



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

---

# POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Facultad de Ciencias

Dinámica poblacional de *Bursera glabrifolia*  
bajo condiciones de extracción selectiva en  
Jayacatlán, Oaxaca

# T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

**DOCTORA EN CIENCIAS**

P R E S E N T A

MARIANA HERNÁNDEZ APOLINAR

DIRECTORA DE TESIS: DRA. MARÍA TERESA VALVERDE VALDÉS

MÉXICO, D.F.

ABRIL, 2007



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

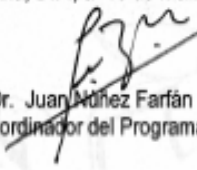
Ing. Leopoldo Silva Gutiérrez  
Director General de Administración Escolar, UNAM  
Presente

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 4 de diciembre del 2006, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de DOCTORA EN CIENCIAS de la alumna **MARIANA HERNÁNDEZ APOLINAR** con número de cuenta **79271084** y número de expediente **3911112**, con la tesis titulada: "**Dinámica poblacional de *Bursera glabrifolia* bajo condiciones de extracción selectiva en Jayacatlán, Oaxaca**", bajo la dirección de la **Dra. María Teresa Valverde Valdés**.

|             |                                   |
|-------------|-----------------------------------|
| Presidente: | Dr. Javier Caballero Nieto        |
| Vocal:      | Dr. Lauro López Mata              |
| Vocal:      | Dr. Carlos Martorell Delgado      |
| Vocal:      | Dr. Raúl García Barrios           |
| Secretario: | Dra. María Teresa Valverde Valdés |
| Suplente:   | Dr. Diego Pérez Salicrup          |
| Suplente:   | Dra. Silvia Elena Purata Velarde  |

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente  
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"  
Cd. Universitaria, D.F., a 16 de marzo del 2007.

  
Dr. Juan Núñez Farfán  
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente del interesado

## RECONOCIMIENTOS

Agradezco la beca otorgada por el Programa de Apoyos para la Superación del Personal Académico (PASPA-DGAPA-UNAM) para la realización de mis estudios de Doctorado. Asimismo, agradezco el apoyo financiero otorgado por la Fundación Ford, el Proyecto de Conservación y Manejo Sustentable de los Recursos Forestales de México (PROCyMAF- CONAFOR) y el Programa de Apoyo a Estudiantes de Posgrado (PAEP-UNAM) con el que fue posible llevar a cabo el trabajo de campo y gabinete de la presente investigación.

Mi Comité Tutorial estuvo conformado por los siguientes profesores:

Dra. María Teresa Valverde Valdés (Tutor Principal). Facultad de Ciencias, UNAM.

Dr. Lauro López Mata, Colegio de Posgraduados.

Dra. Silvia Elena Purata Velarde, People and Plants International.

Dr. Charles M. Peters, Instituto de Botánica Económica, Jardín Botánico de Nueva York.

Mi agradecimiento pleno para este grupo de profesores que siempre estuvo dispuesto a colaborar y a resolver mis dudas a lo largo del desarrollo de esta tesis.

## AGRADECIMIENTOS

Quisiera expresar mi más profundo agradecimiento a las personas involucradas en la asesoría y revisión de esta tesis: Dra. María Teresa Valverde Valdés, Dr. Javier Caballero Nieto, Dr. Lauro López Mata, Dr. Carlos Martorell Delgado, Dr. Raúl García Barrios, Dr. Diego Pérez Salicrup, Dra. Silvia Elena Purata Velarde y Dr. Charles M. Peters, quienes con sus comentarios enriquecieron enormemente este trabajo.

Muy especialmente quisiera agradecer a Tere por aceptar la dirección de esta tesis, por sus enseñanzas, comprensión y cariño, y, por no dejarme caer en los momentos difíciles de mi vida diaria y académica. A Pitis (Silvia Purata) y Chuck (Charles Peters) por haber aceptado mi colaboración en el Proyecto “Conservación y Manejo Sustentable de Madera de Copalillo (*Bursera* sp.) para Uso Artesanal en Oaxaca”. Su manera tan distinta de abordar un tema me ha dejado grandes enseñanzas.

A todos los amigos que me ayudaron en el trabajo de campo: Mark Blackman, Oswaldo Nuñez, Teresa Valverde, Silvia Purata, Charles Peters, Heriberto Aguirre, Pablo Piña, Alejandro Astudillo, Diego Ortega, Carolina Montes, Silvia Castillo, Alicia Hernández, José Antonio Sierra, Paula Zamora, Vania Jiménez, Esteban Benítez, Sandra Smith, Amparo Gaona, Maricarmen León, Ernesto Delgadillo, Ralf de Bos, Marcela y Alaide. Las risas, sarcasmos, comentarios, ideas y anécdotas de este grupo de alta calidad académica y técnica contribuyeron a aligerar las largas horas de trabajo en campo. En campo Vincent, mi perro, también puso su granito en el disfrute de este trabajo. En gabinete siempre conté con el apoyo técnico de Oswaldo Nuñez y Marco Antonio Romero; asimismo, Leticia Merino, Irma Trejo, Consuelo Bonfil, Irene Sánchez y Teresa Pulido me ayudaron con ideas a darle forma a este trabajo.

De manera especial quiero agradecer a los miembros de la Unión de Comunidades Forestales "IXETO" su ayuda en campo y el apoyo logístico brindado, particularmente a Heriberto Aguirre, Irma Pizarro, Flor Hernández, Glicerio Marín y Domingo Juárez. Al Comité de Bienes Comunes de San Juan Bautista Jayacatlán agradezco su colaboración en campo y el apoyo logístico para el desarrollo de la presente investigación. En este último caso, mi amplio agradecimiento a los Señores Joel Alavés, Hilario Alavés, Gregorio Cruz y Ramón Dolores quienes presidieron este Comité durante el desarrollo de la tesis. Al matriarcado de Jovita Cruz por las facilidades prestadas y por la cálida acogida en su hogar.

Finalmente, a los miembros del Grupo de Ecología de Poblaciones y del Laboratorio de Ecología por su apoyo, compañía y amistad brindada.

***A mi familia:***

*Con su cariño y comprensión ustedes han sido un gran soporte en mi vida.*

***A Mark:***

*Por compartir conmigo esta aventura.*

***A los que se fueron:***

*Porque su cortísima presencia dejó un enorme vacío en mi corazón.*

# ÍNDICE

|   | Pág. |
|---|------|
| <b>Reconocimientos</b>  | ii   |
| <b>Agradecimientos</b>  | iii  |
| <b>Resumen</b>  | ix   |
| <b>Abstract</b>   | xi   |
| <br>  |      |
| <b>Introducción</b>   |      |
| ▪ Presentación y objetivos del estudio  | 1    |
| <br>  |      |
| <b>Capítulo I. Marco teórico</b>  |      |
| ▪ Clasificación de los bienes forestales: el caso de la madera para la talla de figuras   | 6    |
| ▪ Manejo forestal sostenible  | 8    |
| ▪ Los modelos matriciales en especies arbóreas  | 12   |
| <br>  |      |
| <b>Capítulo II. Especie y sitio de estudio</b>  |      |
| 1. Especie de estudio   | 22   |
| 1.1 <i>Bursera glabrifolia</i> H.B.K. (Engl.)   | 23   |
| 2. Sitio de estudio   | 23   |
| 2.1 Actividades productivas   | 26   |
| <br>  |      |
| <b>Capítulo III. Demography of <i>Bursera glabrifolia</i>, a tropical tree used for folk woodcrafting in Southern Mexico: an evaluation of its management plan.</b> |      |
| 1. Introduction   | 30   |
| 2. Methods  | 32   |
| 2.1 The studied species   | 32   |
| 2.2 The study site  | 33   |
| 2.3 Field work  | 33   |
| 2.4 Analytical methods  | 34   |
| 3. Results  | 35   |
| 3.1 Individual growth rate  | 35   |
| 3.2 Matrix analysis   | 36   |
| 3.3 Effect of different extractive regimes  | 37   |
| 4. Discussion   | 39   |
| 4.1 Demography  | 39   |
| 4.2 Consequences for management   | 39   |
| 5. Conclusions  | 40   |



**Capítulo IV. Regeneration of *Bursera glabrifolia* in a dry tropical forest subject to antropogenic disturbances: consequences for population dynamics.**

|  |    |
|--|----|
| ▪ Introduction   | 45 |
| ▪ Methods  | 48 |
| ▪ Study site   | 48 |
| ▪ Study species  | 48 |
| ▪ Gap formation and evaluation of canopy openness                      | 50 |
| ▪ Seed germination and seedling establishment                          | 50 |
| ▪ Effect of the different regeneration patterns on population          | 53 |
| ▪ Results  | 55 |
| ▪ Seed germination   | 55 |
| ▪ Seedling establishment   | 55 |
| ▪ Effect of the different regeneration patterns on population dynamics | 59 |
| ▪ Discussion   | 62 |

**Capítulo V. Efecto del manejo forestal en la dinámica del dosel del bosque tropical caducifolio de Jayacatlán, Oaxaca, México.**

|  |     |
|--|-----|
| 1. Introducción  | 71  |
| 2. Métodos   | 74  |
| 2.1 Sitio de estudio   | 74  |
| 2.2 Formación de los claros y su caracterización en tamaño y condiciones ambientales | 75  |
| 2.3 Cálculo de la tasa de cierre en claros   | 77  |
| 2.4 Modelo de dinámica de parches  | 78  |
| 2.5 Efecto de diferentes regímenes de perturbación                                   | 82  |
| 3. Resultados  | 83  |
| 3.1 Tasa de cierre del dosel del bosque  | 83  |
| 3.2 Caracterización microambiental de los diferentes parches                         | 87  |
| 3.3 Efecto de diferentes regímenes de perturbación                                   | 89  |
| 4. Discusión   | 91  |
| 4.1 Tamaño de los claros y tasa de cierre del dosel                                  | 91  |
| 4.2 Dinámica del dosel en el BTC de Jayacatlán                                       | 95  |
| 5. Anexo   | 101 |

**Capítulo VI. Efectos de la extracción selectiva de árboles de *Bursera glabrifolia*: integración de la demografía con la dinámica del paisaje.**

|   |     |
|---|-----|
| 1. Introducción   | 105 |
| 2. Métodos  | 107 |
| 2.1 Demografía de <i>B. glabrifolia</i> en diferentes tipos de parche   | 107 |
| 2.2 Dinámica del paisaje  | 109 |
| 2.3 Dinámica global de la población de <i>B. glabrifolia</i>  | 109 |
| 2.4 La dinámica de la población global de <i>B. glabrifolia</i> y el efecto de diferentes regímenes de perturbación | 112 |

|   |            |
|---|------------|
| 3. Resultados   | 113        |
| 3.1 Demografía de <i>B. glabrifolia</i> específica del tipo de parche   | 113        |
| 3.2 La dinámica de la población global de <i>B. glabrifolia</i> y el efecto de diferentes regímenes de perturbación | 113        |
| 4. Discusión  | 118        |
| <b>Capítulo VII. Discusión general</b>  | <b>125</b> |
| 1. Dinámica poblacional de <i>B. glabrifolia</i> en diferentes parches  | 126        |
| 2. Dinámica de parches y dinámica global para la población de <i>B. glabrifolia</i>                                 | 129        |
| 3. Recomendaciones para el manejo de <i>Bursera glabrifolia</i>   | 130        |

## RESUMEN

En los Valles Centrales de Oaxaca se elaboran figuras talladas de madera conocidas como "alebrijes". La madera de *Bursera glabrifolia* es la materia prima para su manufactura. Desde hace 20 años estas artesanías son de gran importancia en la economía de la región debido a su éxito en el mercado turístico nacional e internacional. En el año 2002, con el propósito de integrar la conservación y el uso de los recursos forestales, se puso en práctica un Plan de Manejo para *B. glabrifolia* en la comunidad de San Juan Bautista Jayacatlán. La presente investigación busca contribuir a la obtención de información biológica sobre dicha especie y complementar el plan de manejo en los siguientes rubros: 1) la descripción demográfica de *B. glabrifolia* en condiciones sin extracción; 2) el monitoreo y evaluación del plan de manejo de este recurso forestal, 3) la evaluación de los cambios en la dinámica poblacional de la especie asociados a las condiciones ambientales que se generan con la extracción selectiva, 4) la evaluación de las tasas de apertura y cierre del dosel causadas por la extracción de árboles de la especie, y 5) la integración de esta información poblacional y de paisaje en un análisis global. Con relación a los primeros dos puntos, los resultados del análisis de las matrices de proyección poblacional muestran una tendencia al crecimiento en la población de *B. glabrifolia* ( $\lambda_{2001-02}=1.14$  y  $\lambda_{2002-03}= 1.04$ ); asimismo, las evaluaciones numéricas realizadas con las matrices de proyección de la población sin extracción (simulando una tasa de extracción similar a la propuesta por el plan de manejo) sugieren que éste es potencialmente sostenible ( $\lambda= 1.09$  con una extracción de ocho árboles por hectárea al año). Referente al tercer inciso, se observó que la dinámica poblacional de *B. glabrifolia* varía en los diferentes ambientes creados por la extracción selectiva, fundamentalmente en lo referente al comportamiento de los estadios tempranos de desarrollo. Los experimentos de germinación y establecimiento de plántulas en campo indicaron que los porcentajes más altos de éxito en estas fases del ciclo de vida se

presentan en claros chicos (germinación= 8.94%; establecimiento= 1.37%) en parches de dosel no perturbado (germinación= 5.37%; establecimiento= 4.40%). Los modelos matriciales de proyección poblacional utilizando las entradas específicas por tipo de parche en estas fases tempranas sugieren que la población de *B. glabrifolia* crece más rápido en condiciones sucesionales tardías, como es el caso de los sitios de claros pequeños ( $\lambda = 1.045$ ) y dosel cerrado ( $\lambda = 1.024$ ). En el cuarto inciso, la dinámica temporal del paisaje en términos de la presencia relativa de parches de diferentes tipos en el bosque se analizó mediante la comparación de fotografías hemisféricas y la construcción de un modelo markoviano de dinámica de parches. Los resultados de dicho análisis sugieren que la estructura del bosque proyectada al equilibrio constaría de una alta proporción de parches de dosel cerrado y claros pequeños al aplicar la tasa de extracción del plan de manejo. La información obtenida a nivel poblacional y a nivel de paisaje fue integrada en un modelo megamatricial, que permitió evaluar esta información en su conjunto. Los resultados de dicho modelo sugieren que la población global de *B. glabrifolia* tenderá a crecer en un ambiente heterogéneo, compensando la pérdida de individuos con la formación de claros pequeños asociados a la extracción selectiva de árboles de esta especie. Se hacen recomendaciones de manejo a partir de la información obtenida en la investigación.

## ABSTRACT

"Alebríjes" are wood carvings from Valles Centrales of Oaxaca State, Mexico. *Bursera glabrifolia* is the raw material used to manufacture these figures. These handcrafts had been extremely successful in the national and international tourist market since 20 years ago, becoming its production an important issue in the regional economy. In 2002, a management plan was executed at the community of San Juan Bautista Jayacatlan to support sustainable wood production and conservation of natural resources. This research contributes to the management plan with a biological frame of knowledge's about population behavior of *B. glabrifolia* through: 1) evaluating the demographic behavior for an unexploited population; 2) monitoring and evaluating the *B. glabrifolia* management plan execution; 3) evaluating *B. glabrifolia* population dynamic response to landscape variation caused by selective tree extraction, 4) evaluating opening-closure rates related to selective tree extraction, and 5) integrating in a global analysis population and landscape information. Firstly, the population projection matrices indicate an increasing trend ( $\lambda_{2001-02} = 1.14$  and  $\lambda_{2002-03} = 1.04$ ) on conserved conditions for *B. glabrifolia*. Secondly, the numerical simulations based on these matrices (simulating similar intensity of management plan extraction) suggested that the management plan is potentially sustainable ( $\lambda = 1.09$  extracting eight trees per hectare a year). In the third case, results indicated that population dynamic of *B. glabrifolia* vary in the different environments created by forest management. Field experiments on seed germination and seedling establishment shown that these life cycle stages are more successful in small gaps (germination = 8.94%; seedling establishment = 1.37%) and closed canopy sites (germination = 5.37%; seedling establishment = 4.40%). Population projection matrices also suggested that *B. glabrifolia* trend to grow faster in late successional stages, as is the case of small gaps ( $\lambda = 1.045$ ) and closed canopy ( $\lambda = 1.024$ ) patches. To the fourth point, hemispherical photographs were used to

characterize the light environment to evaluate the temporal variation on landscape dynamic in terms of the relative proportion of different type of patches in the forest. Forest structure projections by a markovian matrix model suggested a high relative proportion of small canopy gap and small gap patches at equilibrium. To characterize overall population dynamics, it was combine population and landscape information in a megamatricial model. Results of this complex matrix model suggested that overall population growth rate of *B. glabrifolia* tend to increase in a heterogeneous environment, balancing individual losses with higher local population growth rate in small patches during the selective extraction of this species. Management practices were suggested based on the results of this research.

# Introducción

## Presentación y objetivos del estudio

El tallado de madera es una actividad milenaria que en los últimos 50 años ha cobrado gran auge a nivel mundial (Cunningham, 2005). Diversos objetos de uso doméstico, de entretenimiento (utensilios de cocina, muebles, objetos para la siembra, tambores, entre otros) o de uso ritual tallados en madera se venden con gran éxito en el mercado internacional, considerados como "arte étnico y turístico", "arte aeroportuario", "arte folklórico" o "arte de galería" (Belcher et al., 2005; Cunningham et al., 2005; Graburn, 1976). Por esta razón, diversas organizaciones internacionales como el Programa Internacional sobre Comercio y Desarrollo de las Naciones Unidas (UNCTAD), la Organización de Comercio Internacional (UNDP) y la Organización Internacional de Comercio (WTO), así como organizaciones no gubernamentales, han incentivado la producción comercial de artesanías en madera para coadyuvar a que comunidades rurales aumenten sus ingresos económicos (Lederman 1997; Yoffe, 1997). Sin embargo, en muy pocos casos este impulso ha estado ligado con estudios biológicos sobre los efectos de la extracción selectiva del recurso natural base y la puesta en práctica de un manejo forestal sostenible. De ahí que en la gran mayoría de los casos, el éxito comercial de los objetos tallados haya tenido como resultado el declive y sobreexplotación de las poblaciones de las especies arbóreas utilizadas (Cunningham et al., 2005).

Esta serie de circunstancias en el plano internacional se repiten a nivel local en México. Como ejemplo se tiene el caso de los "alebrijes", figuras talladas en madera, de colores brillantes y formas intrincadas que representan animales fantásticos y efigies míticas (Fig. 1). Estas artesanías se fabrican en los Valles Centrales de Oaxaca desde hace cerca de 40 años y su comercialización se ha expandido dramáticamente en el mercado nacional e internacional en los últimos 20 años (Chibnik, 2003). Asociado al éxito comercial de estas figuras, se ha promovido un incremento sustancial en el corte de madera de tres especies de "copalillo": *Bursera glabrifolia*, *B. linanoe* y *B. submoniliformis* (Purata et al., 2005; Peters et al., 2003), materia prima para la elaboración de los alebrijes. Como los árboles del género *Bursera* son dominantes del bosque tropical caducifolio (BTC, de aquí adelante) en la región de los Valles Centrales de Oaxaca (Trejo, 1998; Rzedowski y Krause, 1979), los efectos de su explotación son muy evidentes y existen zonas donde las poblaciones silvestres de "copalillo" han reducido

notoriamente (Purata et al., 2004; Brosi et al., 2000). Este es el caso de las zonas aledañas a los poblados de San Antonio Arrazola y San Martín Tilcajete, principales productores de alebrijes (López-Gómez, 2001). La disminución en la disponibilidad de "copalillo" en la región en los últimos años, ha dado lugar a que la madera se tenga que obtener de otras localidades (i.e., comunidades extractoras), algunas de las cuales se encuentran a una distancia mayor a los 100 km de las comunidades en las que se lleva a cabo la talla (Purata et al., 2005; Peters et al., 2003).

La madera del género *Bursera* que se comercializa en los pueblos productores de alebrijes ha sido básicamente de procedencia ilegal (Artesano Saúl Aragón, *com. pers.*; Peters et al., 2003; López-Gómez, 2001; Purata, 1998), es decir, ha provenido de bosques naturales para los que no existen planes de manejo forestal y en los que claramente los montos de extracción son muy altos e insostenibles a largo plazo. A fin de contrarrestar esta tendencia y obtener información para establecer un plan de manejo, los doctores Silvia E. Purata (Instituto de Ecología, AC) y Charles M. Peters (Jardín Botánico de Nueva York) iniciaron varios estudios detallados en distintos rubros sobre el "copalillo". Las líneas de investigación se dirigieron a cubrir los siguientes seis puntos propuestos por Peters (1997), que de acuerdo con este autor, son los principios básicos de un manejo forestal sostenible: 1) selección apropiada de la especie de importancia económica; 2) evaluación de su disponibilidad (inventario forestal); 3) evaluación de su productividad; 4) evaluación de su regeneración; 5) evaluación de los efectos de la extracción, y, 6) ajustes a los montos de extracción y prácticas forestales.

Siguiendo la propuesta de Peters (1997), a través del Proyecto "Conservación y Manejo Sustentable de Madera de Copalillo (*Bursera* sp.) para Uso Artesanal en Oaxaca", inicialmente se hizo un análisis del proceso de producción de los alebrijes, se llevó a cabo la determinación taxonómica de las especies de *Bursera* utilizadas, y se realizó un diagnóstico general de las condiciones de sus poblaciones (Ambrosio, en proceso; López-Gómez, 2001; Purata, 1998). En la segunda fase del proyecto se determinó centrar el plan de manejo en *Bursera glabrifolia* H.B.K. (Engl.), al constatarse que es la especie de "copalillo" más solicitada por los artesanos al ser suave, poco resinosa y por no agrietarse ni ser porosa al secarse (Purata et al., 2004; Peters et al., 2003). Asimismo, como no se contaba con una historia de manejo ni con información previa para la especie, fue necesario obtener información sobre su crecimiento individual, abundancia y, en general, se obtuvieron registros dasonómicos de la especie en los bosques tropicales secos de una comunidad rural en particular (i.e., S. J. B. Jayacatlán). En la misma



comunidad, en la tercer fase se estimó el volumen de madera en pie de la población de *B. glabrifolia*; se calculó la producción anual de madera y se definió la cosecha permisible para *B. glabrifolia* en esta zona. La cosecha permisible se definió conforme a los lineamientos del manejo forestal sostenible, es decir, se calculó en función de la producción anual de madera producida en la población natural de *B. glabrifolia* estudiada, con la finalidad de no exceder los montos que ésta es capaz de reemplazar (Peters et al., 2003; Aguirre-Díaz, 2001; Brosi et al., 2000; Montagnini et al., 1998; Peters, 1995). La información obtenida en estas tres fases del proyecto fue la base para que en 2000, Brosi et al. (2000) propusieran el plan de manejo para *B. glabrifolia* en Jayacatlán. Dentro de los lineamientos del plan de manejo, se sugirió llevar a cabo la extracción de *B. glabrifolia* en forma selectiva. El plan de manejo fue sometido ante la SEMARNAP y aprobado para su puesta en práctica en octubre de 2002 (Aguirre-Díaz, 2001).

Como la gran mayoría de los planes de manejo publicados (Lindermayer y Franklin, 2002; Montagnini et al., 1998; Boot y Gullison, 1995), al momento de la aprobación del plan de manejo para *B. glabrifolia* en Jayacatlán se habían cubierto los primeros cuatro puntos del planteamiento de Peters (1997). Sin embargo, se carecía de información relacionada con los efectos de la extracción de la especie (punto 5 *sensu* Peters, 1997). Diversos estudios han señalado que la extracción selectiva de árboles tiene repercusiones ecológicas muy diversas (i.e., cambios en la supervivencia de individuos y en su crecimiento individual, efectos en la regeneración, daños residuales a otros árboles, erosión y pérdida del suelo, pérdida de nutrientes por la remoción de tallos y cambios en la estructura del bosque y su dosel) por lo que su evaluación es de gran importancia y brindará elementos para replantear y modificar el plan de manejo inicial de ser necesario (i.e., punto 6 *sensu* Peters, 1997) y con ello lograr un manejo sostenible de la especie (Lindermayer y Franklin, 2002; Hale, 2001; Fredericksen y Mostacedo, 2000; Montagnini et al., 1998; Peters, 1997; Webb, 1997; Boot y Gullison, 1995).

La presente investigación se inserta en este contexto y busca evaluar, desde la perspectiva de la ecología de poblaciones, los impactos ecológicos que la extracción selectiva de *B. glabrifolia* causa a nivel poblacional y de paisaje. A través de un análisis integrado de la demografía y de la dinámica del paisaje, la presente investigación contribuye a cubrir la falta de información (i.e., puntos 5 y 6 *sensu* Peters, 1997) en los siguientes rubros: a) la descripción demográfica de una especie arbórea de zonas tropicales secas, un grupo de plantas pobremente representado en la literatura demográfica, b) el monitoreo y evaluación del plan de manejo de este recurso forestal, c) la evaluación de los cambios en la dinámica poblacional de la especie

asociados a las condiciones ambientales que se generan con la extracción selectiva, y d) la evaluación de los cambios en el paisaje asociados a la extracción de árboles de la especie. Asimismo, con base en esta información se plantean algunas modificaciones en las estrategias de manejo que potencialmente permitirán alcanzar un manejo forestal sostenible de *B. glabrifolia*.

Con la finalidad de abordar estos objetivos, la presente tesis se ha estructurado de la siguiente manera. Se ha dividido en siete capítulos, integrando los Capítulos I y II el marco teórico del estudio, la descripción de la especie y el sitio de estudio; conteniendo los Capítulos III al VI la descripción y análisis de los resultados obtenidos en campo y laboratorio, e integrando la discusión y conclusión general del estudio en el Capítulo VII.

En el Capítulo III se analizó el comportamiento demográfico de la especie en condiciones naturales, sin extracción durante dos años. Los datos de las tasas de supervivencia, reproducción y crecimiento individual (i.e., productividad de los árboles *sensu* Peters, 1997) se analizaron a través de un modelo matricial tipo Lefkovitch para conocer la velocidad de crecimiento de la población ( $\lambda$ ). Asimismo, a partir de las matrices de elasticidad correspondientes se reconocieron las fases más críticas del ciclo de vida. La información demográfica aunada a los montos de extracción sostenible para la especie propuestos por Aguirre-Díaz (2001) y Brosi et al. (2000) permitieron evaluar en función de los valores de  $\lambda$  si el plan de manejo es potencialmente sostenible.

En el Capítulo IV se evalúa la dinámica de la regeneración y el comportamiento demográfico de *B. glabrifolia* en claros de distinto tamaño producto de la extracción de árboles de la misma especie. El tamaño de los claros se caracterizó a partir de los porcentajes de apertura del dosel, los cuales se estimaron a través de fotografías hemisféricas (Valverde y Silvertown, 1997; Mitchell y Withmore, 1993). Con base en estas medidas los parches se clasificaron en cuatro categorías: dosel cerrado, claros pequeños, claros medianos y claros grandes. La información generada permitió describir cómo varía la dinámica poblacional de *B. glabrifolia* en ambientes heterogéneos creados por el manejo del bosque y permitió contrastar estos resultados con aquellos observados en sitios no manejados.

El Capítulo V se centra en la descripción y análisis de la dinámica de apertura y cierre de claros generados por la extracción selectiva de *B. glabrifolia*. La dinámica temporal del paisaje se analizó con base en el cambio en el tamaño de los claros en el tiempo mediante la comparación de fotografías hemisféricas (Valverde y Silvertown, 1997; Mitchell y Withmore, 1993). La

dinámica del paisaje se modeló a través de cadenas markovianas y se proyectó la estructura estable del dosel que se esperaría ante distintas intensidades de extracción de los árboles de *B. glabrifolia*.

Finalmente, en el Capítulo VI se combina la información de los dos Capítulos previos en un modelo megamatricial que integra la información demográfica de *B. glabrifolia* específica para los cuatro tipos de parche estudiados (i.e., dosel cerrado y claros pequeño, mediano y grande) y la dinámica del paisaje (i.e., cierre y apertura de claros), dos niveles de análisis que tienen relevancia para determinar el cambio en el número de individuos en la población global de *B. glabrifolia* en todo el bosque. De esta forma, se analizaron los efectos globales de la puesta en práctica del plan de manejo en Jayacatlán. Asimismo, mediante simulaciones teóricas se proyectaron los efectos potenciales en la tasa de crecimiento de la población global al variar las tasas de extracción de los árboles y sus formas de extracción.

### Literatura citada

- Aguirre-Díaz, H., 2001. Programa de manejo forestal de copalillo (*Bursera* spp.) en la comunidad de San Juan Bautista Jayacatlán, municipio del mismo nombre, Distrito de Etna, Oaxaca. Unión de Comunidades Forestales "IXETO". Reporte Técnico (SEMARNAT).
- Belcher, B., Cunningham, A., Campbell, B., 2005. Livelihoods, Carving and Conservation. Pp. 1-9. En: Carving Out Of a Future. Forest, Livelihood and the International Woodcarving Trade. Cunningham, A., B. Belcher y B. Cambell (Eds.). WWF, UNESCO, RBGK, EARTHSCAN, Londres.
- Boot, R.E., Gullison, R.E., 1995. Approaches to developing sustainable extraction systems for tropical forest products. *Ecological Applications* 5: 896-903.
- Brosi, B., Peters, C. M., Ambrosio, M., Purata, S., Aguirre, H., 2000. Plan de Manejo Forestal de Copalillo. Bienes Comunes de San Juan Bautista Jayacatlán, Oaxaca, México.
- Chibnik, M., 2003. Crafting tradition: the marketing and making of Oaxacan wood carvings. University of Texas Press, Austin.
- Cunningham, A., 2005. Global overview: tradition, technology and trade. Pp. 11-27. En: Carving Out Of a Future. Forest, Livelihood and the International Woodcarving Trade. Forest, Livelihood and the International Woodcarving Trade. Cunningham, A., B. Belcher y B. Cambell (Eds.). WWF, UNESCO, RBGK, EARTHSCAN, Londres.
- Cunningham, A., Campbell, B., Belcher, B., Achdiawan, R., 2005. Ecological footprints: carving, sustainability and scarcity. Pp. 199-228. En: Carving Out Of a Future. Forest, Livelihood and the International Woodcarving Trade. Cunningham, A., B. Belcher y B. Cambell (eds.). WWF, UNESCO, RBGK, EARTHSCAN, Londres.
- Fredericksen, T., Mostacedo, B., 2000. Regeneration timber species following selection logging in Bolivian tropical dry forest. *Forest Ecology and Management* 131, 47-55.
- Graburn, N. (ed.), 1976. Ethnic and tourist arts: Cultural expressions of the fourth world. Berkeley, University of California Press.

- Hale, S. E., 2001. Light regime beneath *Sitka spruce* plantations in northern Britain: preliminary results. *Forest Ecology and Management* 151: 61-66.
- Lederman, V., 1997. India: Promoting export of wood-based handicrafts. ITC/DPMD/97/274/, International Trade Centre, UNCTAD/WTO, Génova.
- Lindenmayer, D.B., Franklin, J.F., 2002. Capítulo 16: Adaptive management and Long-term monitoring. Pp. 259-271. En: *Conservation Forest Biodiversity. A Comprehensive Multiscaled Approach*. Island Press, Chicago, EU.
- López-Gómez, A.M., 2001. Evaluación de la Demanda y Extracción de Madera de Copal (*Bursera* spp.) para Artesanía en Comunidades de los Valles Centrales de Oaxaca. Tesis de Licenciatura (Biología), Facultad de Ciencias, UNAM.
- Mitchell, P.L., Whitmore, T.C., 1993. Use of Hemispherical Photographs in the Forest Ecology. Oxford Forestry Institute Occasional Papers No. 44
- Montagnini, F., Eibl, B, Szczipinski, L., Ríos, R., 1998. Tree regeneration and species diversity following conventional and uniform spacing methods of selective cutting in subtropical humid forest reserve. *Biotropica* 30: 349-361.
- Peters, C., 1995. Aprovechamiento Sostenible de Recursos no Maderables en Bosque Húmedo Tropical: Un Manual Ecológico. Programa de Apoyo a la Biodiversidad, Fondo Mundial para la Naturaleza (WWF), The Nature Conservancy e Instituto de Recursos Mundiales (WRI). Nueva York.
- Peters, C., 1997. Sustainable use of biodiversity: myths, realities, and potential. pp. 312-333. En: *Biodiversity and Human Health*. Grifo, F. y J. Rosentha (eds.). Washington, DC. Island Press.
- Peters, C., Purata, S., Chibnik, M., Brosi, B., López, A., Ambrosio, M., 2003. The life and times of *Bursera glabrifolia* (H.B.K.) Engle. in Mexico: a parable for ethnobotany. *Economic Botany* 57: 431-441.
- Purata, S.E., 1998. Conservación y manejo sustentable de madera de copalillo (*Bursera* sp.) para uso artesanal en Oaxaca. Reporte Técnico Fondo Mexicano para la Conservación de la Naturaleza (B-2-98/009).
- Purata, S.E., Chibnik, M., Brosi, B., López, A.M., 2004. Figuras de madera de *Bursera glabrifolia* H.B.K. (Engl.) en Oaxaca, México. In: Alexiades, M.N., Shanley, P. (eds.), *Productos Forestales, Medios de Subsistencia y Conservación. Estudios de Caso sobre Sistemas de Manejo de Productos Forestales no Maderables*. CIFOR Vol. 3- América Latina. Indonesia. pp. 415-437.
- Purata, S.E., Chibnik, M., Brosi, B., López, A.M., 2005. Fantasy figures: *Bursera* woodcarvings in Oaxaca, México. Pp. 147-159. En: Cunningham, A., Belcher, B, Campbell, B. (Eds.), *Carving Out a Future*. CIFOR, WWF, UNESCO, Royal Botanic Gardens Kew, Indonesia.
- Rzedowski, J., Krause, H., 1979. Algunas tendencias evolutivas en *Bursera* (Burseraceae). *Taxon* 28: 103-116.
- Trejo, R.I., 1998. Distribución y Diversidad de Selvas Bajas en México: Relaciones con el Clima y el Suelo. Tesis Doctorado (Biología). Facultad de Ciencias, UNAM. México.
- Valverde, T., Silvertown, J., 1997a. Canopy closure rate and forest structure. *Ecology* 78: 1555-1562.
- Webb, E.L., 1997. Canopy removal and residual stand damage during controlled selective logging in lowland swamp forest of northeast Costa Rica. *Forest Ecology and Management* 95: 117-129.
- Yoffe, M.L., 1997. Promoting export of wood-based handicrafts. IND/95/001, UNCTAD/WTO International Trade Centre, Génova.

# CAPÍTULO I

## Marco teórico

### **Clasificación de los bienes forestales: el caso de la madera para la talla de figuras**

A lo largo de la historia del ser humano, los ecosistemas naturales han sido una fuente constante de recursos para su subsistencia y para la obtención de ingresos. De la naturaleza se obtienen diversos bienes de origen vegetal, los cuales se clasifican en dos grandes categorías: 1) recursos forestales maderables y 2) productos forestales no maderables (PFNM). El primer grupo se refiere a la corta de árboles completos que se denomina como madera para aserrío, madera en rollo, tabla o pulpa (O`Hara, 1999; Ley Forestal, 1997). La segunda categoría incluye la extracción de diferentes partes vegetales que proveen a los seres humanos de alimento, combustible, forraje, material de construcción, medicina, materia prima y ornamento, entre otros (Peters, 1996 a y b; 1995; Godoy y Bawa, 1993; Bawa, 1992; Panayotou y Ashton, 1992). Algunas de las estructuras o partes vegetales involucradas pueden ser semillas, flores, hojas, ramas, látex, cortezas, resinas, gomas, y rizomas entre varios otros. Si bien ambos tipos de bienes forestales pueden provenir tanto de bosques naturales como de plantaciones, habitualmente la explotación es de carácter intensivo en los primeros, mientras que en los segundos es de tipo extensivo, selectivo y generalmente se extraen directamente de los ecosistemas naturales (Ticktin, 2004; Ley Forestal, 1997).

La clasificación dicotómica de los bienes forestales es muy amplia y ha causado gran controversia, sobre todo cuando se trata de productos que no entran claramente en una u otra categoría. Tal es el caso de la madera utilizada en la talla de distintos productos. Si tomamos en cuenta que este recurso es de acceso libre en casi todo el mundo, generalmente proviene de ecosistemas no manejados (i.e., depende de la regeneración natural), y que su extracción es selectiva e implica el corte de ramas de distintos tamaños, se puede clasificar como un PFNM (Belcher y Achdiawan, 2005; Cunningham et al., 2005). Sin embargo, en un gran número de especies arbóreas que se utilizan con este fin la extracción es de tipo intensivo y se cortan individuos completos. Estas dos características llevarían a clasificar a este tipo de recurso como un bien forestal maderable; sin embargo, al no ser utilizada la madera para la producción de tabla o pulpa el recurso quedaría de alguna forma fuera de esta categoría. Una manera en la que se ha resuelto el dilema de la clasificación de este tipo de bienes forestales ha sido

tomando en cuenta el producto final del uso del recurso que en el caso de la madera para la talla son las figuras diversas, artesanías, adornos, utensilios, objetos de entretenimiento, muebles y otros productos distintos de la madera para aserrío. Así, con base en este criterio se ha determinado la madera para la talla representa un PFM (Belcher y Achdiawan, 2005).

El término de PFM fue acuñado hace apenas dos décadas en un interés por conjugar la conservación de los bosques y el desarrollo rural, reconociendo el valor económico potencial derivado de los bosque en buen estado de conservación en términos de su riqueza de recursos forestales (Belcher y Achdiawan, 2005; Crook y Clapp, 1998; Nepstand et al., 1992; Panayotou y Ashton, 1992; Peters et al., 1989). En la mayoría de los PFM, el valor del producto está relacionado en gran medida con las características inherentes a los mismos bienes forestales, mientras que en el caso de los productos de madera derivados de la talla, su valor está dado principalmente por las cualidades que ha impreso el artesano a los objetos que produce (Belcher y Achdiawan, 2005); esta característica hace de la madera para talla un recurso particular que la diferencia del resto de los no maderables. Sin embargo, a pesar de esta diferencia, la madera para talla comparte la misma problemática que el resto de los no maderables: es una materia prima que en muchas regiones del mundo está siendo sobreexplotada debido al auge de la venta de objetos tallados y rara vez su extracción es sustentada por un manejo forestal adecuado (Belcher y Achdiawan, 2005; Cunningham et al., 2005).

### **Manejo forestal sostenible**

En las últimas dos décadas, la degradación y sobreexplotación de los recursos naturales en todo el mundo, y especialmente en los trópicos, ha sido una de las principales preocupaciones de los ingenieros forestales, ecólogos, ambientalistas y políticos. En este contexto, se ha introducido el concepto de manejo forestal sostenible, que es un forma de manejo forestal que tiene el propósito de salvaguardar los recursos existentes en los bosques del mundo, manteniendo un flujo de bienes maderables y no maderables y conservando los servicios ambientales<sup>1</sup> que éstos proporcionan sin poner en riesgo su valor y productividad futura (ITTO, 1992; Panayotou y Ashton, 1992). A través de este enfoque de manejo, se pretende usar los recursos y conservar

---

<sup>1</sup> Los principales servicios ambientales que proporcionan los bosque son: regulación de la sequía y de las inundaciones, control de la erosión del suelo y de la sedimentación en cuerpos de agua, protección contra cambios en el clima, recarga de acuíferos, purificación del aire y del agua, sumideros de gases invernadero, conservación de recursos genéticos y generación de beneficios recreativos y estéticos (Panayotou y Ashton, 1992).

la diversidad de especies a largo plazo, al mismo tiempo que se permite un desarrollo económico y social de las comunidades humanas asociadas dentro de los límites que impone el ambiente (Panayotou y Ashton, 1992). De esta forma, se busca que el manejo de los bosques sea compatible con su conservación y esté basado en consideraciones económicas, ambientales y sociales, y que sus resultados tengan repercusiones a nivel local, regional y global (Crook y Clapp, 1998; ITTO, 1992; Panayotou y Ashton, 1992).

Con la finalidad de alcanzar un manejo forestal sostenible, se han creado instituciones y organizaciones nacionales e internacionales, se han establecido acuerdos bilaterales y multilaterales a diversas escalas, se han firmado convenios a diferentes niveles y se han asignado recursos financieros en todo el mundo. Sin embargo, se considera que la iniciativa más importante que ha permitido acercarse a dicho objetivo ha sido el desarrollo de principios, criterios e indicadores (Mendoza y Prabhu, 2001; 2000; Soehartono y Newton, 2001; Maini, 1993). Esta serie de instrumentos se presentaron con el nombre de "Principios Forestales" (Forest Principles) en la "Cumbre de la Tierra" en 1992 (Soehartono y Newton, 2001; Mendoza y Prabhu, 2000). Cabe mencionar que, de acuerdo con la opinión de los ingenieros forestales, estos principios no representan nuevos instrumentos en el manejo forestal, ya que su aplicación e importancia se ha contemplado desde el siglo XVII (Perry, 1998; Wiersum, 1995).

Como en el caso del desarrollo sostenible, en el terreno de lo forestal los principios, criterios e indicadores se consideran instrumentos primarios que permiten medir y monitorear la sustentabilidad forestal desde diversos puntos de vista (i.e., ecológico, económico y social; Mendoza y Prabhu, 2001; 2000; Stork et al., 1997). Así, se utilizan para llevar a cabo acciones como: 1) el monitoreo del manejo forestal; 2) la acreditación y certificación de las industrias forestales que realizan un buen manejo forestal; 3) la orientación hacia un mejor manejo y el establecimiento de reglas de acceso al uso de los recursos; 4) el apoyo a las instituciones forestales para instrumentar el ordenamiento territorial de sus recursos e identificar las áreas deterioradas que necesiten ser restauradas; entre muchas más (Mendoza y Prabhu, 2001; Maini, 1993). Debido a que estos instrumentos se han establecido en diversas reuniones internacionales, los parámetros que se toman como marco de referencia son muy amplios, de forma que puedan ser aplicados a escalas locales, regionales e internacionales (Stefano, 2001; Rabb, 1999; Brand, 1997). El último listado internacional de principios, criterios e indicadores sobre sustentabilidad forestal fue publicado en 1995 y se le conoce como "Declaración de Santiago" (Stefano, 2001).

No obstante el gran esfuerzo que ha implicado la conceptualización y el desarrollo de los instrumentos que evalúan y rigen un manejo forestal sostenible, se ha reconocido que su aplicación se dificulta, sobre todo a nivel local, debido a las características sociales, ecológicas, geográficas y económicas particulares de cada región y tipo de bosque. Por esta razón, diversas instituciones nacionales e internacionales han instrumentado sus propias herramientas de análisis y medición, basándose en mayor o menor medida en el esquema de la "Declaración de Santiago" (Mendoza y Prabhu, 2001; 2000; Stefano, 2001; Rabb, 1999; Brand, 1997). La identificación de los instrumentos que son útiles para evaluar el manejo forestal sostenible en cada país ha resultado ser un proceso muy complejo, debido a que quienes definen dichos instrumentos deben elaborar los métodos y protocolos para su medición, ponerlos en práctica y analizarlos (Stefano, 2001).

Ya sea que una nación se guíe en la toma de decisiones en materia forestal por los acuerdos internacionales o por sus propios instrumentos de análisis, es importante definir el nivel crítico al que se va a evaluar el manejo forestal sostenible (Stefano, 2001). Es decir, es crucial determinar si la sustentabilidad del manejo de un bosque se va a evaluar a nivel global (i.e., uso múltiple del bosque, incluyendo los aspectos sociales, económicos y ecológicos) o si su análisis se enfocará únicamente a un principio, criterio o atributo particular del manejo, por ejemplo, la estructura poblacional de una especie, la conservación de la biodiversidad o el marco legal de la protección del bosque en cuestión. Así, se han diseñado distintos métodos dependiendo del análisis que se practique, los cuales he agrupado de la siguiente manera:

- a) *Criterios múltiples.* Los análisis de criterios múltiples representan un enfoque holístico en la evaluación del uso de distintos recursos, incluyendo los recursos forestales, debido a que buscan determinar si se cumplen los principios del manejo forestal sostenible utilizando todos los criterios e indicadores que se conocen (i.e., sociales, económicos y ambientales; Kangas, 1993). Aunque la lista de principios, criterios e indicadores que se pueden considerar en el análisis es muy amplia, la importancia relativa de cada uno varía de un bosque a otro; de ahí que en este tipo de evaluación se lleve a cabo la selección de los instrumentos más importantes. En este proceso participan expertos de distintas profesiones, grupos de usuarios y grupos interesados en la conservación del bosque, entre otros, quienes, según su experiencia, conocimiento, manejo de información y, por supuesto, de acuerdo con los intereses creados en su campo de acción, asignan valores relativos a cada uno de los criterios e indicadores o a un conjunto previamente



seleccionado de los mismos (Mendoza y Prabhu, 2001; 2000; Mrosek, 2001). Los valores asignados por cada participante se analizan a través de programas de cómputo más o menos elaborados que identifican, en orden de importancia, los criterios e indicadores más relevantes para evaluar la sustentabilidad del manejo del bosque en cuestión (Mendoza y Prabhu, 2000). Finalmente, a través de los verificadores correspondientes a los instrumentos seleccionados, se determina cuantitativa y/o cualitativamente si se está llevando a cabo un manejo sostenible del bosque en cuestión (Mendoza y Prabhu, 2001 y 2000).

Los análisis de criterio múltiple han sido utilizados en diversas ocasiones por el Centro Internacional de Investigación Forestal (CIFOR), institución que ha influido en el mejoramiento del manejo forestal en varios bosques tropicales en el mundo (Mendoza y Prabhu, 2001 y 2000). Asimismo, este tipo de análisis ha sido aplicado por algunas compañías privadas, como la Reserva Haliburton Forest & Wildlife Ltd. (Mrosek, 2001).

- b) *Principios, criterios o atributos únicos.* Los estudios referidos a un solo principio, criterio o atributo del manejo forestal sostenible son los más numerosos en la literatura. Por un lado, este sesgo se debe a la dificultad para determinar, medir, monitorear e interpretar un extenso número de instrumentos de diversas áreas y, por el otro, a que el significado del concepto de manejo forestal sostenible sigue siendo confuso en muchas instancias (Lindemayer et al., 2000; Peters, 1996b).

Se ha señalado que un gran número de factores socioeconómicos han influido en la transformación y perturbación de los bosques. Dos de los más importantes han sido la sobreexplotación de algunos recursos en particular y la sustitución total o parcial de la cubierta vegetal por terrenos agrícolas y pecuarios (Panayotou y Ashton, 1992; Pimentel et al., 1992). Dado que el objetivo principal del manejo forestal sostenible es salvaguardar la integridad de estos sistemas con la idea de mantener el uso de sus recursos a largo plazo, se han enfatizado dos principios para evitar su degradación debido a estos factores: 1) la producción sostenible de los bienes ambientales y 2) la conservación de la biodiversidad (Atta-Bateng y Monser, 2000; Stork et al., 1997). La presente investigación toma como punto de partida el primero de estos principios del manejo forestal sostenible. En este contexto, la sustentabilidad del uso de una serie de bienes forestales se ha intentado evaluar a partir de técnicas demográficas tradicionales aplicadas a las poblaciones de interés, como se detalla en la siguiente sección.

## Los modelos matriciales en especies arbóreas

El manejo sostenible de los bienes maderables y no maderables puede evaluarse a través de modelos matemáticos que estimen, con cierta exactitud, el monto de recursos que puede extraerse cada año sin que la población se vea afectada radicalmente (Atta-Banteng y Moser, 2000; Perry, 1998). Los modelos de productividad sostenible son los más usados en este contexto y se caracterizan, de manera general, porque toman en cuenta la disponibilidad, la productividad y la intensidad de aprovechamiento del recurso (Peters, 1996a; Atta-Banteng y Moser, 2000). En este tipo de análisis se entiende como disponibilidad la abundancia de la especie (i.e., volumen y/o número de individuos por unidad de área), la productividad como la cantidad de recursos producidos por la especie en una año (p. ej.  $\text{m}^3/\text{ha}/\text{año}$ ), y que por lo tanto, presumiblemente se encuentran disponibles para su aprovechamiento en cada periodo anual. Esto último determina la intensidad de aprovechamiento, que es la cantidad de recursos que pueden sustraerse de la población sin que ésta se vea afectada en su estructura, densidad y crecimiento poblacional (Peters, 1997; Boot y Gullison, 1995).

No obstante que los modelos de productividad sostenible son el tipo de análisis más difundido en el uso de los recursos forestales, se ha reconocido que a través de ellos no se pueden evaluar detalladamente las consecuencias de la extracción y cosecha selectiva de individuos completos o de estructuras vegetales (i.e., semillas, hojas, frutos, etc.) en el comportamiento poblacional de las especies de interés económico, sobre todo cuando se conoce poco sobre su biología. Tal es el caso de muchas especies de zonas tropicales que por su variedad, inaccesibilidad y particularidades de uso, se encuentran aún en un estado de gran desconocimiento (Boot y Gullison, 1995). Las herramientas de la ecología de poblaciones brindan la posibilidad de obtener información biológica de gran interés para el uso de recursos a través de los estudios de dinámica poblacional (Sckemske et al., 1994) y con ello complementarse mutuamente con los modelos de productividad sostenible. Las técnicas demográficas permiten resumir estadísticamente la supervivencia, la fecundidad y el crecimiento de los individuos de una población, que son los parámetros que determinan la dinámica poblacional a través del tiempo (Silvertown y Lovett-Doust, 1993). Uno de los métodos de análisis más utilizados en este contexto son los modelos matriciales, que son una forma de representar sistemas de ecuaciones lineales en los que se incorporan las tasas vitales (supervivencia, crecimiento y fecundidad) de individuos de diferentes categorías de edad o tamaño a través de los cuales se puede proyectar la velocidad a la que crecería la población ( $\lambda$ )

si se mantuvieran constantes dichas tasas vitales. De esta manera, si  $\lambda = 1$  el tamaño de la población se mantiene constante en el tiempo, si  $\lambda > 1$  la población crece y si  $\lambda < 1$  decrece (Caswell, 1989). A partir de los valores de este parámetro se puede inferir cuál es el estado de "salud" de una población y se pueden determinar los efectos que ciertos tipos o intensidades de extracción tienen sobre el crecimiento de una población (Bierzichudeck, 1999). Al hacer uso de una especie, uno de los criterios fundamentales de sustentabilidad siempre es que la tasa de crecimiento poblacional se mantenga con valores iguales o mayores a la unidad, con lo cual se asegura que la población no se extinguirá (Ticktin, 2004; Zuidema, 2000).

Además del cálculo de la  $\lambda$  potencial, los análisis de matrices de proyección poblacional ofrecen la posibilidad de identificar las fases más críticas del ciclo de vida de una especie a través de los análisis de elasticidad (Caswell, 2000; de Kroon et al., 1986), los cuales detectan qué componentes demográficos contribuyen en mayor medida a la tasa de crecimiento poblacional (Caswell, 2000; 1989). Asimismo, el carácter relativo de los valores de elasticidad ofrece la oportunidad de comparar la demografía de distintas especies o distintas poblaciones de una misma especie (de Kroon et al., 1986).

A partir de la década de los 90's, los modelos matriciales han sido utilizados cada vez con mayor frecuencia para proyectar los cambios que ocurrirían en las poblaciones bajo diferentes regímenes de extracción; dicha información ha sido utilizada, entre otras cosas, para el diseño de pautas de manejo sostenible (Pulido, 2006; Valverde et al., 2006; Martínez-Ballesté et al., 2005; Endress et al., 2004 a y b; Ticktin et al., 2002; Soehartono y Newton, 2001; Zuidema, 2000; Bernal, 1998; Boot y Gullison 1995; Olmsted y Álvarez-Buylla, 1995; Peters, 1995; 1990; Pinard, 1993; Hernández-Apolinar, 1992, entre otros). En particular, los modelos matriciales han sido aplicados en aproximadamente 35 estudios que involucran especies arbóreas (Zuidema, 2000), correspondiendo 80% de ellos a especies de zonas tropicales. Dentro de este conjunto, las palmas han sido uno de los grupos más favorecidos para llevar a cabo este tipo de análisis, lo cual no es raro al tratarse de una de las familias vegetales con una mayor diversidad de usos y de gran importancia en la economía, local, regional e internacional (Balick y Berck, 1990); además, el crecimiento monopodial de muchas palmas, aunado a la facilidad para medir su tamaño, su tasa de crecimiento y/o su edad, ha posibilitado el uso de estos modelos con gran éxito (Pulido, 2006; Valverde et al., 2006; Martínez-Ballesté et al., 2005; Endress et al., 2004 a; Ticktin, 2002).

En la mayoría de los estudios con árboles tropicales, los efectos de la extracción se han simulado con matrices construidas a partir de información (*i.e.*, tasas de crecimiento individual, supervivencia, fecundidad) obtenida de poblaciones sin intervención humana. En estos casos, los datos originales de las matrices de proyección fueron alterados emulando los efectos potenciales de la extracción de estos recursos. De esta manera, se modificaron los valores de las tasas vitales que se verían afectados por el uso y se proyectaron los cambios que ocurrirían en  $\lambda$  al llevarse a cabo alguna actividad de extracción determinada (Ticktin, 2004; Olmsted y Álvarez-Buylla, 1995; Caswell, 1989; de Kroon et al., 1989). Por ejemplo, Svenning y Macía (2002), Bernal (1998), Joyal (1996) y Peters (1990 y 1991) utilizaron este enfoque al modificar las entradas de fecundidad, permanencia o crecimiento de la matriz de proyección original de sus poblaciones de estudio, simulando la extracción de hojas, frutos o semillas. En estos casos, la reducción de los valores fue proporcional a la intensidad de extracción observada en las poblaciones bajo algún tipo de actividad extractiva. Con base en los resultados, se definieron estrategias de manejo y se determinó la extracción máxima permisible en cada caso, teniendo el cuidado de que las tasas de crecimiento poblacional no se redujeran por debajo de la unidad. Además, Joyal (1996) y Peters (1990) pudieron evaluar si el manejo tradicional era o no sostenible.

Por su parte, Anderson y Putz (2002), Sohertano y Newton (2001), Zuidema (2000), Boucher y Mallona (1997), Durán y Franco (1995), Olmsted y Álvarez-Buylla (1995) y Pinard (1993) simularon el efecto de la pérdida de individuos completos y definieron las fases que podrían afectar en mayor medida la tasa de crecimiento poblacional de cada caso. Boucher y Mallona (1997) evaluaron el tiempo de recuperación de la población de *Vochysia ferruginea* posterior a la pérdida de individuos debida al efecto del Huracán Joan en Nicaragua. Por su parte, las simulaciones de Anderson y Putz (2002) tuvieron la intención de definir a partir de un grupo de cuatro tipos de hábitat, aquel que, por una parte, pudiera conservar mejor las condiciones poblacionales de *Euterpe* si se llevara a cabo la extracción selectiva de sus árboles; y que por otra, representara un sistema en donde se pudieran llevar a cabo actividades participativas de restauración que brindaran la posibilidad de certificar la madera y darle con ello un valor agregado a los muebles y artesanías que se fabrican con ésta. Además, la sustentabilidad de los métodos tradicionales de extracción de árboles completos fue evaluada por Pinard (1993) para una especie de palma (*Ireartea deltoidea*) y por Soehartono y Newton

(2001), para una especie arbórea (*Aquilea* sp.) resultando éstos ser adecuados para el primero pero no para el segundo.

A partir de los estudios demográficos llevados a cabo en especies de árboles tropicales se hace evidente que a través de los modelos matriciales se puede poner a prueba una amplia gama de hipótesis ecológicas y de manejo. Sin embargo, es importante hacer notar que dichos modelos tienen varias restricciones, las cuales con frecuencia se pasan por alto. Una de las más importantes es su carácter determinístico y no variante en el tiempo, es decir, se trata de modelos que asumen que los valores de las tasas vitales (crecimiento individual, supervivencia y reproducción) se mantienen constantes, por lo que la población converge a un valor de  $\lambda$  y una estructura poblacional constantes (Bierzychudeck, 1999; Caswell, 1989). Sin embargo, las poblaciones varían en su comportamiento demográfico de un año a otro y entre sitios (Pulido et al., 2007; Valverde et al., 2006; Martínez-Ballesté et al., 2005; Ticktin y Nantel, 2004; Ticktin et al., 2002; Mandujano et al., 2001; Bierzychudeck, 1999; Valverde y Silvertown, 1998; Álvarez-Buylla y García-Barrios, 1993; Hortvitz y Schemske, 1986). Algunas modificaciones a los modelos matriciales tradicionales permiten analizar el efecto de las variaciones estocásticas o periódicas sobre el comportamiento numérico de las poblaciones a largo plazo (Valverde et al., 2004); dichos modelos parten de la documentación directa de las variaciones demográficas entre años o entre sitios de manera directa.

Diversos estudios llevados a cabo en bosques sub-húmedos, húmedos y templados – en su mayoría en éstos últimos dos tipos – señalan que el proceso de apertura y cierre de claros en el dosel de los bosques genera importantes cambios ambientales en el interior del bosque (Fredericksen y Mostacedo, 2000; Nicotra et al., 1999; Oliveira-Filho et al., 1998; Valverde y Silvertown, 1997; Martínez-Ramos y Álvarez-Buylla, 1995; Pickett y White, 1985). Este mosaico de condiciones ambientales tiene efectos directos sobre las tasas de germinación, crecimiento, supervivencia y reproducción de las poblaciones de plantas que habitan estos ambientes, generando variaciones en su comportamiento demográfico y, por lo tanto, en su tasa de crecimiento poblacional (Nicotra et al., 1999; Oliveira-Filho et al., 1998; Valverde y Silvertown, 1998; Horvitz y Schemske, 1995; Martínez-Ramos y Álvarez-Buylla, 1995; Álvarez-Buylla, 1994; Álvarez-Buylla y García-Barrios, 1991). La extracción selectiva de especies del dosel, como es el caso de *B. glabrifolia* y su aprovechamiento para la tala de figuras de madera, modifica las condiciones del medio, tanto espacial como temporalmente al estar ligada estrechamente con el proceso de apertura de claros (i.e., producto de la extracción de árboles) y de cierre del dosel

(i.e., proceso de regeneración o sucesión secundaria posterior al disturbio), por lo que es lógico esperar cambios demográficos similares tanto en estas mismas especies, como en las poblaciones de otras especies que habitan este tipo de ecosistemas modelados por la intervención humana. Sin embargo, como la apertura de claros por disturbios naturales o como producto de la extracción selectiva son procesos muy distintos en origen, intensidad, frecuencia y escala, los efectos sobre las tasas vitales de las poblaciones afectadas no necesariamente serán similares a las observadas en condiciones sin perturbación antrópica (Pereira et al., 2002; Hale, 2001; Dickinson et al., 2000; Boot y Gullison, 1995).

En el presente estudio se utilizó un enfoque megamatricial para entender el comportamiento demográfico global de *B. glabrifolia* inmerso en un paisaje cambiante debido a la extracción selectiva de los árboles de la especie. Estos modelos describen el crecimiento de una población a nivel global en un ecosistema dado, a través del análisis integrado de su demografía en una diversidad de ambientes y de la dinámica del paisaje en el tiempo (Pulido et al., 2007; Pascarella y Horvitz, 1998; Álvarez-Buylla y García-Barrios, 1993 y 1991; Martínez-Ramos et al., 1988). Estos modelos se han aplicado con éxito en especies arbóreas de zonas tropicales, siendo los estudios de *Astrocarium mexicanum* y *Cecropia obtusifolia* pioneros en este enfoque (Álvarez-Buylla y García-Barrios, 1993 y 1991; Martínez-Ramos et al., 1988).

A pesar de que la aplicación de modelos matriciales tiene grandes limitaciones, puesto que no incorporan toda la variación en el comportamiento demográfico que puede darse en la naturaleza, y en algunos casos su construcción no toma en cuenta los detalles sobre las características que rigen la dinámica de una especie, su carácter descriptivo y prospectivo, aunado a su estructura simple, su relativa facilidad de construcción y el hecho de que no requieren de programas de cómputo complejos, ha llevado a que hoy en día sean una herramienta muy utilizada. Asimismo, como son modelos que permiten probar hipótesis muy diversas en distintas áreas del conocimiento, constituyen una alternativa muy importante para establecer estrategias de conservación uso y manejo sostenible, no sólo de especies tropicales arbóreas, sino para cualquier tipo de organismo (*e.g.*, Heppell et al., 2000; McDonald y Caswell, 1993; Crouse et al., 1987). Lo más importante es que, al hacer propuestas de manejo basadas en este tipo de análisis, se tenga cuidado de tomar en cuenta las restricciones asociadas al modelo mismo y, por lo tanto, que se haga énfasis en que la información que se ofrece es una evaluación prospectiva del fenómeno y no es un resultado predictivo definitivo.

## Literatura citada

- Álvarez-Buylla, E., 1994. Density dependence and patch dynamics in tropical rain forest: matrix models and applications to a tree species. *The American Naturalist* 143: 155-191.
- Álvarez-Buylla, E., García-Barrios, R., 1991. Seed and forest dynamics: A theoretical framework and an example from the neotropics. *The American Naturalist* 137: 133-154.
- Álvarez-Buylla, E., García-Barrios, R., 1993. Models of patch dynamics in tropical forest. *Trends in Ecology and Evolution* 8: 2001-2004.
- Anderson, P., Putz F., 2002. Harvesting and conservation: are both possible for the palm, *Iretea deltoidea*. *Forest Ecology and Management* 170: 271-283.
- Atta-Bateng, J., Monser, J., 2000. A compatible growth and yield model for the management of mixed tropical rain forest. *Canadian Journal of Forest Restoration* 30: 311-323
- Balick, M. J., Beck, H., 1990. The palm-tree of life: biology, utilization and conservation. *Advances in Economic Botany* 6.
- Bawa, K.S., 1992. The riches of tropical forest: non-timber products. *Trends in Ecology and Evolution* 7: 361-363.
- Belcher, B., Achdiawan, R., 2005. Getting of the woods: learning from comparison of cases. Pp. 175-198. En: *Carving Out Of a Future. Forest, Livelihood and the International Woodcarving Trade*. Cunningham, A., B. Belcher y B. Cambell (Eds.). WWF, UNESCO, RBGK, EARTHSCAN, Londres.
- Bernal, R., 1998. Demography of the vegetable ivory palm *Phylatephas seemannii* in Colombia, and the impact of seed harvesting. *Journal of Applied Ecology* 35: 64-74.
- Bierzychudeck, P., 1999. Looking backwards: assessing the projections of a transition matrix models. *Ecological Applications* 9: 1278-1287.
- Boot, R.E., Gullison, R.E., 1995. Approaches to developing sustainable extraction systems for tropical forest products. *Ecological Applications* 5: 896-903.
- Boucher, D., Mallona, M.A., 1997. Recovery of rain forest tree *Vochysia ferruginea* over 5 years following Hurricane Joan in Nicaragua: a preliminary population matrix. *Forest Ecology and Management* 91: 195-204.
- Brand, D., 1997. Criteria and indicators for the conservation and sustainable management of oftrest: progress to date and future directions. *Biomass Bioenergetics* 13: 247-253.
- Caswell, H., 1989. *Matrix population models*. Sinauer Associates. Sunderland, Massachusetts.
- Caswell, H., 2000. Prospective and retrospective perturbation analysis: their roles in conservation biology. *Ecology* 81: 619-627.
- Crook, C., Clapp, R., 1998. Is market-oriented conservation a contradiction in terms? *Environmental Conservation* 25: 131-145.
- Crouse, D.T., Crouder, L.B., Caswell, H., 1987. A stage-based population model for loggerhead sea turtles and implications for conservation. *Ecology* 68: 1412-1423.
- Cunningham, A., Campbell, B., Belcher, B., Achdiawan, R., 2005. Ecological footprints: carving, sustainability and scarcity. Pp. 199-228. En: *Carving Out Of a Future. Forest, Livelihood and the International Woodcarving Trade*. Cunningham, A., B. Belcher y B. Cambell (eds.). WWF, UNESCO, RBGK, EARTHSCAN, Londres.
- de Kroon, H., van Groenendael, J., Ehlén, J., 1986. Elasticities the relative contribution of demographic parameters to populations growth rate. *Ecology* 67: 1427-1431.
- Dickinson, M.B., Whigham, D.F., Herman, S.M., 2000. Tree regeneration in felling and natural treefall disturbances in a semideciduous tropical forest in Mexico. *Forest Ecology and Management* 134: 137-151.

- Durán, R., Franco M., 1995. La contribución de la ecología de poblaciones: el caso de *Pseudophoenix sargentii* Wendl. ex Sarg. en la Península de Yucatán. Pp. 77-86. En: Conservación de Plantas en Peligro de Extinción: Diferentes Enfoques. Linares E., P. Dávila, F. Chiang, R. Bye, y T. S. Elias (eds.). UNAM.
- Endress, B.A., Gorchoy, D.L., Peterson, M. y Padron-Serrano, E. 2004a. Harvest of the palm *Chamaedorea radicans*, its effects on a leaf production, and implications for sustainable management. *Conservation Biology* 18: 822-830.
- Endress, B.A., Gorchoy, D.L., Noble, R.B., 2004b. Non-timber forest product extraction: effects of harvest and browsing on an understory palm. *Ecological Applications* 14: 60-69.
- Fredericksen, T., Mostacedo, B., 2000. Regeneration timber species following selection logging in Bolivian tropical dry forest. *Forest Ecology and Management* 131, 47-55.
- Godoy, R., Bawa, K.S., 1993. The economic value and sustainable harvest of plants and animals from tropical forest: Assumption, hypotheses and methods. *Economic Botany* 47: 215-219.
- Hale, S. E., 2001. Light regime beneath *Sitka spruce* plantations in northern Britain: preliminary results. *Forest Ecology and Management* 151: 61-66
- Heppell, S.S., Crouse, D.T., Crowder, L.B., 2000. Using matrix models to focus research and anagement efforts in conservation. Pp. 110-168. En: Quantitative methods for conservation biology. Pearson, S. y Burman, M. (eds.). Springer, Nueva York.
- Hernández-Apolinar, M., 1992. Dinámica poblacional de *Laelia speciosa* (HBK.) Schltr. (ORCHIACEAE). Tesis de Licenciatura (Biología). Facultad de Ciencias, UNAM.
- Horvitz, C., Schemske, D.W., 1986. Seed dispersal and environmental heterogeneity in a neotropical herb: a model of population and patch dynamics. Pp. 169-186. En: Frugivores and seed dispersal Estrada, A. y T. Fleming (eds). Junk Publishers. La Haya.
- ITTO, 1992. Criteria for the measurement of sustainable tropical forest management. International Timber Trade Organization Yokohama, Japón.
- Joyal, E., 1996. The palm has its time: an ethnoecology of *Sabal uresana* in Sonora, Mexico. *Economic Botany* 50: 446-462
- Kangas, J., 1993. A multi-attribute preference model for evaluating the reforestation alternatives of a forest stand. *Forest Ecology and Management* 59: 271-288.
- Ley Forestal, 1997. SEMARNAP. México.
- Lindemayer, D., Margules, C., Botkin, D., 2000. *Conservation Ecology* 14: 941-950.
- Maini, J., 1993. Towards sustainable forest development. Background papers. Forestry Canada.
- Mandujano, M., Montaña, C., Franco, M., Golubov, J., Flores-Martínez, A., 2001. Integrations of demographic annual variability in clonal desert cactus. *Ecology* 82: 344-359.
- Martínez-Ballesté, A., Martorell, C., Martínez-Ramos, M., Caballero, J., 2005. Applying retrospective demographic models to assess sustainable use: the maya management of xa'an palms. *Ecology and Society* 10, 17
- Martínez-Ramos, M., Álvarez-Buylla, E., 1995. Ecología de poblaciones de plantas en la selva húmeda de México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 56: 121-153.
- Martínez-Ramos, M., Sarukhán, J., Piñero, D., 1988. The demography of tropical trees in the context of forest gap dynamics. pp. 293-313. *Plant population ecology*. Davy, A.J., M.J. Hutchings y AR Watkinson (eds.). Blackwell Scientific Publications. Oxford.
- McDonald, D.B., Caswell, H., 1993. Matrix methods for avian demography. *Current Ornithology* 10: 139-185.
- Mendoza, G., Prabhu, R., 2000. Multiple criteria decision making approaches to assessing forest sustainability usisng criteria and indicators: a case study. *Forest Ecology and Management* 131: 107-126.



- Mendoza, G., Prabhu, R., 2001. Development of a methodology for selecting criteria and indicators of sustainable forest management: a case study of participatory assessment. *Environmental Management* 26: 659-673.
- Mrosek, T., 2001. Developing and testing of a method for the analysis and assessment of multiple forest use from a forest conservation perspective. *Forest Ecology and Management* 140: 65-74.
- Nepstand, D.C., Brown, I., Luz, L., Alechandra, A., Viana, V., 1992. Biotic impoverishment of Amazonian forest by tappers, loggers, and cattle ranchers. Pp. 1-14. En: *Non-timber products from tropical forest: evaluation of a conservation and development strategy*. Nepstand D.C. y S. Schwartzman (eds.). *Advances in Economic Botany* 9.
- Nicotra, A.B., Chazdon, R., Iriarte, S.V., 1999. Spatial heterogeneity of light and woody seedling in a tropical wet forest. *Ecology* 80: 1908-1926.
- O'Hara, J.L., 1999. An ecosystem approach to monitoring non-timber forest product harvest: the case of Bayleaf palm (*Sabal mauritiformis*) in Rio Bravo conservation and management area, Belize. Tesis de doctorado (Ph. D.). Universidad de Yale, New Haven, Connecticut.
- Oliveira-Filho, A., Curi, N., Vilela, E., Carvaiho, D., 1998. Effects of canopy gaps, topography, and soils on the distribution of woody species in a central brazilian deciduous dry forest. *Biotropica* 30: 362-375.
- Olmsted, I., Alvarez-Buylla, E., 1995. Sustainable harvesting of tropical trees: demography and matrix models of two palm species in Mexico. *Ecological Applications* 5: 484-500
- Panayotou, T., Ashton, P., 1992. *Non by Timber Alone: Sustaining Tropical Forest Through Use Management*. Island Press. CA.
- Pascarella, J.B., Horvitz, C., 1998. Hurricane disturbance and population dynamics of a tropical understory shrub: megamatrix elasticity analysis. *Ecology* 79: 547-563.
- Pereira, R., Zweede, J., Asner, G., Keller, M., 2002. Forest canopy damage and recovery in reduced-impact and conventional selective logging in eastern Para, Brazil. *Forest Ecology and Management* 168: 77-89.
- Perry, D., 1998. The scientific basis of forestry. *Annual Review of Ecology and Systematics* 29: 435-466.
- Peters, C., Gentry, A., Mendelsohn, R., 1989. Valuation of an Amazonian rain forest. *Nature* 339: 655-656.
- Peters, C., 1990. Population ecology and management of a forest fruit trees in Peruvian Amazonia. Pp. 86-98. En: *Alternatives to deforestation: steps towards sustainable use of the Amazon rain forest*. Anderson, A.B. (ed.). Columbia Press University.
- Peters, C., 1991. Plant demography and the management of tropical forest resources: a case study of *Brosimum alicastrum*. Pp. 265-272. En: *Rainforest regeneration and management*. Gomez-Pompa, A. y TC Whitmore y M Hadley (eds.). Paris UNESCO.
- Peters, C., 1995. *Aprovechamiento Sostenible de Recursos no Maderables en Bosque Húmedo Tropical: Un Manual Ecológico*. Programa de Apoyo a la Biodiversidad, Fondo Mundial para la Naturaleza (WWF), The Nature Conservancy e Instituto de Recursos Mundiales (WRI). Nueva York.
- Peters, 1996a. The ecology and management of non-timber forest resources. World Bank Technical Paper 322.
- Peters, C., 1996b. Observation of the sustainable exploitation of non-timber forest products. An ecologist's perspective. Pp. 86-98. En: *Current Issues in Non-Timber Forest Products Research*. CIFOR, Bogor.

- Peters, C., 1997. Sustainable use of biodiversity: myths, realities, and potential. pp. 312-333. En: Biodiversity and Human Health. Grifo, F. y J. Rosentha (eds.). Washington, DC. Island Press.
- Pickett, S.T., White, P.S., 1985. The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press. Orlando, Florida.
- Pimentel, D., Stachow, U., Takacs, D., Brubaker, H., Dumas, A., Meaney, J., O'Neil, J., Onsi D., Corzilius, D., 1992. Conserving Biological Diversity in Agricultural/Forest Systems. *Bioscience* 42: 354-362.
- Pinard, M., 1993. Impacts of stem harvesting on populations of *Ireartea deltoides* (Palmae) in an extractive reserve in Acre, Brazil. *Biotropica* 25: 2-14
- Pulido, M.T., 2006. Uso y manejo de la palma de guano (*Sabal yapa*, Arecaceae) en zonas de vegetación natural del área maya de la península de Yucatán. Tesis de Doctorado (Ciencias), Facultad de Ciencias, UNAM.
- Pulido, M.T., Caballero, J., Valverde, T., 2007. Variation in the population dynamics of the palm *Sabal yapa* in a landscape by flash-and-burn agriculture in the Yucatan Peninsula, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 23: 139-149.
- Rabb, M., 1999. Measures and operating standards for assessing Montreal process soil sustainability indicators with reference to Victorian Central Highlands forest, southeastern Australia. *Forest Ecology and Management* 117: 53-73.
- Sckemske, D.W., Husband, B.C., Ruckelshaus, M.H., Goodwillie, C., Parker, I.M., Bishop, J.G., 1994. Evaluating approaches to the conservation of rare and endangered plants. *Ecology* 75: 584-606.
- Silvertown, J., Lovett-Doust, D., 1993. Introduction to Plant Biology. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Soehartono, T., Newton, A., 2001. Conservation and sustainable use of tropical tree in the genus *Aquilaria* II. The impact of gaharu harvesting in Indonesia. *Biological Conservation* 97: 29-41
- Stefano, J., 2001. Power analysis and sustainable forest management. *Forest Ecology and Management* 154: 141-153.
- Stork, N., Boyle, T., Dale, V., Eeley, H., Finegan, B., Lawes, M., Manokaran, N., Prabhu, R., Soberon, J., 1997. Criteria and indicators for assessing the sustainability of forest management: conservation of biodiversity. CIFOR Working paper N° 17.
- Svenning, J.C., Macía, M., 2002. Harvesting of *Geonoma macrostachys* Mart. leaves for thatch: an exploration of sustainability. *Forest Ecology and Management* 167: 251-262.
- Ticktin, T., 2004. The ecological implications of harvesting non-timber forest products. *Journal of Applied Ecology* 41: 11-21.
- Ticktin, T., Nantel, P., Ramírez, F., Johns, T., 2002. Effects of variation on harvest limits for nontimber forest species in Mexico. *Conservation Biology* 16: 691-705.
- Ticktin, T., Nantel, P., 2004. Dynamics of harvested population of the tropical herb *Achmea magdalanae* in old-growth versus secondary forests. *Biological Conservation* 120: 461-470.
- Valverde, T., Silvertown, J., 1997a. Canopy closure rate and forest structure. *Ecology* 78: 1555-1562.
- Valverde, T., Silvertown, J., 1998. Variation in demography of a woodland understory herb (*Primula vulgaris*) along the forest regeneration cycle: projection matrix analysis. *Journal of Ecology* 86: 545-562.

- Valverde, T., Quijas, S., López-Villavicencio, M., Castillo, S., 2004. Population dynamics of *Mammillaria magnimamma* Haworth. (Cactaceae) in a lava-field in central Mexico. *Plant Ecology* 170: 167-184.
- Valverde, T., Hernandez-Apolinar, M., Mendoza-Amaro, S., 2006. Effect of leaf harvesting on the demography of the tropical palm *Chamaedorea elegans* in South-eastern Mexico. *Sustainable Forestry. Journal of Sustainable Forestry*.
- Wiersum, K., 1995. 200 years of sustainability in forestry: lessons from history. *Environmental management* 19: 321-329.
- Zuidema, P., 2000. La demografía de especies arbóreas aprovechadas en la amazonia boliviana. *PROMAB Scientific Series* 2.

## CAPÍTULO II

### Especie y sitio de estudio

#### 1. Especie de estudio

La especie que nos ocupa pertenece a la familia Burseraceae, en la cual se integran cerca de 600 especies distribuidas en regiones tropicales y subtropicales de África, Asia, Norte y Sudamérica, siendo los BTC de México y África los sitios en los que se presenta la mayor diversidad de especies de esta familia (Johnson, 1992). El género *Bursera* agrupa más de un centenar de especies leñosas, cuya distribución se restringe al continente Americano, desde el extremo Sur de los Estados Unidos hasta el norte de Perú y Brasil, incluyendo las Antillas y las Islas Galápagos (Rzedowski et al., 2004). El centro de mayor diversidad de este género se encuentra en México, en donde se conocen cerca de 80 especies, de las cuales alrededor de 70 son endémicas del país (Rzedowski et al., 2004; Rzedowski y Krause, 1979). En México la mayor diversidad de especies del género se localiza en la vertiente del Pacífico, observándose su máxima concentración en la cuenca del Río Balsas (Rzedowski y Krause, 1979).

El género *Bursera* se divide en dos secciones: *Bursera* y *Bullockia* (Rzedowski et al., 2004; Becerra y Venable, 1999). La primera agrupa a las plantas de ovario trilobular, fruto trivalvado y tronco casi siempre con corteza exfoliante (i.e. "cuajjotes"), mientras que la segunda incluye a las plantas con ovario bilobular, fruto bivalvado y tronco por lo general con corteza no exfoliante (i.e. "copales"). Dentro de los "copales" (del Náhuatl *copalli*) se incluyen más de 40 especies, varias de las cuales han sido apreciadas desde épocas prehispánicas por su resina aromática y por la consistencia suave de su madera (Hersh-Martínez et al., 2004; Johnson, 1992). Justamente por esta última característica actualmente se utilizan en la talla de "alebrijes" las especies *Bursera linanoe* La Llave (sinonimia de *B. aloexylon*), *B. glabrifolia* H.B.K. (Engl.) y *B. submoniliformis* Engl. (Purata et al., 2004; Peters et al., 2003). De entre estas tres, la madera de *B. glabrifolia* es la preferida por los artesanos debido a su suavidad, ligereza, facilidad de talla y por su dureza al secar (Purata et al., 2004; Ambrosio en prep.).

## 1.1 *Bursera glabrifolia* H.B.K. (Engl.)

*B. glabrifolia* es una especie endémica de México que recibe distintos nombres locales, entre ellos: "copalillo", "copal blanco" y "copal hembra" (Rzedowski et al., 2004). Esta especie es un árbol o arbusto dióico que alcanza hasta 12 m de alto, resinoso y aromático al estrujarse (Fig. 1). Sus individuos presentan troncos de hasta 35 cm de diámetro con corteza gris o gris rojiza, lisa, no exfoliante (Rzedowski et al., 2004). Las hojas son imparipinadas y miden de 5 a 12.5 cm de largo, con raquis alado, 4 a 5 pares de folíolos de margen aserrado, los cuales se agrupan en fascículos sobre ápices de ramillas cortas. Los folíolos presentan haz casi glabro y envés espacadamente piloso (Rzedowski et al., 2004; Rzedowski y Krause, 1979). Las inflorescencias son racimosas o paniculadas, por lo general las masculinas son ramificadas mientras que las femeninas no se ramifican (Rzedowski et al., 2004). Las primeras alcanzan una longitud de hasta de 5(8) cm y las segundas de 4(5) cm (Rzedowski et al., 2004). Tanto las flores masculinas como femeninas son tetrámeras de 1 a 1.5 mm de largo y con pétalos blanquecinos a amarillentos (Rzedowski et al., 2004). Los frutos son drupas bivalvas u obovoides de 9 a 13 mm de largo, por lo general apiculados, glabros y rojizos en la madurez (Rzedowski et al., 2004; Toledo, 1982). Generalmente los frutos contienen una sola semilla, aunque en algunas ocasiones pueden presentar dos (obs. pers.).

En México, *B. glabrifolia* se distribuye generalmente entre los 1000 y 2200 m s.n.m. y es un componente frecuente y más o menos abundante de los BTC, así como de áreas de transición con encinares (Rzedowski et al., 2004; Toledo, 1982). Su mayor abundancia se localiza en los estados de Michoacán, Estado de México, Puebla, Guerrero y Oaxaca (Toledo, 1982).

## 2. Sitio de estudio

La presente investigación se llevó a cabo en el municipio de San Juan Bautista Jayacatlán, Oaxaca (17° 25' 24" latitud N y 96° 49' 19" longitud W), que se localiza en la región conocida como "La Cañada Chica", al N de la ciudad de Oaxaca (Fig. 2). Según García (1988), el clima de esta zona es estacional, semicálido, con invierno fresco (BS1h'(h) w(w)(i')gw). La temperatura media anual es de 21.7 °C y la precipitación total anual es de 616.4 mm. El 78% de las lluvias se

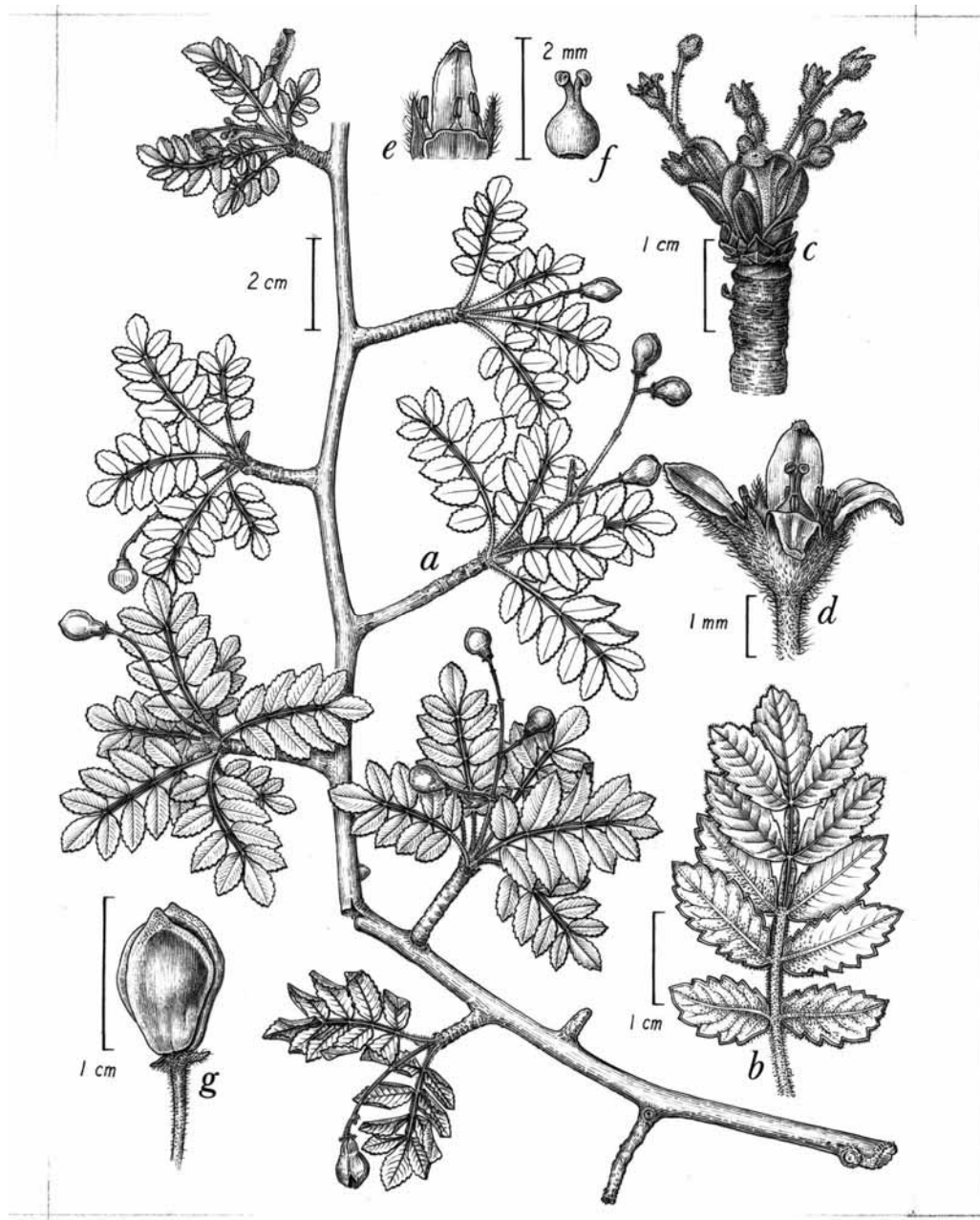


Figura 1. *Bursera glabrifolia* H.B.K. (Engl.): a) estructura de la rama, b) hojas, c) inflorescencias d) flor masculina, e) flor femenina, f) ovario, g) fruto maduro (Ilustración de Edmundo Saavedra).

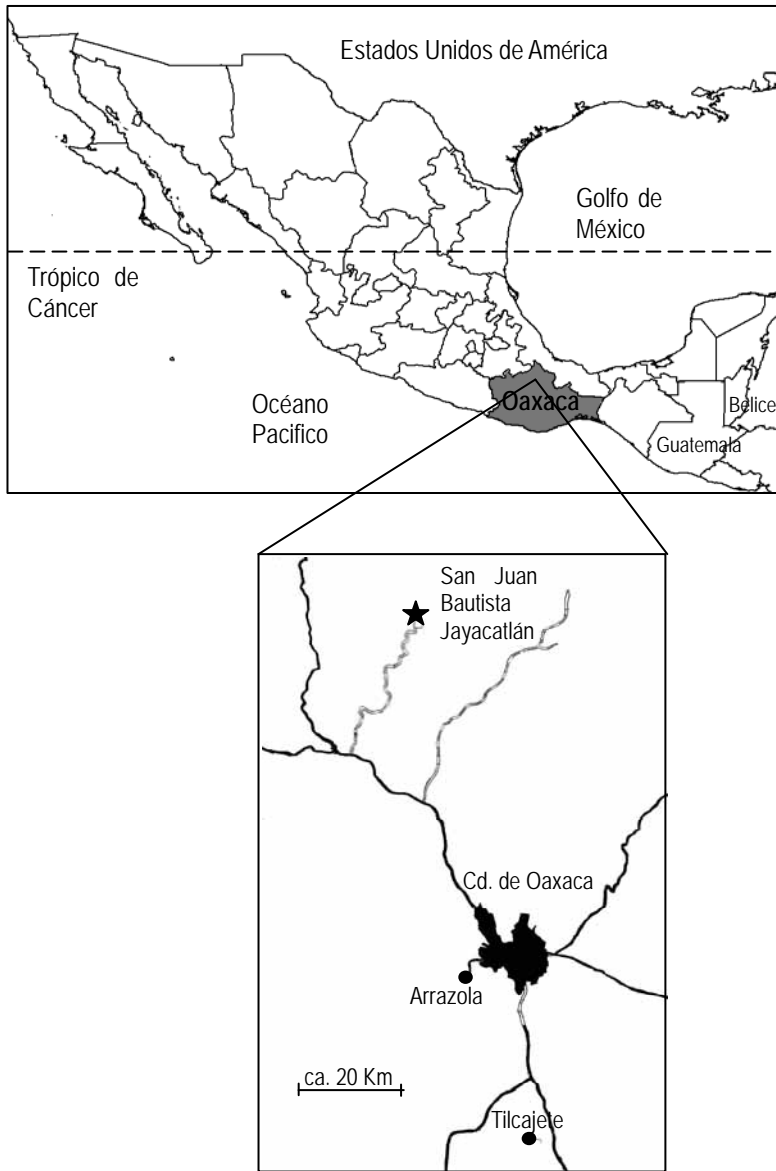


Figura 2. Localización del sitio de estudio en el estado de Oaxaca.

concentran en el verano, durante el periodo de junio a septiembre. Los suelos de la región son luvisoles vétricos, poco profundos y muy susceptibles de erosión (Aguirre-Díaz, 2001). En particular en Jayacatlán, *B. glabrifolia* se distribuye en el piso altitudinal comprendido entre los 500 y 1250 m s.n.m. (Brosi et al., 2000).

La comunidad de Jayacatlán se localiza al sur de la Sierra Norte de Oaxaca, complejo montañoso con un amplio gradiente altitudinal (i.e. 100 a 3400 m s.n.m.) en donde se resguarda una amplia diversidad florística y una gran variedad de ambientes. Entre los tipos de vegetación mejor representados en el municipio de Jayacatlán se encuentran: el BTC, el bosque templado-seco, el bosque templado deciduo y el bosque templado perennifolio; además de pastizales y sistemas agrícolas. El presente estudio se llevó a cabo en el área cubierta por bosque tropical caducifolio de la comunidad, que cubre una extensión de 4675 ha (Aguirre-Díaz, 2001). Las especies dominantes del dosel en esta vegetación son individuos con alturas de entre 6 y 12 m pertenecientes a las familias Burseraceae (*B. linanoe*, *B. submoniliformis*, *B. simaruba*) y Leguminosae, así como algunos árboles de *Amphipterygium adstringens* (Julianaceae). En el bosque también están representados algunos cactus columnares (*Eschontria chiotilla*, *Myrtillocactus geometrizans*, *Pachycereus weberi* y *Stenocactus rectispinus*), algunas arbustos espinosos (*Acacia* sp., *Mimosa* sp.), hierbas, epifitas (*Tillandsia* sp., *Bromelia* sp.) y algunas trepadoras (lianas).

## 2.1 Actividades productivas

La comunidad de Jayacatlán cuenta con una superficie total de 12,300 ha destinadas esencialmente a la producción forestal y agrícola, ocupando la primera el 50% (Secciones II y III; Tabla 1) y la segunda el 20% (incisos 1 y 2, sección IV; Tabla 1). En lo referente a la producción forestal, ésta se inició en 1977 centrándose fundamentalmente en la explotación sostenible del bosque templado (i.e Sección II; Tabla 1) de donde se extrae madera en rollo proveniente de ocho especies de pino: *Pinus ayacahuite*, *P. douglasiana*, *P. oaxacana*, *P. patula*, *P. patula* variedad *longepedunculata*, *P. pseudostrobus*, *P. rudis* y *P. teocote* (Aguirre-Díaz, 2001). En 2002 se obtuvo el permiso de explotación del BTC (i.e Sección III; Tabla 1), el cual fue dirigido al corte de árboles de *B. glabrifolia*, sin embargo éste se puso en práctica hasta 2004. La actividad productiva desarrollada esencialmente en el bosque templado es una fuente permanente de empleos para los comuneros y anualmente da empleo al 60% de la población



económicamente activa (Aguirre-Díaz, *com. pers.*). Se ha previsto que la actividad en el BTC no tenga el mismo impacto en la generación de empleos en comparación con el bosque templado, debido a que los montos de extracción son menores y a que la manipulación no requiere una mano de obra numerosa. No obstante, en términos económicos, los dividendos económicos que se obtienen a través de la madera de "copalillo" son equivalentes a los obtenidos con la madera de pino (Comisariado de Bienes Comunales, *com. pers.*).

Tabla 1: Tipo de uso del suelo en Jayacatlán, Oaxaca (Tomada de Aguirre-Díaz, 2001)

| Clasificación  | Superficie<br>(ha) | Porcentaje<br>(%) |
|--|--------------------|-------------------|
| <i>I. Áreas de conservación y aprovechamiento restringidos</i> |                    |                   |
| a. Áreas protegidas  | 100                | 0.81              |
| b. Superficies de protección del hábitat                       | 1000               | 8.13              |
| c. Franjas protectoras no menores de 20 m                      | 480                | 3.90              |
| 1. Forestal de protección                                      | 1000               | 8.13              |
| 2. Sistema hidrológico   | 480                | 3.90              |
| d. Superficies con pendientes mayores al 100%                  | 200                | 1.63              |
| e. Superficies con altura mayor a los 3000 m s.n.m.            | 250                | 2.03              |
| <i>II. Áreas de producción</i>                                 |                    |                   |
| 1. Forestal de producción maderable y otros usos               | 3975               | 32.32             |
| <i>III. Áreas de restauración</i>                              |                    |                   |
| 1. Forestal de baja productividad o no comercial               | 2190               | 17.80             |
| <i>IV. Áreas de otros usos</i>                                 |                    |                   |
| 1. Agricultura permanente                                      | 405                | 3.29              |
| 2. Agricultura migratoria                                      | 2010               | 16.34             |
| 3. Fruticultura  | 75                 | 0.61              |
| 4. Ganadería   | 0                  | 0.00              |
| 5. Vías de comunicación  | 90                 | 0.73              |
| 6. Urbanas y construcciones rurales                            | 45                 | 0.37              |
| <b>T o t a l</b>   | <b>12300</b>       | <b>100</b>        |

Cabe señalar que las utilidades que se generan a través de la producción forestal que se utilizan en la compra de equipo, transporte, materiales en general y herramientas asociadas en el desempeño de las labores forestales, así como en la subvención de actividades educativas, recreativas, festividades religiosas y en general para diversos proyectos sociales (construcción de caminos, puentes y arreglo de calles, entre otros). La inversión del capital en esta serie de elementos aunado con las prácticas adecuadas de manejo forestal, le ha valido a la comunidad de Jayacatlán la certificación de la madera de pino y su reconocimiento, ante otras comunidades de la región y del país, como un ejemplo del manejo forestal sostenible de sus recursos naturales.

Con respecto a la producción agrícola, ésta es esencialmente de temporal (ca. 85%) y está relacionada principalmente con la siembra de maíz, frijol, trigo, haba, calabaza, tomate y jitomate. Asimismo, se producen en forma incipiente algunas frutas, entre las que se encuentran el limón, la lima, la ciruela, el zapote negro, el nogal, el aguacate y el mango (Aguirre-Díaz, 2001; Brosi et al., 2000). No obstante la variedad de productos agrícolas que se obtienen en la región, en la comunidad se considera a la agricultura como una actividad secundaria al contarse con pocos terrenos aptos para su buen desarrollo y por ser básicamente de autoconsumo. La comercialización de estos productos se da únicamente a partir de excedentes y las utilidades se destinan a sufragar necesidades tales como el vestido y la construcción (Aguirre-Díaz, 2001; Brosi et al., 2000).

## Literatura citada

- Aguirre-Díaz, H., 2001. Programa de manejo forestal de copalillo (*Bursera* spp.) en la comunidad de San Juan Bautista Jayacatlán, municipio del mismo nombre, Distrito de ETLA, Oaxaca. Unión de Comunidades Forestales "IXETO". Reporte Técnico (SEMARNAT).
- Ambrosio, M. (en preparación). Manejo Sustentable de la Madera de Copal (*Bursera* spp.) en San Juan Bautista Jayacatlán, Oaxaca. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, UNAM.
- Becerra, J.X., Venable, D.L., 1999. Nuclear ribosomal DNA phylogeny and its implications for evolutionary trends in Mexican *Bursera* (Burseraceae). *American Journal of Botany* 86: 1047-1057
- Brosi, B., Peters, C. M., Ambrosio, M., Purata, S., Aguirre, H., 2000. Plan de Manejo Forestal de Copalillo. Bienes Comunes de San Juan Bautista Jayacatlán, Oaxaca, México.
- García, E., 1988. Modificación al Sistema de Clasificación Climática de Köppen. UNAM. Mexico.
- Hersh-Martínez, P., Glass, R., Fierro Álvarez, A., 2004. El linaloe [*Bursera linaloe* (Schiede) Engl.]: Una Madera aromática entre la tradición y la presión económica. Pp. 439-460. En: Productos forestales, medios de subsistencia y conservación. Estudios de caso sobre sistemas de manejo de productos forestales no maderables. Alexiades, M.N. y Shanley, P. (eds.). CIFOR Vol. 3- América Latina. Indonesia.

- Johnson, M.B., 1992. The genus *Bursera* (Burseraceae) in Sonora, México and Arizona, USA. *Desert Plants* 10: 126-145.
- Peters, C., Purata, S., Chibnik, M., Brosi, B., López, A., Ambrosio, M., 2003. The life and times of *Bursera glabrifolia* (H.B.K.) Engle. in Mexico: a parable for ethnobotany. *Economic Botany* 57: 431-441.
- Purata, S.E., Chibnik, M., Brosi, B., López, A.M., 2004. Figuras de madera de *Bursera glabrifolia* H.B.K. (Engl.) en Oaxaca, México. In: Alexiades, M.N., Shanley, P. (eds.), *Productos Forestales, Medios de Subsistencia y Conservación. Estudios de Caso sobre Sistemas de Manejo de Productos Forestales no Maderables*. CIFOR Vol. 3- América Latina. Indonesia. pp. 415-437.
- Rzedowski, J., Krause, H., 1979. Algunas tendencias evolutivas en *Bursera* (Burseraceae). *Taxon* 28: 103-116.
- Rzedowski, J., Medina Lemus, R., Calderón de Rzedowski, G., 2004. Las especies de *Bursera* (Burseraceae) en la Cuenca Superior del Río Papaloapan (México). *Acta Botánica Mexicana* 66: 23-151.
- Toledo, C., 1982. El Género *Bursera* (Burseraceae) en el Estado de Guerrero. Tesis de Licenciatura (Biología). Facultad de Ciencias. UNAM, México.

## CAPÍTULO IV

### **Regeneration of *Bursera glabrifolia* in a dry tropical forest subject to anthropogenic disturbances: consequences for population dynamics.**

Running title: Regeneration of *Bursera glabrifolia*.

Key words: canopy gaps, demography, germination, matrix models, seedling establishment, selective extraction, tropical trees.

Authors: Mariana Hernández-Apolinar and Teresa Valverde

Author Affiliation: Grupo de Ecología de Poblaciones, Departamento de Ecología y Recursos Naturales, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM).

Mailing Address: Facultad de Ciencias, Circuito Exterior, Ciudad Universitaria, México D.F. 04510, México.

Author for correspondence: M. Hernández-Apolinar ([apolinar@servidor.unam.mx](mailto:apolinar@servidor.unam.mx))

## ABSTRACT

Tropical dry forests are important ecological systems not only because of their high diversity and endemism, but also because they are a source of a large number of forest products that satisfy a variety of human needs. The overexploitation of some of these products is one of the many threats faced by these ecosystems in Mexico. One of the tree species commonly extracted from tropical dry forests in the Mexican state of Oaxaca is *Bursera glabrifolia*, which possesses a soft and easily carved wood that is used for folk wood-crafting. The selective extraction of trees of this species creates local disturbances i.e. canopy gaps, that may affect its population dynamics. In this study we address the regeneration response of *B. glabrifolia* to canopy gaps of different sizes formed by selective tree extraction. We carried out germination and seedling establishment experiments in four different patch types: closed canopy patches (7.86% canopy openness), small gaps (17.32%), medium-sized gaps (26.22%) and large gaps (34.17%). Experiments were carried out in three patches of each category and for three years (2002-03, 2003-04 and 2004-05). Seed germination experiments were done from May to October, while seedling establishment experiments started in July and were followed for one year. Average seed germination was highest in small gaps (8.94% germination), followed by closed canopy patches (5.37%), medium-sized gaps (2.18%) and large gaps (0.92%). Seedling survival after one year of planting was highest in closed canopy patches (4.40% survival), followed by small gaps (1.37%), medium-sized gaps (1.15%) and large gaps (0.22%). We explored the demographic effect of these regeneration patterns by incorporating them in population projection matrices to model the potential numerical behavior of the population in the different forest patches. The resulting  $\lambda$  values suggest that the *B. glabrifolia* population would grow at a faster rate under the conditions prevailing in small gaps ( $\lambda = 1.045$ ), while the lowest  $\lambda$  corresponded to large gaps (0.998). Thus, the demography of this species shows spatio-temporal variability associated with the patch dynamics occurring at the landscape level. This patch dynamics is driven to a large extent by disturbances caused by human activities, in this case exemplified by tree extraction. Therefore, management plans for this and other forest products should incorporate the knowledge of how the 'target species' demography responds to the disturbances created by the extractive regimes and the different management techniques used by the local communities.

## INTRODUCTION

Most of what is known regarding the biology and ecology of tropical forests has been based on observations and experimentation carried out in tropical rainforests (Vieira and Scariot 2006; Meli, 2003; Mooney et al., 1995). At present, our knowledge of the composition and functioning of tropical dry forests (also called seasonally dry tropical forests or tropical seasonal forests) is still limited, despite the fact that these ecosystems represent a large proportion (42%) of the area covered by tropical forests worldwide (Murphy and Lugo, 1986). In Mexico, tropical dry forests are important ecological systems not only because of their high diversity and endemism (Trejo and Dirzo, 2000; Challenger, 1998; Rezedowsky, 1991), but also because they are a source of a large number of forest products that satisfy a variety of human needs (Gordon et al., 2004; Bye, 1995). The overexploitation of timber and non-timber forest products from these ecosystems is one of the factors that has contributed to their fragmentation and loss. This is aggravated by the fact that tropical dry forests are fragile ecosystems that do not recover easily from disturbance; thus the concern for their high deforestation rates (Trejo and Dirzo, 2000; Challenger, 1998; Bye, 1995; Maass, 1995). In this chapter we center our attention on the regeneration ecology of *Bursera glabrifolia* H.B.K. (Engl.), a tropical dry forest tree species used for the elaboration of folk woodcarvings (i.e. "alebrijes") in the Mexican state of Oaxaca (Purata et al., 2004; Peters et al., 2003). In particular, we studied the success of the early life-cycle phases in canopy gaps of different sizes created by the selective extraction of adult trees of this species, and we explored the potential demographic consequences of the different regeneration patterns observed.

One of the most important issues presently being addressed by tropical ecologists is how similar regeneration dynamics of dry tropical forests is compared to tropical rainforests with regards to the well documented role of natural disturbances on a small scale, such as tree and branch fall (McLaren and McDonald, 2003a; Venancio-Martins and Ribeiro-Rodríguez, 2002; Dickinson et al., 2001; Dickinson et al., 2000; Olivera-Filho et al., 1998; Huante and Rincón 1998; Gerhardt, 1996; Lieberman and Li, 1992), and the effect of anthropogenic disturbances, on regeneration patterns (McLaren and McDonald, 2003b; Negreros-Castillo et al., 2003; Fredericksen and Mostacedo, 2000; Dickinson et al., 2000; Gullison et al 1996; Negreros-Castillo and Mize, 1993; Snook, 1992; Macario-Mendoza, 1991).

The history of human intervention in dry tropical forests dates back to ancient times and therefore gap formation in some forest canopies probably is not only a product of natural processes, but also a result of diverse productive activities (Gordon et al., 2004; Bye, 1995; Maass, 1995; Murphy and Lugo, 1995 and 1986; Janzen, 1988). This type of disturbance may have a direct effect on exploited populations (Gordon et al., 2004; Challenger, 1998; Bye, 1995) and also in their regeneration dynamics, as gap opening/closure certainly affects demographic and recruitment patterns of tree species in the community. Consequently, in order to know the demographic behavior of species that inhabit this type of spatio-temporal heterogeneous community, it is necessary to understand how their demographic parameters respond to disturbances that result from selective extraction of trees. In the case of species having economic importance, this knowledge can be useful in designing sound management plans.

There is evidence that in dry tropical forests low regeneration from seed germination and seedling establishment limits the growth of tree species populations (Ceccon et al, 2003; McLaren and McDonald, 2003a and b; Negreros-Castillo et al., 2003; Mostacedo and Fredicksen, 1999). Drought conditions, which the ecosystem experiences during a significant part of the year, cause high mortality, especially in the early stages of the life cycle, which by its inherent vulnerability represent population filters *per se* (Harper 1977). In this context, the presence of gaps in the canopy of communities that naturally experience low levels of humidity during the dry season represents an additional element of stress that could explain the low level of seedling establishment (McLaren and McDonald, 2003b; Ray and Brown, 1995). Hence, the traditional dichotomy between pioneer species and mature forest species that has been used in the context of regeneration dynamics of tropical rainforests certainly has no direct parallel in the dynamics of dry tropical forests (McLaren and McDonald, 2003b).

The demographic behavior of tree populations is driven in great part by regeneration processes (Zuidema, 2000; Enright et al., 1995; Silvertown et al., 1993). This is particularly relevant for trees in tropical dry forests, in which recruitment of individuals can be a process highly restricted by environmental conditions, as explained above. Thus, contrasting patterns of seed germination and seedling establishment in the diverse environmental conditions present in communities having spatio-temporal heterogeneity can give rise to important variations in the demographic behavior of a species (Pulido et al., 2007; Pascarella and Horvitz, 1998; Valverde and Silvertown, 1997; Horvitz and Schemske, 1995; Cipollini et al., 1994).

In the last decade, population projection matrices have been used frequently to explore the effects of different environmental conditions, as well as that of different forms of management, in population growth rate (Pulido et al., 2007; Enders et al., 2004; Ticktin et al., 2002; Soehartono and Newton, 2001; Zuidema, 2000; Olmsted and Álvarez-Buylla, 1995; Boot and Gullison, 1995; Hall and Bawa, 1993; Peters, 1991 and 1990). With this perspective, Hernández-Apolinar et al. (2006) analyzed the potential impact of selective extraction of *B. glabrifolia* trees on the demographic behavior of a population of this species in the north of the Mexican state of Oaxaca. However, in this work, the spatio-temporal variation in the demography of this species, presumably caused by the creation of gaps in the canopy by selective extraction of trees, was not considered, and it is important to include this kind of information in the design of management plans.

*Bursera glabrifolia* is a tree endemic to Mexico, and has a wide distribution that includes the dry tropical forests in the state of Oaxaca (Rezedowski et al., 2004; Trejo, 1998). In the areas close to the city of Oaxaca, in the region called "Valles Centrales", trees of this species are extracted, and its wood is used for handcrafts called "alebrijes" (Purata et al., 2005 and 2004; Peters et al., 2003), which represent fantastic animals in brilliant colors, and were first produced in the towns of Arrazola and Tilcajete during the sixties. Their production has increased recently because their commercialization in national and international markets has been extremely successful (Chibnik, 2003). The alebrijes are made from wood of four species of *Bursera*; however, *B. glabrifolia* is the one preferred by artisans because it is soft, light and easy to carve (Purata et al., 2005; Peters et al., 2003). The intensified extraction of *B. glabrifolia* has caused reductions in its populations in the Valles Centrales region; hence, presently had to be extracted from more remote regions.

In this chapter, we present the results of a study on the regeneration of *B. glabrifolia* in gaps of different sizes in the dry tropical forest of Jayacatlán, Oaxaca. We specifically seek to answer the following questions: 1) how does the germination and seedling establishment of *B. glabrifolia* vary spatially in relation to the size of gaps?; 2) what conditions promote natural regeneration?; and 3) how this variation in regeneration patterns influences population dynamics? The information generated from this research can be then be used to elaborate a sound-based management plan for the people of Jayacatlán (Aguirre-Díaz 2001; Brosi et al., 2000).



## METHODS

### *Study site*

The study site is located within the municipality of San Juan Bautista Jayacatlán, in the Mexican state of Oaxaca (17° 25' 24" N; 96° 49'19" W; Fig. 1). The climate is warm with a highly seasonal precipitation, and a cool winter (climate type BS1h'(h) w(w)(i')gw, *sensu* García 1988). Mean annual temperature is 21.7°C and annual rainfall is 616.4 mm, 78% of which falls during the summer (July-September). Soils are luvisols, shallow and calcareous (Aguirre Díaz, 2001). The topography is rather complex, because the area is part of the Sierra Norte de Oaxaca, which has a broad altitudinal range (100 to 3400 m). The dominant vegetation types of the region are tropical dry forests, temperate deciduous and coniferous woodlands, as well as man-induced grasslands and crop fields.

The tropical dry forest of the municipality of Jayacatlán covers 4675 ha (Aguirre-Díaz, 2001); its canopy reaches 12 m and elements of the Burseraceae (*B. linanoe*, *B. submoniliformis*, *B. simaruba*) and Leguminosae families are dominant. Trees of *Amphipterygium adstringens* (Julianaceae) are also common canopy elements, while columnar cacti, such as *Eschontria chiotilla*, *Myrtillocactus geometrizans*, *Pachycereus weberi* and *Stenocactus rectispinus*, are also frequent. Thorny shrubs of the genus *Acacia* and *Mimosa* are common in the middle stratum; additionally, there are vines and epiphytes, mainly of the genus *Tillandsia* and *Bromelia*.

### *Study species*

*Bursera glabrifolia* is a dioecious tree or shrub, resinous, aromatic and up to 12 m tall. It is a member of the section *Bullockia* of the genus *Bursera*, which is characterized by a persistent bark (i.e. grey or reddish-grey and smooth; Rzedowski et al., 2004). Leaves are composite and pubescent on the abaxial surface and are shed during the dry season. Inflorescences are paniculate, bearing unisexual flowers; the male inflorescences, but not the female, are branched (Rzedowski et al., 2004). Male and female flowers have white to yellow petals. The fruits are bivalve drupes, ovate-shape and reddish when mature (Rzedowski et al., 2004; Toledo, 1982). Each fruit contains a single seed, generally with only one embryo, although occasionally two might be present (2%; pers. obs.). In Mexico the species is distributed in the states of

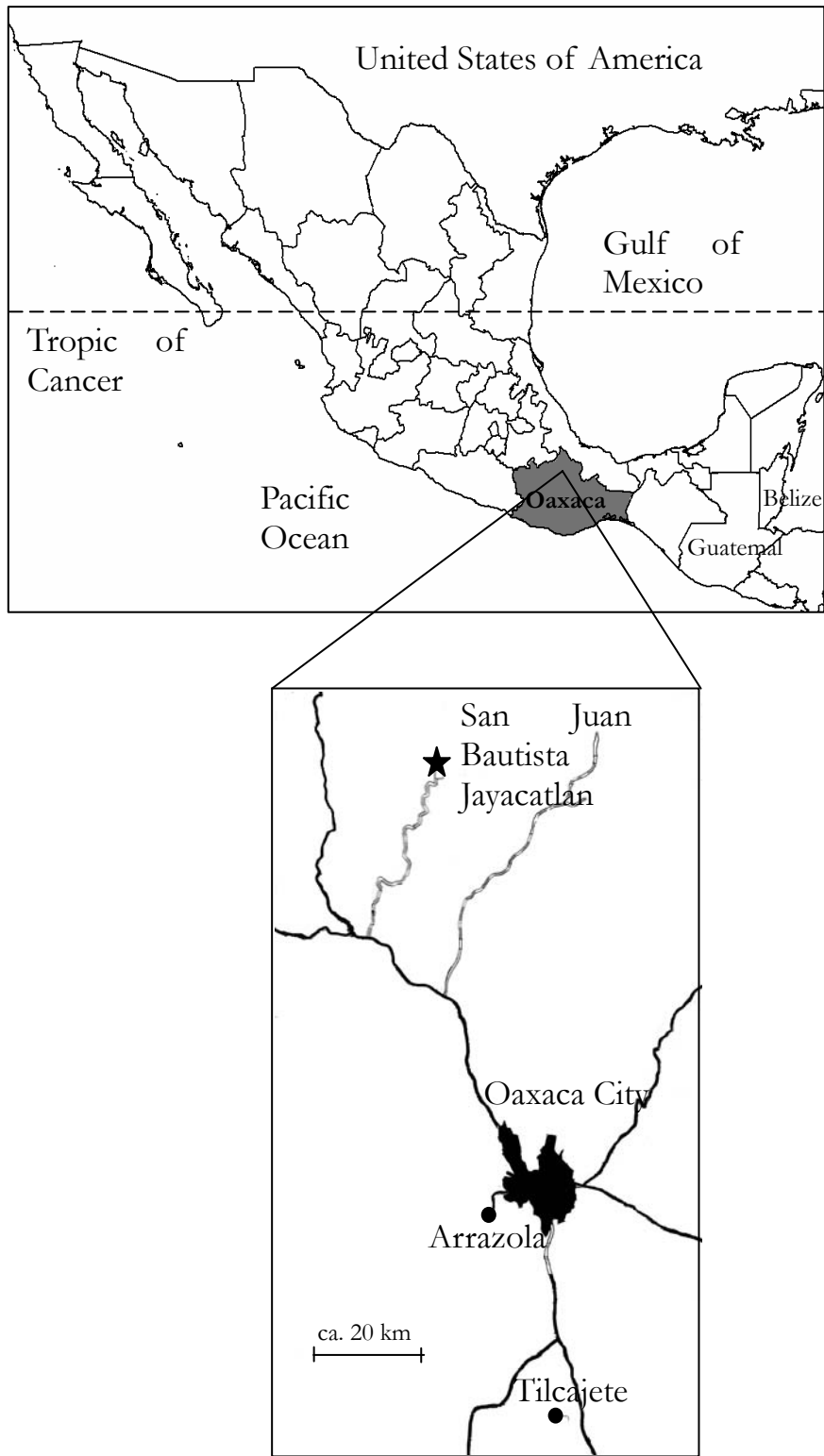


Figure 1. Location of the study site within the Mexican state of Oaxaca.

Michoacán, Mexico, Puebla, Morelos, Guerrero and Oaxaca (Toledo, 1982). In Jayacatlán it is found mainly at altitudes between 500 and 1250 m (Brosi et al., 2000).

#### *Gap formation and evaluation of canopy openness*

Seed germination and seedling establishment experiments (see below) were carried out in forest patches consisting of gaps of different sizes and closed canopy sites. The first experiments were set up before the beginning of the rainy season in 2002, when eight forest patches were chosen: two corresponded to closed canopies, two were small gaps (12-16 m<sup>2</sup>), two medium-sized (35-49 m<sup>2</sup>) and two large-size gaps (62-64 m<sup>2</sup>). The area of each gap was estimated as an ellipse, measuring the minimum and maximum axis of the ground projection of the surrounding canopy (Table 1). In 2003 and 2004 the same experiments were carried out in 12 gaps created by selective extraction of trees in different areas, as it was not until then that permission to extract trees was granted. These gaps were created by selective cutting of 14 trees during October 2002, and were classified in three categories, based on the percentage of canopy opening, which was estimated from hemispherical photographs (Valverde and Silvertown, 1997; Mitchell and Withmore, 1993; Table 2). Furthermore, a fourth category consisting of four closed canopy sites –which represent the forest canopy without the disturbance of selective extraction, i.e. conserved forest– were included.

To measure canopy openness, five black-and-white hemispherical digital photographs of the canopy were taken in each gap (in October 2002), using a fish-eye lens (Rich, 1990 and 1989). The photographs were taken on the four corners and the center of a 1×1 m quadrant located in the middle of the gap. The digital camera (Coolpix990 – Nikon) was set on the stabilizing equipment designed by WinSCANOPY and was oriented always towards the north with the lens pointing upwards (Régent Instruments Inc., 2003). The same procedure was followed in the four closed canopy patches. These photographs show the canopy aspect at the moment of maximum leaf area. The WinSCANOPY program was used to calculate the percentage of canopy opening of each photograph (V. 2003, Régent Instruments Inc., 2003).

#### *Seed germination and seedling establishment*

In the summers of 2002, 2003 and 2004 experiments were carried out on seed germination and seedling establishment of *B. glabrifolia* in the four patch types studied, i.e. closed canopy, small, medium and large gaps. Fruits (ca. 1500) were collected in the study area at the beginning of

the dispersal period (i.e. November) the year previous to planting, directly from various *B. glabrifolia* adult trees. Seeds were cleaned and stored in paper bags at room temperature in Mexico City for ca. six mo.

Table 1. Characterization of each of the patches selected in 2002, 2003 and 2004 for seed germination and seedling establishment experiments. The opening of gaps determined by gap size in 2002, while by the mean diffuse light in 2003 and 2004. Most experiments done in 2002 were carried out in different patches than 2003 and 2004, as specified in the table.

| Patch type                          | Gap size<br>(m <sup>2</sup> ) | Canopy openness<br>(%) | Experiment type *   |
|-------------------------------------|-------------------------------|------------------------|---------------------|
| <i>Experiments in 2002</i>          |                               |                        |                     |
| Closed canopy patch A               | -                             | 9.76                   | G & E               |
| Closed canopy patch B               | -                             | 6.53                   | G & E               |
| Small gap A                         | 12                            | Nm                     | G & E               |
| Small gap B                         | 16                            | Nm                     | G & E               |
| Medium-size gap A                   | 35                            | Nm                     | G & E               |
| Medium-size gap B                   | 49                            | Nm                     | G & E               |
| Large gap A                         | 64                            | Nm                     | G & E               |
| Large gap B                         | 62                            | Nm                     | G & E               |
| <i>Experiments in 2003 and 2004</i> |                               |                        |                     |
| Closed canopy patch A               | -                             | 9.76                   | G (03 & 04), E (03) |
| Closed canopy patch B               | -                             | 6.53                   | G (03 & 04), E (03) |
| Closed canopy patch 1               | -                             | 7.08                   | G (03 & 04)         |
| Small gap 1                         | 14.00                         | 15.09                  | G (03 & 04), E (03) |
| Small gap 2                         | 24.98                         | 16.48                  | G (03 & 04), E (03) |
| Small gap 3                         | 16.00                         | 20.40                  | G (03 & 04)         |
| Medium-size gap 1                   | 34.65                         | 23.24                  | G (03 & 04), E (03) |
| Medium-size gap 2                   | 49.92                         | 26.24                  | G (03 & 04), E (03) |
| Medium-size gap 3                   | 46.56                         | 29.18                  | G (03 & 04)         |
| Large gap 1                         | 62.40                         | 32.73                  | G (03 & 04), E (03) |
| Large gap 2                         | 51.24                         | 39.75                  | G (03 & 04), E (03) |
| Large gap 3                         | 64.38                         | 30.02                  | G (03 & 04)         |

\* Nota: G = germination; E = seedling establishment; (n) = year when it took place the experiment.

Table 2. Characterization of patch types in terms of canopy openness in 2003-2004. Percentage of canopy opening determined by the mean diffuse light estimated from five hemispherical photographs per patch. Canopy gaps were created by the selective extraction of adult trees (d.b.h. > 10 cm) of *B. glabrifolia*. Closed canopy patches represent the conserved forest matrix.

| Patch type               | Canopy openness (%) | Average canopy openness (%) | Average gap size (m <sup>2</sup> ) |
|--------------------------|---------------------|-----------------------------|------------------------------------|
| Closed canopy patch (CC) | 0-15                | 7.5                         | -----                              |
| Small gap (SG)           | 15-21               | 18                          | 18.83                              |
| Medium-size gap (MG)     | 21-30               | 25.5                        | 43.44                              |
| Large gap (LG)           | 30-40               | 35                          | 59.34                              |

- a) *Seed germination.* In 2002, seed germination experiments were carried out in two of each of the patch types described above, while in 2003 and 2004 three patches of each type were used (Table 1). In May of each year (before the beginning of the rainy season) 60 *B. glabrifolia* seeds were planted in groups of 20 seeds at each patch. Seeds were ca. six months old and were not scarified before planting. The seeds were spread on the soil at distances of 2 cm between each and buried 0.5 cm. Experimental seed batches were surrounded by cylinders of wire mesh to protect them and allow their location. The number of germinated seeds was recorded every two months approximately. A two-way analysis of variance test was performed to evaluate the effects of patch type (i.e. closed canopy, small gap, medium-sized gap and large gap) and study period (i.e. 2002, 2003 and 2004) on final germination percentages, which were arcsin transformed before analysis (Zar, 1998). Mean comparisons were made by Tukey and LSD multiple tests (Zar 1996).
- b) *Seedling establishment.* In May 2002 and 2003 seeds were germinated in a controlled environment chamber (CONVIRON), at 18-32°C (resembling the summertime temperature regime in the field), with a 12:12 h photoperiod (the dark hours coinciding with the 12 h of low temperature). Once the seeds germinated, the resulting seedlings were transplanted to Jiffy type pots (7×7×10 cm) and moved to a greenhouse in Mexico City. Seedlings were taken to the field in July 2002 and 2003 (after the rainy season had

begun) and were planted altogether with pots in two patches of each type, at distances of no less than 1 m between each. In the patches corresponding to gaps, the seedlings were placed toward the center of the gap. At the time of the transplant, they were ca. 1.5 months old, and had both cotyledonary and true leaves. 25 seedlings were planted in each patch in 2002 and 18 in 2003. Seedling survival was recorded every two months during a year. Average seedling survivorship curves ( $\log l_x$ ) were obtained for each patch and period, and data were analyzed (2002 and 2003) by Peto and Peto test (Pyke and Thompson, 1986).

#### *Effect of the different regeneration patterns on population dynamics*

The demographic behavior of *B. glabrifolia* during 2002-2004 in each of the patch type described above was modelled based on four Lefkovitch projection matrices (Fig. 2). The size categories used in this demographic analysis (i.e., 5) were the same as those defined for the management plan (Brosi et al., 2000) and used by Hernández-Apolinar et al. (2006) (Table 3). To build the *B. glabrifolia* matrices, transition and stasis probabilities, as well as fecundity values, were calculated according to procedures described in Hernández-Apolinar et al. (2006). The fundamental differences among the four matrices corresponded to 1) fecundity values – that were calculated based on the results of the seed germination experiments described above, and 2) seedling establishment probabilities (transition from category 1 to 2) which were calculated on the basis of results of seedling survival experiments described in the previous section. Transition probabilities of trees in the categories 3, 4 and 5 were calculated based on the individual growth rates –in terms of the change in diameter of the trunk – of the trees found in the area of influence of the gaps created in October 2002. This area of influence was defined as that covered by a circle centered in the middle of the gap and having a diameter twice as large as that of each gap. To calculate the diameter growth rate of each individual tree of *B. glabrifolia* in that area of influence, procedures were carried out as described in Hernández-Apolinar et al. (2006). The total number of trees taken into account for this calculation was 36 (20 category 3, 8 category 4, and 8 category 5). In the three matrices corresponding to the gaps, the same transition and stasis probabilities were used for the trees in categories 3, 4 and 5, because the size of the sample per gap type was not large enough to estimate them separately. In the matrix corresponding to closed canopy patches, individual growth rate and

survival data of 70 individuals –located in five permanent 100×50 m plots established in the undisturbed forest– were used (see details in Hernández-Apolinar et al., 2006).

$$\begin{array}{c}
 \text{Category } t+1 \\
 \begin{matrix} 1 \\ 2 \\ 3 \\ 4 \\ 5 \end{matrix}
 \end{array}
 \left(
 \begin{array}{ccccc}
 & \text{Category } t_0 \\
 & 1 & 2 & 3 & 4 & 5 \\
 \begin{matrix} 1 \\ 2 \\ 3 \\ 4 \\ 5 \end{matrix} &
 \begin{matrix} S_{1,1} \\ G_{2,1} \\ 0 \\ 0 \\ 0 \end{matrix} &
 \begin{matrix} F_{1,2} \\ S_{2,2} \\ G_{3,2} \\ 0 \\ 0 \end{matrix} &
 \begin{matrix} F_{1,3} \\ R_{2,3} \\ S_{3,3} \\ G_{4,3} \\ 0 \end{matrix} &
 \begin{matrix} F_{1,4} \\ 0 \\ R_{3,4} \\ S_{4,4} \\ G_{5,4} \end{matrix} &
 \begin{matrix} F_{1,5} \\ 0 \\ 0 \\ R_{5,4} \\ S_{5,5} \end{matrix}
 \end{array}
 \right)$$

Figure 2. Basic population projection matrix of *B. glabrifolia*. Matrix entries are subdivided into fecundity (F, i.e. seedling production), growth (G, i.e. transition to larger categories), stasis or survival (S, i.e. remaining in the same category), and retrogression (R, i.e. transition to smaller categories). Circles correspond to entries that were modified based on field data from seed germination, seedling establishment, and average increase of trunk diameter.

Table 3. Size categories used to describe the demography of *B. glabrifolia*. Categories were the same as those defined for the management plan (Brosi et al., 2000) and in Hernández-Apolinar et al. (2006).

| Stage     | Size intervals for category (cm) | Size category |
|-----------|----------------------------------|---------------|
| Seedlings | <1                               | 1             |
| Juveniles | 1-10                             | 2             |
| Adult 1   | 10-20                            | 3             |
| Adult 2   | 20-30                            | 4             |
| Adult 3   | >30                              | 5             |

Population growth rate ( $\lambda$ ), stable size structure ( $w$ ) and the reproductive values ( $v$ ) were obtained through the power method (Caswell, 2001). The confidence intervals for  $\lambda$  were obtained through the Montecarlo method (Caswell, 2001; Álvarez-Buylla and Slatkin, 1993), using an algorithm developed by Martínez-Ramos and Hoffman (2002). The relative importance of different matrix elements to population growth rate ( $\lambda$ ) was evaluated by elasticity matrices (Caswell, 2001; de Kroon et al., 1986).

## RESULTS

### *Seed germination*

The germination percentages observed in the field experiments during the summers of 2002, 2003 and 2004 were relatively low, between 1 and 10%, with an overall average of 8.75%. In a growth chamber with constant temperature and humidity, scarified seeds from the same seed samples achieved ca. 80% germination. The results of the analyses of variance indicated that germination percentage was significantly affected by patch type ( $F_{3, 111} = 5.07$ ;  $P = 0.0025$ ), although only marginally by year ( $F_{2, 111} = 2.88$ ;  $P = 0.060$ ; Fig. 3). Higher germination percentages were found in the small gaps (8.94%) and in the closed canopy patches (5.37%), while significantly lower values were attained in the medium-sized (2.18%) and the large gaps (0.92%; Fig. 3a). Higher germination percentages were observed in 2002 (6.9%), followed by 2003 (3.1%) and 2004 (2.0%; Fig. 3b).

### *Seedling establishment*

Seedling survivorship curves of *B. glabrifolia* were of type III, with a very high probability of death in the initial stages of the experiment (Deevey, 1947); however, probability of death seemed to stabilize toward the beginning of the dry season, i.e. October-November (Fig. 4). Yearly survival percentages fluctuated between 0.06 and 4.93% (Table 4); the highest were obtained in the closed canopy patches, followed by the small gaps, medium-sized gaps and the large gaps (Table 4). Seedling survivorship curves obtained in the closed canopy patches differed significantly from those of all gaps, according to pair-wise comparisons of the curves of the two years of study for each patch type (Table 4), the fundamental difference being that final survival was greater under closed canopy than in gaps (Fig. 4). These same two groups were detected when comparing pair-wise the survivorship curves of the different patches in the same year (Table 5). Survival percentages were, however, greater in 2002-03 than in 2003-04, but the



difference between years was significant only for seedlings planted in gaps, not for those planted under closed canopy (Table 4).

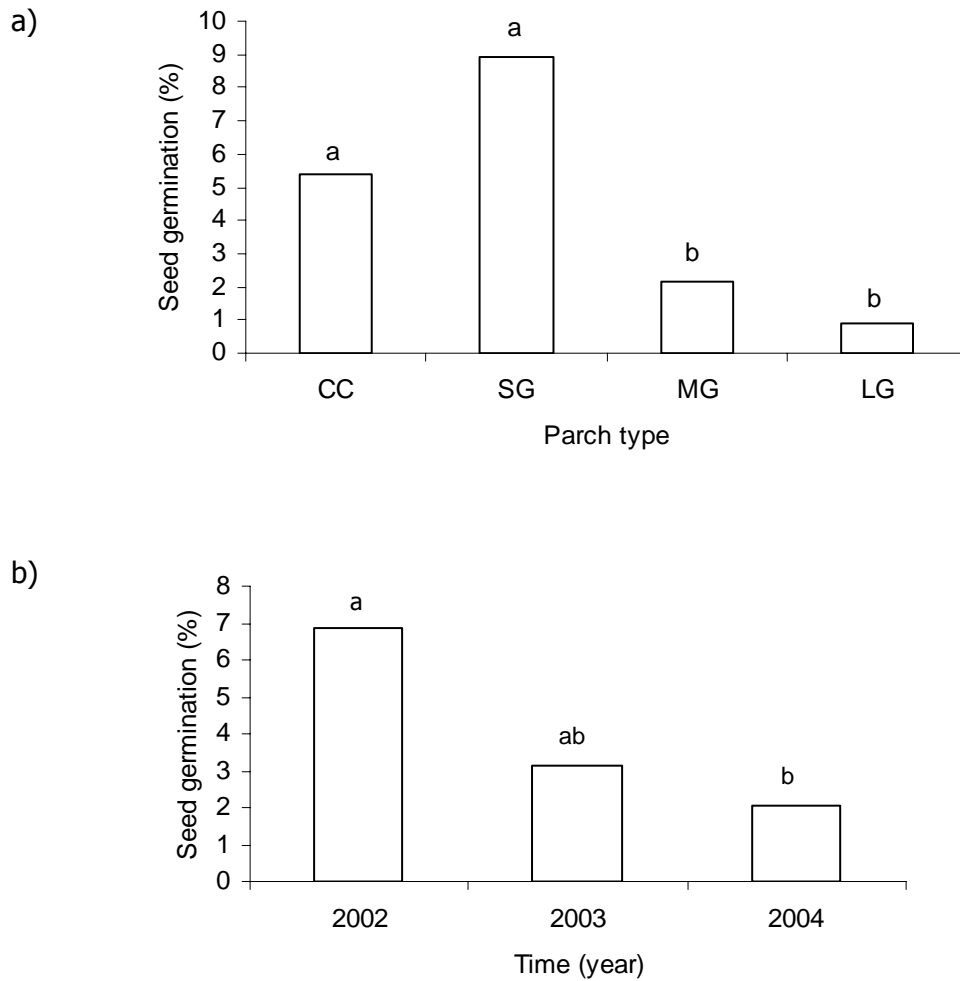


Figure 3. Average seed germination:

a) Results of mean comparison among four different patch types (Tuckey test;  $P < 0.05$ )

b) Results of mean comparison among three years of field experiments (LSD test;  $P < 0.10$ ).

Similar letters indicates significant differences. CC= closed canopy patch; SG= small gap; MG= medium-size gap; LG= large gap. Time of observation: July (1) to June (12).

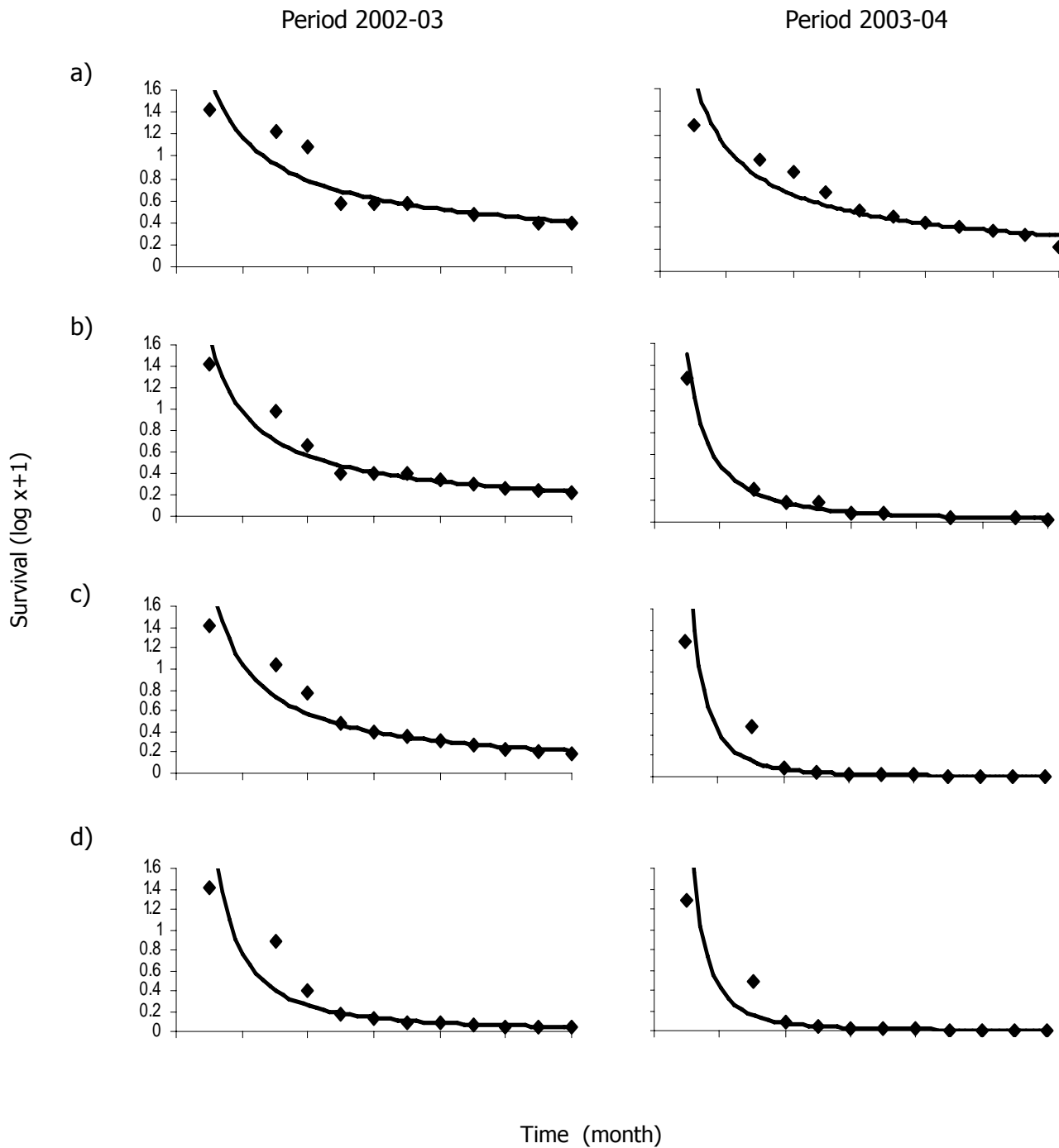


Figure 4. Average survivorship curves ( $\log l_{x+1}$ ) for the seedlings introduced in the summer of 2002 and 2003 to the field in four different site types: a) closed canopy patches; b) small gaps; c) medium-size gaps; and, d) large gaps.

Table 4. Seedling survival percentages after 12 months under field conditions and  $\chi^2$  values from pair-wise comparisons of seedling survivorship curves observed in four different patch types. CC= closed canopy patch; SG= small gap; MG= medium-size gap; LG= large gap.

| Patch type | Survivorship (%) |         | 2002-03 vs. 2003-04 |          |
|------------|------------------|---------|---------------------|----------|
|            | 2002-03          | 2003-04 | $\chi^2$            | <i>P</i> |
| CC         | 4.93             | 3.96    | 0.0007              | >0.05    |
| SG         | 2.26             | 0.48    | 39.67               | <0.001   |
| MG         | 2.24             | 0.06    | 31.02               | <0.001   |
| LG         | 0.38             | 0.06    | 10.52               | <0.01    |

Table 5.  $\chi^2$  values from pair-wise comparisons of seedling survivorship curves for *B. glabrifolia* in four different patch types in 2002-2003 and 2003-2004 periods. Significant *P* values are indicated in bold and marginally significant values are italicized to facilitate reading. CC= closed canopy patch; SG= small gap; MG= medium-size gap; LG= large gap.

| Patch type | 2002-2003 |                | 2003-2004 |                |
|------------|-----------|----------------|-----------|----------------|
|            | $\chi^2$  | <i>P</i>       | $\chi^2$  | <i>P</i>       |
| CC vs SG   | 7.34      | < <b>0.001</b> | 65.20     | < <b>0.001</b> |
| CC vs MG   | 3.74      | <i>0.060</i>   | 37.92     | < <b>0.001</b> |
| CC vs LG   | 23.85     | < <b>0.001</b> | 37.97     | < <b>0.001</b> |
| SG vs MG   | 0.50      | >0.050         | 2.81      | >0.050         |
| SG vs LG   | 2.85      | >0.050         | 2.80      | >0.050         |
| MG vs LG   | 6.23      | < <b>0.01</b>  | 0.000     | >0.050         |

### *Effect of the different regeneration patterns on population dynamics*

The population growth rate that would be obtained if environmental conditions corresponding to small gaps were maintained constant had the highest  $\lambda$  value (1.045), followed by that of closed canopy sites ( $\lambda= 1.024$ ), medium-sized gaps ( $\lambda= 1.012$ ) and, finally, large gaps ( $\lambda= 0.998$ ). Based on  $\lambda$ s confidence intervals, none of these population growth rates differed significantly from the unit, although a general tendency is observed towards an increase in  $\lambda$  and a greater width of its confidence intervals as patch size decreases (Fig. 5).

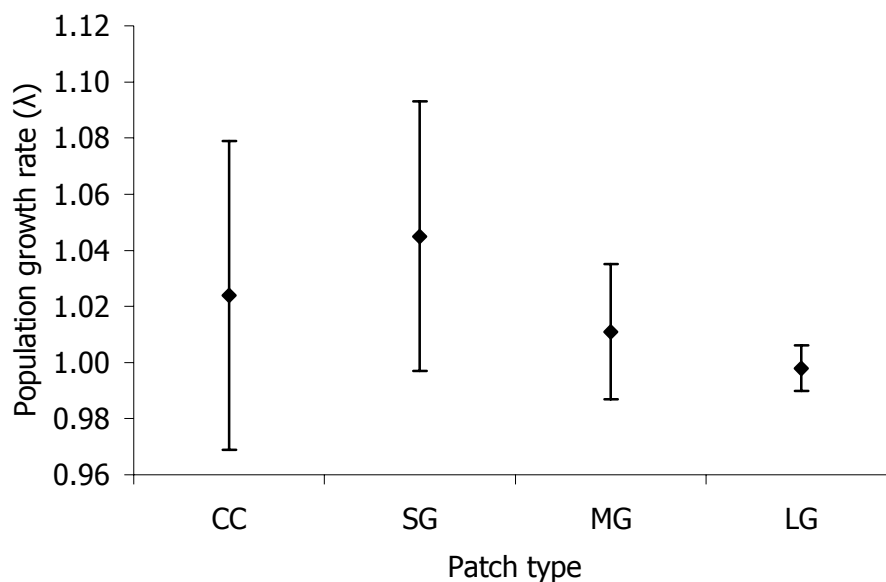


Figure 5. Population growth rate ( $\lambda$ ) with approximate 95% confidence intervals ( $\pm 2\delta$ ) for the four populations studied during period 2002-2004. CC= closed canopy patch; SG= small gap; MG= medium-size gap; LG= large gap.

The fecundity values – estimated by mean number of seedlings established per tree – of the matrix corresponding to the small gaps were, in general, between 5 and 8 times greater than those estimated for the other three types of patch (Table 6). Regarding seedling establishment (transition from category 1 to 2, and mortality in category 1), gap values were between 3 to 16 times smaller than those found in closed canopy patches (Table 6).

Table 6. Average annual population projection matrices of *B. glabrifolia* for the 2002-2004 period corresponding to: a) closed canopy patches; b) small gaps; c) medium-size gaps; and, d) large gaps. The  $\lambda$  values are shown above each matrix. Entries in the main diagonal are in bold to facilitate reading. Matrices entries in italics are combined contributions of fecundity and retrogression.  $q_x$  size-specific mortality. Only positive entries are given.

| Category<br>( $n_{t+1}$ ) |                 | Category ( $n_t$ ) |              |              |              |              |
|---------------------------|-----------------|--------------------|--------------|--------------|--------------|--------------|
|                           |                 | 1                  | 2            | 3            | 4            | 5            |
| a)                        | $\lambda=1.024$ |                    |              |              |              |              |
|                           | 1               | <b>0.184</b>       | <i>0.091</i> | 4.14         | 7.99         | 10.04        |
|                           | 2               | 0.047              | <b>0.943</b> | 0.003        |              |              |
|                           | 3               |                    | 0.010        | <b>0.914</b> | 0.026        |              |
|                           | 4               |                    |              | 0.060        | <b>0.880</b> | 0.010        |
|                           | 5               |                    |              | 0            | 0.086        | <b>0.958</b> |
|                           | $q_x$           | 0.769              | 0.043        | 0.023        | 0.008        | 0.032        |
| b)                        | $\lambda=1.045$ |                    |              |              |              |              |
|                           | 1               | <b>0.184</b>       | <i>0.682</i> | 27.85        | 39.58        | 50.70        |
|                           | 2               | 0.016              | <b>0.943</b> | 0.003        |              |              |
|                           | 3               |                    | 0.010        | <b>0.915</b> | 0.026        |              |
|                           | 4               |                    |              | 0.059        | <b>0.903</b> | 0.010        |
|                           | 5               |                    |              |              | 0.063        | <b>0.982</b> |
|                           | $q_x$           | 0.801              | 0.043        | 0.023        | 0.008        | 0.008        |
| c)                        | $\lambda=1.011$ |                    |              |              |              |              |
|                           | 1               | <b>0.184</b>       | <i>0.137</i> | 5.703        | 9.288        | 11.791       |
|                           | 2               | 0.014              | <b>0.943</b> | 0.003        |              |              |
|                           | 3               |                    | 0.010        | <b>0.915</b> | 0.026        |              |
|                           | 4               |                    |              | 0.059        | <b>0.903</b> | 0.010        |
|                           | 5               |                    |              |              | 0.063        | <b>0.982</b> |
|                           | $q_x$           | 0.805              | 0.043        | 0.023        | 0.008        | 0.008        |
| d)                        | $\lambda=0.998$ |                    |              |              |              |              |
|                           | 1               | <b>0.184</b>       | <i>0.041</i> | 2.06         | 4.87         | 6.06         |
|                           | 2               | 0.003              | <b>0.943</b> | 0.003        |              |              |
|                           | 3               |                    | 0.010        | <b>0.915</b> | 0.026        |              |
|                           | 4               |                    |              | 0.059        | <b>0.903</b> | 0.010        |
|                           | 5               |                    |              |              | 0.063        | <b>0.982</b> |
|                           | $q_x$           | 0.814              | 0.043        | 0.023        | 0.008        | 0.008        |

The results of the elasticity matrices show that retrogression and fecundity had a low contribution to  $\lambda$  values (Table 7, Fig. 6), while stasis (i.e. permanence of individuals in the same size category) was the demographic process having the highest contribution to  $\lambda$  (87-95% of the total elasticity value; Fig. 6). The relative contribution of permanence of categories 2 and 3 to elasticity declined as canopy openness increased, while that of categories 4 and 5 increased; notice that the elasticity value of permanence in category 5 is three times larger in the large gap than in the closed canopy (Table 7).

Table 7. Elasticity matrices for the populations of *B. glabrifolia* for the 2002-2004 period corresponding to: a) closed canopy patches; b) small gaps; c) medium-size gaps; and, d) large gaps. The highest positive values are highlighted in each matrix.

| Category<br>$n_{t+1}$ | Category ( $n_t$ ) |              |              |              |              |
|-----------------------|--------------------|--------------|--------------|--------------|--------------|
|                       | 1                  | 2            | 3            | 4            | 5            |
| a)                    |                    |              |              |              |              |
| 1                     | 0.006              | 6.7E-05      | 0.008        | 0.007        | 0.011        |
| 2                     | 0.026              | <b>0.297</b> | 1E-04        |              |              |
| 3                     |                    | 0.026        | <b>0.241</b> | 0.003        |              |
| 4                     |                    |              | 0.021        | <b>0.142</b> | 0.002        |
| 5                     |                    |              |              | 0.013        | <b>0.198</b> |
| b)                    |                    |              |              |              |              |
| 1                     | 0.007              | 2.1E-05      | 0.013        | 0.008        | 0.011        |
| 2                     | 0.032              | <b>0.284</b> | 8E-05        |              |              |
| 3                     |                    | 0.032        | <b>0.232</b> | 0.003        |              |
| 4                     |                    |              | 0.021        | <b>0.145</b> | 0.002        |
| 5                     |                    |              |              | 0.012        | <b>0.202</b> |
| c)                    |                    |              |              |              |              |
| 1                     | 0.003              | 1.8E-05      | 0.002        | 0.003        | 0.007        |
| 2                     | 0.013              | <b>0.176</b> | 9E-05        |              |              |
| 3                     |                    | 0.014        | <b>0.169</b> | 0.003        |              |
| 4                     |                    |              | 0.015        | <b>0.167</b> | 0.004        |
| 5                     |                    |              |              | 0.013        | <b>0.410</b> |
| d)                    |                    |              |              |              |              |
| 1                     | 3.4E-04            | 6.0E-07      | 1E-04        | 3.5E-04      | 0.001        |
| 2                     | 0.002              | 0.048        | 7E-05        |              |              |
| 3                     |                    | 0.004        | <b>0.127</b> | 0.004        |              |
| 4                     |                    |              | 0.011        | <b>0.197</b> | 0.005        |
| 5                     |                    |              |              | 0.016        | <b>0.582</b> |

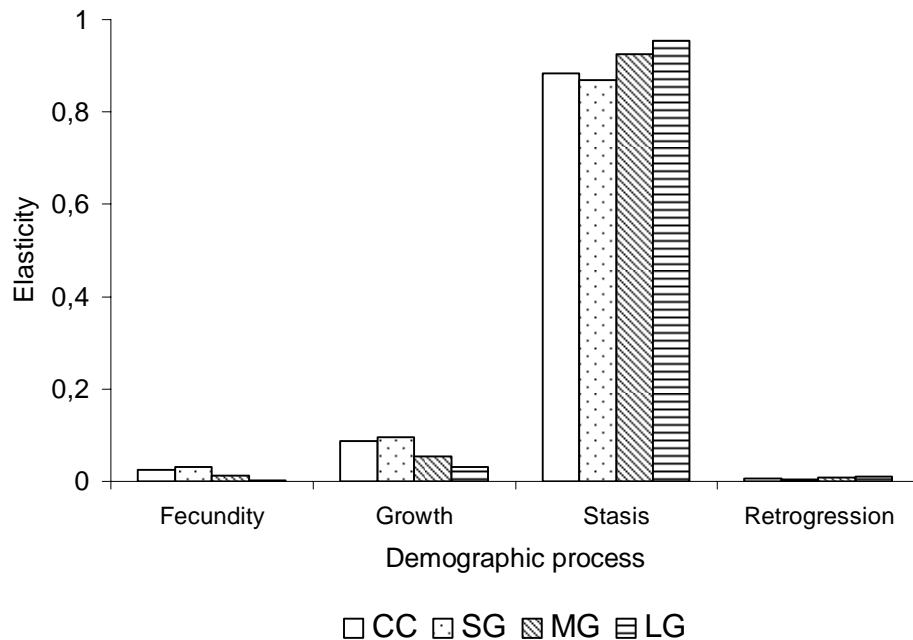


Figure 6. Relative contribution (elasticity) of the different size categories to population growth rate ( $\lambda$ ).

## DISCUSSION

The variation in environmental conditions resulting from human-created gaps of different sizes had important consequences for the regeneration patterns (seed germination and seedling establishment) of the population studied, and these variations in recruitment affected population dynamics. The relevance of the early stages of plant development for population dynamics has been documented in other tree species of tropical forests (Ceccon et al., 2003; McLaren and McDonald, 2003a and b; Negreros-Castillo et al., 2003; Mostacedo and Fredicksen, 1999).

Compared to results obtained under controlled conditions (80%), germination rates in the field were low in all patch types (0.9 to 8.9%), but there were important differences among these, as in closed canopy patches and small gaps germination percentages were much higher than the average (2.4%), while they were the lowest in large gaps during the three-year study period (0.9%). The low germination rates recorded show that in this species the early life cycle stages are highly vulnerable and germination is enhanced by shade, as has been reported in other tree species (Pulido, 2006; Martínez-Ballesté et al., 2005; Grau and Brown, 2000; Bonfil and Soberón 1999; Grau et al., 1997; Martínez-Ramos et al., 1985). However, they may also

reflect the fact that the seeds remained on the ground for a shorter period (~ 1 mo) than under natural conditions (~6 mo), and hard seed coats, as is the case of *B. glabrifolia*, have higher germination rates if they have been scarified by natural agents (McLaren and McDonald, 2003a), as the digestive tract of birds (Stevenson et al., 2005). It has also been reported that germination rates of tree and shrub seeds of dry zones increase if they are scarified mechanically (Flores and Jurado, 1998; Everitt, 1983).

Seedling establishment was even more strongly affected by shade than seed germination, as seedling survival during two consecutive years was highest in closed canopy sites and decreased as size of the gap increased (Table 5). Young seedlings of *Bursera* are highly vulnerable to desiccation, and they show high mortality rates even when regularly watered in a greenhouse (47.5%; Montes, 2006). This close association between regeneration success and degree of shade suggests that early life-cycle stages of *B. glabrifolia* are favored by environmental conditions prevailing in late successional communities, in which the incidence of full light is on average between 8% and 17% (Table 2). Montes (2006) also found higher seedling survival of *B. glabrifolia* in partially shaded (15% of full light) sites, and these results are consistent with those reported for other dry tropical tree species (McLaren and McDonald, 2003a), and also with the Rzedowski and Krause (1979) suggestion that *Bursera* species are characteristic of late successional or mature stages of tropical dry forests of Mexico. In the seasonally dry tropical forest of Xochicalco, Mexico, Piña (2005) found that dominance of *Bursera* species increased with time since disturbance.

Thus, the regeneration patterns of *B. glabrifolia* varied spatially according to the light conditions of each specific forest patch. However, closed and open canopy sites differ not only in total irradiance and spectral composition of light: other factors, such as air and soil humidity and temperature, also vary with canopy openness (McLaren and McDonald, 2003 a and b; Khurana and Singh, 2000; Gerhart, 1996; Ray and Brown, 1995; Rincón and Huante, 1993). Water availability has been identified as one key factor affecting germination and seedling establishment in dry forests (Vieira y Scariot, 2006; McLaren and McDonald, 2003a and b; Khurana and Singh, 2003; Fredericksen and Mostacedo, 2000; Gerdhardt, 1996; Ray and Brown, 1995), and it is usually higher in shaded or partially shaded sites, as canopy reduces direct irradiance, soil temperature and evaporation, thus creating a microenvironment favorable to plant establishment (Khurana and Singh, 2000; Valiente-Banuet and Ezcurra, 1991). Even in the dry season, when leaves are shed, the naked branches of the canopy reduce the effect of direct



sunlight (Jiménez-Lobato and Valverde, 2006; Valiente-Banuet and Ezcurra, 1991). Although humidity values associated with each forest patch type were not measured in this study, it is very likely that higher level of shade and humidity under the canopy enhanced regeneration of *B. glabrifolia*. In Jayacatlán, regeneration is usually abundant in ravines and under the shade of trees with relatively dense crowns (*pers. obs.*).

The above results show that variation in environmental conditions associated to the size of the gap had important consequences for regeneration of *Bursera* trees. However, the analysis of elasticity matrices suggests that changes in the values of the matrix entries representing fecundity and seedling establishment may not have a strong effect on population growth rate. The simulations performed showed, however, that  $\lambda$  values are larger than unity when seed germination and seedling establishment increase (i.e., in shaded sites and small gaps) and that as canopy openness increases the  $\lambda$  values decrease. Thus, even though the  $\lambda$  values obtained did not differ significantly from unity, the comparison of the four different simulation results (Table 6) offers an insight of the way in which population growth rate may respond to changes in the forest canopy structure resulting from selective extraction. It has been asserted before that the interpretation of elasticity values for management purposes may provide a limited tool for decision making (de Kroon et al., 2000).

The strong dependence on shade for the initial stages of regeneration of *B. glabrifolia* is evident from our results. However, the elasticity values also showed clearly that this requirement for shade diminishes as plants grow, i.e. transit to larger size categories. While the relative contributions of the sapling and young tree categories (stages 2 and 3, table 3) to population growth rate (i.e., elasticity values) are larger in closed canopy sites and small gaps, this contribution is larger for older trees (categories 4 and 5) located in medium and large sized gaps (Table 7). This shift in elasticity values as plants grow confirms that shade becomes less important and even restrictive for larger (and therefore older) size categories. Other studies have shown that seedlings of different species have higher establishment success in closed canopy conditions, while young trees depend on the more open conditions created by natural or human created disturbances (Grau and Brown, 2000, Bonfil and Soberón, 1999; Grau et al., 1997). Another outcome of this study is that the opening of a small gap or a large one will have different effects on the survival and growth of individuals of different sizes, and therefore the population dynamics of this species may change in response to diverse management and ecological scenarios (Martínez-Ballesté et al., 2005; Álvarez-Buylla, 1994).

The demography of *B. glabrifolia* varied spatially as a result of changes in environmental conditions created by selective extraction of adult trees. As the amount of diffuse light reaching the ground increased, population growth rates of *B. glabrifolia* decreased, implying that populations perform better in the conditions prevailing in mature forests and small gaps. A similar demographic behavior was inferred for *Sabal yapa*, an emergent palm of the seasonal tropical forests of Yucatan, Mexico (Pulido et al., 2007). The responses to human-induced disturbances documented in *B. glabrifolia* and *S. yapa* differ substantially from those reported for other tropical and temperate forest species in response to natural disturbances: in *Aechmea magdalenae* (Ticktin et al., 2002) *Ardisia escallonioides* (Pascarella and Horvitz, 1998), *Calathea ovandensis* (Horvitz and Schemske, 1986), *Cynoglossum virginicum* (Cipollini et al., 1993), *Lindera benzoin* (Cipollini et al., 1994) and *Primula vulgaris* (Valverde and Silvertown, 1998) population growth rates were lower under closed canopies and thus populations declined as the amount of light decreased.

The results of the simulations performed have also important consequences for the management plan of the population studied: while it is important to always maintain an area of mature forest (or extract only a few scattered trees to create small gaps) for regeneration, it is also important that as trees grow more open conditions are created through management, to promote their growth and thus obtain large trees (used for handcrafts) in a shorter time period. A more precise evaluation of the response of trees of the different size categories to spatial changes in light availability (and associated humidity conditions) could give a sharper image of its impact on population dynamics and also provide a sounder basis for decision making.

### **Acknowledgements**

We would like to thank PASPA-UNAM for a Ph.D. studentship given to the first author. This research was funded by the "Proyecto de Conservación y Manejo Sustentable de los Recursos Forestales en México" (PROCyMAF) and the Ford Foundation. We thank Oswaldo Nuñez, Mark Blackman, for valuable help in the field. We are grateful to the people of Jayacatlán (Communal Board for the Administration of Natural Resources) for their hospitality and valuable support. We are also grateful to the "Unión de Comunidades Forestales IXETO A.C." for the administration of financial resources. We acknowledge Dr. Consuelo Bonfil and Dr. Carl Mize for valuable comments and observations of greatly improved the quality of this contribution.

## REFERENCES

- Aguirre-Díaz, H., 2001. Programa de manejo forestal de copalillo (*Bursera* spp.) en la comunidad de San Juan Bautista Jayacatlán, municipio del mismo nombre, Distrito de Etlá, Oaxaca. Unión de Comunidades Forestales "IXETO". Technical Report.
- Álvarez-Buylla, E., 1994. Density dependence and patch dynamics in tropical rain forest: matrix models and applications to a tree species. *The American Naturalist* 143, 155-191.
- Álvarez-Buylla, E., Slatkin, M., 1993. Finding confidence limits on population dynamics growth rates: Monte Carlo test of simple analytical method. *Oikos* 68, 273-282.
- Bonfil C., Soberón, J., 1999. *Quercus rugosa* seedling dynamics as related to its re-introduction in a disturbed Mexican landscape. *Applied Vegetation Science* 2, 189-200.
- Boot, R.E., Gullison, R.E., 1995. Approaches to developing sustainable extraction systems for tropical forest products. *Ecological Applications* 5, 896-903.
- Brosi, B., Peters, C. M., Ambrosio, M., Purata, S., Aguirre, H., 2000. Plan de Manejo Forestal de Copalillo. Bienes Comunales de San Juan Bautista Jayacatlán, Oaxaca, México.
- Bye, R., 1995. Ethnobotany of the Mexican dry tropical forests. In: Bullock, S., Mooney, H., Medina, E. (Eds.), *Seasonally Dry Tropical Forests*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 423-438.
- Caswell, H., 2001. *Matrix Population Models*. Sinauer Associates. Sunderland. Massachusetts.
- Ceccon, E., Huante, P., Campo, J., 2003. Effects of nitrogen and phosphorus fertilization on the survival and recruitment of seedlings of dominant tree species in two abandoned tropical dry forests in Yucatán, Mexico. *Forest Ecology and Management* 182, 387-402.
- Challenger, A., 1998. La zona ecológica tropical subhúmeda (selva subhúmeda). In: *Utilización y Conservación de los Ecosistemas Terrestres de México: Presente y Futuro*. CONABIO, IBUNAM, ASM, SC, Mexico. pp. 375-433.
- Chibnik, M., 2003. *Crafting tradition: the marketing and making of Oaxacan wood carvings*. University of Texas Press, Austin.
- Cipollini, M.L., Wallace-Senft, D. A., Whigham, D.F., 1993. Population growth, structure, and seed dispersal in the understory herb *Cynoglossum virginicum*: a population and path dynamics model. *Plant Species Biology* 8, 117-129.
- Cipollini, M.L., Wallace-Senft, D. A., Whigham, D.F., 1994. A model of path dynamics, seed dispersal, and sex ratio in the deciduous shrub *Lindera benzoin* (Lauraceae). *Journal of Ecology* 82, 621-633.
- de Kroon, H., Plaisier, A., van Groenendael, J.M., 1986. Elasticity: the relative contribution of demographic parameters to population growth rate. *Ecology* 67, 1427-1431.
- Deevey, E.S., 1947. Life tables for natural populations of animals. *Quarterly Review Biology* 22, 283-314.
- Dickinson, M.B., Whigham, D.F., Herman, S.M., 2000. Tree regeneration in felling and natural treefall disturbances in a semideciduous tropical forest in Mexico. *Forest Ecology and Management* 134, 137-151.
- Dickinson, M.B., Herman, S.M., Whigham, D.F., 2001. Low rates of background canopy-gap disturbance in a seasonally forest in the Yucatan Peninsula with a history of fires and hurricanes. *Journal of Tropical Ecology* 17, 895-902.
- Endress, B. A., Gorchoy, D.L., Noble, R. B., 2004. Non-timber forest product extraction: effects of harvest and browsing on an understory palm. *Ecological Applications* 14, 60-69.
- Enright, N.J., Franco, M., Silvertown, J., 1995. Comparing plant life histories using elasticity analysis: the importance of life span and the number of life-cycle stages. *Oecologia* 104, 79-84.

- Everitt, J. H., 1983. Seed germination characteristics of three woody plant species from south Texas. *Journal of Range Management* 36, 246-249.
- Fredericksen, T., Mostacedo, B., 2000. Regeneration timber species following selection logging in Bolivian tropical dry forest. *Forest Ecology and Management* 131, 47-55.
- Flores, J., Jurado, E., 1998. Germination and early growth traits of 14 plant species native to Northern Mexico. *Southwestern Naturalist* 43, 40-46.
- García, E., 1988. Modificación al Sistema de Clasificación Climática de Köppen. UNAM. Mexico.
- Gerhardt, K., 1996. Effects of root competition and canopy openness on survival and growth of tree seedlings in a tropical seasonal dry forest. *Forest Ecology and Management* 82, 33-48.
- Gordon, J.E., Hawthorne, W.D., Reyes-García, A., Sandoval, G., Barrance, A.J., 2004. Assessing landscapes: a case study of tree and shrub diversity in the seasonally dry tropical forest of Oaxaca, Mexico and southern Honduras. *Biological Conservation* 117, 429-442.
- Grau, H.R., 2000. Regeneration patterns of *Cedrela lilloi* (Meliaceae) in northwestern Argentina subtropical montane forest. *Journal of Tropical Ecology* 16, 227-242.
- Grau, H. R., Arturi, M.F., Brown, A.D., Aceñolaza, P.G., 1997. Floristic and structural patterns along a chronosequence of secondary forest succession in Argentina subtropical montane forest. *Forest Ecology and Management* 95, 161-171.
- Gullison R.E., Panfil, S.N., Strouse, J.J., Hubbell, S.P., 1996. Ecology and management of mahogany (*Swietenia macrophylla* King) in the Chinames Forest, Beni, Bolivia. *Botanic Journal of the Linnean Society* 122, 9-34.
- Hall, P., Bawa, K. S., 1993. Methods to assess the impact of extraction of non-timber tropical forest products on plant populations. *Economic Botany* 47, 234-247.
- Harper, J. L., 1977. *Population Biology of Plants*. Academic Press. London.
- Hernández-Apolinar, M., Valverde, T., Purata, S. E., 2006. Demography of *Bursera glabrifolia*, a tropical tree used for folk woodcrafting in Southern Mexico: An evaluation of its management plan. *Forest Ecology and Management* 223, 139-151.
- Horvitz, C., Schemske, D.W., 1986. Seed dispersal and environmental heterogeneity in a neotropical herb: a model of population and patch dynamics. In: Estrada, A., Fleming T. (Eds.), *Frugivores and seed dispersal*. Junk Publishers, The Hague, pp. 169-186.
- Horvitz, C., Schemske, D.W., 1995. Spatiotemporal variation in demographic transitions of a tropical understory herb: projection matrix analysis. *Ecological Monographs* 65, 155-192.
- Huante, P., Rincón, E., 1998. Responses to light changes in tropical deciduous woody seedlings with contrasting growth rates. *Oecologia* 113, 53-66.
- Janzen, D.H., 1988. Tropical dry forests: the most endangered major tropical ecosystems. In: Wilson, E.O. (Ed.). *BioDiversity*. National Academy Press, Washington DC, pp. 130-137.
- Khurana, E., Singh, J.S., 2000. Ecology of seed and seedling growth for conservation and restoration of tropical dry forest: a review. *Environmental Conservation* 28, 39-52.
- Lieberman, D., Li, M., 1992. Seedling recruitment patterns in a tropical dry forest in Ghana. *Journal of Vegetation Science* 3, 375-382.
- Maass, J.M., 1995. Conservation of tropical dry forest to pasture and agriculture. In: Bullock, S., Mooney, H., Medina, E. (Eds.), *Seasonally Dry Tropical Forests*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 399-422.
- Macario Mendoza, P.A., 1991. La repoblación natural en una selva mediana subperennifolia en Quintana Roo bajo aprovechamiento forestal. Masters thesis. Instituto de Enseñanza e Investigación en Ciencias Agrícolas, Chapingo, México.

- Martínez-Ballesté, A., Martorell, C., Martínez-Ramos, M., Caballero, J., 2005. Applying retrospective demographic models to assess sustainable use: the maya management of xa'an palms. *Ecology and Society* 10, 17
- Martínez Ramos, M., Sarukhán, J., Piñero, D., 1985. The demography of tropical trees in the context of forest gap dynamics. In: Davy, A.J., Hutchings, M.J., Watkinson, A.R. (Eds.), *Plant Population Ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp. 293-313.
- Martínez-Ramos, M., Hoffman, L., 2002. Modelos Montecarlo V 1.0. Instituto de Ecología. UNAM. Mexico.
- McLaren, K., McDonald, M., 2003a. The effects of moisture and shade on seed germination and seedling survival in a tropical dry forest in Jamaica. *Forest Ecology and Management* 183, 61-75.
- McLaren, K., McDonald, M., 2003b. Seedling dynamics alter intensities of human disturbance in a tropical dry limestone forest in Jamaica. *Journal of Tropical Ecology* 19, 567-578.
- Meli, P. 2003. Restauración ecológica de bosques tropicales: Veinte años de investigación académica. *Interciencia* 28. 581-589.
- Mitchell, P.L., Whitmore, T.C., 1993. Use of Hemispherical Photographs in the Forest Ecology. Oxford Forestry Institute Occasional Papers No. 44.
- Montes, C., 2006. Crecimiento y supervivencia de plántulas de *Bursera glabrifolia* en respuesta a diferentes condiciones ambientales. Bachelor thesis. Facultad de Ciencias, UNAM. México.
- Mooney, H., S. Bullock, Medina, E., 1995. Introduction. In: Bullock, S., Mooney, H., Medina, E. (Eds.), *Seasonally Dry Tropical Forests*. Cambridge University Press. Cambridge, pp. 1-8.
- Mostacedo, B., Fredicksen, T.S., 1999. Regeneration status of important tropical forest tree species in Bolivia: assessment and recommendations. *Forest Ecology and Management* 124, 263-273.
- Murphy, P.G., Lugo, A.E., 1986. Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17, 67-88.
- Murphy, P.G., Lugo, A. E., 1995. Dry forests of Central America and the Caribbean. In: Bullock, S., Mooney, H., Medina, E. (Eds.), *Seasonally Dry Tropical Forests*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 9-29.
- Negreros-Castillo, P., Mize C., 1993. Effects of partial overstory removal on the natural regeneration of a tropical forest in Quintana Roo, Mexico. *Forest Ecology and Management* 58, 259-272.
- Negreros-Castillo, P., Snook, L., Mize, C., 2003. Regeneration mahogany (*Swietenia macrophylla*) from seed in Quintan Roo, Mexico: the effects of sowing method and clearing treatment. *Forest Ecology and Management* 183, 351-362.
- Oliveira-Filho, A., Curi, N., Vilela, E., Carvaiho, D., 1998. Effects of canopy gaps, topography, and soils on the distribution of woody species in a central brazilian deciduous dry forest. *Biotropica* 30, 362-375.
- Olmsted, I., Álvarez-Buylla, E., 1995. Sustainable harvesting of tropical trees: demography and matrix models of two palm species in Mexico. *Ecological Applications* 5: 484-500.
- Pascarella, J.B., Horvitz, C., 1998. Hurricane disturbance and population dynamics of a tropical understory shrub: megamatrix elasticity analysis. *Ecology* 79, 547-563.
- Peters, C.M., 1990. Population ecology and management of a forest fruit trees in Peruvian Amazonia. In: Anderson, A.B. (Eds.), *Alternatives to Deforestation: Steps towards Sustainable Use of the Amazon Rain Forest*. Columbia Press University. New York, pp. 86-98.

- Peters, C.M., 1991. Plant demography and the management of tropical forest resources: a case study of *Brosimum alicastrum*. In: Gomez-Pompa, A., Whitmore, T.C., Hadley, M. (Eds.), Rainforest Regeneration and Management. UNESCO, Paris, pp. 265-272.
- Peters, C., Purata, S., Chibnik, M., Brosi, B., López, A., Ambrosio, M., 2003. The life and times of *Bursera glabrifolia* (H.B.K.) Engle. in Mexico: a parable for ethnobotany. *Economic Botany* 57, 431-441.
- Piña, E., 2005. Análisis de la estructura y la composición de la selva baja caducifolia con diferentes grados de conservación en la zona de Xochicalco, Morelos, México. Bachelor's thesis. Facultad de Ciencias, UNAM.
- Pulido, M.T., 2006. Uso y manejo de la palma de guano (*Sabal yapa*, Arecaceae) en zonas de vegetación natural del área maya de la península de Yucatán. PhD thesis, Facultad de Ciencias, UNAM.
- Pulido, M.T., Caballero, J., Valverde, T., 2006. Variation in the population dynamics of the palm *Sabal yapa* in a landscape by flash-and-burn agriculture in the Yucatan Peninsula, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*
- Purata, S.E., Chibnik, M., Brosi, B., López A.M., 2004. Figuras de madera de *Bursera glabrifolia* H.B.K. (Engl.) en Oaxaca, México. In: Alexiades, M.N., Shanley, P. (Eds.), Productos Forestales, Medios de Subsistencia y Conservación. Estudios de Caso sobre Sistemas de Manejo de Productos Forestales no Maderables. CIFOR Vol. 3- América Latina. Indonesia. pp. 415-437.
- Purata, S.E., Chibnik, M., Brosi, B., López, A.M., 2005. Fantasy figures: *Bursera* woodcarvings in Oaxaca, México. In: Cunningham, A., Belcher, B., Campbell, B. (Eds.), Carving Out a Future. CIFOR, WWF, UNESCO, Royal Botanic Gardens Kew, Indonesia, pp. 147-159.
- Pyke, D.A., Thompson, J.N., 1986. Statistical analysis of survival and removal rate experiments. *Ecology* 67, 240-245.
- Ray, G.J., Brown, B.J., 1995. Restoring Caribbean dry forest: evaluation of the tree propagation techniques. *Restoration Ecology* 3, 86-94.
- Régent Instruments Inc. 2003. WinScanopy for canopy analysis V. 2003. Copyright Régent Instruments Inc. Canada.
- Rich, P.M., 1989. A Manual for Analysis of Hemispherical Canopy Photography. Los Alamos National Laboratory. Los Alamos, Nuevo México.
- Rich, P.M., 1990. Characterizing plant canopies with hemispherical photographs. *Remote Sensing Reviews* 5, 13-29.
- Rzedowski, J., Krause, H., 1979. Algunas tendencias evolutivas en *Bursera* (Burseraceae). *Taxon* 28, 103-116.
- Rzedowski, J., 1991. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *Acta Botánica de Mexicana* 14, 3-21.
- Rzedowski, J., Medina Lemus, R., Calderón de Rzedowski, G., 2004. Las especies de *Bursera* (Burseraceae) en la Cuenca Superior del Río Papaloapan (México). *Acta Botánica de Mexicana* 66, 23-151.
- Silvertown, J.W., Franco, M., Pisanty, I., Mendoza, A., 1993. Comparative plant demography: relative importance of life cycle components to the finite rate increase in woody and herbaceous perennials. *Journal of Ecology* 81, 465-476.
- Soehartono, T., Newton, A., 2001. Conservation and sustainable use of tropical tree in the genus *Aquilaria* II. The impact of gaharu harvesting in Indonesia. *Biological Conservation* 97, 29-41.
- Snook, L., 1992. Regeneración y crecimiento de la caoba (*Swietenia macrophylla*) en las selvas naturales de Quintana Roo, Mexico. In: Snook, L. K., Barrera de Jogerson, A. (Eds.).

- Madera, Chicle, Caza y Milpa: Contribuciones al Manejo Integral de las Selvas de Quintana Roo, México, pp. 91-105.
- Stevenson, P.R., Link, A., Ramírez, B.H., 2005. Frugivory and seed fate in *Bursera inverse* (Burseraceae) at Tinigua Park, Colombia: Implications for primate conservation. *Biotropica* 37, 431-438.
- Ticktin, T., Nantel, P., Ramírez, F., Johns, T., 2002. Effects of variation on harvest limits for nontimber forest species in Mexico. *Conservation Biology* 16, 691-705.
- Toledo, C., 1982. El Género *Bursera* (Burseraceae) en el Estado de Guerrero. Bachelor's thesis, Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Trejo, R.I., 1998. Distribución y Diversidad de Selvas Bajas en México: Relaciones con el Clima y el Suelo. PhD thesis. Facultad de Ciencias, UNAM. México.
- Trejo, R.I., Dirzo, R., 2000. Deforestation of seasonally dry tropical forest: a national and local analysis in Mexico. *Biological Conservation* 94, 133-142.
- Valiente-Banuet, A., Ezcurra, E., 1991. Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nuse plant *Mimosa luisana* in the Tehuacán Valley, Mexico. *Journal of Ecology* 79, 961-971.
- Valverde, T., Silvertown, J., 1998. Variation in demography of a woodland understory herb (*Primula vulgaris*) along the forest regeneration cycle: projection matrix analysis. *Journal of Ecology* 86, 545-562.
- Valverde, T., Silvertown, J., 1997. Canopy closure rate and forest structure. *Ecology* 78, 1555-1562.
- Venancio Martins, S., Ribeiro Rodrigues, R., 2002. Gap-phase regeneration in a semideciduous mesophytic forest, south-eastern Brazil. *Plant Ecology* 00, 1-12.
- Vieira, D.L.M., Scariot, A., 2006. Principles of natural regeneration of tropical dry forests for restoration. *Restoration Ecology* 14, 11-20.
- Zar, J., 1998. *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hall, Inc. New Jersey.
- Zhu, J., Matsuzaki, T., Lee, F., Gonda, Y., 2003. Effect of gap created by thinning on seedling emergency, survival and establishment in a costal pine forest. *Forest Ecology and Management* 182, 339-354.
- Zuidema, P., 2000. Demography of exploited tree species in the Bolivian Amazon. PROMAB Scientific Series 2.

## CAPÍTULO V

### **Efecto del manejo forestal en la dinámica del dosel del bosque tropical caducifolio de Jayacatlán, Oaxaca, México.**

#### **1. Introducción**

Los bosques son comunidades sumamente dinámicas, ya que se encuentran sometidos a cambios permanentes. Una de las principales fuentes de este dinamismo es la perturbación y regeneración del dosel que, a su vez, genera variaciones importantes en las condiciones del sotobosque, determinando así un recambio dinámico de especies. Así, aunque a nivel regional un bosque pareciera alcanzar un estado seral maduro en el que los cambios sucesionales ya son poco aparentes, a nivel local se presentan pequeñas perturbaciones (i.e. formación de claros, por ejemplo, debido a la caída de árboles o ramas) que reinician el proceso de regeneración natural y llevan a la conformación de un mosaico de distintas fases de regeneración (Brokaw 1985a; Martínez-Ramos, 1985; Pickett y White 1985). Los claros que se forman en el dosel pueden ser de distintos tamaños, según el tipo de disturbio que los genere; éstos se irán cerrando a través de la ocupación del espacio por nuevos individuos y/o por el crecimiento lateral de la vegetación existente. Este proceso se ha estudiado en cierto detalle en bosques tropicales húmedos y en bosques templados (Asner et al., 2004; Silbernagel y Moeur, 2001; Brokaw y Busing, 2000; Nicotra et al., 1999; Pinard et al., 1999; Valverde y Silvertown, 1997; Pinard y Putz, 1996; Martínez-Ramos et al., 1988b; Brokaw, 1985; Pickett y White, 1985; Runkle, 1985; Denslow, 1980).

La información que existe en cuanto a la dinámica del dosel de los bosques tropicales caducifolios (BTC) es aún limitada. Algunos autores han sugerido que la apertura de claros es un proceso poco relevante en este tipo de comunidades (Murphy y Lugo, 1986), ya que los BTC se presentan en ambientes altamente estacionales en lo que se refiere a la disponibilidad de humedad y, por lo tanto, los árboles pierden su follaje durante la temporada de secas (que puede durar de 6 a 8 meses). Aún en la época de lluvias el dosel se mantiene relativamente abierto debido a la alta frecuencia de microfilia, la baja altura de la vegetación y la baja densidad de cobertura arbórea en comparación con lo que ocurre en bosques tropicales húmedos (Bullock y Solís-Magallanes, 1989). Sin embargo, precisamente cuando en un ecosistema la cobertura es relativamente escasa, el efecto de la radiación lumínica opera



fundamentalmente a través de su interacción con la temperatura y humedad (Flores, 2001; Fitter y Hay, 1987; Hale y Orcutt, 1987) por lo que puede ser una fuente importante de heterogeneidad ambiental, determinando con ello el éxito relativo de la germinación, el establecimiento y la supervivencia de especies leñosas y la variabilidad espacio-temporal de los procesos de regeneración (Vieira y Scariot, 2006; MacLaren y MacDonald, 2003b; Dickinson et al., 2001; Fredericksen y Mostacedo, 2000; Huante y Rincón 1998; Olivera-Filho et al., 1998).

Una de las razones por las que se ha planteado que la dinámica de claros no es un proceso de mucha importancia en los BTC, tiene que ver con las bajas tasas de apertura de claros que se han estimado en estos ecosistemas. A diferencia de los bosques tropicales húmedos en los que la formación de claros es un proceso frecuente, las bajas tasas de apertura de claros en los BTC pueden estar relacionadas con el hecho de que los árboles tienen una menor tendencia a caerse al presentar un sistema radicular profundo y una baja altura; además, su madera suele ser dura y la relación diámetro/altura es alta, lo cual dificulta que se rompan o resquebrajen (Dickinson et al., 2001; Gerhardt, 1996; Holbrook et al., 1995; Phillips et al., 1994; Murphy y Lugo, 1986; Putz et al., 1983). La baja frecuencia de caída de árboles también puede estar relacionada con la relativa escasez de epífitas y con la baja incidencia sobre ellos de tormentas, ventarrones o huracanes (Dickinson et al., 2001; Strong, 1977; Holdridge et al., 1971).

Se ha documentado que los claros que se forman en los BTC son generalmente más pequeños que los que se presentan en los bosques húmedos, debido al tamaño relativamente menor de la copa de los árboles y a que en los BTC los claros se producen frecuentemente como resultado de la muerte de árboles en pie (Venancio-Martins y Ribeiro-Rodríguez, 2002; Dickinson et al., 2001; Dickinson et al., 2000; Holdridge et al., 1971). Por otro lado, no se ha documentado o estimado el tiempo que toma el proceso de cierre del dosel posterior a la apertura de un claro en un BTC (Kennard et al., 2002; Miller y Kauffman, 1998; Sampiao, 1995). Este proceso debe depender esencialmente de las tasas de expansión de las copas de los árboles ubicados en los límites del claro, así como del crecimiento de las plántulas y de los árboles juveniles establecidos en el mismo (Kennard et al., 2002), como sucede en claros de tamaño similar en los bosques tropicales húmedos (Runkle, 1985).

La dinámica del dosel de los BTC, dominada por la formación de claros pequeños y bajas tasas de apertura del dosel, se ha visto drásticamente modificada en muchas regiones de México debido a que estos ecosistemas han sido explotados y consecuentemente alterados por

las comunidades locales durante varias generaciones (Challenger, 1998; Bye, 1995; Maass, 1995). Una de las formas de explotación que ha contribuido a estos cambios ha sido la extracción selectiva de algunas especies arbóreas (Gordon et al., 2004; Challenger 1998; Bye 1995). Ejemplo de esto en los Valles Centrales de Oaxaca es la extracción de varias especies del género *Bursera* para la actividad artesanal (entre ellas *B. glabrifolia*, objeto de estudio de esta tesis) cuya madera se utiliza para la manufactura de "alebrijes" (Purata et al., 2004). El éxito comercial de estas artesanías ha incrementado la actividad extractiva de estas especies que son dominantes del estrato arbóreo (Rzedowski et al., 2004; Peters et al., 2003; Brosi et al., 2000; Trejo, 1998) y, por consiguiente, se ha intensificado la tasa de perturbación del dosel de los BTC en esta región, originando un complejo arreglo espacial de parches en distintas fases sucesionales y de distintos tamaños. Así, en estos sistemas la formación de claros se da fundamentalmente de manera inducida, como consecuencia de la extracción selectiva de árboles y su recuperación se da a través de la regeneración natural de la vegetación.

Es de gran importancia entender cómo la extracción de árboles de *Bursera* sp. afecta la dinámica del paisaje de sistemas complejos constituidos por vegetación natural con intervención humana. Esto se debe a que el proceso de apertura de claros (*i.e.* producto de la extracción de árboles) y cierre del dosel (*i.e.* proceso de sucesión secundaria) afecta la dinámica poblacional de las especies de estos ecosistemas al originar variación espacial y temporal en las condiciones ambientales (Pascarella y Horvitz, 1998; Valverde y Silvertown, 1997; Horvitz y Schemske, 1995; Cipollini et al., 1994). Por lo anterior, estos cambios deben evaluarse con el objeto de establecer estrategias que permitan lograr el manejo adecuado de estas especies (Pinard et al., 1999). En vista de que el tiempo de regeneración del dosel o cierre de los claros en los BTC no ha sido evaluado, en la presente investigación se evaluó este proceso en claros de diferentes tamaños formados por la extracción selectiva de individuos de *B. glabrifolia* en el BTC de Jayacatlán, Oaxaca. Según el estudio demográfico de *B. glabrifolia* reportado en el capítulo anterior, la germinación de semillas y el reclutamiento de plántulas de esta especie disminuye en claros de mayor tamaño (Capítulo 4). Estos resultados llevan a suponer que el uso sostenible de este recurso depende en gran medida de la dinámica y la estructura del paisaje. De ahí la relevancia de entender el proceso de regeneración del dosel posterior a la extracción selectiva, a fin de tener más elementos a partir de los cuales optimizar el manejo de esta especie.

## 2. Métodos

### 2.1 Sitio de estudio

El bosque tropical caducifolio de la comunidad de Jayacatlán cubre una extensión de 4675 ha (Aguirre-Díaz, 2001; Brosi et al., 2000). En el Capítulo 2 se presenta una descripción más detallada de dicho ecosistema. En esta sección me limito a describir aspectos relacionados con la abundancia de *B. glabrifolia* y la estructura del paisaje en las zonas de mayor interés en términos del manejo de esta especie. Aspectos que fueron relevantes para evaluar la disponibilidad del recurso en términos del volumen de extracción sostenible (Ver sección 2.3).

De las ca. 4700 ha de BTC que se presentan en Jayacatlán, los árboles del género *Bursera* se presentan con mayor abundancia en una superficie de ca. 968 ha, en las que la especie mejor representada es *B. glabrifolia* (Aguirre-Díaz, 2001; Brosi et al., 2000). Con la idea de estimar las cantidades de madera de *B. glabrifolia* disponibles en el área, en 1999 se estudió cerca de 50% de esta superficie (i.e. 480 ha), la cual se dividió en cinco zonas o rodales de diferentes tamaños (Tabla 1). En estos rodales se determinó la densidad y estructura poblacional de *B. glabrifolia* en 150 transectos de 100 × 20 m (sumando un total de 30 ha). Además, se evaluó el crecimiento individual (i.e. engrosamiento de los troncos) en árboles de distintas categorías de tamaño de acuerdo con su diámetro (Purata et al., 2005). Con base en esta información se sentaron las bases para generar el inventario forestal de la especie en esta zona, así como para elaborar su plan de manejo (Aguirre-Díaz, 2001; Brosi et al., 2000; Ambrosio *en prep.*).

A nivel general, el inventario forestal antes mencionado reporta zonas de poca extensión donde se localizan un gran número de individuos de *B. glabrifolia*, mientras que en otras zonas de mayor extensión la abundancia de la especie es relativamente baja (Tabla 1). Asimismo, el éxito de la regeneración de esta especie varía espacialmente, reconociéndose zonas donde el establecimiento de plántulas es más abundante que en otras (Fig. 1). Los autores del inventario forestal observan que el BTC de Jayacatlán presenta un buen estado de conservación; las zonas más perturbadas por la actividad humana son las aledañas al poblado y aquellas de baja pendiente ubicadas en las cercanías de los ríos.

Tabla 1. Características de los cinco rodales establecidos en Jayacatlán para generar el inventario forestal de *B. glabrifolia* (Brosi et al., 2000).

| Rodal        | Superficie (ha) | Densidad estimada (ind./ha) | No. estimado de árboles extraíbles/ha* |
|--------------|-----------------|-----------------------------|--|
| La Nebrera   | 42              | 205                         | 14                                     |
| La Barranca  | 92              | 105                         | 34                                     |
| El Corral    | 86              | 382                         | 44                                     |
| La Laguna    | 73              | 85                          | 35                                     |
| La Cardonera | 187             | ND                          | ND                                     |
| Total        | 480             |                             |  |

\* Los individuos extraíbles son los que presentan un DAP mayor de 10 cm.  
ND = No hay datos disponibles

## 2.2 Formación de los claros y su caracterización en tamaño y condiciones microambientales

En octubre de 2002 se extrajeron árboles de *B. glabrifolia* en el BTC de Jayacatlán con el objeto de formar 12 claros de distintos tamaños. La extracción se llevó a cabo en zonas accesibles y donde no había signos de perturbación antrópica intensa. Siguiendo las recomendaciones del plan de manejo para *B. glabrifolia* (Aguirre-Díaz, 2001; Brosi et al., 2000), se extrajeron únicamente árboles con un diámetro a la altura del pecho (DAP) mayor de 10 cm, tallas que corresponden también a aquellas solicitadas por los artesanos. En total se extrajeron 14 árboles de entre 10.5 y 40 cm de DAP.

El tamaño de los claros producidos por esta extracción se estimó como el porcentaje de apertura del dosel en el centro del claro, el cual se evaluó en forma indirecta a partir de fotografías hemisféricas digitales del dosel tomadas en cada claro utilizando un lente con un ángulo de visión de 180°, conocido como lente hemisférico u “ojo de pescado” (Valverde y Silvertown, 1997; Mitchell y Withmore, 1993; Rich, 1990 y 1989). Las fotografías se tomaron en blanco y negro con una cámara digital Coolpix990 (Nikon). La cámara y el equipo estabilizador WinSCANOPY sobre el que se montó (Régent Instrumensts Inc., 2003) se colocaron

horizontalmente a una altura de 60 cm del suelo, orientando la parte superior del campo de visión hacia el norte.

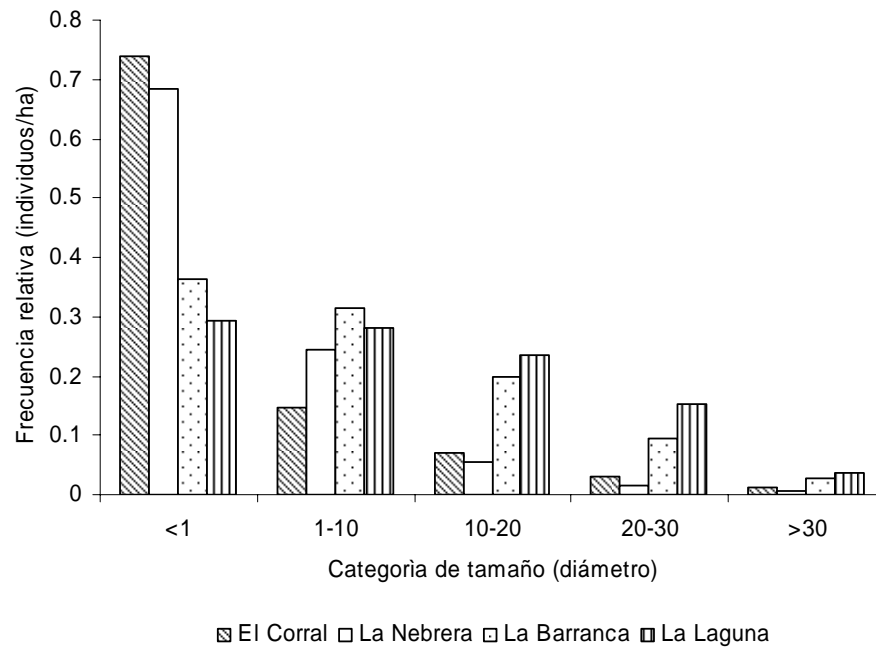


Figura 1. Estructura poblacional de *B. glabrifolia* en los cinco rodales en los que se llevó a cabo el muestreo para el inventario forestal (Modificado de Ambrosio *en prep.*).

En el centro de cada uno de los 12 claros formados se trazó un cuadro de *ca.* 1 m<sup>2</sup>. Las cuatro esquinas de este cuadro se marcaron con estacas que, junto con el punto central del cuadro, fueron los puntos (n=5) en los cuales se tomaron las fotografías hemisféricas en octubre de 2002, 2003 y 2004. Siguiendo estos lineamientos, también se tomaron fotografías en cuatro sitios con dosel cerrado. Las imágenes digitales obtenidas reflejan en forma de píxeles (de coordenadas angulares; Fraser et al., 1999) las características del dosel en la temporada del año que corresponde a la máxima presencia de hojas.

Las 80 fotografías digitales (12 claros + 4 parches de dosel cerrado, 5 fotos en cada parche) tomadas en octubre de cada uno de los tres años señalados, se analizaron individualmente a través del programa WinSCANOPY (Versión 2003-A). De este programa se utilizó la variable "openness" para evaluar el porcentaje de apertura del dosel de cada foto, cuyo cálculo se basa en la clasificación de los píxeles de la fotografía en zonas de cielo abierto y de

dosel cerrado (Régent Instrumensts Inc., 2003). El porcentaje de apertura para cada parche fue calculado como el valor promedio de las cinco fotos tomadas en cada uno de ellos en el mismo año.

Las condiciones ambientales de temperatura y humedad relativa prevaecientes en los parches se evaluaron a través de data loggers (HOBO, Modelo: H08-032-08) colocados en el centro de tres claros de distinto tamaño y en un sitio con dosel cerrado en octubre de 2002. Los datos promedio anuales de ambas variables se analizaron en forma pareada (entre tipos de parche y año) a través de las pruebas de  $t$  y las varianzas respectivas por medio de la prueba de  $F$  (Zar, 1996). Debido a problemas técnicos se perdió la información correspondiente al periodo de octubre de 2002 a julio de 2003, por lo que se describen las tendencias de la temperatura ambiente y humedad relativa en función de la información obtenida de agosto de 2003 a julio de 2005. Por otra parte, la temperatura media anual de los cuatro tipos de parche se comparó con la temperatura media anual histórica registrada durante 24 años (1955-1979) en la estación meteorológica de Jayacatlán, Oaxaca (i.e., sitio de estudio) que se cerró en 1980. Asimismo, los datos correspondientes a la precipitación total anual de ese mismo periodo fueron explorados para describir su tendencia a los largo de esos años

### 2.3 Cálculo de la tasa de cierre en claros

El cambio promedio en la apertura del dosel de un año al siguiente en los parches seleccionados se analizó a través de una regresión simple entre el porcentaje de apertura del dosel en el tiempo  $t$  y el porcentaje de apertura en el tiempo  $t+1$ . A partir de dicho análisis se obtuvo la pendiente de la regresión, la cual representa la tasa de cambio del porcentaje de apertura del dosel de un año a otro (i.e.  $c$ , Valverde y Silvertown, 1997).

La proyección del cierre del dosel en el tiempo se describió a partir de la siguiente función exponencial (Valverde y Silvertown, 1997):

$$y_t = y_0 e^{ct} \quad (1)$$

donde  $t$  es el tiempo (años),  $y_t$  es el porcentaje de apertura del dosel al tiempo  $t$ ,  $y_0$  el porcentaje de apertura del dosel al tiempo inicial y  $c$  una constante que representa el logaritmo natural de la tasa de cambio del porcentaje de apertura del dosel de un año a otro.

## 2.4 Modelo de dinámica de parches

Los diferentes claros formados por la extracción de los árboles, según se detalló en la sección anterior, se clasificaron de manera cualitativa en tres categorías: claros pequeños (CP), medianos (CM) y grandes (CG). Estas categorías cualitativas se asignaron a diferentes intervalos cuantitativos de tamaño del claro, definido por el porcentaje de apertura del dosel (Tabla 2). Además, se manejó una cuarta categoría, dosel cerrado (DC), que se planteó con un intervalo de apertura del dosel entre el 0 y el 15% (Tabla 2).

Tabla 2. Clasificación de los tamaños de parche formados por la extracción selectiva de árboles de *B. glabrifolia* de acuerdo con los porcentajes de luz difusa. Las categorías se hicieron con base la apertura porcentual del dosel en octubre de 2002.

| Tipo de parche     | Apertura del dosel (%) | Valor central del intervalo (%) |
|--------------------|------------------------|---------------------------------|
| Dosel cerrado (DC) | 0 – 15                 | 7.5                             |
| Claro pequeño (CP) | 15 – 21                | 18                              |
| Claro mediano (CM) | 21 – 30                | 25.5                            |
| Claro grande (CG)  | 30 – 40                | 35                              |

La clasificación de los diferentes parches del bosque en estas cuatro categorías se utilizó para generar un modelo Markoviano de dinámica de parches, de acuerdo con los planteamientos de Valverde y Silvertown (1997). El modelo, que parte de la existencia de cuatro tipos de parche, se puede representar con un diagrama de flujo como el de la figura 2a; para elaborar la matriz correspondiente se requirió del cálculo de los valores de las probabilidades representadas por cada flecha en dicho diagrama.

Para calcular dichas probabilidades se supuso que, con el paso del tiempo, los claros se irían cerrando, pasando por las categorías de claros cada vez más pequeños, hasta llegar a la fase de dosel cerrado (Fig. 2a). Cada categoría de tipo de parche (originalmente representada por un intervalo de porcentaje de apertura del dosel) se caracterizó mediante la marca de clase

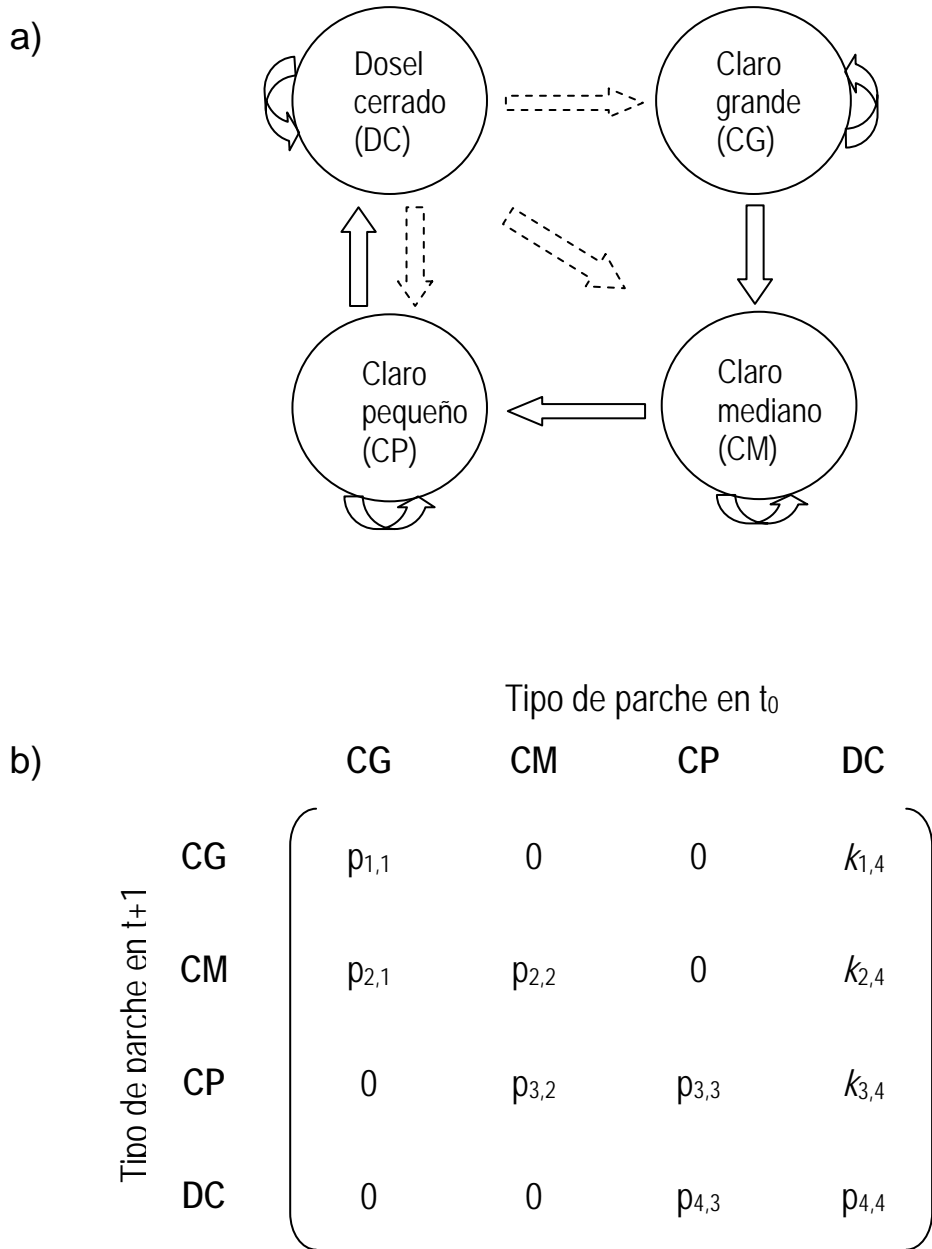


Figura 2. Modelo que describe la dinámica de parches del BTC de Jayacatlán. a) Diagrama hipotético sobre los cambios en el dosel como producto de la extracción selectiva de árboles y la posterior regeneración. Los círculos representan los tipos de parche, las flechas de línea continua las transiciones entre los distintos tamaños de parche en el tiempo y las flechas de línea punteada son la formación de parches debidos a la extracción. b) Modelo Markoviano correspondiente, dado por una matriz de transiciones en la que la suma de cada columna es igual a la unidad.



del intervalo considerado (Tabla 2). El número de años que tardaría cada tipo de parche en convertirse en el siguiente de menor tamaño se estimó al despejar el tiempo en la Ecuación 1:

$$t = \ln \frac{(y/y_0)}{c}$$

Así, por ejemplo para calcular el tiempo que tardaría un parche de CG en convertirse en un parche de CM, se estimó el tiempo que tardaría un dosel con una apertura del 35% en cerrarse hasta alcanzar una apertura de 25.5% (ver Tabla 2). A partir de estas estimaciones, se calculó la probabilidad de transición entre tipos de parches de las categorías CG, CM y CP, para ser incorporada en una cadena markoviana del tipo de la descrita en la figura 2b. Estas probabilidades de transición a la siguiente categoría de tipo de parche (i.e. las entradas de la subdiagonal en la figura 2b) se determinaron como  $1/n$  (en donde  $n$  representa el número de años que tarda en convertirse un tipo de parche en el siguiente), mientras que las probabilidades de permanencia en el mismo tipo de parche (i.e., las entradas de la diagonal principal en la figura 2b) se calcularon como  $1-(1/n)$  (Valverde y Silvertown, 1997).

El modelo Markoviano resultante es una matriz, **P**, de dimensiones  $4 \times 4$  (i.e. el número de categorías de parches), cuyas entradas,  $p_{ji}$ , representan la probabilidad de que un parche de tipo  $j$  se transforme en un parche de tamaño  $i$  entre  $t$  y  $t+1$ . Uno de los supuestos fundamentales de este tipo de cadenas markovianas es que hay un número finito de tipos de parche posibles y que los parches sólo transitan entre categorías, sin que haya una ganancia o pérdida neta de los mismos, lo cual implica que las probabilidades de cada columna suman la unidad y que las transiciones de un tipo de parche a otro son probabilidades fijas (Valverde y Silvertown, 1997).

Los valores de las entradas señaladas como  $k_{1,4}$ ,  $k_{2,4}$ , y  $k_{3,4}$  en la figura 2b se refieren a la tasa de apertura de claros de diferentes tamaños (en muchos casos referida como la tasa de perturbación, Brokaw, 1985a y b). En algunos bosques templados y tropicales se ha calculado que el valor de  $K$  como producto de la apertura de claros por perturbaciones naturales debe ser cercano al 5% (i.e., 0.05 – Brokaw, 1985a). En el presente modelo, el valor base de  $K$  fue de 6.1% (que representa la suma de  $k_{1,4}$ ,  $k_{2,4}$ , y  $k_{3,4}$ ). Dicha tasa de apertura de claros se calculó de manera global para el BTC de Jayacatlán, de acuerdo con el volumen de madera (de *B. glabrifolia*) extraíble por hectárea según los datos del plan de manejo (Tabla 3). La tasa global de apertura de claros ( $K = 0.061$ ) representa el valor promedio de la relación entre el volumen de madera que se proyecta extraer durante la puesta en práctica del plan de manejo y el

Tabla 3. Volumen promedio de madera extraíble en los rodales en los que se basó el inventario forestal de *B. glabrifolia* en Jayacatlán, según el número de árboles presentes en cada rodal y su tasa de crecimiento. El valor de  $K$  (tasa de apertura de claros) es un promedio de los cinco valores representados en la última columna.

| Rodal        | Superficie (ha) <sup>a</sup> | Volumen inicial de madera (m <sup>3</sup> /ha) <sup>b</sup> | Volumen total de madera al tiempo $t$ (m <sup>3</sup> /rodal) <sup>c</sup> | Productividad (m <sup>3</sup> /ha/año) <sup>d</sup> | Volumen extraíble de madera al tiempo $t+1$ (m <sup>3</sup> /rodal) <sup>e</sup> | Volumen total de madera al tiempo $t+1$ (m <sup>3</sup> /rodal) <sup>f</sup> | Proporción extraíble de madera <sup>f</sup> |
|--------------|------------------------------|---|--|---|--|--|---|
| La Negrera   | 42                           | 2.89  | 121.38   | 0.40  | 16.80  | 138.18   | 0.122                                       |
| La Barranca  | 92                           | 7.95  | 731.40   | 0.45  | 41.40  | 772.80   | 0.054                                       |
| El Corral    | 86                           | 14.41   | 1239.26  | 0.67  | 57.62  | 1296.88  | 0.044                                       |
| La Laguna    | 73                           | 11.47   | 837.31   | 0.52  | 37.96  | 875.27   | 0.043                                       |
| La Cardonera | 187                          | 17.48   | 3268.76  | 0.79  | 147.73   | 3416.49  | 0.043                                       |

**$K = 0.061$**

a= Superficie estimada para cada rodal (Fuente: Brosi, 2001).

b= Disponibilidad de madera en pie procedente de individuos con dap > 10 cm antes de iniciar la extracción ( $t_0$ ). Cálculo apoyado en la relación exponencial: volumen de madera (m<sup>3</sup>) = 0.00006 (dap<sup>2.811</sup>) (Fuente: López-Gómez, 2001)

c= a × b (Fuente: Aguirre-Díaz, 2001).

d= Incremento de madera en pie de un año al siguiente (Volumen de madera  $t_1$  – Volumen de madera  $t_0$ ). Estimación basada en el incremento en el grosor del tronco para una muestra de 15 árboles (0.037 cm/año) y la abundancia de individuos con dap > 10 cm al inicio del estudio (Fuente: Ambrosio, *en prep.*).

e= a × d (Fuente: Aguirre-Díaz, 2001).

f= e/f

volumen de madera disponible estimado en cada uno de los rodales seleccionados (Tabla 3). La matriz P se multiplicó por un vector  $f_t$  que representa el número de parches de cada categoría presentes en el bosque en el tiempo t, usando una hoja de cálculo de Excel. Esta operación se iteró hasta que la estructura interna del vector resultante se estabilizó, lo cual corresponde a las proporciones de los diferentes tipos de parche que se esperarían obtener al equilibrio, es decir, al cabo de mucho tiempo de repetir el comportamiento anual representado por las entradas de la matriz P (Valverde y Silvertown, 1997).

La matriz P se multiplicó por un vector  $f_t$  que representa el número de parches de cada categoría presentes en el bosque en el tiempo t, usando una hoja de cálculo de Excel. Esta operación se iteró hasta que la estructura interna del vector resultante se estabilizó, lo cual corresponde a las proporciones de los diferentes tipos de parche que se esperarían obtener al equilibrio, es decir, al cabo de mucho tiempo de repetir el comportamiento anual representado por las entradas de la matriz P (Valverde y Silvertown, 1997).

## 2.5 Efecto de diferentes regímenes de perturbación

El modelo Markoviano de dinámica de parches fue utilizado para evaluar los efectos (en términos de sus consecuencias potenciales sobre la estructura del bosque) de diferentes formas de extracción de árboles de *B. glabrifolia*. Estas diferentes formas de extracción se refieren específicamente a qué proporción de los claros que se abrirían (cuyo total representa el 6.1% del área del bosque,  $K = 0.061$ ) corresponderían a claros pequeños, medianos y grandes. En el presente estudio se llevaron a cabo simulaciones de acuerdo a los siguientes escenarios:

- a) *La generación de claros de un solo tamaño:* Se simuló la apertura de una sola categoría de claros al concentrar la tasa global de apertura de claros ( $K = 0.061$ ) en una sola de las transiciones correspondientes a la apertura de claros.
- b) *La generación de los tres tamaños de claros en igual proporción:* Se simularon los efectos de la generación simultánea de los tres tipos de claro (CP, CM y CG) durante el proceso extractivo al dividir en tres la tasa global de apertura del dosel.

Además, ambos tipos de simulaciones se realizaron tanto con el valor basal de  $K$  (0.061), como con un valor teórico del doble de esta cantidad ( $K \times 2 = 0.122$ ) para evaluar los efectos potenciales de un aumento substancial en la tasa global de apertura de claros sobre la estructura del bosque a largo plazo.

### 3. Resultados

#### 3.1 Tasa de cierre del dosel del bosque

El análisis de las fotografías hemisféricas indicó que la apertura del dosel en los claros formados por la extracción de los 14 árboles de *B. glabrifolia* varió de 15.09 a 39.75% en octubre de 2002, observándose una variación muy baja entre las cinco fotografías tomadas en cada parche (Tabla 4). Por otro lado, la apertura del dosel en los sitios de dosel cerrado tuvo valores entre 6.5 y 9.8%. Nótese que en la Tabla 4 se reportan resultados sólo de 11 claros, puesto que uno de los claros formados se eliminó de la muestra debido a la falta de consistencia en los porcentajes de apertura obtenidos en los dos años de estudio (como resultado de que se perdieron las estacas que marcaban los puntos exactos en los que se tomaron las fotografías en el año 2002).

Tabla 4. Porcentajes de apertura del dosel de 11 claros formados por la extracción selectiva de árboles de *B. glabrifolia*, así como en cuatro sitios de dosel cerrado. Los porcentajes se listan en orden decreciente y corresponden al valor promedio  $\pm$  desviación estándar de las cinco fotografías tomadas en octubre de 2002 en cada parche. Las categorías de tipos de parche corresponden a las definidas en la Tabla 2.

| Parche          | Luz incidente<br>(% de apertura del dosel) | CV<br>(%) | Categoría de<br>tipo de parche |
|-----------------|--|-----------|--------------------------------|
| Claro 1         | 39.75 $\pm$ 0.20                           | 0.51      | CG                             |
| Claro 2         | 32.73 $\pm$ 0.33                           | 0.99      | CG                             |
| Claro 3         | 30.02 $\pm$ 0.13                           | 0.44      | CG                             |
| Claro 4         | 29.18 $\pm$ 0.07                           | 0.25      | CM                             |
| Claro 5         | 26.24 $\pm$ 0.19                           | 0.74      | CM                             |
| Claro 6         | 25.70 $\pm$ 0.08                           | 0.30      | CM                             |
| Claro 7         | 23.24 $\pm$ 0.03                           | 0.13      | CM                             |
| Claro 8         | 20.40 $\pm$ 0.07                           | 0.37      | CP                             |
| Claro 9         | 19.08 $\pm$ 0.08                           | 0.42      | CP                             |
| Claro 10        | 16.48 $\pm$ 0.08                           | 0.49      | CP                             |
| Claro 11        | 15.09 $\pm$ 0.07                           | 0.47      | CP                             |
| Dosel cerrado 1 | 9.76 $\pm$ 0.25                            | 1.13      | DC                             |
| Dosel cerrado 2 | 7.28 $\pm$ 0.25                            | 3.40      | DC                             |
| Dosel cerrado 3 | 7.08 $\pm$ 0.01                            | 0.17      | DC                             |
| Dosel cerrado 4 | 6.53 $\pm$ 0.06                            | 0.93      | DC                             |

Para estimar la tasa de cierre del dosel, se llevaron a cabo regresiones lineales del porcentaje de apertura de cada parche entre el tiempo  $t$  y el tiempo  $t+1$ . Dichos análisis indicaron que existe una relación muy estrecha entre ambos ( $P < 0.001$ ). La relación lineal entre el porcentaje de apertura de 2003 en comparación con el de 2002 explicó el 88% de la varianza, mientras que en el intervalo de 2003 a 2004 el modelo lineal explicó el 91% de la varianza (Fig. 3). Las pendientes de las regresiones (valores que representan la tasa de cambio del dosel de un año al siguiente) fueron de 0.93 y 1.27, para 2002-03 y 2003-04 respectivamente. Estas dos pendientes se compararon con una prueba de  $t$  de Student, que indicó que difieren significativamente entre ellas ( $t = 5.26$ ;  $P < 0.001$ ).

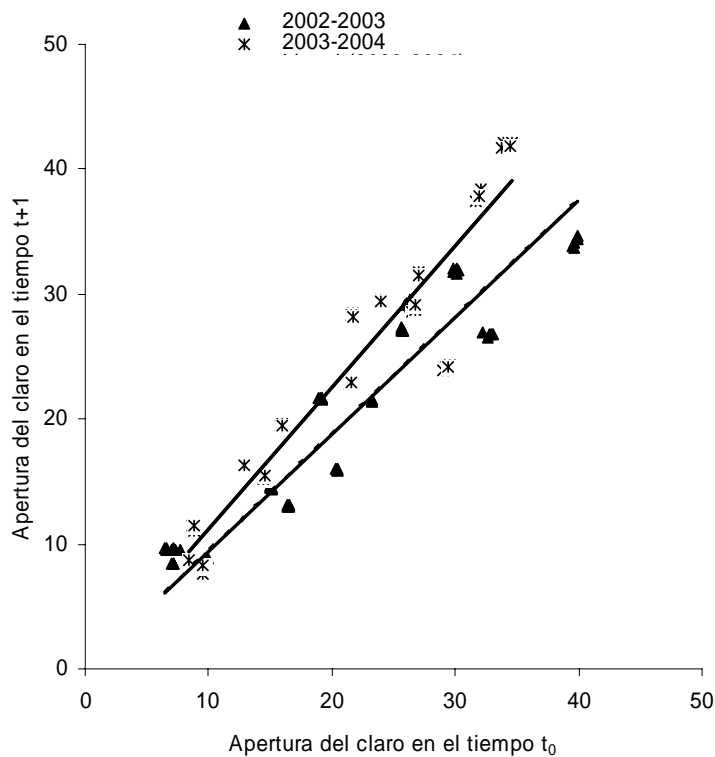


Figura 3. Relación del porcentaje de apertura del dosel en años consecutivos ( $t$  y  $t+1$ ), graficados en forma independiente para los periodos 2002-2003 y 2003-2004.

Según el valor de las dos pendientes obtenidas, el cambio en la apertura del dosel entre  $t$  y  $t+1$  puede describirse con base en las siguientes ecuaciones lineales:

$$2002-03: \textit{Apertura}_{2003} = (0.93) \textit{apertura}_{2002} \quad (2)$$

$$2003-04: \textit{Apertura}_{2004} = (1.12) \textit{apertura}_{2003} \quad (3)$$

Los resultados de las dos funciones proyectan escenarios distintos. De acuerdo con la pendiente de la ecuación 2, el dosel se cierra entre  $t$  y  $t+1$  (2002 a 2003), mientras que de acuerdo con la ecuación 3 en la que la pendiente es mayor que la unidad, se sugiere que el dosel se abre entre  $t$  y  $t+1$  (2003 a 2004). Debe hacerse notar que de acuerdo a la percepción de los lugareños, la precipitación fue menor a lo largo del año en el periodo 2003-04 en comparación con el periodo 2002-03, lo cual podría explicar estos resultados. Desgraciadamente no se cuenta con los datos de precipitación para la zona de estudio durante los años mencionados (sin embargo, ver sección 3.2 más adelante sobre otros detalles de las condiciones ambientales). Con base en lo anterior, es posible que el crecimiento del follaje del dosel se viera disminuido en 2003-04. Por lo tanto, para calcular la tasa de cierre del dosel se utilizó únicamente la ecuación 2, la cual implica que el dosel debe tender a cerrarse, y no a abrirse después de la formación de un claro, comportamiento que refleja una situación más realista.

La proyección del cierre del dosel en el tiempo describió un descenso exponencial a lo largo del tiempo según se ilustra en la figura 4. En el cálculo de la trayectoria (ver Métodos, Ecuación 1), la constante  $c$  correspondió al logaritmo natural de la pendiente observada que se incorporó en la ecuación 2. De acuerdo con la tasa de cierre del dosel (Fig. 4), el tiempo requerido para que un claro grande (35%) se cierre y transite a la categoría de un claro mediano (25.5%), será de 4.36 años (Tabla 5). De forma similar, se espera que un claro pequeño (18%) tarde alrededor de 12 años en llegar a la categoría de dosel cerrado (7.5%). A partir de estos tiempos de transición se calcularon las probabilidades anuales de transición entre tipos de parche, las cuales se encuentran incorporadas en la matriz de la tabla 6. En esta matriz los valores de probabilidad más altos corresponden a la permanencia en un mismo tipo de parche de un año a otro (Tabla 6).

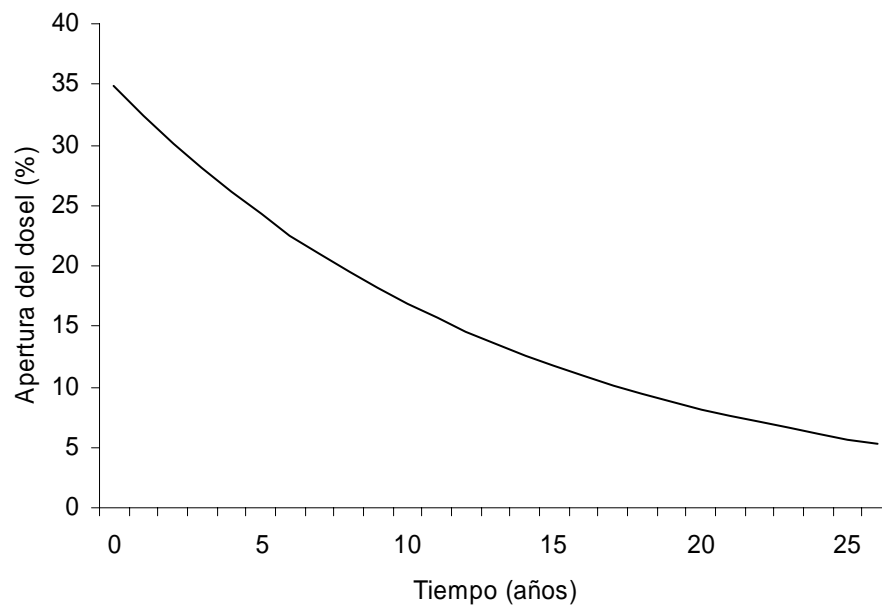


Figura 4. Cambio exponencial del porcentaje de apertura del dosel en el tiempo. Se utilizó la función exponencial obtenida de los resultados del periodo 2002-2003 (ver texto).

Tabla 5. Tiempo requerido para la transición entre tipos de parche. Los tipos de parche se definen en la Tabla 2. DC = Dosel cerrado; CP = Claro pequeño; CM = Claro mediano; CG = Claro grande.

| Transición entre tipos de parche | Tiempo (años) |
|----------------------------------|---------------|
| CG-CM                            | 4.36          |
| CM-CP                            | 4.80          |
| CP-DC                            | 12.06         |

Tabla 6. Modelo matricial Markoviano que describe la dinámica anual del dosel del bosque tropical caducifolio de Jayacatlán, Oaxaca. Para facilitar la lectura se subrayaron las probabilidades de permanencia. Los valores de  $k$  representan la tasa de apertura de claros de diferentes tipos (ver texto). Cada columna de la matriz suma la unidad. DC= Dosel cerrado; CP = Claro pequeño; CM = Claro mediano; CG = Claro grande.

| Tipo de parche<br>en el tiempo<br>$t + 1$ | Tipo de parche en el tiempo $t$ |              |              |              |
|---|---------------------------------|--------------|--------------|--------------|
|   | CG                              | CM           | CP           | DC           |
| CG  | <u>0.771</u>                    | 0            | 0            | $k_{14}$     |
| CM  | 0.229                           | <u>0.792</u> | 0            | $k_{24}$     |
| CP  | 0                               | 0.208        | <u>0.917</u> | $k_{34}$     |
| DC  | 0                               | 0            | 0.083        | <u>0.939</u> |

### 3.2 Caracterización microambiental de los diferentes parches

De manera general, se observó un ligero incremento en la temperatura media anual al aumentar la apertura del dosel, siendo menor para el DC y mayor para el CG (Fig. 5a). Sin embargo, la comparación pareada de medias para esta variable indicó diferencias significativas únicamente entre el CM y el CG en 2005 (Tabla 1A, Anexo). Asimismo, los resultados de la prueba de  $F$  indicaron que se observaron diferencias significativas en las varianzas de la temperatura media anual en 2005 entre CG respecto del DC y el CM (Tabla 2A, Anexo). Por otra parte, la temperatura promedio anual a lo largo de 24 años (1955-1979) fue de  $18.43^{\circ}\text{C} \pm 2.32$ . Los resultados de la prueba de  $F$  indicaron que la varianza de este valor promedio (5.02) no difirió estadísticamente de aquella observada en los cuatro tipos de parche estudiados.

Durante 2003, se observó que la humedad relativa en los distintos tipos de parche tendió a ser ligeramente menor a medida que aumentó el porcentaje de apertura del dosel (Fig. 5b). Los resultados de la comparación pareada de medias indicaron que en 2004 la humedad relativa del sitio de DC (63.78%) fue mayor que la del sitio de CM (53.76; Tabla 3A, Anexo). Asimismo, se determinó que en 2005 la humedad relativa registrada en el CM fue significativamente menor que la observada en el DC y CP, y mayor que la del CG (Tabla 3A, Anexo). Los valores promedio anuales de la humedad relativa en los cuatro tipos de parche sugieren que hubo una reducción



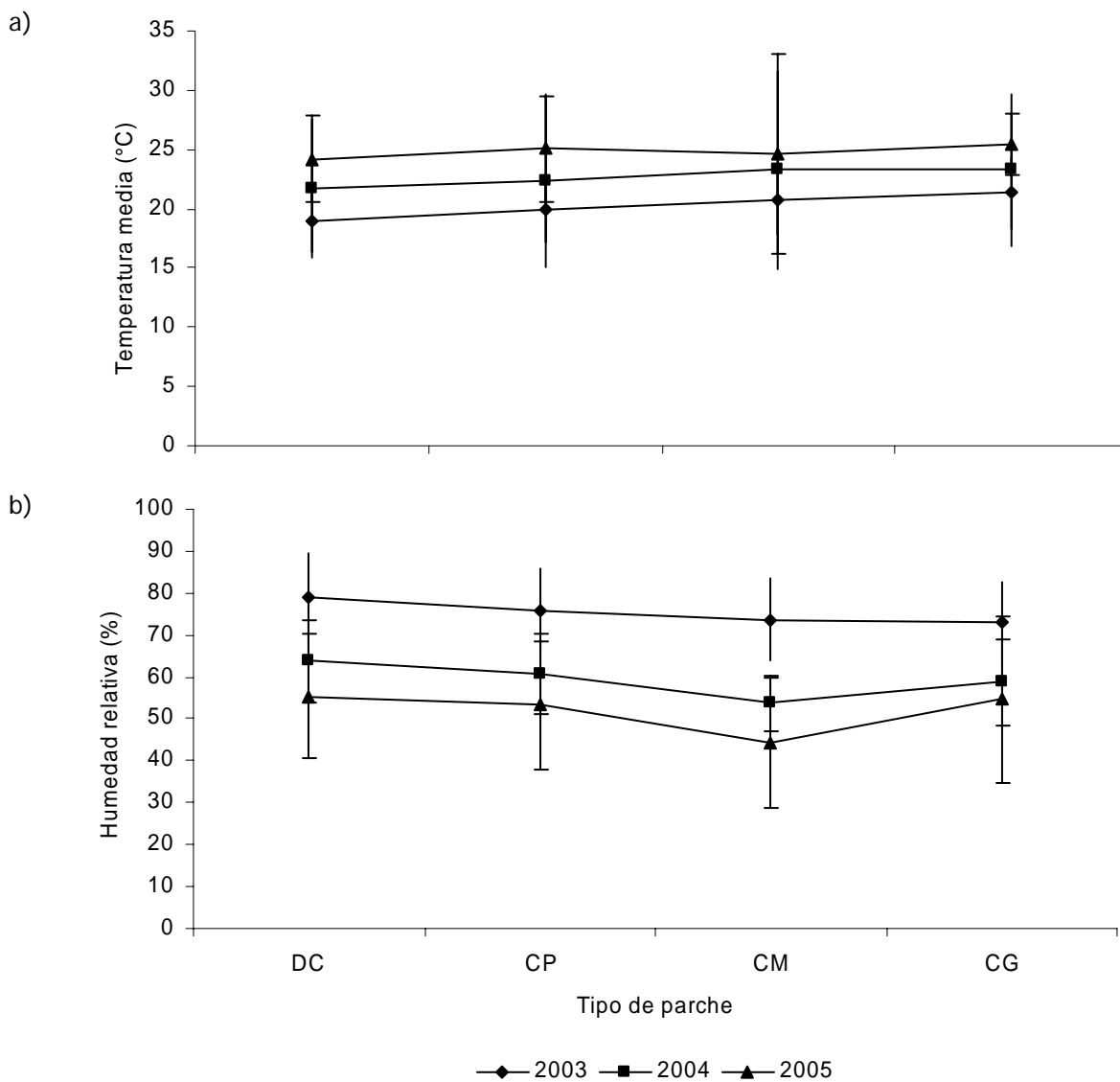


Figura 5. Condiciones microambientales registradas en los cuatro tamaños de parche estudiados: Dosel Cerrado (DC), Claro pequeño (CP), Claro mediano y Claro grande Temperatura media anual.

- a) Temperatura media anual
- b) Humedad relativa

en la humedad relativa de 2003 a 2005, siendo los promedios anuales de 75.41%, 59.27% y 51.94% para 2003, 2004 y 2005, respectivamente.

En cuanto a la precipitación total anual, al graficar su monto con respecto al tiempo se observó que los años húmedos (i.e., con una precipitación total anual superior a 800 mm) son raros: sólo 4 de 25 años mostraron estos niveles de precipitación. Por otro lado, los años extremadamente secos (i.e., con una precipitación total anual inferior a 400 mm) también fueron raros; es decir, únicamente 3 de 25 años (Fig. 1A, Anexo).

### **3.3 Efecto de diferentes regímenes de perturbación**

Si la tasa global de apertura de claros tiene un valor relativamente conservador ( $K= 0.061$ ) y todos los claros que se abren son de tamaño pequeño, al llegar al equilibrio la frecuencia de claros medianos y grandes representarían menos del 0.1%, es decir, el paisaje estaría conformado en más de un 99.9% por claros pequeños (CP = 42%) y parches de dosel cerrado (DC = 57.9%). Sin embargo, la frecuencia de DC y CP en el paisaje sería mucho menor al centrarse  $K$  en la formación de claros de mayor tamaño (CM o CG, respectivamente; Fig. 6a). Esta disminución estaría asociada con una mayor presencia de CM y CG en la estructura del bosque al llegar equilibrio, observándose una mayor presencia de CG si la extracción de árboles generara sólo claros de esta categoría (Fig. 6a).

Si se duplicara la tasa global de apertura de claros ( $K = 0.122$ ) y se generara solamente un tipo de claros (CP, CM o CG), se observarían cambios importantes en la estructura del bosque respecto del primer grupo de simulaciones, llevando a una mayor presencia de claros de distinto tamaño en detrimento de los parches de dosel cerrado (Fig. 6b). Con respecto del primer grupo de simulaciones, este incremento en la presencia de claros representaría una pérdida promedio de ca. 16% del área de bosque con dosel cerrado o sin extracción (Fig. 6).

Por otra parte, al suponer que la formación de claros se da en igual proporción en las diferentes categorías de tamaño se observa que, al llegar al equilibrio, ca. 50% del área de bosque conservado se mantendría sin perturbación alguna y los claros en el dosel estarían representados principalmente por claros pequeños (ca. 40%) si  $K= 0.061$  (Fig. 6a). Sin embargo, si se duplicase el valor de  $K$ , el bosque estaría constituido por aproximadamente 50% de claros pequeños y 33% de superficie con dosel cerrado. En ambos escenarios la frecuencia

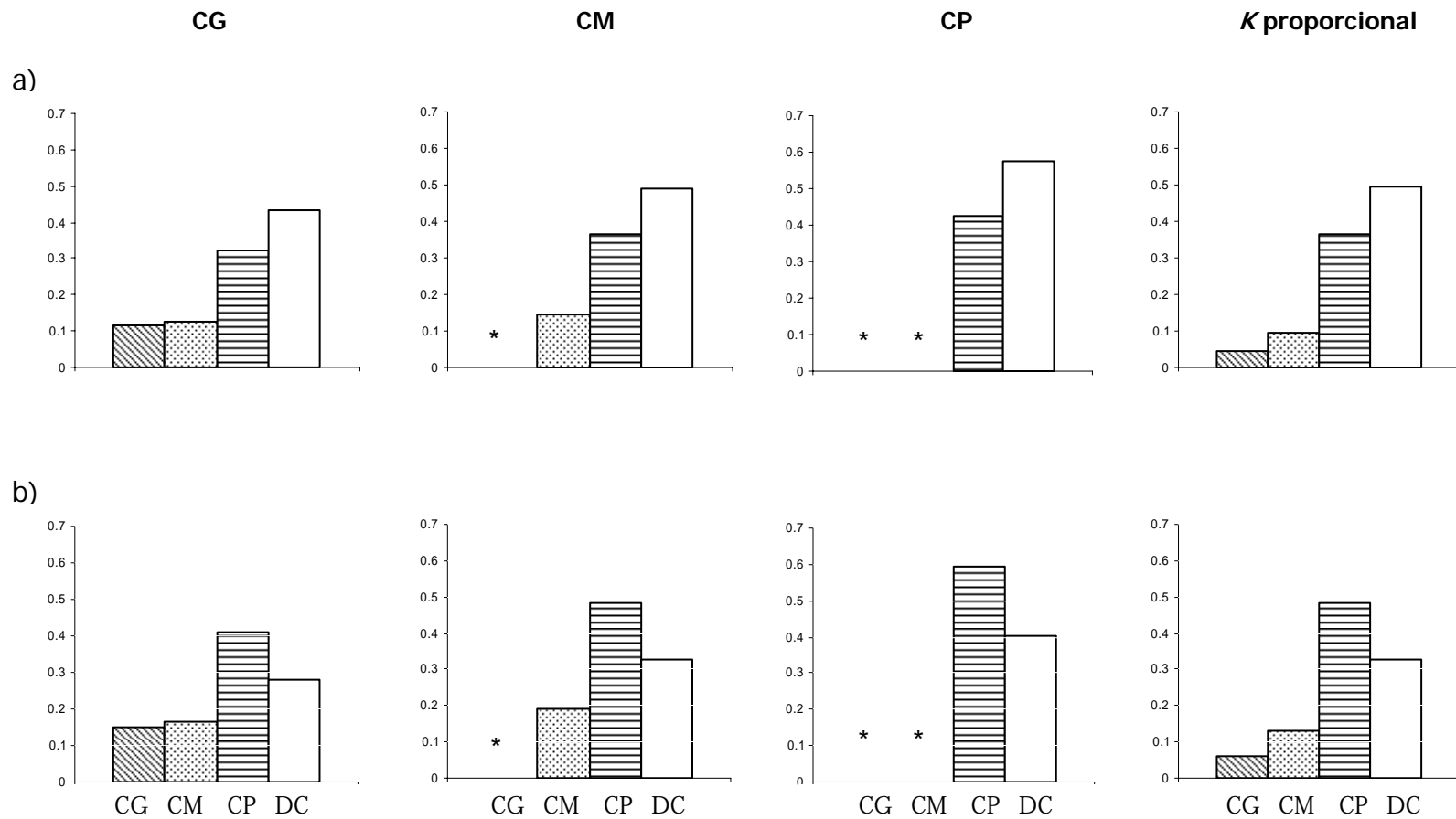


Fig. 6. Estructura del bosque (i.e., distribución estable de tipos de parche) proyectada como resultado de las simulaciones numéricas llevadas a cabo con dos niveles de perturbación (en a,  $K=0.061$ ; y en b,  $K=0.122$ ). Las gráficas ubicadas en las diferentes columnas se refieren a, como se indica en la parte superior de la figura, al tipo de parche (CG, CM o CP) en el cual se concentró el valor de  $K$  (i.e., el tamaño del claros que se “abren” en cada caso); en la columna derecha el valor de  $K$  se dividió en tres partes iguales, simulando que se generan claros de los tres tamaños en igual proporción ( $k$  proporcional). Los asteriscos indican casos en los que la proporción esperada de parches de cierto tipo es menor al 1%.

de CG en la estructura del bosque sería de *ca.* 5%, aunque se daría un incremento del 3% en la presencia de CM al incrementar el valor de *K*.

## **4. Discusión**

### **4.1 Tamaño de los claros y tasa de cierre del dosel**

La extracción selectiva de árboles de *Bursera glabrifolia* dio origen a claros de diversos tamaños, los cuales son una fuente importante de heterogeneidad lumínica en el bosque y, por lo tanto, de variación de factores microambientales (MacLaren y MacDonald, 2003 a y b; Khurana y Singh, 2000; Gerhart, 1996; Ray y Brown, 1995; Rincón y Huante, 1993). En contraste con un promedio de 7.5% de apertura del dosel en los parches de dosel cerrado, los claros generados presentaron un nivel de apertura del dosel de entre el 15 y el 40% (Tabla 4). La apertura del dosel en los parches de dosel cerrado en el BTC de Jayacatlán (7.5%) fue superior a la reportada para un bosque tropical húmedo de Costa Rica (2.1%; Chazdon y Fetcher, 1984) y para un bosque templado de Inglaterra (2.52%; Valverde y Silvertown, 1997). Además, dado que las evaluaciones del presente estudio se realizaron durante la época de lluvias, estas diferencias incrementarían sustancialmente al momento de perderse el follaje del bosque durante la temporada seca del año, influyendo en la presencia de una mayor radiación lumínica y, por tanto, en una mayor temperatura y tasa de pérdida de humedad (MacLaren y MacDonald, 2003 a y b; Khurana y Singh, 2000; Gerhart, 1996; Ray y Brown, 1995; Rincón y Huante, 1993).

En las zonas áridas y semiáridas, se ha señalado que la presencia de plantas nodrizas son de particular importancia en la supervivencia de varias especies en la época seca del año, ya que su sombra protege a las plantas de temperaturas extremas, reducen la radiación solar directa y disminuyen la temperatura del suelo durante el día (Jiménez-Lobato, 2006; Esparza-Olguín, 2005; Ruedas, 2003; Flores, 2001, Valiente-Vanuet y Ezcurra, 1991). De acuerdo con MacLaren y MacDonald (2003 a y b) en los BTCs existe un proceso similar al asociado a las nodrizas. Los resultados de la evaluación de las condiciones microambientales sugieren que un incremento en la temperatura ambiente y un descenso en la humedad relativa al aumentar la apertura del dosel, tanto en la época de lluvias (i.e., junio a octubre) como en la época seca (i.e., noviembre a mayo) del año (Fig. 2A, Anexo), sugiriendo que las plantas del dosel modifican el ambiente en el sotobosque. Sin embargo, en el presente estudio no fue evidente la interacción de una nodriza en particular y la especie de estudio. Dado que la sombra juega un

papel importante en la regeneración de la especie, en el futuro sería importante determinar si existe una interacción nodriza-*B. glabrifolia* y si esta interacción determina la estructura, composición y dinámica de la comunidad como sucede en las zonas áridas y semiáridas (Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991).

Con respecto a los claros, debido a que su tamaño se midió en función del porcentaje de cielo abierto en las fotografías hemisféricas y que además no se contó con medidas de RFA (radiación fotosintéticamente activa), no fue posible comparar sus dimensiones directamente con estimaciones previas realizadas en otros BTC del mundo. No obstante y dado que los BTC comparten una serie de características de dinámica del dosel con los bosques tropicales subcaducifolios, se pueden comparar aunque sea cualitativamente con estos últimos. Por ejemplo, Dickinson et al. (2000) señalan que, en bosques tropicales subcaducifolios, los claros que se generan como producto de las perturbaciones naturales tienen un porcentaje de apertura del dosel de entre 8 y 55%. Aunque este intervalo es bastante amplio, puede notarse que los claros generados por la extracción selectiva de árboles en el BTC de Jayacatlán se encontraron precisamente en este intervalo (15 – 40%), por lo que puede sugerirse que dichos claros experimentales son de tamaño similar al de aquéllos que se producen como resultado de perturbaciones naturales. Esto nos permite suponer que la extracción de árboles adultos de *B. glabrifolia*, si se diera de forma extensiva y en sitios alejados unos de otros (y no de manera intensiva eliminando simultáneamente grupos de árboles cercanos) no alteraría drásticamente la estructura del dosel con respecto a la dinámica natural del mismo. En función del tamaño de los claros generados, esto es posible si se toma en cuenta que la muerte de árboles en los bosques tropicales estacionales generalmente se da en pie (Venancio-Martins y Ribeiro-Rodríguez, 2002; Dickinson et al., 2001; Dickinson et al., 2000; Holdridge et al., 1971).

Abundando sobre este mismo tema y en comparación con el tamaño de los claros que se forman de manera natural en otros bosques tropicales, los que se crearon en este estudio como producto de la extracción de árboles de *B. glabrifolia* pueden concebirse de manera general como perturbaciones pequeñas en el dosel (Dickinson et al., 2001; Brokaw, 1985a); además, la proporción de la superficie total del bosque que se abriría a claros cada año según las recomendaciones del plan de manejo (i.e. 6.1%) no es mucho mayor que la que se observa naturalmente en otros bosques tropicales (entre 2 y 5% - Brokaw, 1985 a y b). Así, la práctica de extracción recomendada en el plan de manejo, tanto en lo que respecta a la cantidad de árboles a extraer cada año como a su distribución esparcida en el espacio, aparentemente no

altera sustancialmente la estructura y dinámica del dosel del bosque al generar un mosaico de claros de tamaño pequeño a nivel del paisaje. Si así fuera, la estrategia de manejo propuesta podría estar simulando el proceso natural de dinámica del dosel (Montagnini et al., 1998; Webb, 1997; Attiwil, 1994), cumpliendo con una de las premisas básicas del manejo forestal sostenible. Es de esperarse que los claros formados por la extracción se regeneren a corto plazo por la expansión de las copas de los árboles que lo rodean y, a mediano plazo, por el crecimiento de las plántulas y árboles juveniles establecidos en el claro, como se ha descrito que ocurre en claros naturales en este tipo de sistemas (Kennard et al., 2002; Runkle, 1985).

La mayoría de los trabajos sobre los efectos de extracción de especies se ha centrado en el nivel poblacional (Ticktin, 2004). Un ejemplo de ello en el sistema que nos ocupa es precisamente el trabajo demográfico que llevamos a cabo con *B. glabrifolia*, analizando el éxito de su regeneración en claros de diferente tamaño (Hernández-Apolinar y Valverde 2006, Capítulo 4). Dichos resultados revelan que *B. glabrifolia* muestra una tendencia hacia un decremento en la germinación y el establecimiento (y consecuentemente en la tasa de crecimiento poblacional) a medida que aumenta el tamaño del claro (aunque la regeneración fue más exitosa en claros pequeños que en dosel cerrado). Esto sugiere que cambios relativamente pequeños en la apertura del dosel pueden afectar la dinámica poblacional local a través de sus efectos sobre la regeneración de la población, al igual que se ha documentado para otras especies arbóreas de BTC y de bosques templados (Vieira y Scariot, 2006; Ceccon et al., 2003; MacLaren y MacDonald, 2003 a y b; Duncan, 2002; Fredericksen y Mostacedo, 2000; Huante y Rincón, 1998; Oliveiro-Filho et al., 1998). Con base en lo anterior y dado que en el plan de manejo de *B. glabrifolia* no se ha previsto ninguna actividad de reforestación, se sugiere que la extracción misma se utilice para promover la regeneración natural de *B. glabrifolia*, al favorecer la formación de claros pequeños (CP) de dimensiones menores a los 18 m<sup>2</sup> y con ello esperar que aumente la tasa de crecimiento poblacional a nivel del paisaje (Montagnini et al., 1998; Webb, 1997).

Sin embargo, también debe tomarse en cuenta que si el manejo silvícola se centra en la formación de un único tamaño de claro, esto podría tener efectos negativos, puesto que se ha observado que aunque las plántulas de *B. glabrifolia* se establecen mejor en condiciones de claros pequeños y dosel cerrado, los juveniles aparentemente dependen de la perturbación para alcanzar la fase madura (ver Capítulo IV). Esto mismo se ha documentado para *Cedrella illoii* (Grau y Brown, 1998; Grau et al., 1997). Por esta razón, tal vez sería preferible mantener una

mayor heterogeneidad de ambientes lumínicos en el bosque, ya que esto permitiría la regeneración no sólo de *B. glabrifolia*, sino también de otras especies del BTC.

Con respecto a la tasa de cierre del dosel utilizada en el modelo markoviano de dinámica de parches del presente estudio, ésta sugiere que se requieren alrededor de 25 años para que se cierre un claro grande formado por la extracción selectiva (Fig. 2). Esta estimación parece razonable y congruente con el tiempo de regeneración que se ha evaluado en otros BTC de México. Por ejemplo, en la zona arqueológica de Xochicalco, Morelos, se ha documentado que un BTC tardó 25 años en alcanzar un dosel de 12 m aproximadamente (Piña, 2005), mientras que la vegetación secundaria derivada de un BTC en Nizanda, Oaxaca, alcanzó una altura de 10 m en menos de 20 años (E. Pérez García, *com. pers.*). En contraste, se ha reportado que la tasa de cierre del dosel en bosques tropicales húmedos y en bosques templados es mucho más elevada que la obtenida en este estudio (Valverde y Silvertown, 1997; Cipollini et al., 1993; Horvitz y Shemske, 1986), lo cual probablemente está relacionado con las diferencias en las condiciones ambientales entre estos ecosistemas. Los BTC se encuentran sometidos a mayores restricciones climáticas (particularmente en lo que concierne a la disponibilidad de humedad) que los bosques templados y tropicales húmedos (Kennard et al., 2002; Whigham et al., 1999).

Es importante recordar que los resultados del análisis de las fotografías hemisféricas del dosel del BTC de Jayacatlán arrojaron dos tendencias diametralmente distintas respecto al proceso de cambio del dosel a través del tiempo: un valor que sugiere que el dosel del bosque se abre de un año al siguiente, y otro valor que sugiere que se cierra. La diferencia entre los valores de ambos años se han adjudicado a las condiciones ambientales (i.e. clima) contrastantes entre ambos periodos. Para llegar a esta conclusión, nos basamos en los reportes que existen en torno a la variación en la productividad de los ecosistemas terrestres que se encuentran en regiones con una estacionalidad marcada, que puede verse afectada notablemente por variaciones temporales en la precipitación (Kennard et al., 2002; Whigham et al., 1999). Particularmente en la región, la percepción de los lugareños indicó que el periodo 2003-04 fue más seco que el periodo 2002-03, lo cual fue apoyado por la tendencia en la precipitación observada en la Estación Meteorológica de Tepelmeme en la Reserva de Tehuacan-Cuicatlán (Ureta, 2006); ubicada a 100 km aproximadamente del sitio de estudio. Dado que no se obtuvieron datos de precipitación para la zona de estudio y los datos de 25 años no muestran un patrón cíclico de baja precipitación, para poder contar con una estimación más precisa de un proceso que probablemente ocurre con cierta lentitud en los bosques tropicales secos, sería

necesario que la tasa de cierre del dosel se estimara a lo largo de un periodo mayor que el considerado en este estudio. Esto permitiría incorporar un mayor número de datos que reflejen lo mejor posible la dinámica de cierre del dosel. Asimismo, será necesario contar con información micro y macro ambiental para lograr una mejor interpretación de la dinámica del paisaje.

#### **4.2 Dinámica del dosel en el BTC de Jayacatlán**

Se ha documentado que la tasa de apertura de claros en el dosel de los bosques tropicales secos tiende a ser relativamente baja debido a la estacionalidad ambiental que los caracteriza (Dickinson et al., 2001; Whigham et al., 1999). Por ejemplo, Dickinson et al. (2001) reportan porcentajes menores al 1% en condiciones naturales para el bosque tropical subcaducifolio de Noh Bec, Quintana Roo. Si la disminución en la tasa de apertura de claros naturales conforme aumenta la estacionalidad de los bosques es una tendencia general (Swaine et al., 1990), el monto global de extracción propuesto en el plan de manejo de *B. glabrifolia* (que representa una tasa de apertura de claros del 6.1%) representaría un incremento sustancial en la tasa de perturbación del BTC de Jayacatlán y, por lo tanto, modificaría la dinámica del paisaje de este ecosistema. Los resultados de las simulaciones reportadas en este capítulo permiten abordar las consecuencias que tendría este incremento, como se describe a continuación.

El modelo Markoviano de dinámica de parches se utilizó para llevar a cabo una serie de simulaciones que permitieron evaluar los efectos potenciales de diferentes formas de extracción de árboles de *B. glabrifolia*. Los resultados sugieren que la composición del paisaje depende en gran medida del valor global de la tasa de apertura de claros ( $K$ ), y de la manera en la que se reparta este valor para diferentes tamaños de claros. Considerando que la práctica forestal actual se ha dirigido hacia la extracción de árboles supresos (i.e. árboles con  $dap > 10$ , pero con copas relativamente pequeñas que se ubican a la sombra de árboles del dosel superior), es posible suponer que los resultados de la proyección centrada en la generación de claros pequeños (CP) sea el escenario que se observe en los cinco rodales establecidos en el corto plazo.

El modelo Markoviano de dinámica del dosel del BTC de Jayacatlán es similar a otros modelos que se han desarrollado para bosques templados y tropicales (Valverde y Silvertown, 1997; Álvarez-Buylla, 1994; Álvarez-Buylla y García-Barrios, 1991; Horvitz y



Schemske, 1986) y, aunque su diseño es sencillo, permitió establecer hipótesis sobre las distintas rutas que podría tomar la estructura del BTC ante distintas intensidades y formas de dirigir la extracción de los árboles de *B. glabrifolia*. De ahí que puede ser considerado como una herramienta útil para establecer algunas estrategias de manejo para esta y otras especies que forman parte de los ecosistemas naturales que son intervenidos por la actividad humana. Sin embargo, debido a que en el modelo se supone que la dinámica del paisaje está acotada a los cuatro tipos de parche establecidos, es importante tomar en cuenta que será limitada la aplicación de cualquier sugerencia de manejo que surja de las proyecciones que se lleven a cabo (Tucker y Anand, 2005).

### Literatura citada

- Aguirre-Díaz, H., 2001. Programa de manejo forestal de copalillo (*Bursera* spp.) en la comunidad de San Juan Bautista Jayacatlán, municipio del mismo nombre, Distrito de Etlá, Oaxaca. Unión de Comunidades Forestales "IXETO". Reporte Técnico (SEMARNAT).
- Alvarez-Buylla, E., 1994. Density dependence and patch dynamics in tropical rain forest: matrix models and applications to a tree species. *The American Naturalist* 143: 155-191.
- Alvarez-Buylla, E., García-Barrios, R., 1991. Seed and forest dynamics: A theoretical framework and an example from the neotropics. *The American Naturalist* 137: 133-154.
- Ambrosio, M. (en preparación). Manejo Sustentable de la Madera de Copal (*Bursera* spp.) en San Juan Bautista Jayacatlán, Oaxaca. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, UNAM
- Asner, G.P., Keller, M., Silva, J.N.M., 2004. Spatial and temporal dynamics of forest canopy gaps following selective logging in the eastern Amazon. *Global Change Biology* 10: 765-783.
- Attiwill, P.M., 1994. The disturbance of forest ecosystems: the ecological basis for consecutive management. *Forest Ecology and Management* 63: 247-300.
- Brokaw, N.V., 1985a. Treefalls, regrowth, and community structure in tropical forests. Pp. 53-68. En: *The Ecology of Natural Disturbance and Path Dynamics*. Pickett. S.T.A. y P.S. White (eds.). Academic Press, Inc. Orlando, Florida.
- Brokaw, N.V., 1985b. Gap-phase regeneration in a tropical forest. *Ecology* 66: 682-687.
- Brokaw, N.V., Busing, R.T., 2000. Niche versus chance and tree diversity in forest gaps. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 183-188.
- Brosi, B., Peters, C. M., Ambrosio, M., Purata, S., Aguirre, H., 2000. Plan de Manejo Forestal de Copalillo. Bienes Comunes de San Juan Bautista Jayacatlán, Oaxaca, México.
- Bullock, S., Solís-Magallanes, J., 1990. Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica* 22: 22-35.
- Bye, R., 1995. Ethnobotany of the Mexican dry tropical forests. Pp. 423-438. En: *Seasonally dry tropical forests*. Bullock, S., Mooney, H. y E. Medina (eds.) Cambridge University Press.
- Ceccon, E., Huante, P., Campo, J., 2003. Effects of nitrogen and phosphorus fertilization on the survival and recruitment of seedlings of dominant tree species in two abandoned tropical dry forests in Yucatán, Mexico. *For. Ecol. Mgmt.* 182, 387-402.

- Challenger, A., 1998. La zona ecológica tropical subhúmeda (selva subhúmeda). Pp. 375-433. En: Utilización y Conservación de los Ecosistemas Terrestres de México: Presente y Futuro. CONABIO, IBUNAM, ASM, SC, México.
- Chazdon, R.L., Fetcher, N., 1984. Light environments of tropical forests. Pp. 553-564. Physiological ecology of plants of the wet tropics. Medina, E., Mooney, H.A. y C. Vazquez-Yanes. La Haya, Holanda.
- Cipollini, M.L., Wallace-Senft, D. A., Whigham, D.F., 1993. Population growth, structure, and seed dispersal in the understory herb *Cynoglossum virginicum*: a population and path dynamics model. *Plant Species Biology* 8: 117-129.
- Cipollini, M.L., Wallace-Senft, D. A., Whigham, D.F., 1994. A model of path dynamics, seed dispersal, and sex ratio in the deciduous shrub *Lindera benzoin* (Lauraceae). *Journal of Ecology* 82: 621-633.
- Denslow, J.S., 1980. Gap partitioning among tropical trees. *Biotropica* 12: 47-55.
- Dickinson, M.B., Whigham, D.F., Herman, S.M., 2000. Tree regeneration in felling and natural treefall disturbances in a semideciduous tropical forest in Mexico. *Forest Ecology and Management* 134: 137-151.
- Dickinson, M.B., Herman, S.M., Whigham, D.F., 2001. Low rates of background canopy-gap disturbance in a seasonally forest in the Yucatan Peninsula with a history of fires and hurricanes. *Journal of Tropical Ecology* 17: 895-902.
- Duncan, S., 2002. Canopy gaps and death trees dynamics: poking holes in the forest. *Science Findings* 43: 1-5.
- Esparza-Olguín, L.G., 2005. Estudio comparativo de tres especies de cactáceas columnares del género *Neobuxbaumia* que difieren en su nivel de rareza: un enfoque genético-demográfico. Tesis de Doctorado (Ciencias Biológicas). Facultad de Ciencias, UNAM.
- Fitter, A.H., Hay, R.K., 1987. Environmental physiology of plants. Academic Press INC., Gran Bretaña.
- Flores, J.D., 2001. Dinámica del establecimiento de plantas de diferentes formas de vida del desierto de Tehuacan, México. Tesis de Doctorado. Instituto de Ecología, AC.
- Fraser, G.W., Canham, C.D., Lertzman, K.P., 1999. Gap light analyzer (GLA) Version 2.0: Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs, users manual and program documentation. Copyright © 1999: Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia, and Institute of Ecosystem Studies, Millbrook, Nueva York.
- Fredericksen, T., Mostacedo, B., 2000. Regeneration timber species following selection logging in Bolivian tropical dry forest. *Forest Ecology and Management* 131, 47-55.
- Gerhardt, K., 1996. Effects of root competition and canopy openness on survival and growth of tree seedlings in a tropical seasonal dry forest. *Forest Ecology and Management* 82: 33-48.
- Gordon, J.E., Hawthorne, W.D., Reyes-García, A., Saldoval, G., Barrance, A.J., 2004. Assessing landscapes: a case study of tree and shrub diversity in the seasonally dry tropical forest of Oaxaca, Mexico and southern Honduras. *Biological Conservation* 117: 429-442.
- Grau, H. R., Arturi, M.F., Brown, A.D., Aceñolaza, P.G., 1997. Floristic and structural patterns along a chronosequence of secondary forest succession in Argentina subtropical montane forest. *Forest Ecology and Management* 95: 161-171.
- Grau, H.R., 2000. Regeneration patterns of *Cedrela lilloi* (Meliaceae) in northwestern Argentina subtropical montane forest. *Journal of Tropical Ecology* 16: 227-242.
- Hale, M.G., Orcutt, D.M., 1987. The physiology of plants under stress. John Wiley & Sons. E.U.

- Hernández-Apolinar, M., Valverde, T., 2006. Regeneration of *Bursera glabrifolia* in a dry tropical forest subject to anthropogenic disturbances: consequences for population dynamics (*enviado*).
- Holbrook, N.M., Whitbeck, J.L., Mooney, H.A., 1995. Drought responses of tropical dry forest trees. Pp. 243-270. En: Seasonally dry tropical forests. Bullock, S., Mooney, H. y E. Medina (eds.) Cambridge University Press.
- Holdridge, L.R., Grenke, W.C., Hatheway, W.H., Liang, T., Tosi, J.A., 1971. Forest environments in tropical life zones. A pilot study. Pergamon Press, Nueva York.
- Horvitz, C., Schemske, D.W., 1986. Seed dispersal and environmental heterogeneity in a neotropical herb: a model of population and patch dynamics. Pp. 169-186. En: Frugivores and seed dispersal Estrada, A. y T. Fleming (eds). Junk Publishers. La Haya.
- Horvitz, C., Schemske, D.W., 1995. Spatiotemporal variation in demographic transitions of a tropical understory herb: projection matrix analysis. Ecological Monographs 65: 155-192.
- Huante, P., Rincón, E., 1998. Responses to light changes in tropical deciduous woody seedlings with contrasting growth rates. Oecologia 113: 53-66.
- Jiménez-Lobato, V., Valverde, T. 2006. Population dynamics of the shrub *Acacia bilimekii* in a semi-desert region in central Mexico. Journal of Arid Environments 65: 29-45.
- Kennard, D.K., Gould, K., Putz, F.E., Fredericksen, T.S., Morales, F., 2002. Effect of disturbance intensity on regeneration mechanisms in a tropical dry forest. Forest Ecology and Management 162: 197-208.
- Khurana, E., Singh, J.S., 2000. Ecology of seed and seedling growth for conservation and restoration of tropical dry forest: a review. Environmental Conservation 28: 39-52.
- López-Gómez, A.M., 2001. Evaluación de la Demanda y Extracción de Madera de Copal (*Bursera* spp.) para Artesanía en Comunidades de los Valles Centrales de Oaxaca. Tesis de Licenciatura (Biología), Facultad de Ciencias, UNAM.
- Martínez-Ramos, M., Sarukhán J., Piñero, D., 1985. The demography of tropical trees in the context of forest gap dynamics. Pp. 293-313. En: Plant population ecology. Davy, A.J., M.J. Hutchings y A.R. Watkinson (eds.). Blackwell Scientific Publications. Oxford.
- Martínez-Ramos, M., Álvarez-Buylla, E., Piñero, D., 1988b. Treefall age determination and gap dynamics in a tropical forest. Journal of Ecology 76: 700-716.
- MacLaren, K., MacDonald, M., 2003a. The effects of moisture and shade on seed germination and seedling survival in a tropical dry forest in Jamaica. Forest Ecology and Management 183: 61-75.
- MacLaren, K., MacDonald, M., 2003b. Seedling dynamics alter intensities of human disturbance in a tropical dry limestone forest in Jamaica. Journal of Tropical Ecology 19: 567-578.
- Maass, J.M., 1995. Conservation of tropical dry forest to pasture and agriculture. Pp. 399-422. En: Seasonally dry tropical forests. Bullock, S., Mooney, H. y E. Medina (eds.) Cambridge University Press.
- Miller, P.M., Kauffman, J.B., 1998. Effects of slash and burn agriculture on species abundance and composition of a tropical deciduous forest. Forest Ecology and Management 103: 191-201.
- Mitchell, P.L., Whitmore, T.C., 1993. Use of Hemispherical Photographs in the Forest Ecology. Oxford Forestry Institute Occasional Papers No. 44
- Montagnini, F., Eibl, B, Szczipnski, L., Ríos, R., 1998. Tree regeneration and species diversity following conventional and uniform spacing methods of selective cutting in subtropical humid forest reserve. Biotropica 30: 349-361.
- Murphy, P.G., Lugo, A.E., 1986. Ecology of tropical dry forest. Annual Review of Ecology Systematics 17: 67-88.

- Nicotra, A.B., Chazdon, R., Iriarte, S.V., 1999. Spatial heterogeneity of light and woody seedling in a tropical wet forest. *Ecology* 80: 1908-1926.
- Oliveira-Filho, A., Curi, N., Vilela, E., Carvalho, D., 1998. Effects of canopy gaps, topography, and soils on the distribution of woody species in a central Brazilian deciduous dry forest. *Biotropica* 30: 362-375.
- Pascarella, J.B., Horvitz, C., 1998. Hurricane disturbance and population dynamics of a tropical understory shrub: megamatrix elasticity analysis. *Ecology* 79: 547-563.
- Peters, C., Purata, S., Chibnik, M., Brosi, B., López, A., Ambrosio, M., 2003. The life and times of *Bursera glabrifolia* (H.B.K.) Engle. in Mexico: a parable for ethnobotany. *Economic Botany* 57: 431-441.
- Pickett, S.T., White, P.S., 1985. The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press. Orlando, Florida.
- Pillips, O.L., Hall, P., Gentry, A.H., Sawyer, S.A., Vazquez, R., 1994. Dynamics and species richness of tropical rain forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 91: 2805-2809.
- Pinard, M., Putz, F.E., 1996. Retaining forest biomass by reducing logging damage. *Biotropica* 28: 278-295.
- Pinard, M., F.E., Putz, D., Rumíz, R., Guzmán, Jardim, A., 1999. Ecological characterization of tree for guiding forest management decisions in seasonally dry forests in Lomerío, Bolivia. *Forest Ecology and Management* 113: 201-213.
- Piña, E., 2005. Análisis de la estructura y la composición de la selva baja caducifolia con diferentes grados de conservación en la zona de Xochicalco, Morelos, México. Tesis de Licenciatura (Biología). Facultad de Ciencias, UNAM.
- Purata, S.E., Chibnik, M., Brosi, B., López, A.M., 2004. Figuras de madera de *Bursera glabrifolia* H.B.K. (Engl.) en Oaxaca, México. In: Alexiades, M.N., Shanley, P. (eds.), *Productos Forestales, Medios de Subsistencia y Conservación. Estudios de Caso sobre Sistemas de Manejo de Productos Forestales no Maderables*. CIFOR Vol. 3- América Latina. Indonesia. pp. 415-437.
- Purata, S.E., Chibnik, M., Brosi, B., López, A.M., 2005. Fantasy figures: *Bursera* woodcarvings in Oaxaca, México. Pp. 147-159. En: Cunningham, A., Belcher, B., Campbell, B. (Eds.), *Carving Out a Future*. CIFOR, WWF, UNESCO, Royal Botanic Gardens Kew, Indonesia.
- Putz, F.E., Coley, P.D., Lu, K., Montalvo, A., Aiello, A. 1983. Uprooting and snapping of trees: structural determinants and ecological consequences. *Canadian Journal of Forest Research* 13: 1011-1023.
- Ray, G.J., Brown, B.J., 1995. Restoring Caribbean dry forest: evaluation of the tree propagation techniques. *Restoration Ecology* 3: 86-94.
- Régent Instruments Inc., 2003. WinScanopy for canopy analysis V. 2003. Copyright Régent Instruments Inc. Canada.
- Rich, P. M., 1989. A manual for analysis of hemispherical canopy photography. Los Alamos National Laboratory. Los Alamos, Nuevo México.
- Rich, P. M., 1990. Characterizing plant canopies with hemispherical photographs. *Remote Sensing Reviews* 5: 13-29.
- Rincón, E., Huante, P., 1993. Growth responses of tropical deciduous tree seedlings to contrasting light conditions, *Trees* 7: 202-207.
- Ruedas, M., 2003. Análisis de los factores que afectan la distribución y abundancia de tres especies de *Neobuxbaumia* (Cactaceae) en la región de Tehuacán-Cuicatlán. Tesis Maestría (Biología Ambiental). Facultad de Ciencias, UNAM. México.

- Runkle, J.R., 1985. Disturbance regimes in temperate forests. Pp. 17-33. En: *The Ecology of Natural Disturbance and Path Dynamics*. Pickett, S.T.A. y P.S. White (eds.). Academic Press, Inc. Orlando Florida.
- Rzedowski, J., Medina Lemus, R., Calderón de Rzedowski, G., 2004. Las especies de *Bursera* (Burseraceae) en la Cuenca Superior del Río Papaloapan (México). *Acta Botánica Mexicana* 66: 23-151.
- Sampaio, E.V.S.B., 1995. Overview of the Brazilian Caatinga. Pp. 35-63. En: *Seasonal dry tropical forests*. Bullock, S., Mooney, H. y E. Medina (eds.) Cambridge University Press.
- Silbernagel, J., Moeur, M., 2001. Modeling canopy openness and understory gap patterns based on image analysis and mapped tree data. *Forest Ecology and Management* 149: 217-233.
- Strong, D.R. 1977. Epiphyte loads, tree falls, and perennial forest disruption: a mechanism for maintaining higher tree species richness in the tropics without animals. *Journal of Biogeography* 4: 215-218.
- Swaine, M., Lieberman, D., Hall, J., 1990. Structure and dynamics of a tropical dry forest in Ghana. *Vegetatio* 88: 31-51.
- Ticktin, T., 2004. The ecological implications of harvesting non-timber forest products. *Journal of Applied Ecology* 41: 11-21.
- Trejo, R.I., 1998. Distribución y Diversidad de Selvas Bajas en México: Relaciones con el Clima y el Suelo. Tesis Doctorado (Biología). Facultad de Ciencias, UNAM. México.
- Tucker, B.C., Anand, M., 2005. On the use of stationary hidden Markov models to detect simple versus complex ecological dynamics. *Ecological Modelling* 185: 177-193-
- Ureta, C., 2006. Evaluación del disturbio antropogénico crónico sobre el comportamiento demográfico de dos especies de *Mammillaria* (Cactaceae). Tesis Licenciatura (Biología Ambiental). Facultad de Ciencias, UNAM. México.
- Valiente-Banuet, A., Ezcurra, E., 1991. Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisana* in the Tehuacán Valley, Mexico. *Journal of Ecology* 79: 961-971.
- Valverde, T., Silvertown, J., 1997. Canopy closure rate and forest structure. *Ecology* 78: 1555-1562.
- Venancio-Martins, S., Ribeiro-Rodríguez, R., 2002. Gap-phase regeneration in a semideciduous mesophytic forest, south-eastern Brazil. *Plant Ecology* 163: 51-ZA62.
- Vieira, D.L.M., Scariot, A., 2006. Principles of natural regeneration of tropical dry forests for restoration. *Restoration Ecology* 14:11-20.
- Webb, E.L., 1997. Canopy removal and residual stand damage during controlled selective logging in lowland swamp forest of northeast Costa Rica. *Forest Ecology and Management* 95: 117-129.
- Whigham D.F., Dickinson, M.B., Brokaw, N.V.L., 1999. Background canopy gap and catastrophic wind disturbance in tropical forests. Pp. 237-267. *Ecosystems of Disturbance Ground*. Walker, L.R. (ed.). Elsevier, Oxford.
- Zar, J.H., 1996. *Biostatistical analysis*. Prentice Hall. Upper Saddle River, Nueva Jersey.

## ANEXO

Tabla 1A. Comparación pareada de la temperatura promedio anual registrada en los cuatro tipos de parche estudiados durante el periodo 2003 a 2005. \* resultados estadísticamente significativos de acuerdo con la prueba de  $t$ .

| Año               | Tipo de parche | CG     | CM     | CP     |
|-------------------|----------------|--------|--------|--------|
| 2003 <sup>1</sup> | CG             | ----   | ----   | ----   |
|                   | CM             | -0.205 | ----   | ----   |
|                   | CP             | -0.528 | -0.326 | ----   |
|                   | DC             | -0.858 | -0.654 | -0.323 |
| 2004 <sup>2</sup> | CG             | ----   | ----   | ----   |
|                   | CM             | -0.050 | ----   | ----   |
|                   | CP             | -0.913 | 0.372  | ----   |
|                   | DC             | -1.722 | -1.550 | -0.760 |
| 2005 <sup>3</sup> | CG             | ----   | ----   | ----   |
|                   | CM             | 3.965* | ----   | ----   |
|                   | CP             | -0.238 | 0.247  | ----   |
|                   | DC             | -0.849 | -0.286 | -0.536 |

$${}^1t_{0.05(2),8} = 2.306 ; {}^2t_{0.05(2),24} = 2.064 ; {}^3t_{0.05(2),14} = 2.145$$

Tabla 2A. Comparación pareada de la varianza de la temperatura promedio anual registrada en los cuatro tipos de parche estudiados durante el periodo 2003 a 2005. \* resultados estadísticamente significativos de acuerdo con la prueba de  $F$  ( $F_{0.05(2),23,23} = 2.32$ ).

| Año  | Tipo de parche | CG     | CM    | CP    |
|------|----------------|--------|-------|-------|
| 2003 | CG             | ----   | ----  | ----  |
|      | CM             | 1.027  | ----  | ----  |
|      | CP             | 1.302  | 1.196 | ----  |
|      | DC             | 1.434  | 1.318 | 1.010 |
| 2004 | CG             | ----   | ----  | ----  |
|      | CM             | 1.027  | ----  | ----  |
|      | CP             | 1.302  | 1.196 | ----  |
|      | DC             | 1.098  | 1.430 | 1.247 |
| 2005 | CG             | ----   | ----  | ----  |
|      | CM             | 3.287* | ----  | ----  |
|      | CP             | 1.727  | 1.907 | ----  |
|      | DC             | 3.257* | 1.907 | 0.816 |

Tabla 3A. Comparación pareada de la humedad relativa promedio anual registrada en los cuatro tipos de parche estudiados durante el periodo 2003 a 2005. \* resultados estadísticamente significativos ( $P < 0.05$ ) de acuerdo con la prueba de  $t$ .

| Año               | Tipo de parche | CG      | CM     | CP    |
|-------------------|----------------|---------|--------|-------|
| 2003 <sup>1</sup> | CG             | ----    | ----   | ----  |
|                   | CM             | 0.062   | ----   | ----  |
|                   | CP             | 0.250   | 0.153  | ----  |
|                   | DC             | 0.247   | 0.356  | 0.227 |
| 2004 <sup>2</sup> | CG             | ----    | ----   | ----  |
|                   | CM             | 0.388   | ----   | ----  |
|                   | CP             | -0.035  | 0.363  | ----  |
|                   | DC             | 1.988   | 2.780* | 1.787 |
| 2005 <sup>3</sup> | CG             | ----    | ----   | ----  |
|                   | CM             | -6.075* | ----   | ----  |
|                   | CP             | -0.990  | 5.507* | ----  |
|                   | DC             | -0.639  | 5.886* | 0.382 |

$${}^1t_{0.05(2),8} = 2.306 ; {}^2t_{0.05(2),24} = 2.064 ; {}^3t_{0.05(2),14} = 2.145$$

Tabla 4A. Comparación pareada de la varianza de la humedad relativa promedio anual registrada en los cuatro tipos de parche estudiados durante el periodo 2003 a 2005. \* resultados estadísticamente significativos de acuerdo con la prueba de  $F$  ( $F_{0.05(2),23,23} = 2.32$ ).

| Año  | Tipo de parche | CG     | CM    | CP    |
|------|----------------|--------|-------|-------|
| 2003 | CG             | ----   | ----  | ----  |
|      | CM             | 0.988  | ----  | ----  |
|      | CP             | 0.988  | 0.970 | ----  |
|      | DC             | 0.986  | 1.012 | 1.082 |
| 2004 | CG             | ----   | ----  | ----  |
|      | CM             | 2.417* | ----  | ----  |
|      | CP             | 2.417* | 0.456 | ----  |
|      | DC             | 2.417* | 2.194 | 1.036 |
| 2005 | CG             | ----   | ----  | ----  |
|      | CM             | 1.640  | ----  | ----  |
|      | CP             | 1.640  | 0.988 | ----  |
|      | DC             | 1.640  | 0.988 | 1.061 |

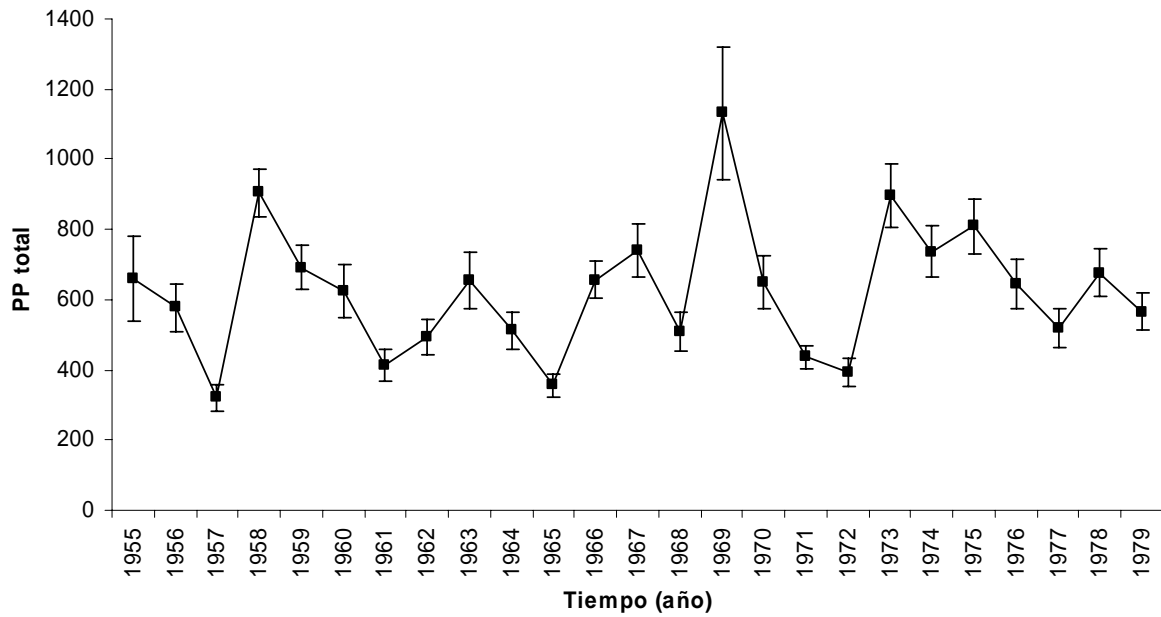


Figura 1A. Precipitación total anual registrada durante el periodo de 1955 a 1979 en la estación meteorológica de San Juan Bautista Jayacatlán, Oaxaca.



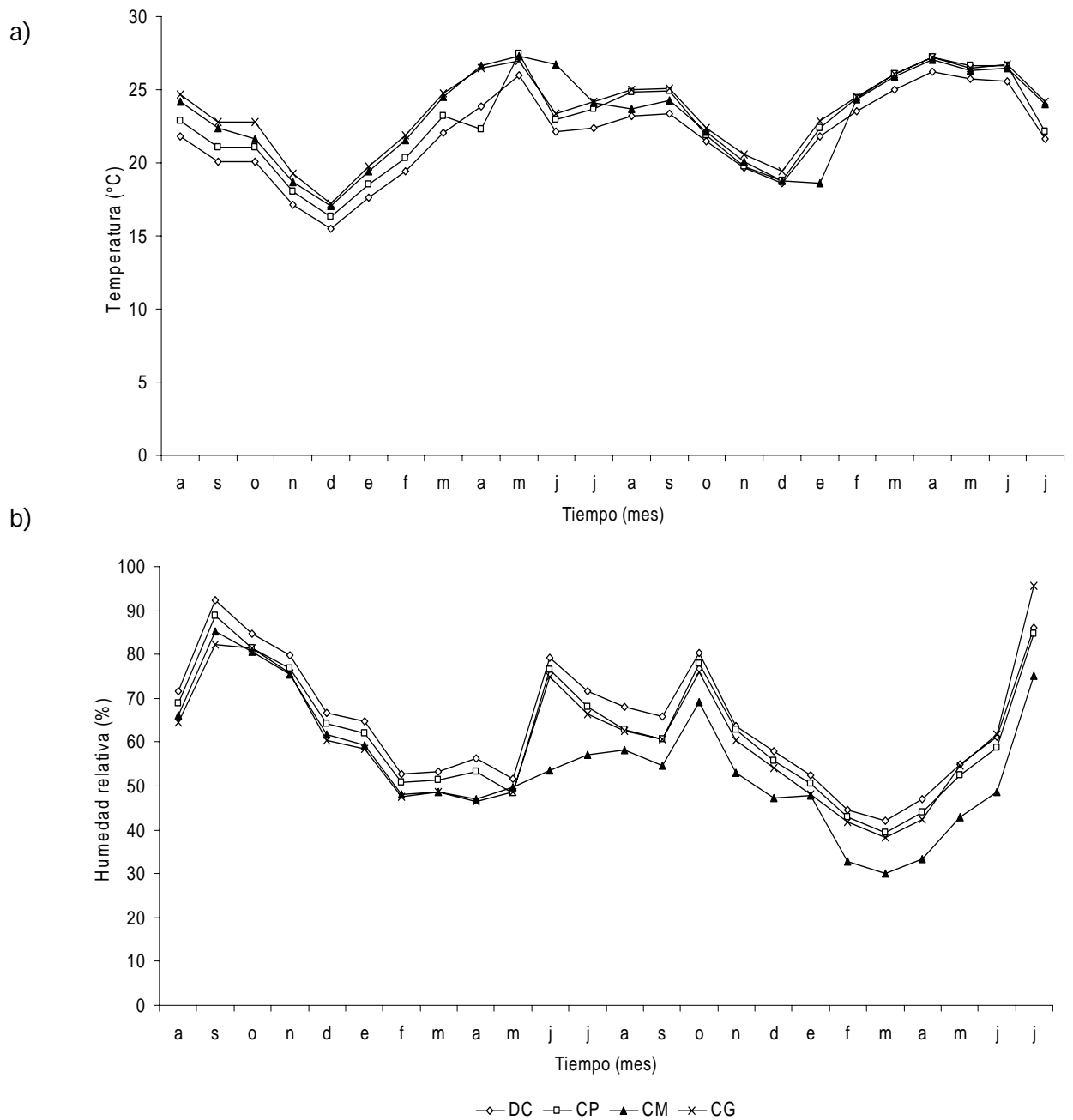


Figura 2A. Temperatura media (°C) y humedad relativa (%) registrados durante el periodo de agosto de 2003 a julio de 2005 en los parches de dosel cerrado (DC), claro pequeño (CP), claro mediano (CM) y claro grande (CG) en el BTC de San Juan Bautista Jayacatlán, Oaxaca.

- a) Temperatura ambiente promedio mensual
- b) Humedad relativa porcentual

## CAPÍTULO VI

### **Efectos de la extracción selectiva de árboles de *Bursera glabrifolia*: integración de la demografía con la dinámica del paisaje.**

#### **1. Introducción**

La extracción de árboles para el tallado de madera se ha caracterizado por ser de tipo selectivo y dirigido a unas cuantas especies y familias de plantas (Cunningham et al., 2005). En los bosques tropicales caducifolios de México, la tala de madera como actividad productiva se ha centrado en menos de una veintena de especies (Turok, 1997). Las alteraciones más evidentes que produce la extracción selectiva de árboles se observan en el comportamiento demográfico de las mismas especies extraídas, al modificarse las tasas de supervivencia, crecimiento y reproducción de las poblaciones afectadas (Pulido, 2006; Martínez-Ballesté et al., 2005; Zuidema, 2000; Peters, 1996 y 1995; Boot y Gullison, 1995; Hall y Bawa, 1993); por esta razón, la mayor parte de los estudios sobre este tema se ha centrado en aspectos de dinámica poblacional (Ticktin, 2004). Sin embargo, como se detalló en el capítulo anterior, esta actividad humana también tiene repercusiones ecológicas muy diversas a nivel de la comunidad y del paisaje; por ejemplo, produce daños residuales a otras especies de árboles, así como erosión y pérdida del suelo, pérdida de nutrientes por el corte de tallos y cambios en la estructura del bosque y su dosel por la apertura de claros (Pulido, 2006; Ticktin, 2004; Cunningham, 2001; Murali et al., 1996; Peters, 1996; Hall y Bawa, 1993). De esta manera, para lograr una mejor explicación y comprensión de los efectos directos e indirectos de la extracción de árboles de los ecosistemas naturales, resulta conveniente combinar los resultados de estos diferentes niveles de organización biológica.

En los capítulos anteriores se ha hablado de que la extracción selectiva de árboles de *B. glabrifolia* en el BTC de Jayacatlán tiene efectos tanto a nivel de la demografía de la especie en estudio, como a nivel de la apertura y cierre de claros en el dosel del bosque, i.e., la dinámica de regeneración del dosel. En el presente capítulo se retoma la información de los capítulos anteriores y se diseña un modelo que permite integrar ambos efectos y evaluarlos en conjunto, a través de un acercamiento similar al desarrollado por Horvitz y Schemske (1986), en el que se acopla la información sobre la dinámica demográfica local con el modelo markoviano de

dinámica del paisaje. Este tipo de modelo complejo ha sido de utilidad para evaluar aspectos relacionados tanto con la denso-dependencia (Álvarez-Buylla, 1994), y el efecto de la dispersión de semillas (Valverde y Silvertown, 1997; Cipollini et al., 1994; Horvitz y Schemske 1986), como con la dinámica de metapoblaciones (Bernal, 2006; Valverde y Silvertown 1997), el efecto de disturbios naturales (Pascarella y Horvitz, 1998) y el manejo de recursos (Pulido, 2006). En el contexto de la presente tesis, es este último tema el que presenta mayor relevancia.

Los modelos a los que se hace referencia en el párrafo anterior son modelos matriciales complejos, también llamados megamatrices o matriz de matrices. En el presente estudio se utilizó uno de estos modelos para evaluar el comportamiento demográfico de *B. glabrifolia* a nivel global (i.e., nivel de paisaje) al integrar la información demográfica de la especie en cada uno de los cuatro tipos de parche estudiados (i.e., dosel cerrado y claros pequeños, medianos y grandes) y la dinámica del paisaje asociada a la extracción de la especie (i.e., cierre y apertura de claros). La combinación de estos dos niveles en la megamatriz permitirá un mejor entendimiento del comportamiento demográfico global de esta especie bajo manejo forestal. Cabe señalar que, a excepción de Pulido (2006), ningún otro estudio ha incorporado en un modelo de este tipo los efectos del disturbio antropogénico, por lo que los resultados del presente capítulo son pioneros en este enfoque de la ecología de poblaciones y el manejo de recursos naturales. Sin embargo, a diferencia del trabajo de Pulido (2006), en el modelo aquí utilizado se incorpora el efecto demográfico de la extracción de árboles en sí misma, ya que en esta ocasión es el mismo fenómeno (i.e., la extracción de árboles) el que provoca cambios en el paisaje (i.e., apertura de claros) y reducciones en la tasa de crecimiento poblacional a nivel local (i.e., diferencias en la reproducción). El modelo megamatricial se utilizó para realizar simulaciones teóricas que proyectaron los efectos potenciales de diferentes tasas y formas de extracción de árboles de *B. glabrifolia* sobre su tasa global de crecimiento poblacional. Estas simulaciones tenían la intención de responder las siguientes preguntas: 1) ¿Cómo cambiaría la tasa global de crecimiento poblacional de *B. glabrifolia* ante cambios en la tasa de apertura del dosel, es decir, ante diferentes intensidades de extracción?; 2) ¿Qué efectos tendrían las diferentes tasas de extracción sobre la estructura del dosel del bosque y sobre el comportamiento demográfico global de la especie vistos simultáneamente?; 3) ¿Cuáles serían los efectos a nivel poblacional y de paisaje si se llevaran a cabo distintas formas de extracción de los árboles de *B. glabrifolia* (i.e., apertura de claros de diferentes tamaños)?.

## 2. Métodos

El modelo de demografía y dinámica del paisaje que se presenta a continuación tiene dos componentes principales: 1) la demografía de *B. glabrifolia* específica de los diferentes tipos de parche que se presentan en el BTC, y 2) la dinámica del paisaje en términos de los cambios entre tipos de parche y de la apertura y cierre del dosel. La extracción selectiva de árboles de *B. glabrifolia* tiene efectos a ambos niveles, ya que dicha extracción es el disturbio fundamental a partir del cual se abren los claros, y la apertura de claros a su vez, modifica el comportamiento demográfico de *B. glabrifolia*. A continuación se detalla la información que se utilizó para generar cada uno de estos componentes del modelo y, posteriormente, se explica la manera en la que se construyó el modelo global.

### 2.1 Demografía de *B. glabrifolia* en diferentes tipos de parche

La caracterización del comportamiento demográfico de *B. glabrifolia* en los cuatro tipos de parche (i.e., dosel cerrado, claro pequeño, claro mediano y claro grande) creados por la extracción selectiva se modeló a partir de cuatro matrices de proyección poblacional tipo Lefkovitch de dimensiones 5 x 5 (Tabla 1). En la construcción de estas matrices se siguieron los mismos lineamientos establecidos en el Capítulo IV. Las diferencias fundamentales del grupo de matrices de la tabla 1 respecto del que se presenta en el Capítulo IV son mínimas y están relacionadas con el cálculo de algunas de sus entradas. En este caso, las probabilidades de permanencia y transición para las cuatro matrices se calcularon agrupando a todos los árboles de cada categoría del periodo 2003-04, ya que las tasas de crecimiento individual de los árboles de las zonas sin manejo y de aquellos ubicados en el área de influencia de los claros no difirieron estadísticamente entre ellas ( $t = -1.71$ ; g.l.= 90;  $P = 0.091$ ). Este cambio en el cálculo de las transiciones también se basó en los resultados del Capítulo IV, los cuales indicaron que las tasas vitales que realmente varían entre parches son las correspondientes a la fecundidad y de establecimiento de plántulas, al reportarse diferencias significativas entre periodos y tipos de parche para el porcentaje de germinación (ver Fig. 3, Cáp. IV) y la supervivencia de plántulas (ver Tabla 5, Cáp. IV). De esta manera, las probabilidades de permanencia y transición para las cuatro matrices que se presentan en la tabla 1 difieren entre ellas sólo en las entradas de fecundidad y de establecimiento de plántulas. Estas matrices fueron los componentes de la megamatriz (submatrices T) que se presenta más adelante (ver Fig. 1).

Tabla 1. Matrices de proyección poblacional (submatrices T) de *B. glabrifolia* correspondientes a los parches de a) dosel cerrado = DC, b) claro pequeño = CP, c) claro mediano = CM, y d) claro grande = CG. Los valores de la diagonal principal están en negritas para facilitar su lectura. Las entradas de la matriz en itálicas son contribuciones combinadas de fecundidad y retrogresión.  $q_x$  = mortalidad específica de la categoría de tamaño. Se presentan únicamente las entradas positivas. Los valores de  $\lambda$  de estas matrices se presentan en la Tabla 3 (ver Resultados). Las categorías de tamaño se clasificaron de la siguiente manera: 1 = plántulas; 2 = juveniles; 3 = adultos 1; 4 = adultos 2; 5 = adultos 3.

| Categoría<br>( $n_{t+1}$ ) |       | Categoría ( $n_t$ ) |              |              |              |              |
|----------------------------|-------|---------------------|--------------|--------------|--------------|--------------|
|                            |       | 1                   | 2            | 3            | 4            | 5            |
| a)                         | 1     | <b>0.184</b>        | <i>0.091</i> | 4.145        | 7.986        | 10.040       |
|                            | 2     | 0.047               | <b>0.943</b> | 0.003        |              |              |
|                            | 3     |                     | 0.010        | <b>0.939</b> | 0.026        |              |
|                            | 4     |                     |              | 0.035        | <b>0.931</b> | 0.010        |
|                            | 5     |                     |              |              | 0.035        | <b>0.981</b> |
|                            | $q_x$ | 0.7688              | 0.0431       | 0.0230       | 0.0083       | 0.0084       |
| b)                         | 1     | <b>0.184</b>        | <i>0.682</i> | 27.851       | 39.584       | 50.703       |
|                            | 2     | 0.016               | <b>0.943</b> | 0.003        |              |              |
|                            | 3     |                     | 0.010        | <b>0.939</b> | 0.026        |              |
|                            | 4     |                     |              | 0.035        | <b>0.931</b> | 0.010        |
|                            | 5     |                     |              |              | 0.035        | <b>0.981</b> |
|                            | $q_x$ | 0.8006              | 0.0431       | 0.0230       | 0.0083       | 0.0084       |
| c)                         | 1     | <b>0.184</b>        | <i>0.137</i> | 5.703        | 9.288        | 11.791       |
|                            | 2     | 0.014               | <b>0.943</b> | 0.003        |              |              |
|                            | 3     |                     | 0.010        | <b>0.939</b> | 0.026        |              |
|                            | 4     |                     |              | 0.035        | <b>0.931</b> | 0.010        |
|                            | 5     |                     |              |              | 0.035        | <b>0.981</b> |
|                            | $q_x$ | 0.8024              | 0.0431       | 0.0230       | 0.0083       | 0.0084       |
| d)                         | 1     | <b>0.184</b>        | <i>0.041</i> | 2.061        | 4.865        | 6.057        |
|                            | 2     | 0.003               | <b>0.943</b> | 0.003        |              |              |
|                            | 3     |                     | 0.010        | <b>0.939</b> | 0.026        |              |
|                            | 4     |                     |              | 0.035        | <b>0.931</b> | 0.010        |
|                            | 5     |                     |              |              | 0.035        | <b>0.981</b> |
|                            | $q_x$ | 0.8137              | 0.0431       | 0.0230       | 0.0083       | 0.0084       |

## 2.2 Dinámica del paisaje

La apertura de claros en el bosque (como producto de la extracción de árboles) y el proceso de regeneración del dosel dan lugar a un fenómeno de dinámica de parches que se modeló a partir de cadenas markovianas en el capítulo anterior. Para construir dicho modelo, se consideraron cuatro tipos de parche en el bosque tropical caducifolio: dosel cerrado y claros pequeños, medianos y grandes; el modelo markoviano incorporó las probabilidades de transición entre parches (de acuerdo con las tasas de cierre del dosel), así como la tasa de apertura de claros de diferentes tipos ( $K$ , cuyo valor fue de 0.061 de acuerdo con las tasas de extracción que se contemplan en el plan de manejo –ver Capítulo V). Las entradas de este modelo markoviano (Tabla 2) serán referidas más adelante como  $p_{ij}$  ya que se refieren a la probabilidad de que un parche de tipo  $j$  se convierta en uno de tipo  $i$  de un año al siguiente.

Tabla 2. Probabilidades de transición ( $p_{ij}$ ) que describen la dinámica del dosel del bosque tropical caducifolio de Jayacatlán, Oaxaca. Para facilitar la lectura se subrayaron los valores de permanencia. La tasa de formación de parches debida a los montos de extracción selectiva establecidos en el plan de manejo fue de 0.061 (que se dividió entre las entradas  $k_{14}$ ,  $k_{24}$  y  $k_{34}$ ). Cada una de las columnas de la matriz suman 1. Los tipos de parche son: CG = claro grande, CM = claro mediano, CP = claro pequeño y DC = dosel cerrado (Ver Capítulo V para más detalle).

| Tipo de parche<br>en el tiempo<br>$t+1$ | Tipo de parche en el tiempo $t$ |              |              |              |
|---|---------------------------------|--------------|--------------|--------------|
|   | CG                              | CM           | CP           | DC           |
| CG                                      | <u>0.771</u>                    | 0            | 0            | $k_{14}$     |
| CM                                      | 0.229                           | <u>0.792</u> | 0            | $k_{24}$     |
| CP                                      | 0                               | 0.208        | <u>0.917</u> | $k_{34}$     |
| DC                                      | 0                               | 0            | 0.083        | <u>0.939</u> |

## 2.3 Dinámica global de la población de *B. glabrifolia*

La información de los dos incisos anteriores se integró en un solo modelo que consistió en una matriz de matrices (i.e., una megamatriz). Esta megamatriz está formada por un arreglo de 4 x 4 submatrices (i.e., tipos de parche); cada submatriz es de dimensiones 5 x 5 (i.e., número de

categorías de tamaño establecidas para estudiar la dinámica poblacional de *B. glabrifolia*, dando lugar a una megamatriz,  $M$ , de dimensiones 20 x 20. Cada submatriz (sub- $M$ ) de esta megamatriz está dada por:

$$\text{Sub-}M_{ij} = p_{ij} \times T_j \quad (\text{Ecuación 1})$$

en donde  $p_{ij}$  representa la probabilidad de que un parche tipo  $j$  se convierta en otro de tipo  $i$  en un año (Tabla 2, ver Métodos en Capítulo V), y  $T_j$  es una matriz que representa el comportamiento demográfico de *B. glabrifolia* en parches de tipo  $j$  (Tabla 1). Así, los componentes individuales de la megamatriz  $M$  tienen la forma  $m_{abij}$  y representan la probabilidad de que un individuo de la categoría  $b$  en un parche de tipo  $j$ , transite o se convierta en un individuo de la categoría  $a$  en un parche de tipo  $i$ , de un año al siguiente (Valverde y Silvertown, 1997; Horvitz y Schemske, 1986).

La megamatriz  $M$  se presenta en la figura 1. Este modelo megamatricial supone que: a) en cada tipo de parche, los individuos transitan o contribuyen a diversas categorías de tamaño ( $a, b$ ) de acuerdo con el comportamiento demográfico que presenta *B. glabrifolia* en ese tipo de parche; b) que los claros se van cerrando paulatinamente y siempre transitan a un tipo de parche con menor apertura del dosel; c) que la extracción de árboles se da en parches de dosel cerrado y tiene dos efectos: un aumento en las tasas de mortalidad de adultos en esos parches y la formación de claros de diferentes tamaños (con probabilidad  $k_{14}$ ,  $k_{24}$  y  $k_{34}$ ); y finalmente, d) que una vez que se abre un claro, la población de *B. glabrifolia* en dicho parche se comporta inmediatamente de acuerdo a la demografía característica de esta nueva condición (Fig. 1).

La multiplicación de la megamatriz  $M$  por un vector  $\mathbf{n}_t$ , que representa el número de individuos de cada categoría de tamaño (i.e., 5) en cada uno de los tipo de parche estudiados (i.e., 4) en el tiempo  $t$ , da como resultado un nuevo vector,  $\mathbf{n}_{t+1}$ , en el que cada entrada representa el número de individuos por categoría en cada tipo de parche al tiempo  $t + 1$ :

$$\mathbf{n}_{t+1} = M\mathbf{n}_t \quad (\text{Ecuación 2})$$

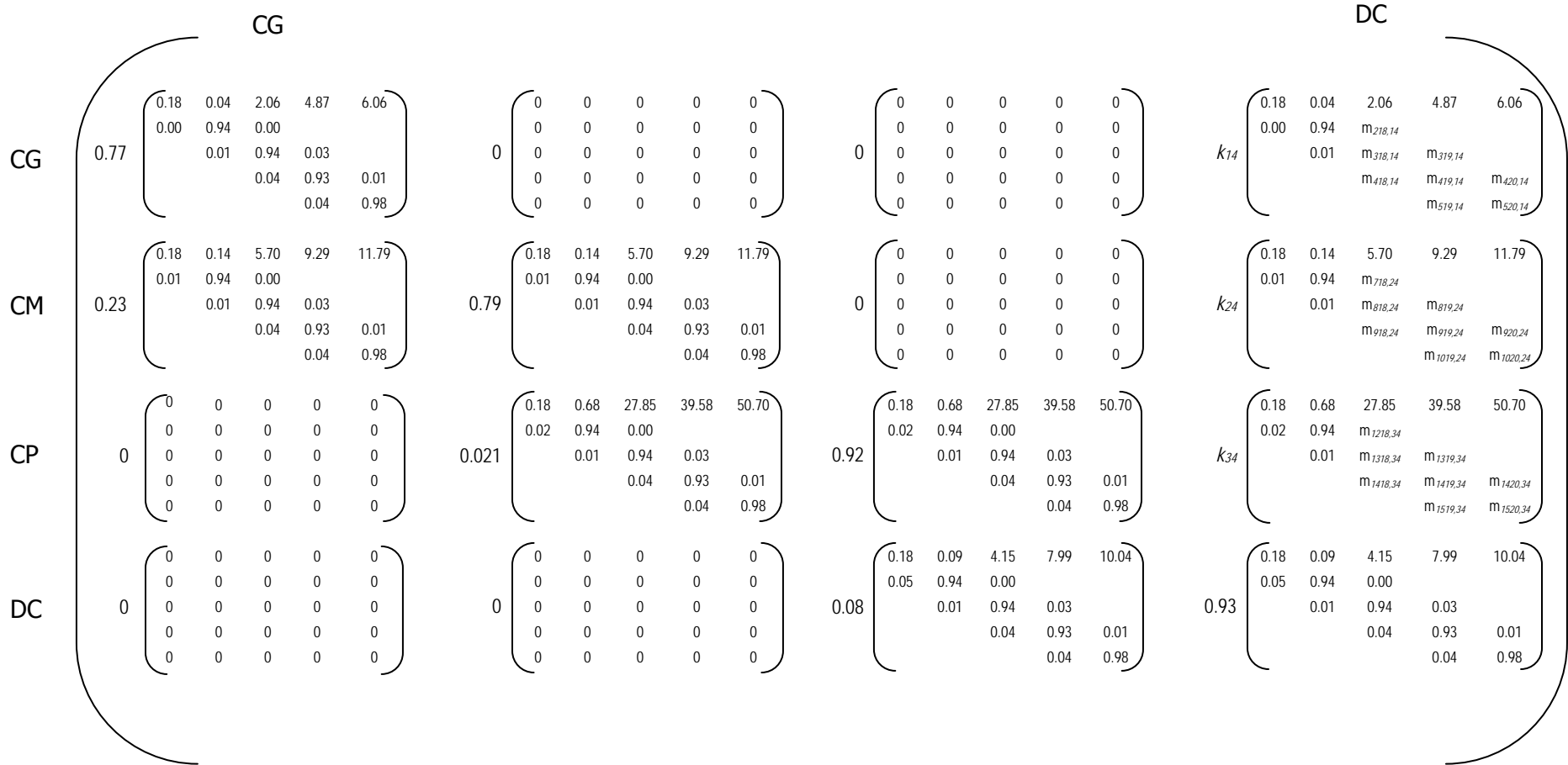


Figura 1. Megamatriz ( $M$ ) que describe el comportamiento demográfico global de *B. glabrifolia* en el bosque tropical caducifolio de Jayacatlán, Oaxaca. El modelo incorpora las submatrices  $T$  que corresponden a las matrices de proyección poblacional en cada tipo de parche estudiado. Los valores  $p_{ij}$  que multiplican a cada matriz corresponden a la probabilidad de transición y permanencia entre tipos de parche. Los valores  $m_{abij}$  corresponden a la probabilidad de transición, permanencia y retrogresión que se modifica de acuerdo con la intensidad de extracción.



Al multiplicar la megamatriz por los vectores resultantes de manera repetida ("power method", Caswell, 2001) se obtuvo el eigen-valor dominante de la matriz, que representa la tasa a la que crece la población global de *B. glabrifolia* ( $\lambda_M$ ), y el eigenvector derecho correspondiente,  $\mathbf{w}_M$ , que se refiere a la estructura poblacional esperada en términos de la proporción de individuos de cada categoría en cada uno de los tipos de parche (Pascarella y Horvitz, 1998). Asimismo, con base en los eigenvectores derecho e izquierdo, se construyó la megamatriz de elasticidades que evalúa la contribución relativa de los diferentes elementos de la megamatriz a la tasa global de crecimiento poblacional ( $\lambda_M$ ). Los valores de elasticidad se reportan de dos maneras: 1) como la sumatoria global de las elasticidades para cada categoría de tamaño y 2) como la sumatoria global de las elasticidades para cada tipo de parche (Pascarella y Horvitz, 1998).

## **2.4 La dinámica de la población global de *B. glabrifolia* y el efecto de diferentes regímenes de perturbación**

El modelo megamatricial fue utilizado para evaluar, en términos de la tasa global de crecimiento poblacional ( $\lambda_M$ ) de *B. glabrifolia*, los efectos potenciales de diferentes regímenes de perturbación relacionados con distintas tasas y prácticas de extracción a nivel poblacional y de paisaje. En particular, se llevaron a cabo las siguientes simulaciones.

### **2.4.1 Distintas intensidades de extracción**

De forma similar a los análisis llevados a cabo en el Capítulo III, se modificaron algunas entradas de las matrices de proyección poblacional de los parches (señaladas como  $m_{abij}$  en la figura 1) para simular la pérdida de árboles al disminuir o incrementar la intensidad de extracción (ver detalles en el Capítulo III). Las entradas que se modificaron corresponden a las probabilidades de permanencia, transición y retrogresión de las categorías 3, 4 y 5 en los parches de CP, CM y CG correspondientes a la columna DC en la megamatriz (Fig. 1). Al hacer estas simulaciones, los cambios en la intensidad de extracción se aplicaron también a la tasa de global de apertura de claros ( $K$ ), según se especifica a continuación.

### 2.4.2 Distintas formas de extracción

Las distintas formas de extracción están relacionadas con la proporción de los claros de diferentes tipos que se abrirían en los siguientes escenarios:

- i) *Generación de claros de un solo tipo.* Se simuló la apertura de claros de una sola categoría de tamaño al concentrar la tasa global de apertura de claros ( $K$ ) en una sola de las transiciones correspondientes a la apertura de claros.
- ii) *Generación de claros de los tres tipos en igual proporción.* Se simularon los efectos de la generación simultánea de los tres tipos de claro (CP, CM, CG) durante el proceso extractivo al dividir en tres la tasa global de apertura del dosel ( $K$ ).

En ambas simulaciones se varió, además, la tasa global de apertura de claros ( $K$ ) entre 0.01 y 0.1 para evaluar el efecto de disminuir o incrementar la intensidad de extracción respecto del valor que corresponde al nivel de extracción recomendado por el plan de manejo ( $K = 0.061$ ).

## 3. Resultados

### 3.1 Demografía de *B. glabrifolia* específica del tipo de parche

La tasa de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ) específica de cada tipo de parche tomó valores de entre 0.998 y 1.047, correspondiendo la menor tasa a los claros grandes y la mayor a los claros pequeños (Tabla 3). Cabe señalar que no se observaron grandes cambios en los valores de  $\lambda$  respecto de los reportados en el Capítulo IV por lo que se constata que, efectivamente, las diferencias entre los valores de  $\lambda$  de los cuatro tipos de parche tienen que ver con la fecundidad y el establecimiento de plántulas (Tabla 3). Debido a las tendencias similares de estos resultados y los presentados en el Capítulo IV, en el presente Capítulo no se llevará a cabo una descripción detallada del comportamiento demográfico en los diferentes tipos de parche (ver Capítulo IV).

### 3.2 La dinámica de la población global de *B. glabrifolia* y el efecto de diferentes regímenes de perturbación

Los resultados de las simulaciones sugieren un comportamiento general en el que la tasa global de crecimiento poblacional ( $\lambda_M$ ) aumenta paulatinamente, aunque con una tendencia a alcanzar un máximo, conforme incrementa la intensidad de extracción de los árboles de *B. glabrifolia*.

Esta tendencia se observó tanto al simular la creación de un solo tipo de claro en particular (i.e., CP, CM o CG), como al simular la generación simultánea de estos tres tipos de claro; obteniéndose los valores mayores de  $\lambda_M$  al simular la generación de claros pequeños (Fig. 2a).

Tabla 3. Tasas de crecimiento poblacional que resumen el comportamiento demográfico de *B. glabrifolia* en los parches: a) dosel cerrado (DC), b) claro chico (CP), c) claro mediano (CM) y d) claro grande (CG).

| Tipo de parche | Tasa de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ) | Tasa de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ) del Capítulo IV |
|----------------|---|---|
| DC             | 1.026   | 1.024   |
| CP             | 1.047   | 1.045   |
| CM             | 1.008   | 1.012   |
| CG             | 0.993   | 0.998   |

Al analizar con detalle la estructura del modelo megamatricial, se observó que el aumento en la mortalidad de árboles (por extracción) y por lo tanto en la tasa de apertura de claros en el dosel ( $K$ ), llevaría a un incremento de la proporción de claros pequeños en el bosque (Fig. 2b). Dado que los claros pequeños son la condición en la que se obtuvo la mayor tasa de crecimiento poblacional a nivel local (CP= 1.047; Fig. 2b), el modelo proyecta que un aumento en la frecuencia de este tipo de parche en el bosque llevaría a un incremento de la tasa global de crecimiento poblacional de la especie.

La distribución estable de los individuos de *B. glabrifolia* en los diferentes tipos de parche se caracterizó por una alta frecuencia de árboles de esta especie en los claros pequeños, la cual aumentó conforme se incrementó la intensidad de extracción en cualquiera de las formas de extracción simuladas (Fig. 3). Por su parte, la distribución estable de individuos en las diferentes categorías de tamaño se caracterizó por una alta proporción de plántulas en todas las simulaciones (Fig. 4).

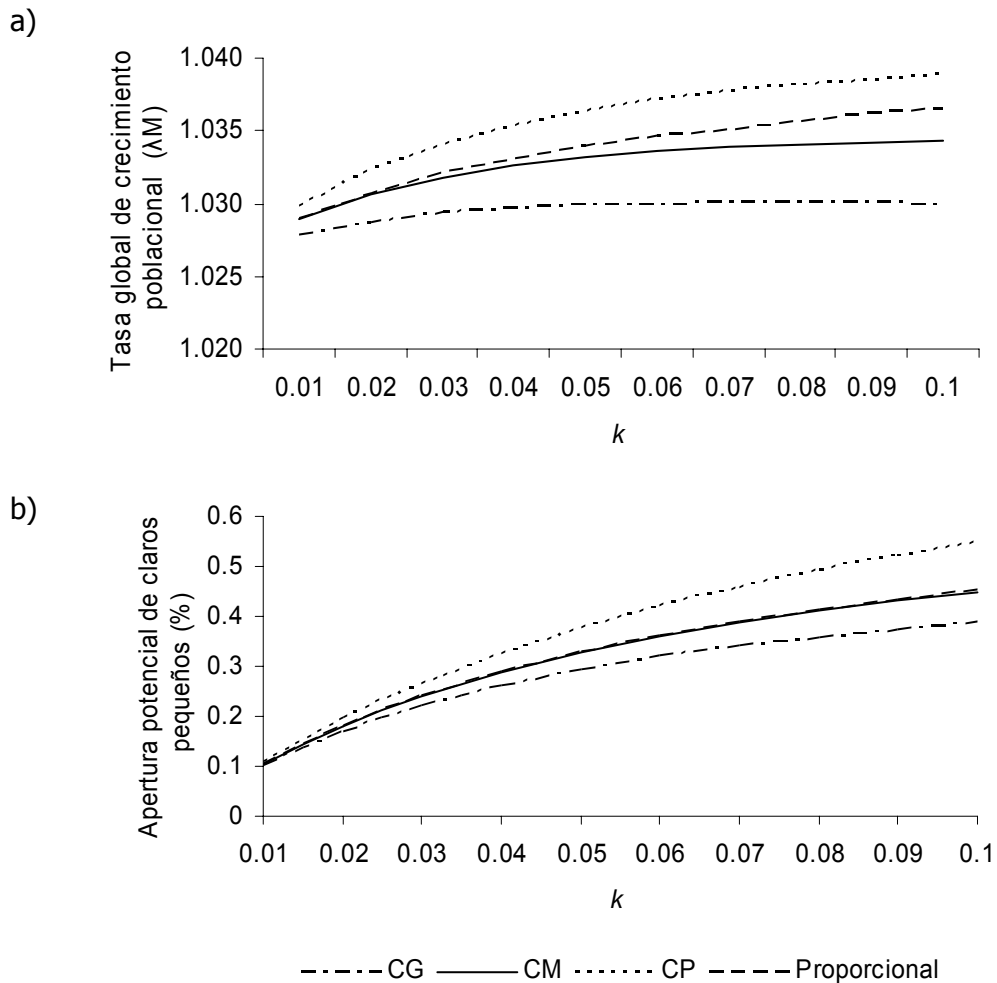


Fig. 2. Resultados de las simulaciones al variar la tasa global de apertura claros ( $K$ , en el eje de las  $x$ ) y la intensidad de extracción de árboles de *B. glabrifolia* (que se reflejan en cambios en las entradas de las matrices locales) en el bosque (ver sección 2.4.1, Métodos). Las diferentes líneas muestran los resultados al llevar a cabo diferentes formas de extracción de árboles: generación de un tipo de claro en particular (i.e., CP, CM o CG) o la generación simultánea y proporcional de los tres tipos de claro.

- Tasa global de crecimiento poblacional ( $\lambda_M$ ) de *B. glabrifolia*
- Representación proporcional de los claros pequeños en el bosque al equilibrio bajo los distintos valores de  $K$  y las diferentes formas de extracción.

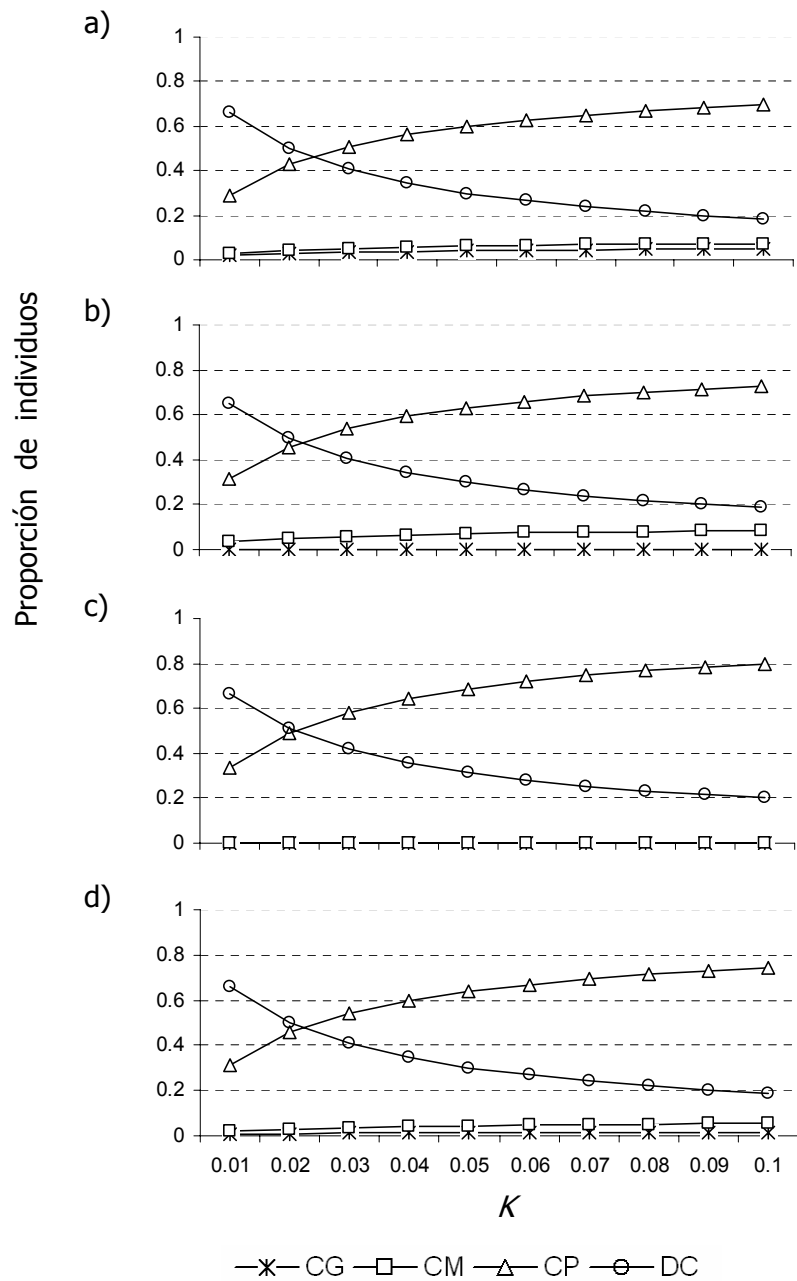


Figura 3. Proporción de individuos de *B. glabrifolia* (de todas las categorías de tamaño) que se esperaría observar al equilibrio (distribución estable) en cada tipo de parche para cada forma e intensidad de extracción. Práctica forestal dirigida a la formación de:

- a) Claros grandes (CG)
- b) Claros medianos (CM)
- c) Claros pequeños (CP)
- d) Sitios de dosel cerrado (DC)

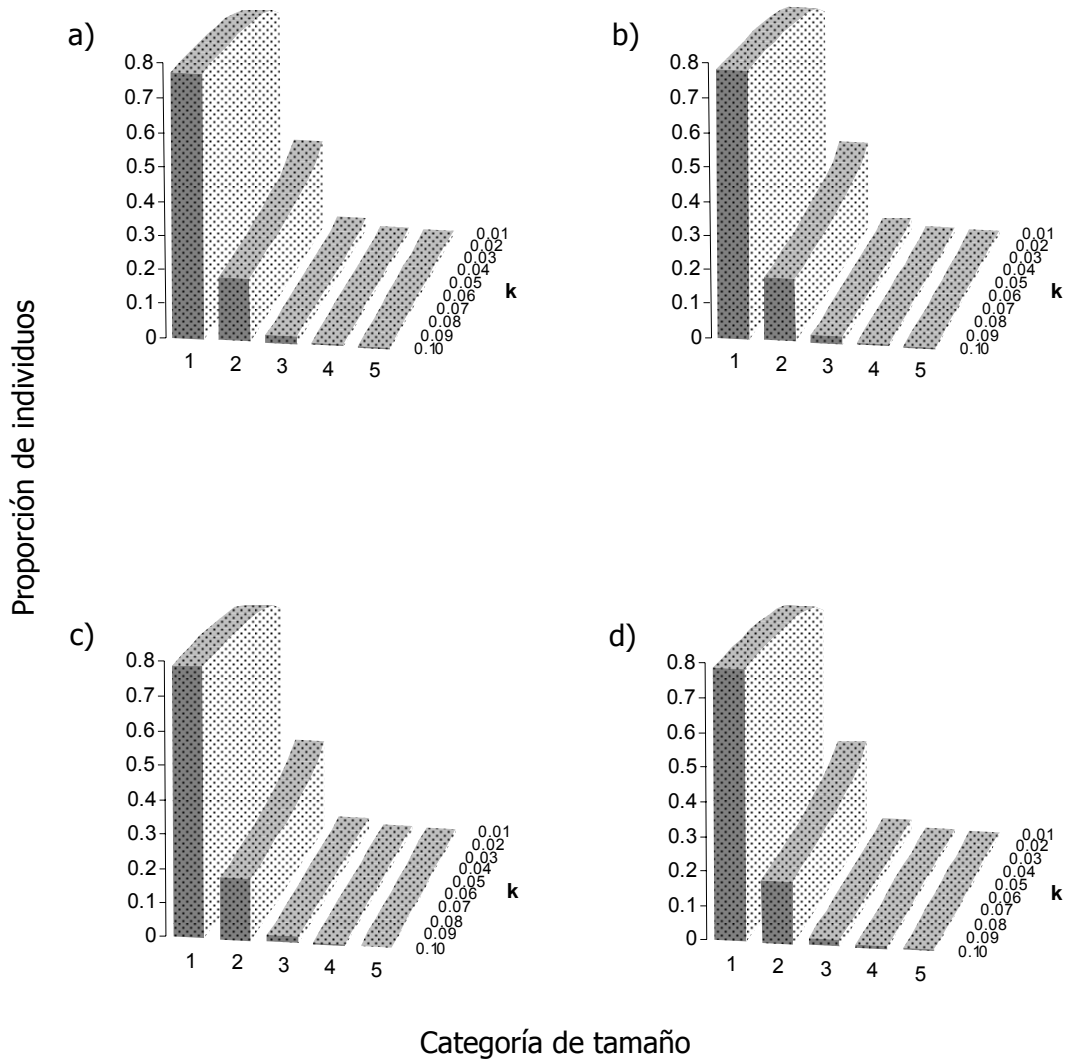


Figura 4. Proporción de individuos de diferentes categorías de tamaño al equilibrio ( $w_{ij}$ ) para cada forma e intensidad de extracción.

- a) Claros grandes
- b) Claros medianos
- c) Claros pequeños
- d) Igual proporción de los tres tipos de claros

Los valores de elasticidad sumados para cada tipo de parche indicaron que los individuos establecidos en claros pequeños y en parches de dosel cerrado contribuyen con el 90% de la elasticidad total y únicamente 10% del valor de la tasa global de crecimiento poblacional ( $\lambda_M$ ) depende de los individuos que están en claros medianos y grandes (Fig. 5). En el caso de los valores de elasticidad sumados por categoría de tamaño,  $\lambda_M$  parece ser poco vulnerable a cambios en las primeras fases del ciclo de vida de la especie (i.e., plántulas = categoría 1) y se verá afectada en gran medida si se modificaran las entradas de las matrices de proyección poblacional (i.e., transición, retrogresión y permanencia) en los individuos juveniles y adultos prereproductivos (i.e., categorías 2 y 3), ya que en estas fases se concentra el 61% de la elasticidad (Fig. 5). Las categorías de tamaño 4 y 5 contribuyeron con el 36% de la elasticidad total. En lo referente a las elasticidades sumadas por proceso demográfico, se evidencia que las permanencias en una misma categoría de tamaño contribuyen con poco más del 90% a la tasa global de crecimiento poblacional ( $\lambda_M$ ; Fig. 6).

#### 4. Discusión

La extracción de recursos naturales tiene repercusiones no sólo a nivel de las poblaciones directamente afectadas, sino también a nivel de la comunidad y del paisaje (Ticktin, 2004; Cuninham, 2001; Murali et al., 1996; Peters, 1996; Hall y Bawa, 1993). La demografía local de *Bursera glabrifolia* en los cuatro tipos de parche estudiados (i.e., dosel cerrado y claros pequeños, medianos y grandes), la intensidad de extracción (i.e., cambios en las transiciones en algunas de las matrices de proyección poblacional local) y la dinámica del paisaje asociada a la extracción de la especie (i.e., cierre y apertura de claros) integrados en un modelo matricial complejo permitió evaluar las repercusiones del manejo forestal en dos niveles de organización biológica: el poblacional y el de paisaje (Pulido, 2006). Específicamente en el presente Capítulo, el efecto análisis integrado de la extracción en estos dos niveles de organización se evaluó sobre la tasa global de crecimiento poblacional de *B. glabrifolia* a partir de simulaciones teóricas.

De acuerdo con el modelo megamatricial, la tasa global de crecimiento poblacional ( $\lambda_M$ ) de *B. glabrifolia* tiende a aumentar conforme incrementa la intensidad de extracción de los árboles a nivel local y de paisaje ( $K$ ) en cualquiera de las formas de extracción practicadas.

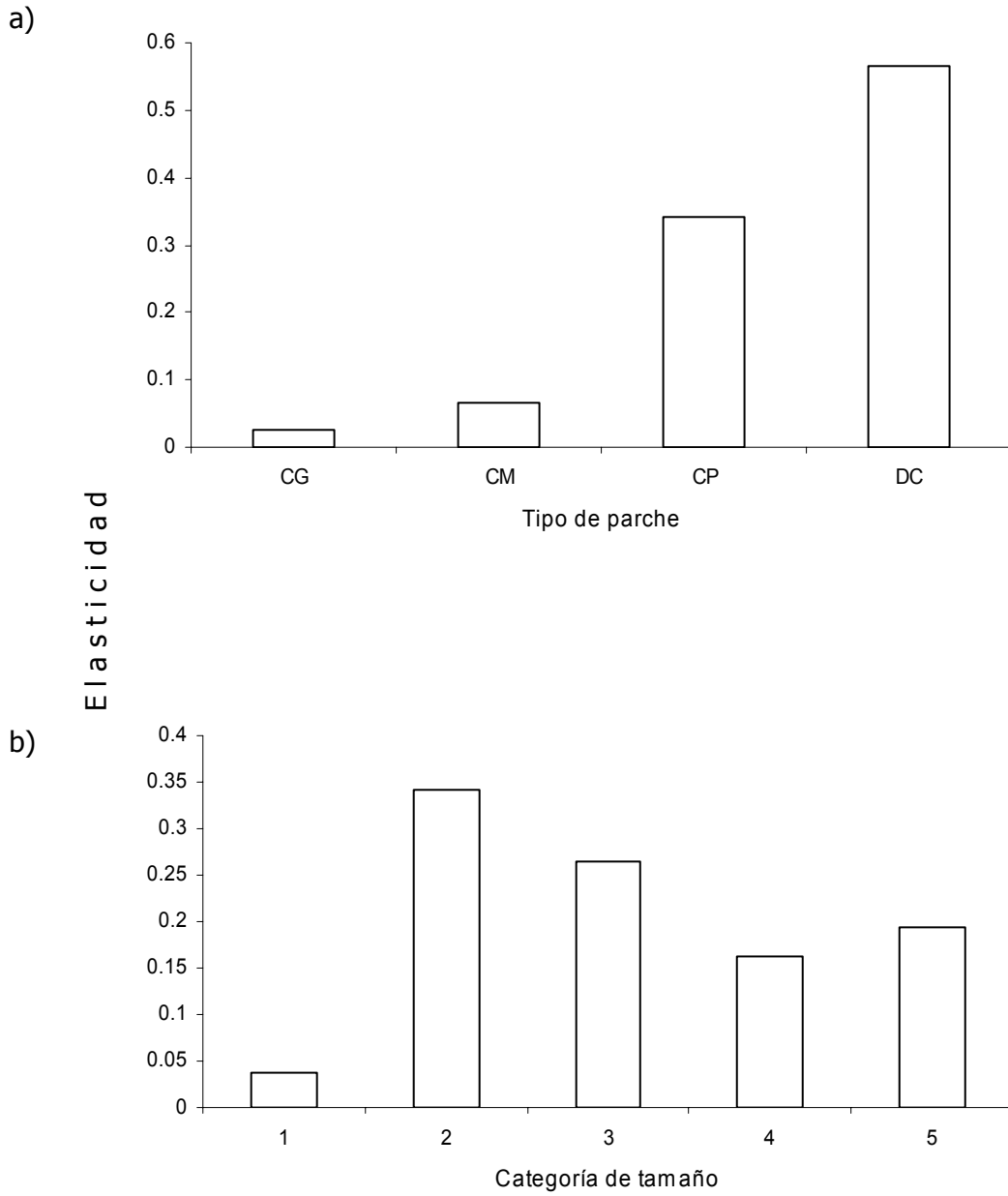


Figura 5. Valores de elasticidad sumados por a) tipo de parche y b) categoría de tamaño.



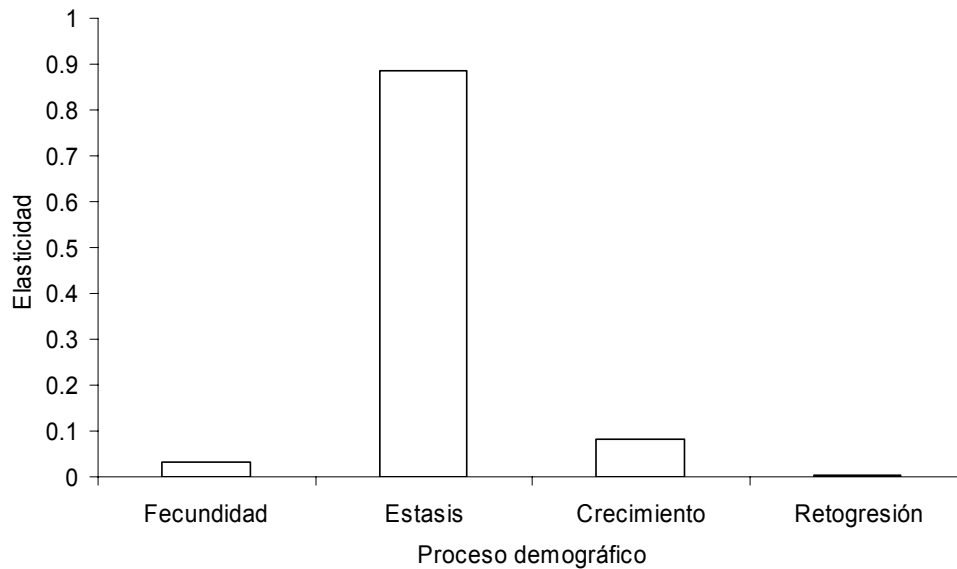


Fig. 6. Valores de elasticidad de la megamatriz de *B. glabrifolia* sumados por proceso demográfico.

Estas tasas de crecimiento sugieren que la población global de *B. glabrifolia* tendería a crecer en un ambiente heterogéneo; compensando la pérdida de individuos por la formación de claros pequeños (que es donde se observa una mayor  $\lambda$  local), asociados a la extracción selectiva de árboles de esta misma especie. Sin embargo, aún cuando el análisis sugiere que la población global se vería favorecida al incrementar la intensidad de perturbación, debe considerarse que en realidad, esto debe tener un límite, ya que la apertura de muchos claros llevaría tarde o temprano a convertir el bosque en un solo gran claro, condición que no se incorpora en este modelo (al ser espacialmente implícito) y que claramente perjudicaría a la población global de *B. glabrifolia*. Además, es importante considerar que los análisis de elasticidad a nivel global indicaron que cambios en las entradas de las matrices correspondientes tanto a los sitios de dosel cerrado como a los claros pequeños podría ocasionar cambios importantes en  $\lambda_M$ .

Dado que la diferencia entre las matrices locales recayó esencialmente en las celdas correspondientes a los eventos reproductivos y de establecimiento, al no haber variación en el resto de las entradas de las matrices locales, se podría haber esperado que los valores de elasticidad mayores se concentraran en esas celdas. Sin embargo, al analizar los valores de

elasticidad por proceso demográfico (Fig. 6) se hace evidente que cambios potenciales en la fecundidad tendrán poco efecto en el valor de  $\lambda_M$ ; más bien se observa que la tasa de crecimiento global de la población de *B. glabrifolia* dependería en gran medida de los cambios que ocurran en el proceso de estasis (Fig. 6).

Al analizar la megamatriz de elasticidad con mayor detalle (Tabla 4), se reconoce que el crecimiento global de la población en un ambiente heterogéneo creado por el manejo forestal dependerá en gran medida de la permanencia de los individuos en las categorías 2 y 3 en claros pequeños y dosel cerrado, es decir, de estasis de los juveniles y adultos jóvenes en las fases tardías de la sucesión. Pulido (2006) reportó resultados similares para el caso de la palma de guano (*Sabal yapa*) en el paisaje agrícola creado por la agricultura itinerante en la Península de Yucatán. Particularmente en esta palma, el crecimiento de la población dependió de la permanencia de sus individuos en las categorías de infantiles y adultos (Pulido, 2006) en la fase sucesional más tardía (i.e., bosque maduro).

Los resultados de elasticidad sumadas por tipo de parche, por categoría de tamaño y por proceso demográfico tienen implicaciones importantes en el manejo forestal del bosque de Jayacatlán, ya que evidencian que las estrategias de manejo deben dirigirse a la protección de individuos juveniles y adultos jóvenes en las fases de dosel cerrado y claro pequeño. Particularmente, estas fases se ven afectadas durante la extracción de árboles, al quebrarse o pisotearse durante la caída de los mismos, por lo que sería preciso establecer algunas medidas para su protección. Por ejemplo, se recomienda dirigir la caída del árbol durante su corta y promover que la actividad de fragmentación del árbol posterior a su caída se centre en una zona en particular, evitando pulular en toda la zona de influencia del mismo.

Por otra parte, en *B. glabrifolia* la suma de las elasticidades de la megamatriz por categoría de tamaño, indica que  $\lambda_M$  es sensible a cambios en la permanencia de los individuos en una misma categoría. Las categorías 2 y 3 fueron aquellas particularmente más sensibles en los parches de claro pequeño y dosel cerrado. Este comportamiento en general es similar al observado en los resultados de demografía obtenidos en el capítulo IV (ver Tabla 7, Cáp. IV). De ahí que sea de gran importancia calibrar y definir perfectamente las entradas de la matriz y las condiciones que a nivel de paisaje determinan la permanencia de la especie.

Tabla 4. Matriz de elasticidad correspondiente a la megamatriz (M) de *B. glabrifolia*. Cada celda contiene el valor de elasticidad correspondiente a la entrada  $m_{abij}$  de la megamatriz. Las categorías de tamaño empleadas corresponden a las detalladas en el Capítulo IV.

|    |   | CG                      |       |       |       |       | CM    |       |       |       |       | CP    |       |       |       |       | DC    |       |       |       |       |
|----|---|-------------------------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
|    |   | Categoría de tamaño (t) |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |
|    |   | 1                       | 2     | 3     | 4     | 5     | 1     | 2     | 3     | 4     | 5     | 1     | 2     | 3     | 4     | 5     | 1     | 2     | 3     | 4     | 5     |
| CG | 1 | 1E-05                   | 3E-06 | 2E-05 | 2E-05 | 1E-05 |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       | 8E-06 | 1E-06 | 7E-06 | 5E-06 | 4E-06 |
|    | 2 | 3E-05                   | 9E-03 | 5E-06 |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       | 2E-05 | 4E-03 | 2E-06 |       |       |       |
|    | 3 |                         | 8E-04 | 1E-02 | 1E-04 |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       | 3E-04 | 3E-03 | 3E-05 |       |       |
|    | 4 |                         |       | 6E-04 | 6E-03 | 4E-05 |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       | 2E-04 | 2E-03 | 1E-05 |
|    | 5 |                         |       |       | 3E-04 | 4E-03 |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       | 8E-05 | 1E-03 |
| CM | 1 | 1E-05                   | 7E-06 | 5E-05 | 3E-05 | 2E-05 | 2E-04 | 5E-05 | 3E-04 | 2E-04 | 2E-04 |       |       |       |       |       | 2E-05 | 1E-05 | 5E-05 | 3E-05 | 2E-05 |
|    | 2 | 4E-05                   | 3E-03 | 2E-06 |       |       | 7E-04 | 2E-02 | 1E-05 |       |       |       |       |       | 9E-05 | 4E-03 | 2E-06 |       |       |       |       |
|    | 3 |                         | 3E-04 | 4E-03 | 4E-05 |       |       | 2E-03 | 3E-02 | 3E-04 |       |       |       |       |       | 4E-04 | 4E-03 | 4E-05 |       |       |       |
|    | 4 |                         |       | 2E-04 | 2E-03 | 1E-05 |       |       | 1E-03 | 1E-02 | 1E-04 |       |       |       |       |       |       | 2E-04 | 2E-03 | 1E-05 |       |
|    | 5 |                         |       |       | 9E-05 | 2E-03 |       |       |       | 7E-04 | 1E-02 |       |       |       |       |       |       |       | 9E-05 | 2E-03 |       |
| CP | 1 |                         |       |       |       |       | 5E-05 | 9E-05 | 5E-04 | 3E-04 | 2E-04 | 4E-03 | 2E-03 | 1E-02 | 5E-03 | 4E-03 | 3E-05 | 7E-05 | 3E-04 | 1E-04 | 1E-04 |
|    | 2 |                         |       |       |       |       | 2E-04 | 6E-03 | 3E-06 |       |       | 2E-02 | 1E-01 | 5E-05 | 1E-04 | 4E-03 | 2E-06 |       |       |       |       |
|    | 3 |                         |       |       |       |       |       | 5E-04 | 8E-03 | 8E-05 |       |       | 1E-02 | 1E-01 | 1E-03 |       | 4E-04 | 4E-03 | 4E-05 |       |       |
|    | 4 |                         |       |       |       |       |       |       | 4E-04 | 4E-03 | 3E-05 |       |       | 7E-03 | 7E-02 | 5E-04 |       |       | 2E-04 | 2E-03 | 1E-05 |
|    | 5 |                         |       |       |       |       |       |       |       | 2E-04 | 3E-03 |       |       |       | 3E-03 | 6E-02 |       |       |       | 1E-04 | 2E-03 |
| DC | 1 |                         |       |       |       |       |       |       |       |       |       | 8E-04 | 5E-05 | 3E-04 | 2E-04 | 1E-04 | 1E-03 | 5E-04 | 3E-03 | 2E-03 | 1E-03 |
|    | 2 |                         |       |       |       |       |       |       |       |       |       | 4E-03 | 1E-02 | 4E-06 |       |       | 7E-03 | 1E-01 | 4E-05 |       |       |
|    | 3 |                         |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       | 9E-04 | 1E-02 | 9E-05 |       | 9E-03 | 9E-02 | 8E-04 |       |       |
|    | 4 |                         |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       | 5E-04 | 5E-03 | 4E-05 |       |       | 5E-03 | 5E-02 | 3E-04 |
|    | 5 |                         |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       | 2E-04 | 4E-03 |       |       | 0E+00 | 2E-03 | 4E-02 |

La aplicación de un modelo complejo a un caso de manejo de recursos naturales permitió acoplar información en dos niveles de organización biológica: la dinámica poblacional local y dinámica del paisaje, que generalmente se analizan por separado, y desde esta perspectiva se logró un mejor entendimiento de los procesos que toman lugar cuando se hace uso de este recurso. Asimismo, con base en esta información será posible establecer mejores lineamientos en las estrategias de uso de los recursos forestales que permitan su uso y conservación, las cuales estén basadas en datos cuantitativos y en dentro de un marco conceptual basado en la teoría de la ecología vegetal.

Finalmente y con respecto a este último punto, cabe señalar que la dinámica local de *B. glabrifolia* y la dinámica del paisaje podría diferir de la observada en otros sitios donde se extrae esta especie. Particularmente, en las zonas cercanas a los pueblos de artesanos las poblaciones de esta especie se han visto afectadas en grandes extensiones por el cambio de uso del suelo, específicamente su transformación a tierras de cultivo y pastizales, a diferencia de lo que ocurre en Jayacatlán (Purata et al., 2005). Es evidente que las condiciones prevalecientes en uno y otro sitio distan de ser las mismas, por lo que en estas zonas la extracción de este recurso debe estar sustentada por una serie de estudios que integren las nuevas variables que afectan la demografía y permanencia de la especie en la zona. Por esta razón, no sería válido el traslado del modelo productivo de Jayacatlán a otras regiones de Oaxaca.

### Literatura citada

- Alvarez-Buylla, E., 1994. Density dependence and patch dynamics in tropical rain forest: matrix models and applications to a tree species. *The American Naturalist* 143: 155-191.
- Bernal, R., 2006. Estudio metapoblacional de *Tillandsia recurvata* L. en el Valle de Tehuacan, Puebla. Tesis de Doctorado (Ciencias), Facultad de Ciencias, UNAM.
- Boot, R.E., Gullison, R.E., 1995. Approaches to developing sustainable extraction systems for tropical forest products. *Ecological Applications* 5: 896-903.
- Caswell, H., 2001. Matrix population models. Sinauer Associates. Sunderland, Massachusetts.
- Cipollini, M.L., Wallace-Senft, D. A., Whigham, D.F., 1994. A model of path dynamics, seed dispersal, and sex ratio in the deciduous shrub *Lindera benzoin* (Lauraceae). *Journal of Ecology* 82: 621-633.
- Cunningham, A., 2001. Capítulo 5. Opportunities and constrain on sustainable harvest: plant populations. Pp. 144-191. En: Applied Ethnobotany. People, wild plant use and conservation. EARTHSCAN, Londres.
- Cunningham, A., Campbell, B., Belcher, B., Achdiawan, R., 2005. Ecological footprints: carving, sustainability and scarcity. Pp. 199-228. En: Carving Out Of a Future. Forest, Livelihood and the International Woodcarving Trade. Cunningham, A., B. Belcher y B. Cambell (eds.). WWF, UNESCO, RBGK, EARTHSCAN, Londres.

- Hall, P., Bawa, K., 1993. Methods to assess the impact of extraction of non-timber tropical forest products on plant populations. *Economic Botany* 47: 234-247.
- Horvitz, C., Schemske, D.W., 1986. Seed dispersal and environmental heterogeneity in a neotropical herb: a model of population and patch dynamics. Pp. 169-186. En: *Frugivores and seed dispersal* Estrada, A. y T. Fleming (eds). Junk Publishers. La Haya.
- Martínez-Ballesté, A., Martorell, C., Martínez-Ramos, M., Caballero, J., 2005. Applying retrospective demographic models to assess sustainable use: the maya management of xa'an palms. *Ecology and Society* 10, 17
- Murali, K. S., Shankar, U., Shankeer, R.U., Ganeshiah, K.N., Bawa, K.S., 1996. Extraction of Non-Timber Forest Products in the Forest of Biligiri Rangan Hills, India. 2. Impact of NTFP extraction on regeneration, population structure, and species composition. *Economic Botany* 50:252-269.
- Murali, K. S., Shankar, U., Shankeer, R.U., Ganeshiah, K.N., Bawa, K.S., 1996. Extraction of Non-Timber Forest Products in the Forest of Biligiri Rangan Hills, India. 2. Impact of NTFP extraction on regeneration, population structure, and species composition. *Economic Botany* 50:252-269.
- Pascarella, J.B., Horvitz, C., 1998. Hurricane disturbance and population dynamics of a tropical understory shrub: megamatrix elasticity analysis. *Ecology* 79: 547-563.
- Peters, C., 1995. *Aprovechamiento Sostenible de Recursos no Maderables en Bosque Húmedo Tropical: Un Manual Ecológico*. Programa de Apoyo a la Biodiversidad, Fondo Mundial para la Naturaleza (WWF), The Nature Conservancy e Instituto de Recursos Mundiales (WRI). Nueva York.
- Peters, 1996. The ecology and management of non-timber forest resources. World Bank Technical Paper 322.
- Pulido, M.T., 2006. Uso y manejo de la palma de guano (*Sabal yapa*, Arecaceae) en zonas de vegetación natural del área maya de la península de Yucatán. Tesis de Doctorado (Ciencias), Facultad de Ciencias, UNAM.
- Purata, S.E., Chibnik, M., Brosi, B., López, A.M., 2005. Fantasy figures: *Bursera* woodcarvings in Oaxaca, México. Pp. 147-159. En: Cunningham, A., Belcher, B, Campbell, B. (Eds.), *Carving Out a Future*. CIFOR, WWF, UNESCO, Royal Botanic Gardens Kew, Indonesia.
- Ticktin, T., 2004. The ecological implications of harvesting non-timber forest products. *Journal of Applied Ecology* 41: 11-21.
- Turok, M., 1997. Artesanos y medio ambiente. Pp. 113-115. En : *Memorias del seminario sobre conservación y manejo de materias primas de uso artesanal*. Asociación Mexicana de Arte y Cultura Popular (AMACUP, A.C.), México.
- Valverde, T., Silvertown, J., 1997. An integrated model of demography, patch dynamics and seed dispersal in woodland herb, *Primula vulgaris*. *Oikos* 80: 67-77.
- Zuidema, P., 2000. La demografía de especies arbóreas aprovechadas en la amazonia boliviana. PROMAB Scientific Series 2.

## CAPÍTULO VII

### Discusión general

Para lograr el manejo sostenible de los bienes forestales comerciales y de subsistencia es central entender cuáles son los impactos ecológicos de la extracción selectiva sobre los distintos niveles de organización biológica del sistema afectado (Ticktin, 2004; Pinard et al., 1999; Peters, 1996; Boot y Gullison, 1995; Hall y Bawa, 1993). Desafortunadamente, aún son muy pocos los estudios en los que se han documentado cuantitativamente los efectos de la extracción a cualquier nivel en relación al gran número de especies silvestres utilizadas por la humanidad (Pulido, 2006; Ticktin, 2004; Zuidema, 2000; Joyal, 1996; Ratsirarson et al., 1996; Boot y Gullison, 1995), aunque quizá el nivel poblacional ha sido el más estudiado. En la presente investigación, la evaluación del impacto de la extracción de árboles de *Bursera glabrifolia* se centró en dos niveles de organización biológica: el poblacional y el de paisaje. El nivel poblacional correspondió al análisis del comportamiento demográfico de *B. glabrifolia* en condiciones sin extracción y ante la apertura del dosel debido a la extracción selectiva de individuos de la misma especie. El nivel de paisaje consistió en el análisis del proceso de la apertura y cierre de claros asociado a la extracción de esta especie. Estos distintos aspectos de la ecología del sistema de estudio se integraron en un modelo megamatricial que permitió evaluar ambos aspectos en conjunto.

El enfoque megamatricial que se utilizó para entender el comportamiento demográfico global de *B. glabrifolia* inmersa en un paisaje cambiante fue de tipo reduccionista, en el sentido de que se partió de la base de que al entender aspectos importantes de los diferentes elementos que componen el sistema, es posible lograr una mejor explicación y comprensión de los efectos directos e indirectos que provoca la extracción de árboles en el sistema como un todo. Este enfoque ha sido escasamente aplicado a sistemas estructurados manejados por el hombre, como el planteado en el presente estudio, por lo que la aplicación de este tipo de modelos bajo la perspectiva del manejo sostenible de recursos resulta ser novedosa y pionera en esta área del conocimiento. Específicamente, los elementos que se evaluaron y que conformaron el sistema de estudio fueron los siguientes: a) el comportamiento demográfico de *B. glabrifolia* en cuatro tipos de parche: dosel cerrado (i.e., bosque sin extracción), claros pequeños, claros medianos y claros grandes (Capítulos III y IV); b) la dinámica de

apertura/cierre de claros asociada a la extracción selectiva de árboles (Capítulo V); y c) los efectos de distintos montos de extracción de los árboles de *B. glabrifolia* a nivel poblacional y de paisaje (Capítulos III y V). A partir de la información obtenida durante el análisis de estos elementos, se diseñó un modelo que integrara en un todo los procesos relevantes de estos componentes y que proyectara el comportamiento demográfico de *B. glabrifolia* a nivel global (Capítulo VI). A continuación se discute la relevancia de cada uno de estos aspectos y de cómo contribuyeron a un mejor entendimiento del comportamiento demográfico global de *B. glabrifolia* bajo manejo forestal; además, se destaca la contribución de la presente investigación a la teoría de la ecología vegetal y al manejo de los recursos naturales.

### **1. Dinámica poblacional de *B glabrifolia* en diferentes parches**

En los últimos 15 años, los estudios demográficos han sido utilizados con mucha frecuencia para proyectar los cambios numéricos que potencialmente ocurren en las poblaciones bajo diferentes regímenes de extracción y con base en los resultados se diseñan pautas de manejo sostenible (Valverde et al., 2006; Ticktin, 2004; Soehartono y Newton, 2001; Zuidema, 2000; Bernal, 1998; Boot y Gullison 1995; Olmsted y Álvarez-Buylla, 1995; Peters, 1995, 1991 y 1990; Pinard, 1993; Hernández-Apolinar, 1992, entre otros). En varios de estos casos se han llevado a cabo proyecciones sobre los efectos potenciales de la extracción de diversas estructuras vegetales o individuos completos, basándose en información obtenida en poblaciones sin extracción, con el objeto de estimar los montos máximos de extracción que permitirían un manejo sostenible de la población (i.e., Ticktin et al., 2002; Svenning y Macía, 2002; Bernal, 1998; Joyal, 1996; Olmsted y Álvarez-Buylla, 1995; Peters, 1990 y 1991; Enright y Orden, 1979). Sin embargo, este enfoque tiene la gran desventaja de ignorar la variación demográfica espacial y temporal de las poblaciones utilizadas (Valverde et al., 2006; Pulido, 2006; Martínez-Ballesté et al., 2005; Endress et al., 2004; Ticktin, 2004; Ticktin y Nantel, 2004; Ticktin et al., 2002; Mandujano et al., 2001; Bierzychudek, 1999; Valverde y Silvertown, 1998; Cipollini et al., 1994; Hortvitz y Schemske, 1986).

Como un primer paso, en la presente investigación se llevaron a cabo simulaciones numéricas utilizando matrices de proyección poblacional obtenidas en sitios conservados para realizar una primera evaluación de la sustentabilidad biológica de los montos de extracción propuestos por el plan de manejo. Los resultados de estas proyecciones indicaron que la

población de *B. glabrifolia* podría sostener una extracción de hasta el doble de los montos establecidos por hectárea (ver Capítulo III). Sin embargo, se ha reconocido que una de las principales razones del fracaso de este tipo de modelos de aprovechamiento es el hecho de que éstos no incluyan la variación anual en la dinámica poblacional de las especies utilizadas, como se ha ejemplificado a través de las pesquerías (Salwasser, 1990). De ahí que al momento de establecer estrategias de manejo basadas en este tipo de información, como es el caso del Capítulo III de esta tesis, es importante considerar que la trascendencia y utilidad de este tipo de proyecciones es limitada. No obstante, la relevancia de estos modelos radica en que permiten establecer hipótesis al inicio de una investigación y con base en sus resultados marcar la pauta para profundizar en aspectos relevantes de la biología de la especie de estudio en investigaciones futuras.

Valverde et al. (2006), Endress et al. (2004), Ticktin (2004), Ticktin et al. (2002), Boot y Gullison,(1995) y Hall y Bawa (1993) han sugerido que, a fin de tener una mejor comprensión de los efectos que provoca la extracción en la dinámica poblacional de una especie, se recomienda hacer comparaciones del desempeño demográfico de poblaciones sin extracción respecto de aquellas sujetas a algún tipo de manejo dentro de un mismo contexto ecológico. En *B. glabrifolia* las evaluaciones directas evidenciaron un comportamiento demográfico distinto entre sitios conservados y aquellos modificados por la extracción de árboles, observándose diferencias sobre todo en el éxito de la germinación y el establecimiento de nuevos individuos, asociadas a intensidad de perturbación debida a la extracción selectiva (i.e., tamaño del claro generado; ver Capítulo IV). Con respecto a la variación temporal, en los tres años de estudio se observaron diferencias en la tasa de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ) aparentemente asociadas con las fluctuaciones en la precipitación. En lo espacial, el parámetro  $\lambda$  varió en los diferentes tipos de parches estudiados, los cuales estuvieron representados por el dosel cerrado, claros pequeños, medianos y grandes. Los mayores valores de  $\lambda$  se presentaron en sitios caracterizados por una mayor cobertura del dosel (dosel cerrado y claros pequeños), donde la germinación y el reclutamiento de plántulas fueron mayores. Particularmente, estos últimos resultados son consistentes con las tendencias observadas en campo por Piña (2005) y Rzedowski y Krause (1979), las cuales sugieren que las especies del género *Bursera* son características de estados sucesionales maduros o tardíos al aumentar su abundancia en dichas fases serales. Sin embargo, dado que la información relacionada con la regeneración de las especies del género *Bursera* es inconsistente (ver Ceccon et al., 2003; Dickinson et al., 2000;



Macario-Mendoza, 1991) y debido a que el crecimiento de sus poblaciones depende principalmente de estos procesos, se enfatiza la necesidad de profundizar sobre el conocimiento de los factores que determinan las mayores o menores tasas de reclutamiento.

Como una manera de integrar la variación espacial y temporal en el comportamiento demográfico de *B. glabrifolia* y siguiendo los mismos lineamientos establecidos en el Capítulo III, para enriquecer esta Discusión General se construyó una matriz promedio con los resultados de dos periodos (2002-2004) para los cuatro tipos de parche estudiados (Capítulo VI). Los resultados de las simulaciones realizadas sobre esa nueva matriz promedio sugieren que los montos de extracción propuestos en el plan de manejo serían sostenibles ( $\lambda = 0.984 \pm 0.017$ ) si se mantuviera la variación espacial y temporal promedio observada, ya que según los intervalos de confianza de  $\lambda$ , su valor difiere no difiere significativamente de la unidad (Fig. 1). Sin embargo, a diferencia de las proyecciones iniciales realizadas sobre la matriz que representa las condiciones sin extracción, en este caso se sugiere que la población no crecería en el tiempo, si no que se mantendría numéricamente estable (Fig. 1).

Uno de los métodos que se ha empezado a usar recientemente para comprender los cambios en el comportamiento poblacional de una especie en distintos escenarios ecológicos o de manejo es el análisis retrospectivo o LTRE (por sus siglas en inglés para Life Table Response Experiments; Pulido et al., 2007; Martínez-Ballesté et al., 2005; Ehrlén y van Groenendael, 1998). Se ha señalado que este método brinda la oportunidad de identificar aquellos estadios del ciclo de vida o procesos demográficos que tienen una mayor importancia relativa en la variación de la tasa de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ; Horvitz et al., 1997; Caswell, 1989). Sin embargo, en el caso de *B. glabrifolia* no se consideró que dicho método ofreciera una mejor comprensión del sistema dado que las matrices de transición para los cuatro tipos de parche estudiados (dosel cerrado, claros pequeños, claros medianos y claros grandes) difieren esencialmente en las entradas de fecundidad y establecimiento de plántulas, y un análisis de LTRE probablemente sólo hubiera hecho más aparente la variación en dichas entradas de la matriz. Sin embargo, una vez que se cuente con información demográfica para más años, más sitios y más microambientes, sería útil explorar este enfoque.

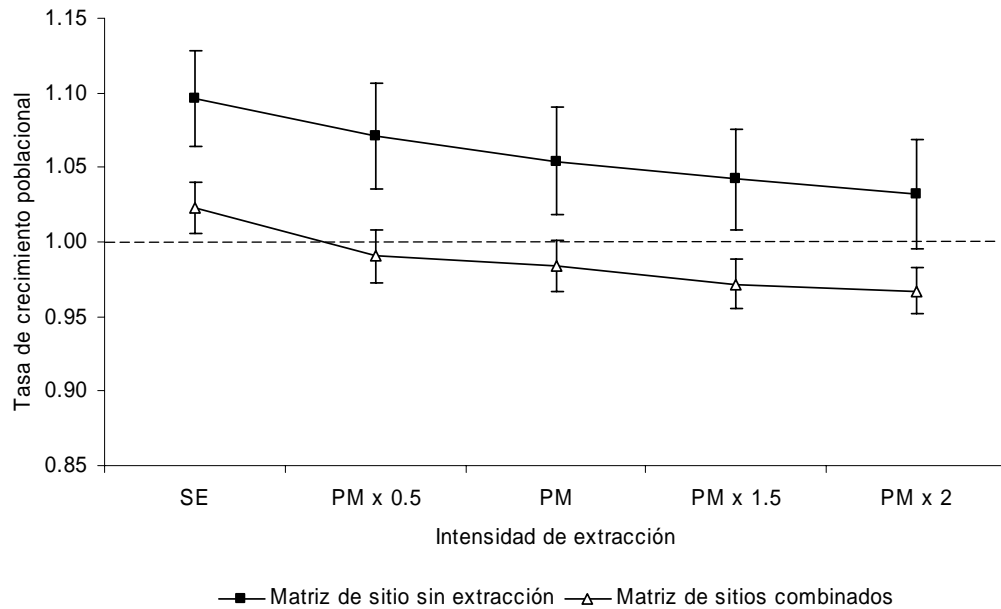


Figura 1. Tasa de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ) obtenida a través de simulaciones de diferentes regímenes de extracción en la matriz promedio de sitios sin extracción (matriz del Capítulo III) y de la matriz promedio que incluye los efectos combinados de sitios con dosel cerrado, claros pequeños, claros medianos y claros grandes (matrices del Capítulo VI). En el eje de las  $X$  se muestran las intensidades de extracción: sin extracción (SE) e incrementando o disminuyendo el monto de extracción establecido en el plan de manejo (PM).

## 2. Dinámica de parches y dinámica global para la población de *B. glabrifolia*

Los resultados de las simulaciones discutidas en el inciso anterior para la matriz de los sitios combinados, contrastan con los resultados del modelo megamatricial, donde se acopla la demografía local de los parches estudiados y la dinámica del paisaje asociada al proceso extractivo de árboles de *B. glabrifolia*. En este caso, la tasa de crecimiento global para esta especie indica que la población seguiría creciendo, aún cuando aumente la intensidad de extracción (Capítulo VI). Estos resultados son halagüños, porque evidencian que existen procesos asociados a la extracción que se expresan por encima del nivel poblacional y que inciden de forma directa en el comportamiento demográfico de la especie, afectando aparentemente en forma positiva su crecimiento. En este sentido, los efectos negativos que tiene la extracción de individuos sobre la demografía local, parecen verse contrarrestados por el hecho de que dicha extracción también genera condiciones ambientales en las que la germinación y el establecimiento se ven favorecidos (i.e., claros pequeños)

Entonces, el principal factor que produce aumentos en la tasa global de crecimiento poblacional de *B. glabrifolia*, según las proyecciones del modelo megamatricial, serán aquellos parches con  $\lambda$ 's mayores y cuya proporción aumente en mayor medida en el bosque al incrementar la intensidad de extracción; siendo en este caso los CP's. Se han observado resultados similares a este en especies del sotobosque que dependen de la apertura de claros en el dosel para su establecimiento, como son los casos de *Primula vulgaris* (Valverde y Silvertown, 1998), *Lindera benzoin* (Cipollini et al., 1994) y *Calathea ovandensis* (Horvitz y Schesmke, 1986). Este tipo de resultados pudieran parecer un tanto irreales, en el sentido de que parecen sugerir que al haber más y más claros, las especies estudiadas se verían más y más favorecidas, y que este efecto positivo no tendría límites. Sin embargo, es importante considerar que el tipo de modelo megamatricial utilizado es espacialmente implícito (i.e., no incorpora al espacio de manera explícita, por lo cual no pueden integrarse aspectos particulares de ese espacio) y, por lo tanto, las proyecciones de la dinámica global son independientes de la densidad absoluta de claros abiertos. En la realidad, es claro que los efectos positivos de la perturbación sobre la población de *B. glabrifolia* deben de tener límite. En los hechos, al incrementar la tasa de extracción a niveles muy, muy elevados, el bosque podría llegar a convertirse en un "gran claro" y afectar definitivamente la permanencia de la especie en la región. Precisamente una de las tareas futuras de la investigación será calcular este límite con base en datos empíricos tomados en sitios donde se practica el plan de manejo. Además, por tratarse de un valor crítico que altera fuertemente al sistema de estudio, su análisis será de gran interés para comprender de manera más realista este sistema complejo. En este sentido, el uso de modelos espacialmente realistas (*sensu* Hanski y Gaggiotti, 2004) sería de gran utilidad.

### **3. Recomendaciones para el manejo de *Bursera glabrifolia***

La información obtenida en la presente investigación, aunada al trabajo previo de los doctores Purata y Peters y colaboradores, evidencia que el manejo forestal sostenible de un especie en particular, como es el caso *B. glabrifolia*, debe basarse en el conocimiento detallado de su biología. Como parte de los resultados obtenidos a lo largo del estudio, a continuación se sugieren algunas estrategias de manejo que potencialmente podrían implementarse como parte de las actividades del plan de manejo puesto en práctica en Jayacatlán, Oaxaca.

3.1 *No rebasar la tasa de extracción sostenible establecida en el plan de manejo y reducir el monto de extracción en años con baja precipitación.* Las simulaciones teóricas señalan que

al incrementar la intensidad de extracción, la población de *B. glabrifolia* se mantiene numéricamente estable o con una tendencia al incremento, sin embargo, se recomienda mantener la tasa de extracción sugerida en el plan de manejo e incluso reducirla en periodos secos debido a las variaciones en el comportamiento demográfico (ver Capítulo III y IV) y a la fragilidad de este tipo de ecosistema.

- 3.2 *Eliminar durante la extracción selectiva preferentemente árboles suprimidos.* Es preferible eliminar a los árboles suprimidos debido a que los claros que se generan con su extracción son de tamaño relativamente pequeño, creando condiciones ambientales que propician la regeneración natural de la especie (ver Capítulo IV y V). Sin embargo, en términos prácticos esto implicaría un mayor esfuerzo en la búsqueda de árboles con esta característica y, por lo tanto, un incremento en el tiempo dedicado a esta actividad.
- 3.3 *Baja frecuencia en la extracción de árboles contiguos.* Esta recomendación se relaciona con el hecho de que el corte de árboles contiguos da origen a claros medianos o grandes, condiciones asociadas a bajas tasas de germinación de semillas y reclutamiento de plántulas (ver Capítulo IV). Sin embargo, no se recomienda eliminar por completo esta práctica, ya que aparentemente favorece el crecimiento de los árboles juveniles (ver Capítulo IV).
- 3.4 *Generar claros pequeños, medianos y grandes en igual proporción y no rebasar la tasa de apertura de claros establecida por el plan de manejo.* La tasa de apertura del dosel establecida en el plan de manejo rebasa sustancialmente la tasa de perturbación natural que se observa en condiciones naturales; por lo tanto, es preferible obtener mayor información antes de proponer un incremento en dicha tasa, particularmente cuando las simulaciones se basaron en datos de una solo año debido a las tendencias contrapuestas en la tasa de cierre del dosel (ver Capítulo V).
- 3.5 *Evitar el pisoteo de plántulas y juveniles durante la extracción.* En la extracción de árboles de *B. glabrifolia* participan como mínimo tres personas, las cuales recorren varias veces la zona de influencia de los árboles. Sin embargo, durante los recorridos se pisotean las plántulas y los árboles juveniles de *B. glabrifolia*, que son de las fases más vulnerables en el ciclo de vida de la especie, por lo que se recomienda tomar las precauciones necesarias para evitar su pérdida.
- 3.6 *Continuar con el acopio "manual" de la madera extraída.* La extracción y acopio de madera de *B. glabrifolia* hasta ahora no ha implicado la apertura de caminos ni brechas para su

transporte. Si bien la apertura de caminos facilitaría la movilización de la madera, es importante tomar en cuenta que su apertura implicará una inversión alta que potencialmente no serían compensados sus costos con la venta de la madera y, por otro lado, provocaría la perturbación de una extensión considerable del bosque. De esta forma, se sugiere que el acopio y transporte de madera continúe siendo a través de la fuerza de trabajo horas/hombre, lo cual implica, a la larga, una menor inversión si se toma en cuenta el pago por jornal en la región. Asimismo, esta medida implica a su vez un disturbio menor del bosque en comparación hecho de abrir caminos a través de maquinaria.

- 3.7 *Monitorear la regeneración e iniciar programas de propagación de los árboles de *B. glabrifolia*.* En el plan de manejo no ha considerado la propagación de árboles de *B. glabrifolia* en vivero o *in situ*. Sin embargo, debe tenerse en cuenta que la apertura de claros mayores a 18 m<sup>2</sup> afectan la supervivencia de las plántulas de la especie, por lo que se sugiere hacer una evaluación anual de la regeneración a inicios de la época de secas. En caso de observarse una merma importante en la regeneración se recomienda: a) hacer una colecta de semillas maduras en octubre y/o noviembre y almacenarlas a temperatura ambiente en bolsas de estraza o periódico, b) escarificar las semillas mecánicamente y sembrarlas al inicio de la época de lluvias en sitios sombreados.
- 3.8 *No se recomienda aplicación del plan de manejo de Jayacatlán a otras zonas de Oaxaca.* Los lineamientos del plan de manejo de *B. glabrifolia* se pueden utilizar como base para desarrollar planes de manejo en otras zonas de los Valles Centrales, sin embargo, debe tenerse en cuenta que no es válido aplicar sin modificaciones el plan de manejo a otras regiones, debido a que el comportamiento de la especie y la dinámica del paisaje podría diferir sustancialmente.

## Literatura citada

- Bernal, R., 1998. Demography of the vegetable ivory palm *Phylatephas seemannii* in Colombia, and the impact of seed harvesting. *Journal of Applied Ecology* 35: 64-74.
- Bierzichudeck, P., 1999. Looking backwards: assessing the projections of a transition matrix models. *Ecological Applications* 9: 1278-1287.
- Boot, R.E., Gullison, R.E., 1995. Approaches to developing sustainable extraction systems for tropical forest products. *Ecological Applications* 5: 896-903.
- Caswell, H., 1989. *Matrix population models*. Sinauer Associates. Sunderland, Massachusetts.
- Ceccon, E., Huante, P., Campo, J., 2003. Effects of nitrogen and phosphorus fertilization on the survival and recruitment of seedlings of dominant tree species in two abandoned tropical dry forests in Yucatán, Mexico. *Forest Ecology and Management* 182: 387-402.
- Cipollini, M.L., Wallace-Senft, D. A., Whigham, D.F., 1994. A model of path dynamics, seed dispersal, and sex ratio in the deciduous shrub *Lindera benzoin* (Lauraceae). *Journal of Ecology* 82: 621-633.
- Dickinson, M.B., Whigham, D.F., Herman, S.M., 2000. Tree regeneration in felling and natural treefall disturbances in a semideciduous tropical forest in Mexico. *Forest Ecology and Management* 134: 137-151.
- Ehrlén J., van Groenendael, J., 1998. Direct perturbation analysis for better conservation. *Conservation Biology* 12: 470-474.
- Endress, B.A., Gorchoy, D.L., Noble, R.B., 2004. Non-timber forest product extraction: effects of harvest and browsing on an understory palm. *Ecological applications* 14: 60-69.
- Enright, N.J., Ogden, J., 1979. Applications of transition matrix models in forest dynamics: *Araucaria* in New Guinea, and *Nothofagus* in New Zealand. *Australian Journal of Ecology* 4: 3-23.
- Hall, P., Bawa, K., 1993. Methods to assess the impact of extraction of non-timber tropical forest products on plant populations. *Economic Botany* 47: 234-247.
- Hanski, I., Gaggiotti, O.E., 2004. *Metapopulation biology: past, present, and future*. Pp. 3-22. En: *Ecology, genetics, and evolution of metapopulations*. Hanski, I., Gaggiotti, O.E. (eds.). Elsevier Academic Press.
- Hernández-Apolinar, M., 1992. *Dinámica poblacional de Laelia speciosa* (HBK.) Schltr. (ORCHIACEAE). Tesis de Licenciatura (Biología). Facultad de Ciencias, UNAM.
- Horvitz, C., Schemske, D.W., 1986. Seed dispersal and environmental heterogeneity in a neotropical herb: a model of population and patch dynamics. Pp. 169-186. En: *Frugivores and seed dispersal* Estrada, A. y T. Fleming (eds). Junk Publishers. La Haya.
- Horvitz, C., Shemske, D. W., Caswell, H., 1997. The relative "importance of life history stages to population growth: prospective and retrospective analysis. Pp. 247-271. En: *Structured-population models in marine, terrestrial, and freshwater systems*. Tuljapurkar, S., Caswell, H. (eds.). Chapman Hall, Nueva York.
- Joyal, E., 1996. The palm has its time: an ethnoecology of *Sabal uresana* in Sonora, Mexico. *Economic Botany* 50: 446-462.
- Macario-Mendoza, P.A., 1991. *La repoblación natural en una selva mediana subperennifolia en Quintana Roo bajo aprovechamiento forestal*. Tesis de Maestría, Instituto de Enseñanza e Investigación en Ciencias Agrícolas, Chapingo, México.
- Mandujano, M., Montaña, C., Franco, M., Golubov, J., Flores-Martínez, A., 2001. Integrations of demographic annual variability in clonal desert cactus. *Ecology* 82: 344-359.

- Martínez-Ballesté, A., Martorell, C., Martínez-Ramos, M., Caballero, J., 2005. Applying retrospective demographic models to assess sustainable use: the maya management of xa'an palms. *Ecology and Society* 10, 17+Olmsted, I., Alvarez-Buylla, E., 1995. Sustainable harvesting of tropical trees: demography and matrix models of two palm species in Mexico. *Ecological Applications* 5: 484-500.
- Peters, C., 1990. Population ecology and management of a forest fruit trees in Peruvian Amazonia. Pp. 86-98. En: *Alternatives to deforestation: steps towards sustainable use of the Amazon rain forest*. Anderson, A.B. (ed.). Columbia Press University.
- Peters, C., 1991. Plant demography and the management of tropical forest resources: a case study of *Brosimum alicastrum*. Pp. 265-272. En: *Rainforest regeneration and management*. Gomez-Pompa, A. y TC Whitmore y M Hadley (eds.). Paris UNESCO.
- Peters, C., 1995. Aprovechamiento Sostenible de Recursos no Maderables en Bosque Húmedo Tropical: Un Manual Ecológico. Programa de Apoyo a la Biodiversidad, Fondo Mundial para la Naturaleza (WWF), The Nature Conservancy e Instituto de Recursos Mundiales (WRI). Nueva York.
- Peters, 1996. The ecology and management of non-timber forest resources. World Bank Technical Paper 322.
- Pinard, M., 1993. Impacts of stem harvesting on populations of *Ireartea deltoides* (Palmae) in an extractive reserve in Acre, Brazil. *Biotropica* 25: 2-14.
- Pinard, M., F.E., Putz, D., Rumíz, R., Guzmán, Jardim, A., 1999. Ecological characterization of tree for guiding forest management decisions in seasonally dry forests in Lomerío, Bolivia. *Forest Ecology and Management* 113: 201-213.
- Piña, E., 2005. Análisis de la estructura y la composición de la selva baja caducifolia con diferentes grados de conservación en la zona de Xochicalco, Morelos, México. Tesis de Licenciatura (Biología). Facultad de Ciencias, UNAM.
- Pulido, M.T., 2006. Uso y manejo de la palma de guano (*Sabal yapa*, Arecaceae) en zonas de vegetación natural del área maya de la península de Yucatán. Tesis de Doctorado (Ciencias), Facultad de Ciencias, UNAM.
- Pulido, M.T., Caballero, J., Valverde, T., 2007. Variation in the population dynamics of the palm *Sabal yapa* in a landscape by flash-and-burn agriculture in the Yucatan Peninsula, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 23: 139-149.
- Ratsirarson, J., Silander, J.A.J., Richard, A.F., 1996. Conservation and management of threatened Madagascar palm species, *Neodypsis decaryi*, Jumelle. *Conservation Biology* 10: 40-52.
- Rzedowski, J., Krause, H., 1979. Algunas tendencias evolutivas en *Bursera* (Burseraceae). *Taxon* 28: 103-116.
- Salwasser, H., 1990. Sustainability as a conservation paradigm. *Conservation Biology* 4: 213-216.
- Soehartono, T., Newton, A., 2001. Conservation and sustainable use of tropical tree in the genus *Aquilaria* II. The impact of gaharu harvesting in Indonesia. *Biological Conservation* 97: 29-41.
- Svenning, J.C., Macía, M., 2002. Harvesting of *Geonoma macrostachys* Mart. leaves for thatch: an exploration of sustainability. *Forest Ecology and Management* 167: 251-262.
- Ticktin, T., 2004. The ecological implications of harvesting non-timber forest products. *Journal of Applied Ecology* 41: 11-21.
- Ticktin, T., Nantel, P., Ramírez, F., Johns, T., 2002. Effects of variation on harvest limits for nontimber forest species in Mexico. *Conservation Biology* 16: 691-705.
- Ticktin, T., Nantel, P., 2004. Dynamics of harvested population of the tropical herb *Achmea magdalenae* in old-growth versus secondary forests. *Biological Conservation* 120: 461-470.

- Valverde, T., Silvertown, J., 1998. Variation in demography of a woodland understory herb (*Primula vulgaris*) along the forest regeneration cycle: projection matrix analysis. *Journal of Ecology* 86: 545-562.
- Valverde, T., Hernandez-Apolinar, M, Mendoza-Amaro, S., 2006. Effect of leaf harvesting on the demography of the tropical palm *Chamaedorea elegans* in South-eastern Mexico. *Sustainable Forestry. Journal of Sustainable Forestry*.
- Zuidema, P., 2000. La demografía de especies arbóreas aprovechadas en la amazonia boliviana. PROMAB Scientific Series 2.