencia de las poblaciones.



## LITERATURA CITADA

- Aguirre-Fey, D. 2004. Genética y demografía de *Zamia loddigesii* (Zamiaceae) en el centro de Veracruz. Tesis de Licenciatura. Universidad Veracruzana, Xalapa, Veracruz, México. 69 pp.
- Álvarez-Buylla, E., García-Barrios, R., Lara-Moreno, C. y M. Martínez-Ramos. 1996. Demographic and genetic models in conservation biology: application and perspectives for Tropical Rain Forest tree species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27: 387-421.
- Billington, H. L. 1991. Effect of population size on genetic variation in a dioecious conifer. *Conservation Biology* 5: 115-119.
- Caballero, J., Martínez, A. y V. Gama. 2001. El uso y manejo tradicional de la palma de guano en el área Maya de Yucatán. *Biodiversitas* 39: 1-16.
- Cabrera-Toledo, D. 2009. Biología poblacional de dos cícadas mexicanas con distintos niveles de rareza. Tesis Doctoral. Instituto de Ecología A. C. Xalapa, Veracruz, México. 152 pp.
- Chazdon, R. L. 1991. Effects of leaf and ramet removal on growth and reproduction of *Geonoma congesta*, a clonal understory palm. *Journal of Ecology* 79: 1137-1146.
- Doak, D. F. y W. Morris. 1999. Detecting population-level consequences of ongoing environmental change without long-term monitoring. *Ecology* 80: 1537-1551.
- Endress, B. A., Gorchoy, D. L. y Berry E. J. 2006. Sustainability of a non-timber forest product: effects of alternative leaf harvest practices over six years on yield and demography of the palm *Chamaedorea radicalis*. *Forest Ecology and Management* 234: 181-191.

- Flores-Vázquez, J.C. 2008. Dinámica de las fases tempranas de desarrollo y genética de poblaciones de la cícada *Dioon merolae* en Los Taviches, Oaxaca. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México. México, México. 88 pp.
- Flores-Vázquez, J.C., Valverde, T., y J. L. Lucas-González. How critical are the early life-cycle stages in the population ecology of cycads? A case study with *Dioon merolae* in southeastern Mexico. En prensa: Memoirs of New York Botanical Garden.
- García, M. B. 2003. Demographic viability of a relict population of the critically endangered plant, *Borderea chouardii*. Conservation Biology 17: 1672-1680.
- González, F. 2004. Herbivoría en una gimnosperma endémica de Colombia, *Zamia encephalartoides* (Zamiaceae) por parte de *Eumaeus* (Lepidoptera: Lycaenidae). Revista de la Academia Colombiana de Ciencias 107: 233-242.
- González-Astorga, J., Vergara-Silva, F., Vovides, A.P., Nicolalde-Morejón, F., Cabrera-Toledo, D. y M. A. Pérez-Farrera. 2008. Diversity and genetic structure of three species of *Dioon* Lindl. (Zamiaceae, Cycadales) from the pacific seaboard of Mexico. Biological Journal of the Linnean Society 94: 765-776.
- Henschel, J. R. y M. K. Seely. 2000. Long-term growth patterns of *Welwitschia mirabilis*, a long-lived plant of the Namib Desert (including a bibliography). Plant Ecology 150: 7-26.
- Joyal, E. 1996. The palm has its time: an ethnoecology of *Sabal uresana* in Sonora, Mexico. Economic Botany 50: 446-462.
- Kaitaniemi, P., Neuvonen, S. y T. Nyssönen. 1999. Effects of cumulative defoliations on growth, reproduction, and insect resistance in mountain birch. Ecology 80: 524-532.
- Lande, R. 1988. Genetics and demography in biological conservation. Science 241: 1455-1460.

- Lázaro-Zermeño, J. M., González-Espinosa, M., Mendoza, A., Martínez-Ramos, M. y P. F. Quintana-Ascencio. 2011. Individual growth, reproduction and population dynamics of *Dioon merolae* (Zamiaceae) under different defoliation regimes in central Chiapas, México. *Forest Ecology and Management* 261: 427-439.
- Meyer, G. A. 1998. Pattern of defoliation and its effect on photosynthesis and growth of Goldenrod. *Functional Ecology* 12: 270-279.
- Negrón-Ortiz, V. y G. J. Breckon. 1989. Population structure in *Zamia debilis* (Zamiaceae): I. Size classes, leaf phenology, and leaf turnover. *American Journal of Botany* 76: 891-900.
- Negrón-Ortiz, V. y D. L. Gorchov. 2000. Effects of fire season and post fire herbivory on the cycad *Zamia pumila* (Zamiaceae) in slash pine savanna, Everglades National Park, Florida. *International Journal of Plant Sciences* 161: 659-669.
- Negrón-Ortiz, V., Gorchov, D. L. y G. J. Breckon. 1996. Population structure in *Zamia* (Zamiaceae) in northern Puerto Rico. II. Seed germination and stage structured population projection. *International Journal of Plant Sciences* 157: 605-614.
- Obeso, J. R. 1993. Does defoliation affect reproductive output in herbaceous perennial and woody plants in different ways? *Functional Ecology* 7: 150-155.
- O'Brien, T. G. y M. F. Kinna. 1996. Effect of harvest on leaf development of the Asian palm ***Livistona rotundifolia***. *Conservation Biology* 10: 53-56.
- Octavio-Aguilar, P., González-Astorga, J., y A. P. Vovides. 2008. Population dynamics of the Mexican cycad *Dioon edule* Lindl. (Zamiaceae): life history stages and management. *Botanical Journal of the Linnean Society* 157: 381-391.

- Olmsted, I. y E. R. Álvarez-Buylla. 1995. Sustainable harvesting of tropical trees: demography and matrix models of two palm species in Mexico. *Ecological Applications* 5: 484-500.
- Palacios-Espinosa, E. 1990. Notas preliminares sobre la ecología de *Dioon merolae* De Luca Sabato y Vázquez-Torres (Zamiaceae). *Boletín de Jardines Botánicos de América Latina* 1: 11-12.
- Palacios-Espinosa, E. y T. Cabrera-Cachón. 1997. La flora de las areniscas del Triásico en el oeste de Chiapas y una propuesta para su conservación. *Revista de la Universidad Autónoma de Chiapas. Tercera época.* 1: 29-36.
- Pavón, N. P., Escobar, R., y R. Ortiz-Pulido. 2006. Extracción de hojas de la palma *Brahea dulcis* en una comunidad otomí en Hidalgo, México: efecto sobre algunos parámetros poblacionales. *Interciencia* 31: 57-61.
- Pellegrino, G. y A. Musacchio. 2006. Effects of defoliation on reproductive success in two orchids, *Serapias vomeracea* and *Dactylorhiza sambucina*. *Annales Botanici Fennici* 43: 123-128.
- Pérez-Farrera, M. A., Quintana-Ascencio, P. F., Salvatierra Izaba, B. y A. P. Vovides. 2000. Population dynamics of *Ceratozamia matudai* Lundell (Zamiaceae) in el Triunfo Biosphere Reserve, Chiapas, México. *Journal of the Torrey Botanical Society* 127: 291-299.
- Pérez-Farrera, M. A. y A. P. Vovides. 2006. The ceremonial use of the threatened “*espadaña*” cycad (*Dioon merolae*, Zamiaceae) by a community of the Central Depression of Chiapas, Mexico. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 78: 107-113.

- Pérez-Farrera, M. A., Vovides, A. P., Octavio-Aguilar, P., González-Astorga, J., de la Cruz-Rodríguez, J., Hernández-Jonapá, R. y S. Maza Villalobos-Méndez. 2006. Demography of the cycad *Ceratozamia mirandae* (Zamiaceae) under disturbed and undisturbed conditions in a biosphere reserve of Mexico. *Plant Ecology* 187: 97-108.
- Picó, F. X. y P. F. Quintana-Ascencio. 2005. Análisis de factores demográficos y genéticos para la conservación de poblaciones de plantas en un hábitat fragmentado. *Ecosistemas* 14: 109-115.
- Raimondo, D. C. y J. S. Donaldson. 2003. Responses of cycads with different life histories to the impact of plant collecting: simulation models to determine important life history stages and population recovery times. *Biological Conservation* 111: 345–358.
- Ramírez-Ramírez, F. 2005. La palma mayán (*Chamaedorea hooperiana* Hodel): situación actual y evaluación de los efectos de la cosecha de hojas en la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas, Veracruz. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México. México, México. 156 pp. + Anexo I.
- Ratsirarson, J., Silander Jr., J. A. y A. F. Richard. 1996. Conservation and management of a threatened Madagascar palm species, **Neodypsis decaryi**, Jumelle. *Conservation Biology* 10: 40-52.
- Retuerto, R., Rodríguez-Roiloa, S., Fernández-Lerma, B. y J. R. Obeso. 2003. Respuestas compensatorias de plantas en situaciones de estrés. *Ecosistemas* 12: 1-7.
- Rodríguez-Buriticá, S., Orjuela, M. A. y G. Galeano. 2005. Demography and life history of *Geonoma orbignyana*: an understory palm used as foliage in Colombia. *Forest Ecology and Management* 211: 329-340.
- Rzedowski, J. 1991. El endemismo en la flora fanerogámica mexicana: una apreciación analítica preliminar. *Acta Botánica Mexicana* 15: 47-64.

- Salomé-Castañeda, E. 2009. Parámetros demográficos de *Dioon spinulosum* Dyer & Eichler (Zamiaceae), en San Miguel Soyaltepec, Oaxaca. Tesis de Maestría. Instituto de Ecología A. C. Xalapa, Veracruz, México. 129 pp.
- Sinha, A. y S. Brault. 2005. Assessing sustainability of nontimber forest product extractions: how fire affects sustainability. *Biodiversity and Conservation* 14: 3537-3563.
- Soulé, M. E., Alberts, A. C. y D. T. Bolger. 1992. The effects of habitat fragmentation on chaparral plants and vertebrates. *OIKOS* 63: 39-47.
- Ticktin, T. y T. Johns. 2002. Chinanteco management of *Aechmea magdalenae*: Implications for the use of TEK and TRM in management plans. *Economic Botany* 56: 177-191.
- Tong, Y. F., Lee S.Y. y B. Morton. 2003. Effects of artificial defoliation on growth, reproduction and leaf chemistry of the mangrove *Kandelia candel*. *Journal of Tropical Ecology* 19: 397-406.
- Valdez, U. 2009. La flor de espadaña en Terán: ofrenda de los hojeros a la Santa Cruz. Universidad Politécnica de Chiapas. Chiapas, México. 66 pp.
- Valverde, T., Hernández-Apolinar, M. y S. Mendoza-Amaro. 2006. Effect of the leaf harvesting on the demography of the tropical palm *Chamaedorea elegans* in south-eastern of Mexico. *Journal of Sustainable Forestry* 23: 85-105.
- Vovides, A. P. 1990. Spatial distribution survival and fecundity of *Dioon edule* (Zamiaceae) in a tropical deciduous forest in Veracruz, Mexico with notes on its habitat. *American Journal of Botany* 77: 1532-1543.

- Vovides, A. P., Pérez-Farrera, M. A. y C. Iglesias. 2011. Cycad propagation by rural nurseries in Mexico as an alternative conservation strategy: 20 years on. *Kew Bulletin* 65: 1-8.
- Yáñez-Espinosa, L. y F. Sosa-Sosa. 2007. Population structure of *Dioon purpusii* in Oaxaca, México. *Neotropical Biology and Conservation* 2: 46-54.
- Young, A., Boyle, T. y T. Brown. 1996. The population genetic consequences of habitat fragmentation for plants. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 413-418.