



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Centro de Investigaciones en
Ecosistemas (CIEco), UNAM

Bases ecológicas del manejo sustentable de
productos forestales no maderables: el caso de la
palma “xate” *Chamaedorea ernesti-augustii*

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

**MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)**

P R E S E N T A

JUAN CARLOS HERNÁNDEZ BARRIOS

DIRECTOR DE TESIS: DR. MIGUEL MARTÍNEZ RAMOS
MÉXICO, D.F.

ENERO, 2008



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

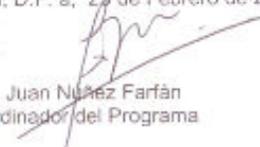
Ing. Leopoldo Silva Gutiérrez
Director General de Administración Escolar, UNAM
P r e s e n t e

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 5 de Noviembre de 2007, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRÍA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (BIOLOGÍA AMBIENTAL)** del alumno **HERNÁNDEZ BARRIOS JUAN CARLOS** con número de cuenta **95602200** con la tesis titulada "**Bases ecológicas para el manejo sustentable de un recurso forestal no maderable: el caso de la palma 'xate' *Chamaedorea ernesti-augustii***", realizada bajo la dirección del **DR. MIGUEL MARTÍNEZ RAMOS**.

Presidente: DR. ALBERTO KEN OYAMA NAKAGAWA
Vocal: DRA. ANA ELENA MENDOZA OCHOA
Secretario: DR. MIGUEL MARTÍNEZ RAMOS
Suplente: DR. ALEJANDRO CASAS FERNÁNDEZ
Suplente: DRA. MARÍA TERESA VALVERDE VALDÉS

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

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F. a, 25 de Febrero de 2008.


Dr. Juan Núñez Farfán
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente de la interesado.

Agradecimientos

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM, al Centro de Investigaciones en Ecosistemas (CIEco) por permitirme realizar este posgrado. Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la oportunidad que me ofrecieron al otorgarme una beca de maestría (no. de becario 199168). De igual forma, agradezco el financiamiento de mi investigación al proyecto del fondo sectorial CONACyT-SEMARNAT 2002-C01-0544 “Recursos genéticos de México: manejo *in situ* y bioseguridad” a cargo del dr. Alejandro Casas Fernández, y al Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT), clave del proyecto IN229507-3.

Agradezco profundamente la participación del dr. Miguel Martínez Ramos, de la dra. Ma. Teresa Valverde Valdés y del dr. Alejandro Casas Fernández en mi comité tutorial de la maestría. De igual forma agradezco ampliamente la participación de la dra. Ana Mendoza Ochoa y del dr. Alberto Ken Oyama Nakagawa en mi comité de sinodales para la titulación de la maestría.

Gracias Miguel por compartir tu conocimiento, ha sido y continúa siendo una parte fundamental en mi formación como científico; y pues la amistad no se agradece, así que la celebro.

A Tere Valverde y a Alejandro Casas por asesorar mi investigación, sus comentarios siempre fueron pertinentes y siempre amables. Muchas gracias a la dra. Ana Mendoza y al dr. Ken Oyama por ser parte de mi jurado de titulación y por sus certeras observaciones.

De forma especial agradezco a Pepe Chankayub por su apoyo y su compañía en el trabajo de campo, que fue esencial para la realización de mi investigación; y al xatero Carlos Cuevas `Calín` por haber localizado mi sitio de estudio en lo profundo de la Selva Lacandona. Bajo su guía la selva se vuelve caminable y habitable.

A Pacho, Paty, Ana, Roberto, Lupe, y Leo por acompañarme a la selva y apoyarme en el trabajo de campo, me parece que el cansancio valió la pena. Gracias a Alejandro, Adolfo, Billy y Celestino por su excelente trabajo en el campo. Gracias a la biól. Patricia Robles, representante de la unidad técnica de Reserva de la Biosfera de Montes Azules.

A Susana, Ximena, Whaleeha, Arlett, Pacho y Jorge Rodríguez por su ayuda en la tortuosa tramitología. Disfruté mucho el laboratorio con su compañía.

Gracias Ma, gracias Pa por ser incondicionales. Gracias Quetzalli por el apoyo y la paciencia.

ÍNDICE

Resumen	7
1. Introducción	8
1.1 <i>Respuesta a la defoliación de las tasas vitales de palmas tropicales del sotobosque</i>	11
1.2 <i>Mecanismos de compensación</i>	12
1.3 <i>Respuesta vegetativa a la defoliación en palmas</i>	14
1.3.1 <i>Supervivencia</i>	14
1.3.2 <i>Crecimiento (producción de hojas)</i>	15
1.4 <i>Respuesta reproductiva a la defoliación</i>	17
1.4.1 <i>Probabilidad de reproducción</i>	18
1.4.2 <i>Producción de estructuras reproductivas</i>	18
1.4.3 <i>Producción de flores y frutos</i>	19
1.5 <i>Correlación de las tasas vitales con la frecuencia y la temporalidad de la defoliación</i>	20
1.6 <i>Correlación de las tasas vitales con las condiciones medio-ambientales</i>	22
1.7 <i>Objetivos e hipótesis</i>	24
2. Métodos	26
2.1 <i>Descripción de la especie</i>	26
2.2 <i>Sitio de estudio</i>	26
2.3 <i>Diseño experimental</i>	28
2.3.1 <i>Efectos de la defoliación sobre el componente vegetativo</i>	30
2.3.2 <i>Efectos de la defoliación sobre el componente reproductivo</i>	31
2.3.3 <i>Evaluación del ambiente lumínico</i>	31
2.4 <i>Análisis estadísticos</i>	32
3. Resultados	
3.1 <i>Efectos de la defoliación sobre el componente vegetativo</i>	34
3.1.1 <i>Supervivencia</i>	34
3.1.2 <i>Producción de hojas</i>	34
3.1.3 <i>Producción de área foliar</i>	36
3.1.4 <i>Tamaño de la hoja</i>	36
3.2 <i>Efectos de la defoliación sobre el componente reproductivo</i>	38
3.2.1 <i>Probabilidad de reproducción</i>	38

3.2.2 <i>Producción de inflorescencias</i>	39
3.2.3 <i>Producción de frutos</i>	40
3.3 <i>Efectos de la defoliación, de la disponibilidad lumínica y del tamaño de los individuos</i>	42
4. Discusión y conclusiones	48
4.1 <i>Componente vegetativo</i>	50
4.2 <i>Componente reproductivo</i>	52
4.3 <i>Compensación de las tasas vitales</i>	43
4.4 <i>Relación de la defoliación con la condición lumínica y el tamaño de los individuos</i>	54
4.5 <i>Aspectos relacionados con el manejo de las palmas del género Chamaedorea</i>	55
5. Bibliografía	58

RESUMEN

Las palmas del género *Chamaedorea* (nombre común “xate”) constituyen uno de los productos forestales no maderables más importantes de México, se cosechan sus hojas, las semillas e individuos completos, los cuales son utilizados en la industria de la floricultura en Estados Unidos y Europa. La extracción de partes e individuos completos se realiza en poblaciones naturales, debido a lo cual, éstas han sido disminuídas severamente o desaparecidas de ciertas localidades. *Chamaedorea ernesti-augustii* es una de las palmas “xate” más explotadas en el sureste de México, se distribuye en el sotobosque de las selvas perennifolias altas y medianas. La pérdida de tejido foliar en una planta provoca cambios físicos y fisiológicos en el nivel individual (funcional) a través de los cuales la planta enfrenta dicho estrés: las hojas remanentes reciben mayores recursos lumínicos para realizar la fotosíntesis, incrementan fisiológicamente su actividad fotosintética, y movilizan carbohidratos de reserva desde el tallo y la raíz. El proceso mediante el cual la planta repone el tejido foliar perdido se denomina compensación. La explotación sustentable de este recurso depende de que la extracción de hojas permita a los individuos compensar adecuadamente sus componentes vegetativo y reproductivo. Este estudio tuvo como propósito explorar los límites de cosecha de partes que permitieran el mantenimiento del vigor vegetativo (sobrevivencia y crecimiento) y reproductivo de las palmas (probabilidad de reproducción y producción de inflorescencias). En la reserva de la biosfera de Lacantún, Chiapas, se establecieron parcelas experimentales en una población natural de *C. ernesti-augustii*, y se establecieron 5 tratamientos de cosecha de hojas: 0%, 25%, 50%, 75% y 100%; los cuales se repitieron cada 6 meses; el período de cosecha experimental se extendió desde enero del 2006 a octubre de 2007. Se registraron parámetros vegetativos: sobrevivencia, crecimiento del tallo, producción de hojas, longitud de las hojas nuevas, y parámetros reproductivos: probabilidad de reproducción, producción de inflorescencias/ infrutescencias y producción de frutos. La producción de hojas nuevas fue compensada en todos los tratamientos, sin embargo la sobrevivencia se afectó significativamente en el nivel de 100%. Los individuos masculinos presentaron una respuesta compensatoria más vigorosa que los femeninos. Un parámetro importante para la comercialización del recurso (longitud de las hojas) presentó diferencias significativas entre el tratamiento control y los tratamientos más intensos, lo cual afecta la calidad del producto. El componente reproductivo fue más sensible a la defoliación que el vegetativo en ambos sexos. La probabilidad de reproducción y la producción de inflorescencias disminuyeron significativamente al aumentar el nivel de defoliación, siendo este efecto más severo en las palmas masculinas. El análisis de la producción de estructuras reproductivas en ambos sexos y la producción de frutos en las palmas femeninas no presentó diferencias significativas cuando se consideraron únicamente los individuos reproductivos. Se sugiere el establecimiento de niveles de cosecha de hojas de mediana intensidad para asegurar la sobrevivencia de los individuos así como la calidad de las hojas cosechadas. Sin embargo, es necesario realizar el estudio demográfico de la especie, bajo distintos niveles de defoliación para evaluar los efectos de dicha cosecha sobre la dinámica poblacional de la palma, y así analizar las consecuencias directas del abatimiento de la respuesta reproductiva derivada de la extracción de hojas.

1. INTRODUCCIÓN

Las palmas (Arecaceae) conforman uno de los grupos de plantas más abundantes en el sotobosque de las selvas neotropicales (Hodel 1992, Henderson *et al.* 1995) y, a su vez, constituyen uno de los recursos forestales más explotados por las comunidades humanas que habitan tales regiones (Balick 1988 en Svenning y Macía 2002). Esto se debe a que la extracción de sus hojas, peciolo, tallo, inflorescencias, frutos, semillas, meristemos, fibras y raíces permite satisfacer algunas necesidades humanas de vivienda, alimento, medicina y ornamento, principalmente (Kahn 1988; De Steven 1987; Svenning 2002). La utilización de este recurso no implica necesariamente la muerte de los individuos, ya que en la mayor parte de los casos se cosechan sólo partes específicas de las palmas y no los individuos completos. Puesto que la extracción no implica un drástico cambio de uso del suelo de los bosques tropicales, las palmas se pueden caracterizar como uno de los productos forestales no maderables (PFNM) más importantes de los trópicos en la actualidad (Svenning 2002).

Algunas especies de palma son explotadas comercialmente a gran escala y representan una fuente muy importante de ingresos económicos (*v. gr.* el género *Chamaedorea*, palma “xate”; *Euterpe edulis*, palmito), de tal manera que en ciertas ocasiones su extracción ha llegado a amenazar la viabilidad de las poblaciones naturales. En este sentido, se ha reconocido la importancia y la urgencia del estudio de los parámetros ecológicos de sus poblaciones que permitan determinar la sustentabilidad de las prácticas extractivas, y a la larga, ofrecer recomendaciones y alternativas de manejo que favorezcan la persistencia y la regeneración de las poblaciones naturales de los PFNM's.

Las palmas “xate” (*Chamaedorea* spp) son PFNM's muy importantes en las regiones tropicales de México. Las hojas de estas palmas son utilizadas en la industria de la horticultura y floricultura nacional e internacional; tan sólo en el 2004 el volumen de exportación hacia EU fue de aproximadamente 1,650 millones de hojas (CEC 2002). La explotación de las palmas “xate” constituye una fuente de ingreso monetario muy importante para la economía familiar de las comunidades

humanas que habitan en el área de influencia de los ecosistemas tropicales húmedos, de forma tal que la alta demanda de hojas ha provocado la sobre-explotación del recurso y, en consecuencia, el declive de sus poblaciones naturales (ver Ramírez-Ramírez 2006 para un panorama más amplio del aprovechamiento del género *Chamaedorea* en México). La vulnerabilidad de las poblaciones naturales de la palma “xate” provocada por la sobre-explotación comercial, cuestiona la idea de que los PFNM’s puedan constituir una alternativa inherentemente sustentable para el aprovechamiento de los ecosistemas tropicales (Ticktin 2004).

México posee el mayor número de especies del género *Chamaedorea* en América —50 spp, 14 de las cuales son endémicas— además de ser uno de los dos probables centros de diversificación de este género (Hodel 1992). Debido a la relevancia de este grupo, se han realizado diversos estudios sobre las especies de mayor importancia económica, como es el caso de *Chamaedorea tepejilote*, *C. elegans*, *C. oblongata* y *C. radicalis*, en aspectos clave como sus historias de vida, demografía, respuesta a la defoliación y regímenes de cosecha, entre otros (Oyama 1987, 1990; Oyama y Mendoza 1990; Jiménez *et al.* 1999; Anten y Ackerly 2001; Anten *et al.* 2003, Endress *et al.* 2004, 2006; Ramírez-Ramírez 2006; Valverde *et al.* 2006). La mayoría de estos estudios, sin embargo, han omitido una referencia directa a los umbrales sustentables de cosecha de partes, como sí se ha hecho para algunos PFNMs (*v.gr.* la bromelia *Aechmea magdaleneae* o “pita”, Ticktin 2002; 2005), y falta todavía un análisis de los regímenes de extracción de partes que los cosechadores llevan a cabo (*v.gr.* en *C. radicalis*, Endress *et al.* 2004, 2006; o en *C. hopperiana*, Ramírez-Ramírez 2006).

La definición de umbrales de cosecha depende de la comprensión de las respuestas funcionales (tales como cambios en el balance de carbono, en los patrones de asignación de recursos y en la operación de mecanismos compensatorios) que las palmas individuales tienen como respuesta a la extracción de partes fotosintéticas, en función de su vigor vegetativo, edad, sexo, o condición ambiental (Anten *et al.* 2003). Esta definición también depende de la comprensión de cómo estos efectos

funcionales se traducen en cambios demográficos que afectan la dinámica de las poblaciones de la especie manejada. A nivel de los individuos, la cosecha podría considerarse sustentable siempre y cuando las respuestas compensatorias a la defoliación permitieran mantener la calidad de las partes extraídas (*v.gr.* tamaño y aspecto sin daños de las hojas cosechadas) a través del tiempo (Endress *et al.* 2006) y a nivel demográfico, si la población se mantiene en crecimiento o en un equilibrio demográfico (Ticktin *et al.* 2003). En este sentido, el objetivo general de este trabajo fue el de analizar de forma experimental la respuesta de la palma del sotobosque *C. ernesti-augustii* a distintos niveles experimentales de cosecha de hojas con el fin de evaluar los efectos de la defoliación sobre las tasas vitales a nivel individual (funcional).

1.1 Respuesta a la defoliación de las tasas vitales de palmas tropicales del sotobosque

Uno de los factores determinantes del desempeño de las plantas es su área foliar (Anten y Ackerly 2001a), la cual depende del número y del tamaño de las hojas, así como del balance entre la tasa de producción y abscisión foliar. Cuando este balance es alterado por la pérdida de área foliar (por ejemplo debido a herbivoría, daños físicos o cosecha de hojas) se producen cambios funcionales que, a su vez, pueden afectar la supervivencia, el crecimiento, la reproducción y, en última instancia, la adecuación de las plantas y la dinámica de las poblaciones (Crawley 1983, Coley *et al.* 1985, Bowers & Stamp 1993, Bazzaz y Grace 1997, Pfab & Witkowski 1999, Strauss & Agrawal 1999, Anten & Ackerly 2001a). Cuando la defoliación se generaliza, se intensifica y se mantiene entre los individuos de una población, el proceso puede llevarla a su extinción local.

La defoliación total y recurrente en palmas lleva a la muerte de la planta en un tiempo que depende de los recursos almacenados en las raíces y tallos (Martínez-Ramos, Anten y Ackerly, en prep.), mientras que eventos de defoliación moderada y de corta duración producen efectos positivos sobre el crecimiento y/o negativos en la capacidad reproductiva de las plantas (Mendoza *et al.* 1987, del-Val & Crawley 2005, Oyama y Mendoza 1990, Bowers & Stamp 1993; Schierenbeck *et al.* 1994, Valverde *et al.* 2006). Este tipo de trueque depende del grado en el que la defoliación afecta el balance de carbono/nutrientes (Herms & Mattson 1992, Honkanen *et al.* 1999), de la calidad del tejido foliar perdido (Ehrlen 1995, Gadd *et al.* 2001, Oyama y Mendoza 1990), del estadio de desarrollo de la planta (Mendoza *et al.* 1987) e incluso de la forma de vida de la especie (Obeso 1993). La reasignación de recursos puede sacrificar la energía destinada a la reproducción, afectando negativamente la probabilidad de reproducción, la producción de flores, frutos y semillas o la tasa de germinación de las semillas (Mendoza *et al.* 1987, Obeso 1993, Ehrlen 1995, Strauss *et al.* 1996, Ratsirarson *et al.* 1996, Schlichting y Delesalle 1997, Pfab y Witkowski 1999, Valverde *et al.* 2006).

1.2 Mecanismos de compensación.

La defoliación tiene efectos directos en la estructura del individuo al generar una reducción del área foliar total activa, así como de la proporción de área foliar al cambiar la relación área foliar/ biomasa total de la planta (Gold y Caldwell 1990, Ratsirarson *et al* 1996, Anten y Ackerly 2001a). No obstante, en muchas ocasiones ocurre una respuesta positiva de las plantas a la pérdida de tejido fotosintético, conocida como compensación (Crawley 1983, Strauss y Agrawal 1999, Ackerly y Anten 2001, Ackerly *et al.* 2003). Este término se emplea para identificar procesos y mecanismos fisiológicos que permiten a una planta recuperar ó reajustar sus atributos funcionales como respuesta a la pérdida de tejido fotosintético (Strauss y Agrawal 1999, Ackerly y Anten 2001, Anten *et al.* 2003).

La compensación opera a través de procesos activos como los cambios en los parámetros relacionados con la fotosíntesis (Crawley 1983, Strauss y Agrawal 1999, Anten y Ackerly 2001), la alteración de los patrones de distribución de fotosintatos y la movilización de carbohidratos o proteínas de reserva hacia la formación de nuevos tejidos foliares (Hilbert *et al.* 1981, Crawley 1983, Strauss y Agrawal 1999, Anten y Ackerly 2001b). También se producen cambios en la cantidad de energía radiante que recibe la copa de las plantas lo que aumenta el nivel de recursos lumínicos en las hojas remanentes (Anten y Ackerly 2001a). La compensación relacionada con atributos de la fotosíntesis se puede estimar calculando la tasa de fotosíntesis neta y la tasa fotosintética por unidad foliar (TUF, Crawley 1983, Strauss y Agrawal 1999), pues la defoliación tiende a aumentar la TUF de las hojas remanentes (Crawley 1983, Anten y Ackerly 2001). Estos dos parámetros son importantes en el análisis de la compensación a la defoliación. La tasa fotosintética neta (P) es igual al producto de la tasa fotosintética por unidad de área foliar (TUF) multiplicada por el área foliar de la planta (A): $P = (TUF)(A)$. Si la defoliación disminuye A, el proceso de compensación puede llevarse a cabo a partir de aumentar la TUF, aunque es difícil alcanzar el nivel de P de una planta no defoliada (Anten y Ackerly 2001a). En algunas especies la defoliación induce un cambio en la tasa máxima de fotosíntesis (P_{max} ,

tasa máxima de captura de C, Anten y Ackerly 2001b); este mecanismo compensatorio ocurre cuando las condiciones de luz son favorables.

Otro mecanismo compensatorio se relaciona con la movilización de carbohidratos y proteínas de reserva hacia la formación de nuevos tejidos foliares (Hilbert *et al.* 1981, Crawley 1983, McPherson y Williams 1998, Anten y Ackerly 2001a). Las reservas de carbohidratos pueden estar almacenándose cuando la producción de carbohidratos excede las demandas fisiológicas cotidianas. Los carbohidratos se almacenan en la forma de almidón o azúcares (Crawley 1983) en raíces y tallos y pueden redistribuirse a otras partes de la planta (Strauss y Agrawal 1999, Anten y Ackerly 2001a, Hilbert *et al.* 1981, Obeso 1993).

La pérdida de hojas en una planta frecuentemente provoca que las hojas remanentes accedan a mejores condiciones lumínicas, debido simplemente a una menor obstrucción de la luz. La mayor disponibilidad del recurso permite entonces a las hojas remanentes aumentar su actividad fotosintética (Anten y Ackerly 2001a).

Las plantas del sotobosque se desarrollan en condiciones lumínicas especiales, en donde el recurso luz es especialmente escaso. Chazdon (1984) determinó que el porcentaje disponible de radiación fotosintéticamente activa en el sotobosque de un bosque tropical húmedo se ubicaba entre el 1% y el 2% de la radiación que incide sobre el dosel a nivel global, de tal manera que su disponibilidad es significativamente menor a las condiciones lumínicas presentes en los estratos superiores. En este sentido, las plantas del sotobosque podrían haber desarrollado estrategias de crecimiento especialmente adaptadas a estas condiciones, lo que podría determinar el tipo de respuesta compensatoria observable, por ejemplo, priorizando el almacenamiento de reservas (Svenning 2002).

1.3 Respuesta vegetativa a la defoliación en palmas

1.3.1 Supervivencia

En la mayoría de los estudios que analizan los efectos de la defoliación experimental sobre atributos vegetativos en palmas, se observa que la supervivencia de los individuos adultos no es afectada de forma significativa en el corto plazo (no mayor a dos años, véase por ejemplo Mendoza *et al.* 1987, Oyama y Mendoza 1990, Ratsirarson *et al.* 1996; Zuidema y Werger 2000, Silva-Matos 2000, Ramírez-Ramírez 2006). Incluso en condiciones de defoliación total los adultos de la especie *Chamaedorea tepejilote* no presentaron mortalidad alguna (Oyama y Mendoza 1990). Es probable que las palmas posean suficientes recursos almacenados en el tallo y la raíz para soportar eventos severos de pérdida foliar. Se ha sugerido que, dada la condición vulnerable de las palmas del sotobosque a la caída de árboles, éstas pudieran haber desarrollado una estrategia de tolerancia ante tales perturbaciones, que les permita sobrevivir y recuperar el tejido foliar perdido (Chazdon 1991). Una evidencia indirecta de esto la presentan Martínez-Ramos *et al.* (1988) al haber determinado la dinámica de claros de un bosque tropical húmedo con base en el crecimiento observado del tallo en *Astrocarium mexicanum* después de que los individuos habían sido derribados por la caída de árboles del dosel.

Sin embargo, la supervivencia de diferentes especies de palmas se vio afectada cuando se aplicaron tratamientos muy intensos o defoliación completa en individuos adultos (Chazdon 1991; Mendoza *et al.* 1987; Endress *et al.* 2006) o en individuos juveniles de *A. mexicanum* (Mendoza *et al.* 1987) y de *C. elegans* (Valverde *et al.* 2006).

Jones y Gorchov (2000) realizaron un estudio de la abundancia de *C. radicalis* en relación con la distancia hacia los centros de población, y no encontraron diferencias significativas en las densidades de la palma entre poblaciones cercanas y las más alejadas, lo cual podría reflejar que la extracción comercial no está afectando la abundancia de esta especie en particular. Este resultado contrasta con la percepción de los cosechadores locales en ciertas regiones (Endress *et al.* 2004; Bridgewater *et al.*

2006; obs. pers.) sobre la disminución del recurso a causa de la sobre-explotación. En el caso de palmas del dosel, Ratsirarson *et al.* (1996) reporta que las densidades de *Neodypsis decaryi* afuera de las áreas protegidas es significativamente menor que dentro de ellas, mientras que O'Brien y Kinnaird (1996) determinaron que hay menores densidades de *Livinstona rotundifolia* en áreas sujetas a cosecha en comparación con áreas libres de aprovechamiento de esta especie.

1.3.2 Crecimiento (producción de hojas)

La producción de hojas es un parámetro importante que define el crecimiento vegetativo de las palmas, ya que presentan un solo meristemo apical en el tallo (Dalrymple y Fisher 1994), y mantienen un patrón continuo de producción de hojas (Lugo y Rivera-Batlle 1987).

En algunas especies de palmas del dosel se correlacionó el tamaño de los individuos con la producción de hojas (véanse por ejemplo los trabajos de Ratsirarson *et al.* 1996 con *N. decaryi*; Lugo y Rivera-Batlle 1987 con *Prestoea montana*; De Steven *et al.* 1987 con varias especies), especialmente en especies clonales como *Oenocarpus mapora* (De Steven 1989), lo cual sugiere que los individuos más vigorosos resisten más los efectos de la defoliación. Este resultado se ha observado en palmas del sotobosque, como en *Calypstrogyne ghiesbreghtiana* (Cunningham 1997) y en *C. elegans* (Valverde *et al.* 2006). Sin embargo, esta producción foliar dependiente del tamaño parece no ser general, ya que De Steven (1987) no encontró esta respuesta en otras especies del sotobosque (*Geonoma cuneata* y *Chamaedorea wendlandiana*).

Se ha observado en general, que las palmas compensan la pérdida de hojas a cualquier intensidad de defoliación (véase por ejemplo los estudios de Chazdon 1991 con *Geonoma congesta*; Ratsirarson *et al.* 1996 con *N. decaryi*; Zuidema y Werger 2000 con *Geonoma deversa*, una palma clonal; Anten *et al.* 2003 con *C. elegans* y *C. oblongata*; , Mckean 2003 con *Hyphaene coriaciaeae*; Endress *et al.* 2006 con *C. radicalis*), e incluso la pueden sobre-compensar en condiciones de

defoliación ligera e intermedia (véanse los estudios de Oyama y Mendoza 1990 con *C. tepejilote*; Chazdon 1991, Endress *et al.* 2006; Mckean 2003; Valverde *et al.* 2006 con *C. elegans*; y Ramírez-Ramírez 2006 con *Chamaedorea hooperiana*). Pero en el caso de la extracción sostenida de hojas durante varios años, se han observado cambios en la intensidad de la respuesta, pues los tratamientos más intensos generan una disminución significativa en la capacidad de compensar el tejido foliar perdido (Endress *et al.* 2004; Valverde *et al.* 2006).

López-Toledo (2005) evaluó la persistencia de los efectos de la cosecha en *C. elegans* y *Chamaedorea oblongata* después de 2-3 años de haberse suspendido la defoliación. Este autor mostró que en los individuos sujetos a niveles de defoliación intensa (> 50% cada seis meses), los efectos aún eran evidentes dos años después de suspender el corte de hojas, tanto en el aspecto vegetativo (producción de hojas, producción de área foliar) como en el reproductivo (probabilidad de reproducción, producción de estructuras reproductivas), aunque con mayor severidad en este último. La capacidad de recuperación de los atributos se diferenció entre especies y se relacionó con el período de cosecha a la que estuvieron sujetas previamente.

La capacidad de las palmas de compensar el área foliar perdida se ve limitada porque las dimensiones de las hojas nuevas pueden disminuir, lo cual reduce el área de captura de carbono. Este parámetro se puede estimar al medir las longitudes totales de las hojas y proyectar el área foliar alométricamente. Al estudiar esta variable en *N. decaryi* (Ratsirarson *et al.* 1996), *G. deversa* (Zuidema y Werger 2000) y *C. radicalis* (Endress *et al.* 2006) se observó, por ejemplo, una reducción en la longitud total de las hojas nuevas. Esta condición refleja que algunas especies de palmas sujetas a cosecha de hojas son incapaces de compensar la defoliación, totalmente en todos los caracteres vegetativos. Tal limitación tiene implicaciones serias para el manejo del recurso, puesto que el tamaño de las hojas es un parámetro muy importante para su comercialización, ya que las hojas pequeñas tienen un menor valor económico en el mercado (O'Brien y Kinnaird 1996; Endress *et al.* 2004;

Bridgewater *et al.* 2005). Por su parte, Chazdon (1991) no encontró diferencias respecto al control en el tamaño de las hojas en la palma clonal *G. congesta*.

La edad de las hojas cosechadas también puede influir en el tipo de respuesta compensatoria de una palma. En el estudio de Mendoza *et al.* (1987) con *A. mexicanum*, y el de Anten y Ackerly (2001a) con *C. elegans*, se observó que la remoción de las hojas viejas generó una compensación más vigorosa en algunos individuos, que la remoción de hojas nuevas. Al remover hojas nuevas se observó una recuperación más lenta del vigor de la planta. Estos resultados indican que las hojas nuevas son funcionalmente más importantes que las hojas viejas para la economía metabólica de las palmas.

Así como se ha observado que la pérdida de tejido foliar en una planta puede generar una respuesta compensatoria en relación con el número de hojas producidas, también se han observado cambios en la tasa de abscisión de hojas que pueden ser parte de una respuesta compensatoria. En este caso, una reducción en la tasa de abscisión permitiría a las plantas defoliadas obtener una ganancia fotosintética adicional, generada a través de mantener y extender la vida útil del tejido foliar ya producido. Precisamente, esta respuesta se observó por ejemplo, en *A. mexicanum* (Mendoza *et al.* 1987). Sin embargo, Chazdon (1991) no encontró diferencias en la tasa de abscisión de hojas de la palma clonal *G. congesta* sujeta a remoción de hojas y de ramets.

1.4 Respuesta reproductiva a la defoliación

El componente reproductivo de la mayoría de las especies de palmas que se han estudiado ha demostrado ser variable en el tiempo, entre individuos e incluso entre poblaciones, lo cual sugiere que la respuesta reproductiva es un carácter que no necesariamente refleja de forma directa los efectos de la remoción de hojas en especies del sotobosque de vida larga (por ejemplo: Piñero y Sarukhán 1982; Oyama 1990; Cunningham 1997; Mendoza y Franco 1998; Berry y Gorchoy 2004). Otra tendencia que ha sido observada en diversos estudios es que la respuesta reproductiva a la defoliación parece ser

mucho más sensible que la del componente vegetativo, sugiriendo la existencia de una disyuntiva (*trade-off*) entre ambos componentes cuando las palmas se enfrentan a una pérdida severa de tejido foliar (en relación con este tema se puede consultar la revisión de Obeso 1993). En dichos trabajos la respuesta reproductiva se ha evaluado a través de variables como la probabilidad de reproducción, la producción de estructuras reproductivas (inflorescencias/ infrutescencias), y la producción de frutos por individuo en el caso de las palmas femeninas.

1.4.1 Probabilidad de reproducción

Endress *et al.* (2006) muestran un ejemplo claro de la disminución progresiva de la probabilidad de reproducción en *C. radicalis* debido a la defoliación, en donde las palmas del tratamiento de control (sin defoliación) presentaron los valores más altos (56%) y a medida que la intensidad y frecuencia de la extracción de hojas aumentó la probabilidad disminuyó hasta un 31%. La palma *A. mexicanum* también tuvo una reducción significativa de la probabilidad de reproducción dependiente de la remoción de hojas, la cual se agravó en el segundo año en los tratamientos intensos de defoliación (Mendoza *et al.* 1987). Como se mencionó previamente, *C. tepejilote* tuvo una respuesta inversa, ya que la defoliación provocó un aumento en la probabilidad de reproducción de las palmas, incluso dos años después del tratamiento experimental (Oyama y Mendoza 1990). En el caso de la palma clonal *G. congesta* la defoliación no afectó la probabilidad de reproducción. Se ha sugerido que en este caso la agregación de ramets podría funcionar como una estrategia que amortigua los efectos de la pérdida de área foliar en las especies clonales (Chazdon 1991; De Steven 1989; Souza y Martins 2006).

1.4.2 Producción de estructuras reproductivas

La respuesta reproductiva de una planta longeva del sotobosque puede ser muy variable, pues se asume que ésta es dependiente de la disponibilidad de recursos para el individuo (Crawley 1983; Piñero y

Sarukhán 1982). En las palmas *Calyptrogyne ghiesbreghtiana* (solitaria) y *Reinhardtia gracilis* (clonal) se encontró una correlación positiva entre la producción de estructuras reproductivas y el tamaño del individuo (Cunningham 1997, Mendoza y Franco 1998, respectivamente). En general, la producción de inflorescencias en las palmas está asociada a la producción de hojas. Esto se debe a que la cantidad de meristemas reproductivos depende de la producción de hojas en palmas que presentan inflorescencias axilares o intrafoliares (Cunningham 1997; Mendoza y Franco 1998; De Steven 1987). Por ello, podría ser difícil asociar los efectos directos de la defoliación con la respuesta reproductiva. No obstante, se ha visto que los efectos de la remoción de hojas en las palmas tiene repercusiones importantes en el componente reproductivo de distintas especies, sugiriendo la existencia de una disyuntiva funcional (Cunningham 1997; Endress *et al.* 2006; Valverde *et al.* 2006).

La producción de estructuras reproductivas en diversas especies de palmas, tanto solitarias como clonales, se correlaciona negativamente con la intensidad de la defoliación (Mendoza *et al.* 1987; Zuidema y Werger 2000). Sin embargo, cuando en *C. radicalis* se evaluó únicamente la producción total de inflorescencias en palmas reproductivas, no se encontraron diferencias entre plantas con distintos niveles de defoliación (Endress *et al.* 2006). Esta respuesta muestra que el efecto de la cosecha de hojas se reflejó en la probabilidad de reproducción y no en el esfuerzo reproductivo individual (medido como el número de inflorescencias producidas por individuo) de los individuos. El ejemplo de *C. tepejilote* (Oyama y Mendoza 1990) nos muestra una respuesta en el sentido opuesto, ya que la producción de inflorescencias se correlacionó positivamente con la intensidad de la defoliación, especialmente en los individuos masculinos.

1.4.3 Producción de flores y frutos

Diferentes caracteres reproductivos pueden ubicarse en una escala de sensibilidad en función del nivel de cambio que sufren con la pérdida de área foliar (Reekie y Bazzaz 2005). La probabilidad de

reproducción y el número de inflorescencias por individuo se ubicarían como caracteres sumamente plásticos, mientras que el número de flores o frutos/ inflorescencia y el tamaño de la semilla parecen ser caracteres menos flexibles. Si la producción de frutos responde a los niveles de carbohidratos de reserva presentes en el individuo (Marquis *et al.* 1997), el número de frutos producidos por individuo podría ser un carácter variable.

Por ejemplo, en *A. mexicanum* el número de frutos por infrutescencia es un atributo que varía poco entre años y sitios (Piñero y Sarukhán 1982). En la palma *C. ghiesbreghtiana* se observó que el número de estructuras reproductivas es un atributo más variable que el número de flores por inflorescencia (Cunningham 1997). La variación del primer atributo se relacionó positivamente con el nivel de carbohidratos no estructurales presentes en el tallo.

La producción de frutos por individuo en *A. mexicanum* (Mendoza *et al.* 1987) y en *C. tepejilote* (Oyama y Mendoza 1990) disminuyó significativamente con una defoliación total de la copa. En *C. elegans* la reducción en la producción de frutos se dio incluso al aplicar niveles menos intensos de defoliación, aunque este efecto varió notablemente entre años (Valverde *et al.* 2006). En *N. decaryi* (palma del dosel) una defoliación ligera aumentó la producción de frutos, un nivel intermedio provocó una respuesta compensatoria y sólo la defoliación total disminuyó significativamente esta producción (Ratsirarson *et al.* 1996).

1.5 Correlación de las tasas vitales con la frecuencia y la temporalidad de la defoliación

Para abordar el estudio de los efectos de la defoliación sobre el desempeño de especies de importancia comercial, y específicamente de las especies que proveen de PFNMs, se debe de considerar que la explotación de estos recursos se realiza de manera periódica a lo largo del año. Este régimen de explotación exige que en los diseños experimentales se integre el análisis de la respuesta de las plantas a cosechas recurrentes. Para abordar este análisis algunos estudios desarrollaron un método para

evaluar los efectos de la defoliación recurrente sobre el crecimiento, la cual considera la pérdida periódica de biomasa. Este tipo de enfoque se desarrolló en *C. elegans* y *C. oblongata* (Anten y Ackerly 2001a; 2001b) y permitió analizar los mecanismos compensatorios que pueden permitir a las plantas defoliadas reponer el área foliar perdida. Bajo tratamientos de defoliación recurrente (cada seis meses) la compensación del componente vegetativo dependió de una disponibilidad alta de energía lumínica (>15% de radiación solar total); en cambio el componente reproductivo de *C. elegans* no fue compensado bajo ningún nivel de radiación (Anten y Ackerly 2001a; 2001b).

Se establecieron tratamientos experimentales de defoliación recurrente bajo distintas intensidades de cosecha en *C. radicalis* durante un período de 6 años (Endress *et al.* 2006), y en *C. elegans* durante dos años (Valverde *et al.* 2006). En ambos casos se observó que los procesos compensatorios desarrollados en estas palmas del sotobosque no lograron mantener un desempeño funcional y demográfico adecuado como para que las prácticas extractivas en estas especies pudieran considerarse sustentables. Es decir, los parámetros de la supervivencia, la producción de hojas y las dimensiones de las hojas nuevas fueron disminuyendo progresivamente en los tratamientos intermedios e intensos de defoliación, y más aún cuando se aplicaron con una mayor frecuencia, en parte porque probablemente se agotaron los recursos almacenados que posibilitan los mecanismos de compensación. Estos análisis concluyeron que las prácticas extractivas más adecuadas son aquellas de impacto intermedio y a baja frecuencia. En *Geonoma deversa* y *G. macrostachys* se obtuvieron conclusiones similares (Zuidema y Werger 2000; Svenning y Macía 2002).

La respuesta reproductiva de una palma sujeta a extracción de hojas también puede depender de la etapa reproductiva en la que se encuentra el individuo al momento de la defoliación. Por ejemplo, la defoliación en *A. mexicanum* no afectó la respuesta reproductiva en el primer año, a diferencia de los dos años consecutivos, probablemente porque la extracción de hojas en el primer año se realizó después del inicio de la floración (Mendoza *et al.* 1987); esto podría reflejar la incapacidad de la planta de

reasignar los recursos comprometidos para la reproducción de ese período hacia la compensación del área foliar perdida (Obeso 1998, Marquis *et al.* 1997).

1.6 Correlación de las tasas vitales con las condiciones medioambientales

En varios estudios se ha analizado la respuesta funcional de las palmas a cambios en variables del ambiente físico, tales como la condición lumínica y la precipitación. Aunque la luz es un recurso escaso en el sotobosque de los bosques tropicales (Chazdon 1984), ésta determina de forma muy importante el crecimiento y las respuestas compensatorias de las palmas que habitan en el sotobosque (Chazdon 1991; Marquis *et al.* 1997).

La luz se correlacionó positivamente con la producción de hojas en *Geonoma macrostachys* (Svenning 2002; Svenning y Macía 2002), en *G. orbignyana* (Rodríguez-Burítica *et al.* 2005), en *G. brevispatha* (Souza y Martins 2006), en *Chamaedorea hooperiana* (Ramírez-Ramírez 2006), en *C. ghiesbreghtiana* (Cunningham 1997), en *C. elegans* y *C. oblongata* (Anten y Ackerly 2001; Anten *et al.* 2003); aunque De Steven (1987) no observó esta respuesta en *G. cuneata* y *C. wendlandiana*. Esta relación también se ha documentado en especies de palmas que se distribuyen en estratos superiores como *Aphandra natalia* (Borgtoft Pedersen 1996) y *Oenocarpus mapora* (De Steven 1989).

En las etapas sucesionales relativamente tempranas de los bosques tropicales se presenta una mayor disponibilidad de radiación lumínica que en el bosque maduro. Se ha observado que el desempeño vegetativo de algunas palmas puede ser mejor en estas condiciones (Svenning y Macía 2002; Ramírez-Ramírez 2006, Gudiño 2006). La mayor disponibilidad de radiación lumínica presente en sitios cubiertos por vegetación secundaria podrían explicar las diferencias intraespecíficas en el desempeño de ciertas especies. Por ejemplo, los individuos de *C. hooperiana* ubicados en acahuales compensaron la defoliación produciendo hojas de mayor tamaño que aquellos ubicados en parcelas de bosque maduro (Ramírez-Ramírez 2006). En *A. mexicanum* el ambiente lumínico del sotobosque afecta

la reproducción de las palmas, aumentando la probabilidad de reproducción y la producción de estructuras reproductivas en palmas encontradas en claros con respecto de aquellas encontradas en sitios de bosque con dosel cerrado (Piñero y Sarukán 1982).

La variación intra-anual de la producción de hojas en *C. radicalis* se correlacionó positivamente con la variación estacional de la precipitación (Endress *et al.* 2004). En este mismo sentido, se especuló que la variación interanual en el desempeño vegetativo de *G. deversa* estaría relacionada con la variación interanual en la precipitación (Zuidema y Werger 2000). En relación con los atributos reproductivos, Olmsted y Álvarez-Buylla (1995) observaron que en *Thrinax radiata* y *Coccothrinax readii* que la producción de frutos se redujo notablemente en años más secos en comparación con años lluviosos.

La producción de frutos por año en *A. mexicanum* se relacionó positivamente con la edad/tamaño de los individuos (Piñero y Sarukhán 1982). Dado que las palmas reproductivas más jóvenes tienen menos de un metro de altura y las más longevas tienen entre seis y ocho metros, se postula que esta relación se debe en parte a que las palmas más jóvenes reciben una menor cantidad de radiación lumínica que las más viejas (Piñero y Sarukhán 1982).

1.7 OBJETIVOS E HIPÓTESIS

Objetivo general

Explorar cuáles son los niveles sustentable de cosecha de hojas en la palma *Chamaedorea ernesti-augustii* a través de una evaluación de los efectos de la defoliación recurrente sobre el componente vegetativo y reproductivo de individuos masculinos y femeninos, bajo condiciones experimentales de campo.

Objetivos particulares

- Evaluar los efectos de la defoliación sobre el componente vegetativo de los individuos (supervivencia, producción de hojas y producción de área foliar).
- Evaluar los efectos de la defoliación sobre el componente reproductivo de los individuos (probabilidad de reproducción, producción de estructuras reproductivas y producción de frutos).
- Evaluar la capacidad de compensación de las palmas sujetas a diferentes niveles de defoliación en los componentes vegetativo y reproductivo.
- Analizar la influencia de la condición lumínica y el tamaño del individuo sobre las respuestas compensatorias.

Hipótesis de trabajo

- Los tratamientos de defoliación ligera e intermedia no afectarán significativamente el crecimiento vegetativo de los individuos (específicamente la supervivencia y la producción de hojas) debido a la existencia de procesos compensatorios (Anten y Ackerly 2001).
- El componente reproductivo será más sensible a la defoliación que el componente vegetativo. Si la defoliación provoca una disyuntiva (*trade off*) funcional entre el componente vegetativo y el reproductivo en *C. ernesti-augustii*, en una especie de vida larga, la disyuntiva favorecerá al crecimiento vegetativo (Obeso 1993).
- Si son limitadas las reservas de carbohidratos almacenadas en el tallo y la raíz, que son reasignadas a compensar el tejido foliar perdido (Chazdon 1991; Anten y Ackerly 2001a; Svenning 2002; Endress *et al.* 2006), se espera que bajo altos niveles de defoliación repetida se afecten negativamente tanto el componente vegetativo como el reproductivo.
- La condición lumínica es un factor que determina significativamente el desempeño funcional de las plantas del sotobosque, favoreciendo positivamente la capacidad compensatoria de los individuos (Anten y Ackerly 2001a).
- Si la cantidad de reservas útiles para compensar los efectos de la defoliación dependen del tamaño de los individuos, se espera que las respuestas funcionales se relacionen con el tamaño de las palmas.

2. MÉTODOS

2.1 Descripción de la especie.

Chamaedorea ernesti-augustii Wendl. (Arecaceae) es una palma de tallo solitario que puede alcanzar hasta 2 m de altura y un diámetro promedio de 1 a 1.5 cm, siendo éste de color verde oscuro y con nudos prominentes. La hoja es erecta, simple, peciolada, profundamente bífida en el ápice, con una longitud total media de 40 cm de la base del pecíolo al ápice. Es una palma dioica con inflorescencias erectas, las masculinas son ramificadas de color verde claro, mientras que las femeninas son espigadas de color verde oscuro el estipe y rojo intenso la raquilla; las flores de ambos sexos presentan una coloración que va del amarillo al naranja. Las infrutescencias presentan frutos simples, carnosos, de forma subglobosa a elipsoidal, de color negro y con diámetros de 1 a 1.5 cm (Hodel 1992), cada infrutescencia produce de 40 a 50 frutos. Su distribución comprende desde el sureste de México hasta Honduras, y habita en el sotobosque de las selvas altas y medianas perennifolias, en un intervalo de altitud de 150 a 800 msnm (Vallariello 2005). La distribución de esta especie se ha asociado preferentemente con serranías de origen calcáreo. El uso comercial de *C. ernesti-augustii* se basa en la cosecha de hojas, frutos e individuos completos de poblaciones naturales; las partes e individuos cosechados se exportan para la industria de la floricultura. Recientemente se han establecido plantaciones de esta especie (alrededor de 70 ha, *obs. pers.*) en Frontera Corozal, Chiapas, las cuales han tenido aceptación dentro de la comunidad y podrían constituir una opción viable para el aprovechamiento de esta especie (*obs. pers.*).

2.2 Sitio de estudio

El sitio de estudio se localiza aproximadamente a 14 km al SE de la zona arqueológica de Bonampak (16° 37' 15.03", -90° 58' 22.36") dentro de los límites de la Reserva de la Biosfera de Lacantún (61,874

ha), Chiapas, México. Esta área natural protegida se localiza en la porción oriental del estado, colindando hacia el noreste con la Reserva de la Biosfera de Montes Azules, en la región conocida como Selva Lacandona. Esta región comprende una superficie total de 1.5 millones ha de las cuales se calcula que 500 mil ha aún conservan su cobertura boscosa (Medellín 1994); constituye junto al Petén guatemalteco y a la selva de Belice el macizo de bioma tropical más importante de Centroamérica (Dirzo y Mendoza 1999). La Selva Lacandona está considerada dentro de las regiones terrestres prioritarias para la conservación (Arriaga *et al.* 2000) debido a su riqueza ecosistémica y específica.

El sitio en el que se llevó a cabo el muestreo de la población de *C. ernesti-augustii* se ubica específicamente en la provincia fisiográfica “Sierra de Chiapas” y, a su vez, en la unidad fisiográfica “Sierras de la Cojolita-Jalapa”; ésta se asienta sobre afloramientos del Cretácico Inferior y Superior (Carta Geológica Nacional del Medio Físico 1981, Mulleried 1957 en Meave 1990). Tales afloramientos se originaron a través de procesos endógenos (plegamientos y afallamiento) que dieron lugar a la formación de un complejo sistema de montañas alargadas con orientación noroeste-sureste separadas por valles inter-montanos; su exposición a las condiciones atmosféricas provocó el desarrollo de paisajes de tipo cárstico (Arriaga *et al.* 1983). La altitud promedio de esta serranía es de 600 msnm, y separa al valle del río Lacanjá del valle del río Usumacinta (Meave 1990).

Los datos climatológicos más cercanos al sitio de estudio los reporta Meave (1990) para Bonampak, en donde se registra una temperatura media anual de 24.6°C con una variación muy pequeña, siendo la mínima de 21.8°C y la máxima de 27.2°C;. La temporada de lluvias se extiende de mayo (136 mm) a enero (111 mm) siendo agosto el mes más húmedo (468.8 mm). El promedio de precipitación anual es de 2609 mm, y la precipitación anual para el área total de la reserva varía entre 2500 y 3500 mm (Arriaga *et al.* 1983). El clima corresponde al Amw"ig (de acuerdo a la clasificación de Köeppen modificada por García 1973). Los suelos son delgados y en fase crómica, con porciones orgánicas de textura media, presentan tonalidades negras, rojizas o amarillas, derivadas de roca caliza;

su clasificación general es rendzina, los cuales son susceptibles a erosión y lavado en los terrenos de grandes pendientes (Meave 1990, INE 2000, Arriaga *et al.* 2000); existen otros dos tipos de suelo en la región, el litosol y nitosol, pero son muy escasos.

La vegetación dominante de la reserva es selva alta y mediana perennifolia de acuerdo con la clasificación de Miranda y Hernández X. (1963, Pennington y Sarukhán 1988, Meave 1990, Martínez *et al.* 1994, Medellín 1994, Arriaga *et al.* 2000). Se ha registrado un total de 3400 especies de plantas vasculares y se estima que podría haber 4300 (Martínez *et al.* 1994), un número importante de las especies registradas son raras o se encuentran en peligro de extinción. La región de la Selva Lacandona ha estado sujeta a procesos muy importantes de pérdida de hábitat en la historia reciente; las tasas de deforestación más recientes se estiman en un promedio de 2% anual (Dirzo y Mendoza 1999). Las principales amenazas que enfrenta esta región son: el cambio de uso de suelo hacia pastizales ganaderos, la incertidumbre en la tenencia de la tierra, la invasión de tierras, los incendios, la deforestación, y el tráfico de especies (Parkwatch 2000).

2.3 *Diseño experimental*

Se seleccionó una población natural de *C. ernesti-augustii* que no hubiera estado sujeta a explotación en la Sierra de la Cojolita-Jalapa, dentro de la Reserva de la Biosfera de Lacantún; dicha población está ubicada sobre una ladera con orientación N-S, la cual presenta una cobertura de bosque maduro de selva alta perennifolia con una altura del dosel de 25 a 30m de altura, aproximadamente. Se establecieron dos parcelas experimentales de 50 × 30 m, ubicadas a 100 m una de la otra, con el objetivo de que estuvieran sujetas, en lo posible, a condiciones fisiográficas, edáficas y climáticas similares.

En las parcelas se identificaron y se marcaron todos los individuos adultos reproductivos de *C. ernesti-augustii* con alturas iguales o mayores a un metro y que poseyeran al menos cuatro hojas

maduras. Se definió el género de cada palma con base en la observación de sus estructuras reproductivas, las cuales se diferencian inequívocamente (como se indicó anteriormente). En cada tratamiento de defoliación se incluyeron 30 individuos de cada sexo. Los individuos se asignaron secuencialmente, de acuerdo a su sexo, a uno de cinco niveles de defoliación experimental: 0% (control sin defoliación), 25% (1 de cada 4 hojas), 50% (2 de cada 4 hojas), 75% (3 de cada 4 hojas) y 100% (todas las hojas en pie). En el caso particular de palmas cuyo número total de hojas no permitiera establecer un nivel de cosecha exacto (por ejemplo, una palma con 5 hojas en el tratamiento de 50%), se procuró cosechar hojas aproximándose lo más posible al nivel defoliación correspondiente y procurando balancear entre los individuos del mismo tratamiento el promedio de defoliación buscado.

Para aplicar los tratamientos de defoliación se comenzó con la hoja más joven y continuando con las hojas subsiguientes hasta completar el número total de hojas de acuerdo al tratamiento asignado. De esta forma, en los tratamientos ligeros e intermedios se evitó el corte de las hojas más viejas, las cuales no tienen valor comercial en el mercado porque generalmente presentan herbivoría o infecciones fúngicas.

En la categoría de 100% de defoliación se asignaron sólo 15 individuos de cada sexo debido a que se sabe que las palmas sujetas a una defoliación total presentan una alta mortalidad en el corto y mediano plazo (Martínez-Ramos *et al.* en prep.), además de que en la práctica los xateros experimentados evitan defoliar completamente a las palmas (obs. pers.). El número total de palmas de ambos sexos identificadas y marcadas fue de 270 (135 individuos femeninos y 135 masculinos). Se marcaron las hojas más jóvenes y las hojas nuevas aún no abiertas de cada planta con alambre plastificado para registrar la producción de hojas nuevas cada seis meses. La caída de un árbol grande por causas naturales provocó la muerte de 50 palmas de los distintos tratamientos. Por ello el promedio de individuos por tratamiento y sexo se redujo a 25 y a sólo 11 en el tratamiento de cosecha de 100%. Todas las palmas afectadas por la apertura del claro fueron excluidas de los análisis.

La defoliación se inició en enero de 2006, y se estableció una frecuencia de cosecha de 6 meses, de forma tal que se repitieron los mismos tratamientos en julio 2006, en febrero y en agosto de 2007, completando un período total de 20 meses de experimentación. En las defoliaciones subsecuentes a la inicial, las hojas cosechadas correspondientes a cada nivel de defoliación se definieron dependiendo del total de hojas producidas en cada intervalo de 6 meses, siguiendo la lógica establecida anteriormente. Cada tratamiento se consideró como una población experimental (5 poblaciones en total).

2.3.1 Efectos de la defoliación sobre el componente vegetativo.

Para evaluar el rendimiento vegetativo de las palmas ante la cosecha de hojas se registraron las siguientes variables de respuesta al inicio del experimento y en cada período de seis meses: 1) número total de hojas presentes en la palma, 2) longitud del tallo, 3) longitud total de la hoja nueva, 4) longitud del raquis de la hoja nueva, 5) longitud de la hoja no abierta y 6) número de hojas nuevas producidas. Se colectó una muestra de 50 hojas de todo el intervalo de tamaños, de las palmas sujetas a los distintos tratamientos de defoliación; se escanearon una semana después de su colecta y se procesaron con el software *RootEdge* v2.3 (<ftp://ftp.nstl.gov/software/rootedge>) para determinar el área foliar de cada una de ellas. Con esta información se obtuvo una regresión exponencial ($y = 128.57e^{0.073x}$) altamente significativa ($R^2 = 0.8586$, $n = 45$, $p < 0.0001$) entre el área de la lámina y el largo del raquis de la hoja. Con la ecuación obtenida se estimó el área foliar total de cada una de las palmas de los distintos tratamientos de defoliación al inicio y al final del experimento, multiplicando el área (cm^2) de la hoja más joven por el número total de hojas en pie de cada palma.

La información registrada en todas las palmas de cada tratamiento permitió cuantificar las siguientes variables de respuesta:

- i. Supervivencia, calculada como la proporción de palmas que quedaron vivas 20 meses después de la primera defoliación.
- ii. Crecimiento, calculado como la producción total de hojas por palma en 20 meses y la producción total de área foliar por palma en este lapso
- iii. Tamaño promedio de las hojas nuevas producidas, considerando la longitud foliar y el largo del raquis de la hoja.

2.3.2 Efectos de la defoliación sobre el componente reproductivo.

Para evaluar el efecto de la defoliación en la respuesta reproductiva de las palmas en el nivel funcional se contaron y se marcaron todas las estructuras reproductivas (inflorescencias o infrutescencias) producidas por cada individuo, a lo largo de todo el período del experimento. En el caso de las palmas femeninas se contabilizó el número total de frutos producidos. Los frutos dejan una cicatriz muy evidente en la raquilla, lo que permite determinar su producción total por palma femenina. En el caso de las palmas masculinas sólo se contabilizó la producción de estructuras reproductivas. Con estos datos se cuantificaron las siguientes variables de respuesta:

- iv. Probabilidad de reproducción acumulada, calculada con base en la proporción de palmas que produjeron estructuras reproductivas en un período de 20 meses.
- v. Producción acumulada promedio de inflorescencias por palma en el período de 20 meses.
- vi. Producción acumulada de frutos por palma en el período de 20 meses.

2.3.3 Evaluación del ambiente lumínico.

Se registró el ambiente lumínico de cada una de las palmas en la parte superior de cada individuo. Para ello se utilizó un densiómetro esférico cóncavo (Lemmon 1956), el cual permite estimar el porcentaje

de cobertura del dosel. Se registró una medida de cobertura del dosel en la dirección de cada uno de los puntos cardinales (asociados a cada palma) y se promediaron los cuatro valores para obtener una media para cada una de las palmas incluidas en el experimento. Estas mediciones se realizaron en agosto del 2006, es decir, 7 meses después de iniciada la defoliación.

2.4 Análisis estadísticos

La respuesta de los componentes vegetativo y reproductivo de los individuos experimentales en función de los tratamientos de defoliación se analizó por medio de modelos lineales generalizados, específicamente a través de un análisis de varianza (ANOVA) de dos vías, en donde se evaluó el efecto del nivel de defoliación y del sexo, así como la interacción entre ambos. Las variables dependientes (con error normal) fueron: producción de hojas (transformada logarítmicamente), producción de área foliar, longitud total de la hoja y producción de estructuras reproductivas (inflorescencias y frutos, variables transformadas logarítmicamente). La comparación entre tratamientos, cuando se encontraron diferencias significativas, se llevó a cabo un análisis *post-hoc* de Bonferroni. Se utilizó el software *Datadesk* v6.1 (Data Description, 1996). Para las variables supervivencia y probabilidad de reproducción (con error binomial) se utilizaron modelos lineales generalizados (GLM, análisis de devianza) con una función logística; se utilizó el software *S-PLUS* (*Insightful Co*).

Se utilizaron análisis GLM para evaluar, además del propio tratamiento de defoliación, la influencia de otros factores en la respuesta de las tasas vitales de esta especie, como el ambiente lumínico (apertura del dosel) y el tamaño de la planta (longitud del tallo y número inicial de hojas). Los modelos incluyeron el nivel de defoliación, el sexo, y el número inicial de hojas como variables independientes, y la apertura del dosel como covariable; las variables de respuesta fueron: la producción de hojas nuevas, la producción de estructuras reproductivas (ambas variables considerando un error Poisson y una función de unión logarítmica), la producción de área foliar, la longitud del

raquis (ambas variables con un error normal y función de unión de identidad) y la probabilidad de reproducción (con error binomial y función de unión logística). En estos análisis se utilizó el software S-PLUS (*Insightful Co*).

3. RESULTADOS

3.1 Efectos de la defoliación sobre el componente vegetativo

3.1.1 Supervivencia

La defoliación no afectó la supervivencia de las palmas en los tratamientos ligeros e intermedios de defoliación (25% y 50%, respectivamente). En el nivel de 75% murieron sólo dos individuos, pero no determinaron una diferencia significativa en comparación con los tratamientos anteriores (Figura 1). En la defoliación más intensa (100%) sólo el **69% ± 0.09** [error estándar] de las palmas de ambos sexos sobrevivieron después de 20 meses de cosecha recurrente. Esta disminución en la supervivencia fue significativa ($\chi^2 = 38.98$, g.l. = 4, $p < 0.0001$) e independiente del sexo.

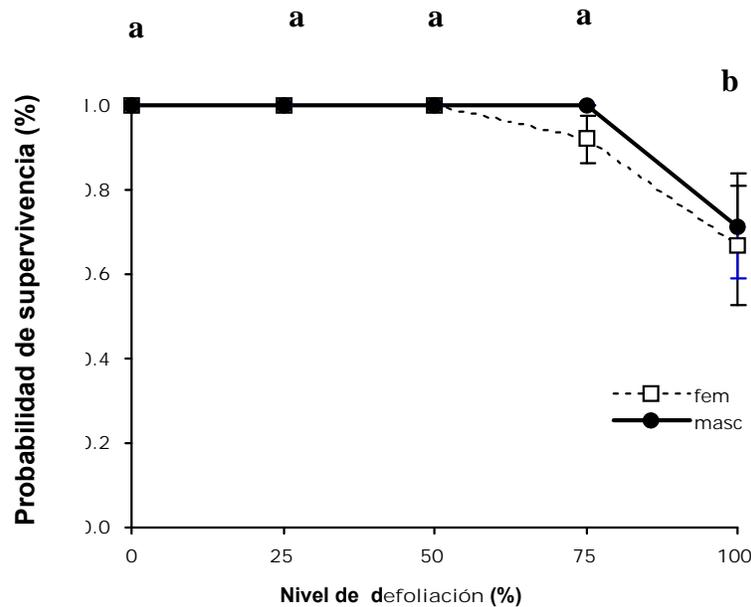


Figura 1. Efecto de distintos tratamientos de defoliación sostenida sobre la supervivencia de *C. ernesti-augustii* bajo. Las líneas verticales equivalen a 1 error estándar.

3.1.2 Producción de hojas

La producción de hojas varió entre los niveles de defoliación y entre los sexos, pero los efectos de estos factores fueron independientes (cuadro 1). Se observó una tendencia hacia una mayor producción de

hojas en los tratamientos ligeros e intermedios de defoliación, mientras que en los niveles más intensos de cosecha las palmas produjeron hojas en la misma magnitud que las palmas del control (Figura 2). No se encontraron diferencias significativas entre el control y los tratamientos de 25% y 50% de defoliación; sin embargo, el tratamiento de 100% redujo significativamente la producción de hojas con respecto a estos dos últimos tratamientos. Globalmente, los individuos masculinos produjeron significativamente más hojas (3.56 ± 0.12 , cuadro 1) que las palmas femeninas (3.03 ± 0.11).

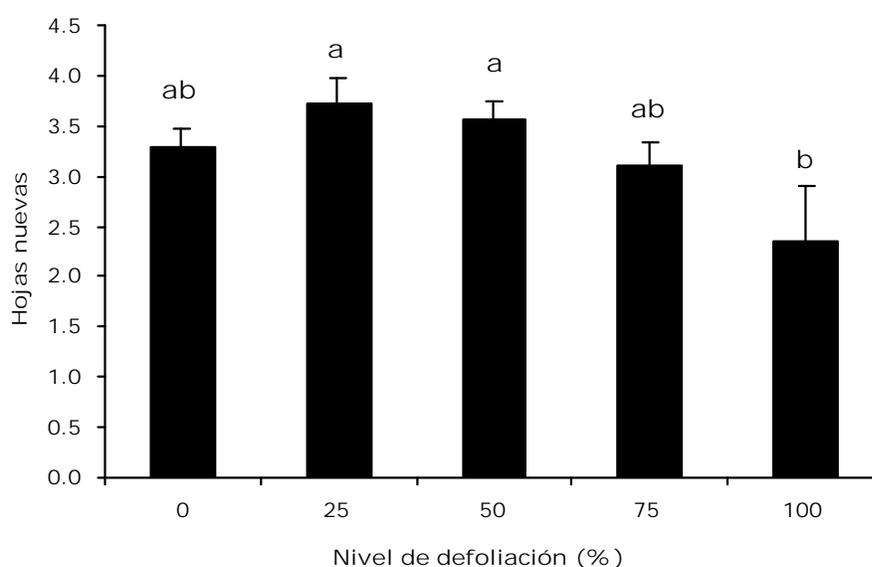


Figura 2. Producción acumulada de hojas nuevas en *C. ernesti-augustii* bajo distintos tratamientos de defoliación recurrente, en un período de 20 meses. Las líneas verticales equivalen a 1 error estándar.

Cuadro 1. Resultados del análisis de varianza (ANOVA) del componente vegetativo de *C. ernesti-augustii* bajo distintos tratamientos de defoliación sostenida. El período de respuesta abarca 20 meses, con una frecuencia de cosecha de hojas cada 6 meses.

Fuente de variación	Producción de hojas (log)				Largo de la hoja nueva (cm)				Producción área foliar (cm ²)			
	g.l.	CM	F	p	g.l.	CM	F	p	g.l.	CM	F	p
Tratamiento	4	0.11	4.41	< 0.01	4	3.90	4.70	< 0.01	4	237.35	5.65	< 0.001
Sexo	1	0.34	14.12	< 0.001	1	24.65	29.67	< 0.0001	1	341.64	8.87	< 0.01
Trat * Sexo	4	0.01	0.36	0.8387	4	1.42	1.71	0.15	4	11.51	0.30	0.8785
Error	217	0.02			212	0.31			195	38.50		

3.1.3 Producción de área foliar

El efecto de los tratamientos de defoliación sobre la producción de área foliar fue significativo (cuadro 1). Sólo las palmas de los niveles de defoliación ligero e intermedio (25% y 50%) compensaron totalmente la defoliación. En los niveles de remoción más intensos el área foliar se redujo significativamente con respecto al control. El tratamiento de 100% de defoliación redujo la producción de área foliar en un 35% (Figura 3).

Las palmas masculinas produjeron significativamente más área foliar ($0.26 \text{ m}^2 \pm 0.01 \text{ E.E.}$) que las femeninas ($0.18 \text{ m}^2 \pm 0.007 \text{ E.E.}$), sin embargo, la interacción entre el tratamiento de defoliación y el sexo no fue significativa (cuadro 1).

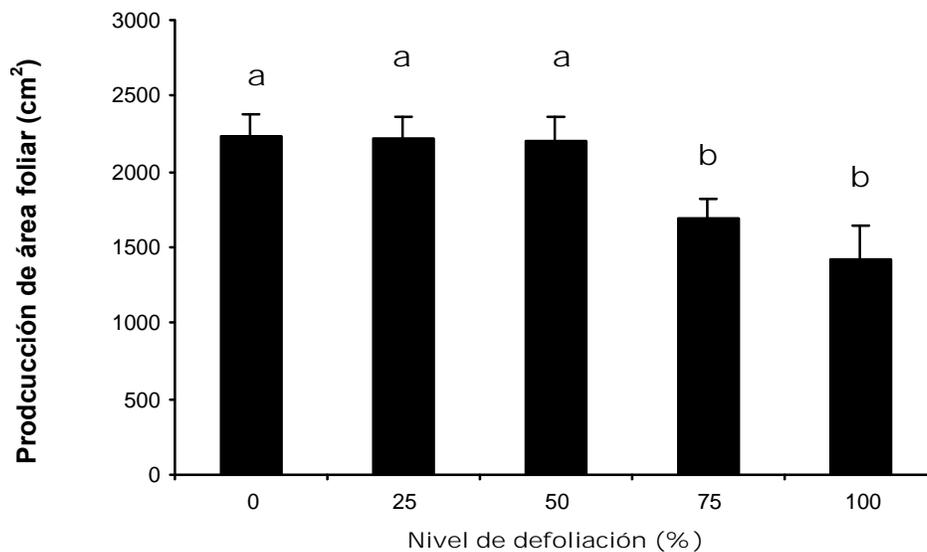


Figura 3. Producción de área foliar en *C. ernesti-augustii* bajo distintos tratamientos de defoliación recurrente; la frecuencia de cosecha fue de cada 6 meses, el área foliar se evaluó durante un período de 20 meses. Las líneas verticales equivalen a 1 error estándar. Las letras distintas arriba de las barras significan que hubo diferencias significativas entre tratamientos.

3.1.4. Tamaño de la hoja

Los efectos observados de la defoliación sobre la longitud de la hoja y el largo del raquis fueron similares a aquellos mencionados para la producción del área foliar (Figuras 4 y 5). Las palmas de los

tratamientos de cosecha ligero e intermedio produjeron hojas del mismo tamaño que las de las palmas no defoliadas. Las palmas defoliadas al 75% y 100% produjeron hojas significativamente menores a las de palmas sin defoliación (cuadro 1).

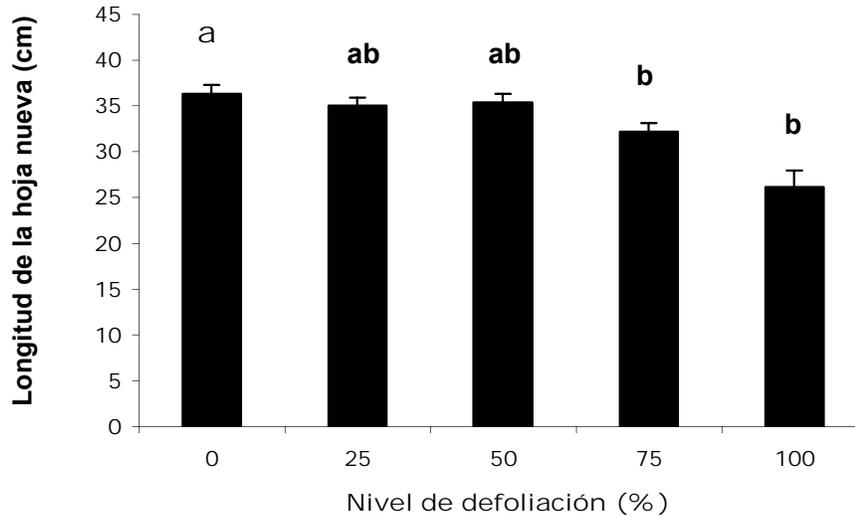


Figura 4. Longitud de la hoja nueva producida por individuos de *C. ernesti-augustii* bajo distintos tratamientos de defoliación recurrente (cada 6 meses), durante un período de 20 meses. Las líneas verticales equivalen a 1 error estándar. Las letras distintas arriba de las barras significan que hubo diferencias significativas entre esos tratamientos.

Se observó un efecto significativo del sexo sobre el tamaño de las hojas producidas (cuadro 1). Las palmas masculinas produjeron hojas más grandes ($37.31 \text{ cm} \pm 0.61 \text{ E.E.}$) que las palmas femeninas ($34.18 \pm 0.73 \text{ E.E.}$), independientemente del tratamiento de defoliación (la interacción tratamiento \times sexo no fue significativa, cuadro 1). Esta diferencia también se observa cuando se analiza el raquis de la hoja (Figura 5, cuadro 2).

Cuadro 2. Resultados del análisis de varianza (ANOVA) de la longitud del raquis de las hojas de *C. ernesti-augustii* bajo distintos tratamientos de defoliación recurrente. El período de respuesta abarca 20 meses, con una frecuencia de cosecha de hojas de cada 6 meses.

	Longitud del raquis foliar (cm)			
	g.l.	MC	F	p
Tratamiento	4	99.546	6.703	< 0.0001
Sexo	1	410.501	27.645	< 0.0001
Trat * Sexo	4	3.007	0.202	0.9368
Error		14.849		

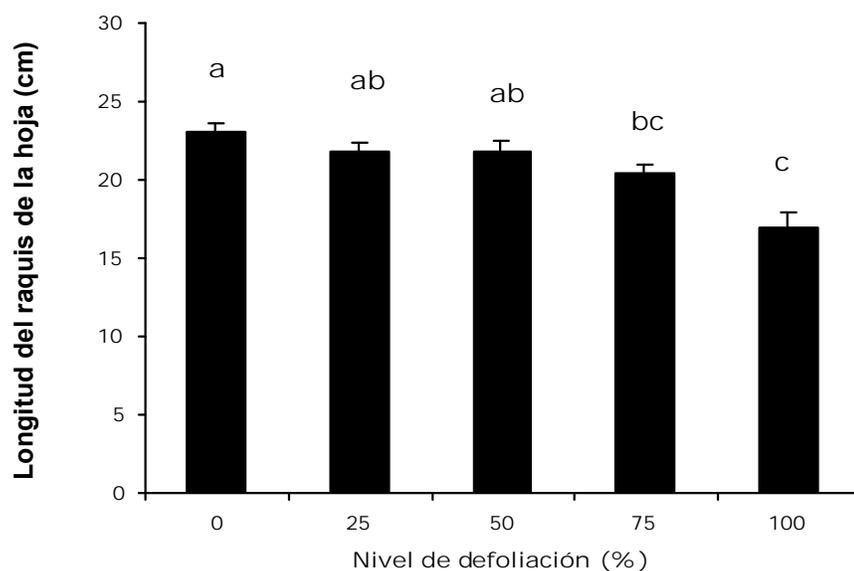


Figura 5. Longitud del raquis de la hoja nueva producida por los individuos de *C. ernesti-augustii*, bajo distintos tratamientos de defoliación recurrente (cada 6 meses), durante un período de 20 meses. Las líneas verticales equivalen a 1 error estándar. Las letras distintas arriba de las barras significan que hubo diferencias significativas entre esos tratamientos.

Cuadro 3. Resultados del análisis de varianza (ANOVA) de la probabilidad de reproducción de *C. ernesti-augustii* bajo distintos tratamientos de defoliación sostenida. El período experimental duró 20 meses, con una frecuencia de cosecha de hojas de cada 6 meses. Las líneas verticales equivalen a 1 error estándar.

Probabilidad de reproducción				
Fuente de variación	g.l.	CM	F	p
Tratamiento	4	4.63	4.441	< 0.01
Sexo	1	15.00	14.366	< 0.001
Trat * Sexo	2	0.55	0.534	0.5868
Error	181	1.04		

3.2 Efectos de la defoliación sobre el componente reproductivo.

3.2.1 Probabilidad de reproducción.

La probabilidad de reproducción disminuyó notoria y significativamente (cuadro 3) al aumentar el nivel de defoliación, sobre todo en las palmas masculinas. Bajo una defoliación total los machos no se reprodujeron mientras que las hembras alcanzaron una probabilidad de reproducción mayor al 60%. Aún sin defoliación las palmas femeninas tuvieron mayor probabilidad de reproducción (Figura 6).

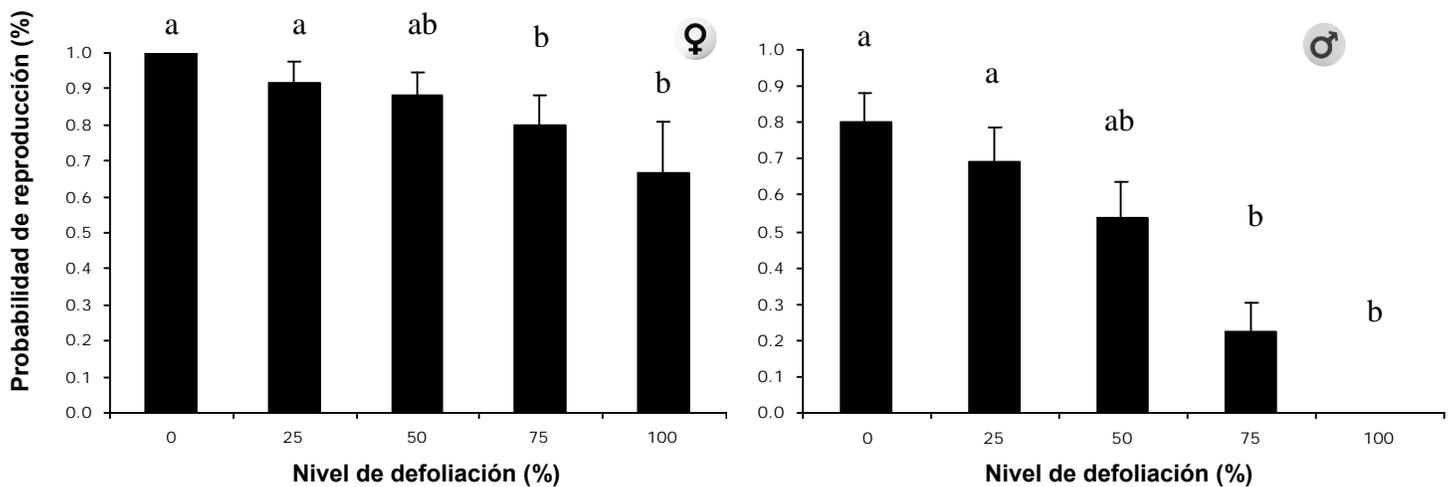


Figura 6. Probabilidad de reproducción de las palmas femeninas y masculinas de *C. ernesti-augustii* bajo distintos tratamientos de defoliación recurrente, con una frecuencia de 6 meses, el período experimental abarcó 20 meses. Las líneas verticales equivalen a 1 error estándar. En la figura izquierda se representan los individuos femeninos y en la figura derecha los masculinos.

3.2.2 Producción de inflorescencias

Se encontraron diferencias significativas entre los tratamientos de defoliación y entre ambos sexos en la producción promedio de estructuras reproductivas por palma, sin que estos dos factores tuviesen efectos interactivos (cuadro 4). La producción de inflorescencias fue disminuyendo significativamente al aumentar el nivel de defoliación (Figura 7), especialmente en las palmas masculinas del tratamiento de 100% las cuales no produjeron ninguna inflorescencia durante todo el período. Las palmas femeninas produjeron un número significativamente mayor de inflorescencias (3.10 ± 0.22) que las masculinas (1.52 ± 0.18 , cuadro 4).

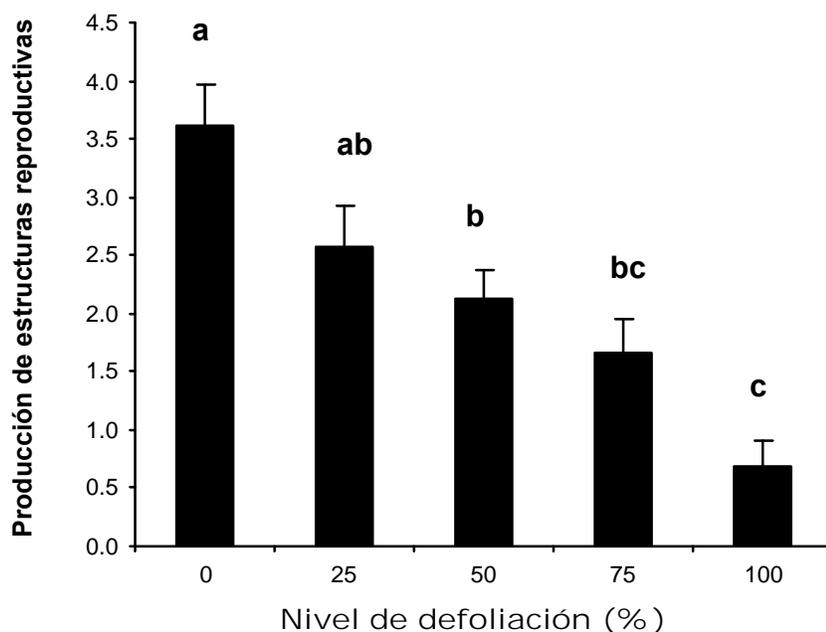


Figura 7. Producción de estructuras reproductivas en *C. ernesti-augustii*, bajo distintos tratamientos de defoliación recurrente (cada 6 meses), durante un período de 20 meses. Las líneas verticales equivalen a 1 error estándar. Las letras distintas significan que existieron diferencias significativas entre los tratamientos.

El análisis de varianza de los efectos de la defoliación sobre la producción de inflorescencias en palmas reproductivas mostró diferencias significativas entre tratamientos, sin embargo, cuando se aplicó el ajuste de Bonferroni las diferencias entre tratamientos desaparecieron (cuadro 4).

3.2.3 Producción de frutos

La producción de frutos en las palmas de los distintos tratamientos de defoliación no presentó diferencias significativas (cuadro 4). El resultado fue similar cuando se incluyeron sólo las palmas reproductivas.

Cuadro 4. Resultados del análisis de varianza (ANOVA) de la respuesta reproductiva de *C. ernesti-augustii* bajo distintos tratamientos de defoliación sostenida. El período de respuesta abarca 20 meses, con una frecuencia de cosecha de hojas de cada 6 meses.

Fuente de variación	Producción de estructuras reproductivas (log)				Producción de estructuras reproductivas (log), palmas reproductivas				Producción de frutos			
	g.l.	CM	F	p	g.l.	CM	F	p	g.l.	CM	F	p
Tratamiento	4	0.99	14.03	<0.0001	4	0.09	2.44	< 0.05	4	0.04	0.59	0.67
Sexo	1	3.29	46.56	<0.0001	1	0.04	1.18	0.28				
Trat * Sexo	4	0.09	1.23	0.2977	3	0.05	1.35	0.26				
Error	220	0.07			148	0.04			46	0.07		

3.3 Efectos de la defoliación, de la disponibilidad lumínica y del tamaño de los individuos.

Cuando se consideró la apertura del dosel y el número inicial de hojas junto con el tratamiento y el sexo en un mismo modelo, desapareció el efecto de la defoliación sobre la producción de hojas (cuadro 5). En este caso, la producción foliar fue afectada significativamente por la apertura del dosel, el sexo y el tamaño del individuo, este último representado como el número inicial de hojas porque la longitud del tallo no resultó significativa. Estos tres factores explicaron un porcentaje reducido de la varianza total (aproximadamente 22%) y no interactuaron entre sí (cuadro 5). La producción foliar aumentó significativamente con la apertura del dosel y con el tamaño de la copa (Figura 8).

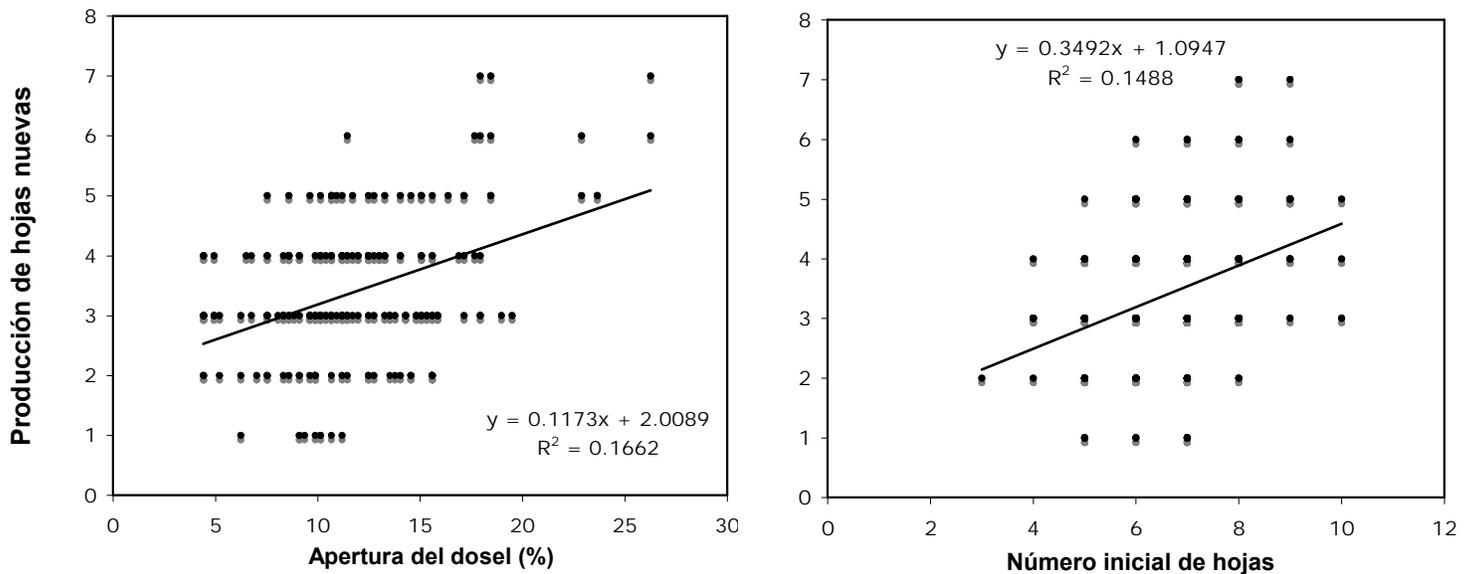


Figura 8. Producción de hojas nuevas en los individuos de *C. ernesti-augustii* en función de la apertura del dosel y del tamaño del individuo. Las palmas estuvieron sujetas a distintos tratamientos de defoliación experimental sostenida, con una frecuencia de 6 meses, durante un período total de 20 meses. El análisis de la variable número inicial de hojas se analizó con un error de Poisson.

Cuadro 5. Resultados del análisis de devianza para la producción de hojas en *C. ernesti-augustii* (error Poisson).

Factor	g.l.	Devianza	r^2	p
Sexo	1	4.7722	0.0466	< 0.05
Apertura del dosel	1	11.4816	0.1122	< 0.001
# Hojas iniciales	1	5.4925	0.0537	< 0.05
Error	218	80.5270		
Total	221	102.2735		

La defoliación tuvo efectos significativos sobre el tamaño foliar (longitud total del raquis) sin interactuar con el nivel de luz ni con el número inicial de hojas (cuadro 6). Asimismo, el efecto del sexo sobre el tamaño foliar fue independiente de la apertura del dosel y del tamaño del individuo. De estas dos últimas variables, sólo el número inicial de hojas tuvo un efecto significativo y positivo sobre el tamaño de las hojas (Figura 9), aunque el porcentaje de variación explicada por esta variable fue bajo ($R^2 = 7\%$).

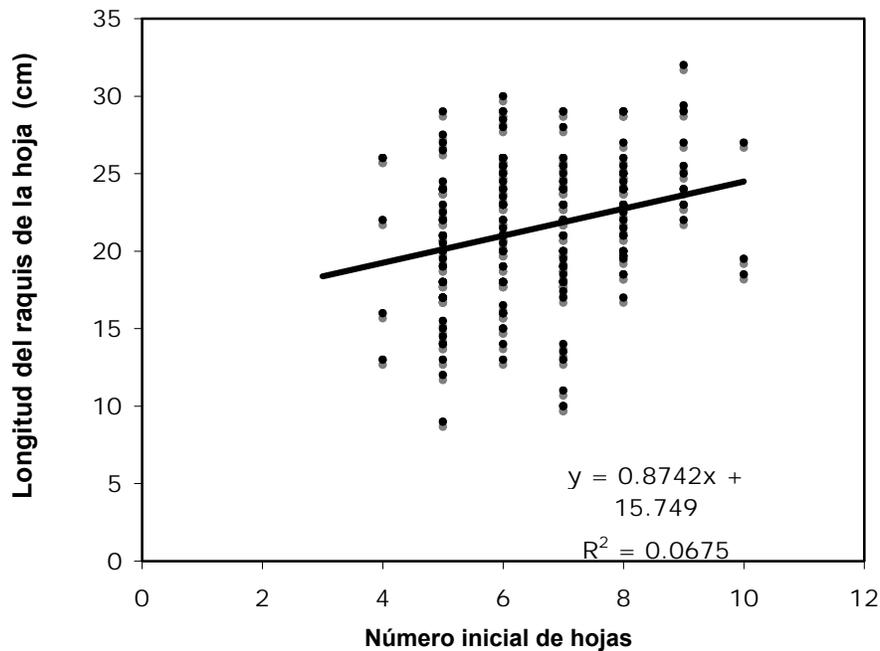


Figura 9. Correlación entre la longitud del raquis foliar de los individuos de *C. ernesti-augustii* y su número inicial de hojas. Las palmas estuvieron sujetas a distintos tratamientos de defoliación experimental recurrente, con una frecuencia de cada 6 meses, el período experimental abarcó 20 meses. La variable de número inicial de hojas se analizó con un error de Poisson.

El efecto de la defoliación y el sexo sobre la producción de área foliar fue independiente de los efectos de apertura del dosel y del tamaño del individuo. Asimismo, se detectaron efectos aislados y de interacción de estas dos últimas variables sobre la producción de área foliar (cuadro 6). El modelo obtenido que relaciona el cambio de la producción de área foliar en función de la luz y el tamaño del individuo muestra una respuesta compleja (Figura 10). Las palmas que se ubican en sitios con bajos

porcentajes de apertura del dosel disminuyen su producción foliar a medida que aumentan en tamaño; y las palmas encontradas en sitios con los mayores valores de apertura del dosel aumentaron su producción foliar al aumentar su tamaño. Las palmas con pocas hojas disminuyeron su producción foliar a medida que aumenta el nivel de luz, mientras que, las palmas que poseían muchas hojas aumentaron su producción foliar a medida que aumentó el nivel de luz (Figura 11).

Cuadro 6. Resultados del análisis de covarianza para la longitud del raquis (cm) de las hojas nuevas producidas, y para la producción de área foliar (m²) en *C. ernesti-augustii* bajo tratamientos de defoliación recurrente.

Longitud del raquis					
Fuente de variación	g.l.	SC	MC	F	p
Tratamiento	4	360.878	90.219	6.413	< 0.0001
Sexo	1	509.762	509.761	36.234	< 0.00000001
# Hojas Iniciales	1	133.287	133.287	9.474	< 0.01
Residuales	197	2771.528	14.068		

Área foliar producida (m²)					
Fuente de variación	g.l.	SC	MC	F	p
Tratamiento	4	14076528	3519132	5.653	< 0.001
Sexo	1	36184409	36184409	58.124	0.0000000000
Apertura del dosel	1	11452326	11452326	18.396	< 0.0001
# Hojas Iniciales	1	19810202	19810202	31.821	< 0.0000001
Ap. D. * Hojas iniciales	1	17049427	17049427	27.387	< 0.000001
Residuales	206	128243421	622541		

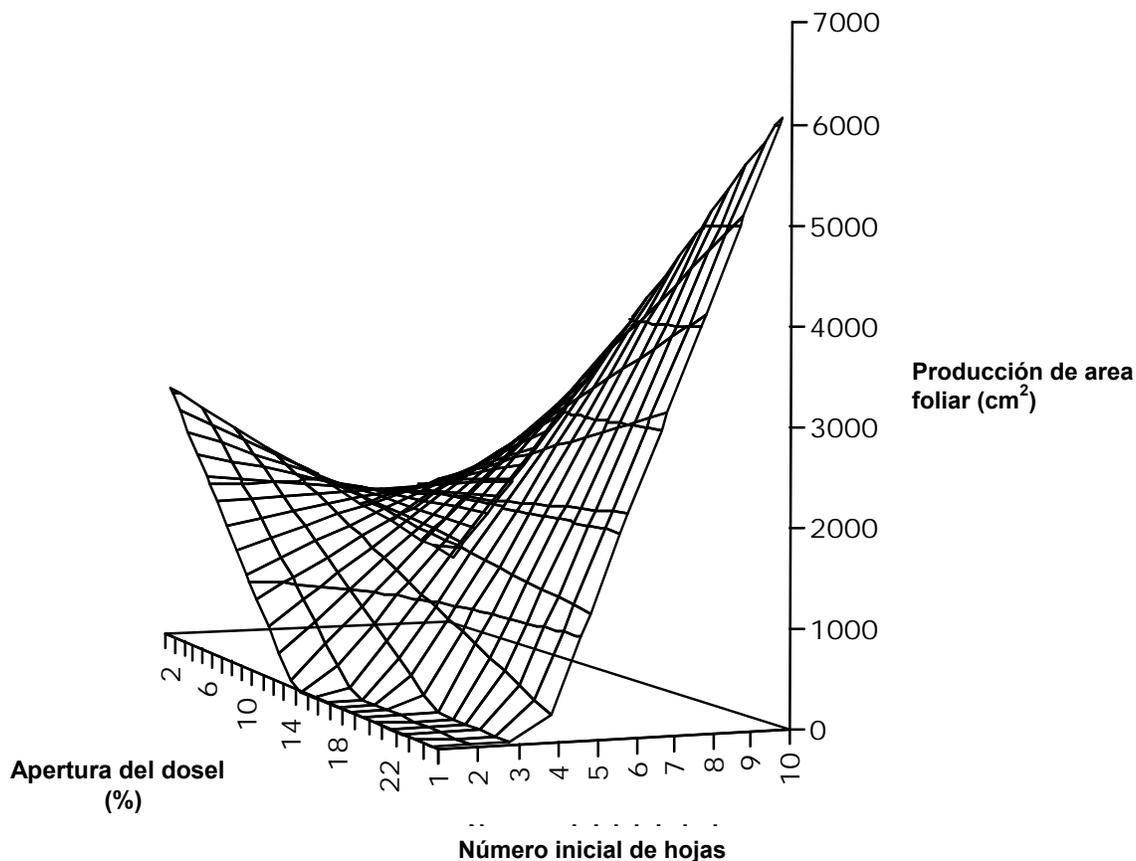


Figura 10. Superficie de respuesta de la producción de área foliar en los individuos de *C. ernesti-augustii* en función del número inicial de hojas y del porcentaje de apertura del dosel.

El efecto de la defoliación y del sexo sobre la probabilidad de reproducción no dependió de la apertura del dosel ni del tamaño de las palmas; sin embargo, estas últimas variables tuvieron un efecto interactivo significativo (cuadro 7). La Figura 11 muestra el modelo resultante de esta interacción. Puede notarse que cuando las palmas tuvieron un número muy bajo de hojas (una o dos) la probabilidad de reproducción aumentó linealmente con la apertura del dosel, pasando de cerca de 50% de palmas reproductivas al 100% cuando la apertura del dosel aumentó del 2 a más de 25%. A medida que la planta tiene más hojas el efecto de la luz disminuye, de modo que en palmas con 10 hojas en pie pueden alcanzar una probabilidad de reproducción del 100%, independientemente del nivel de luz.

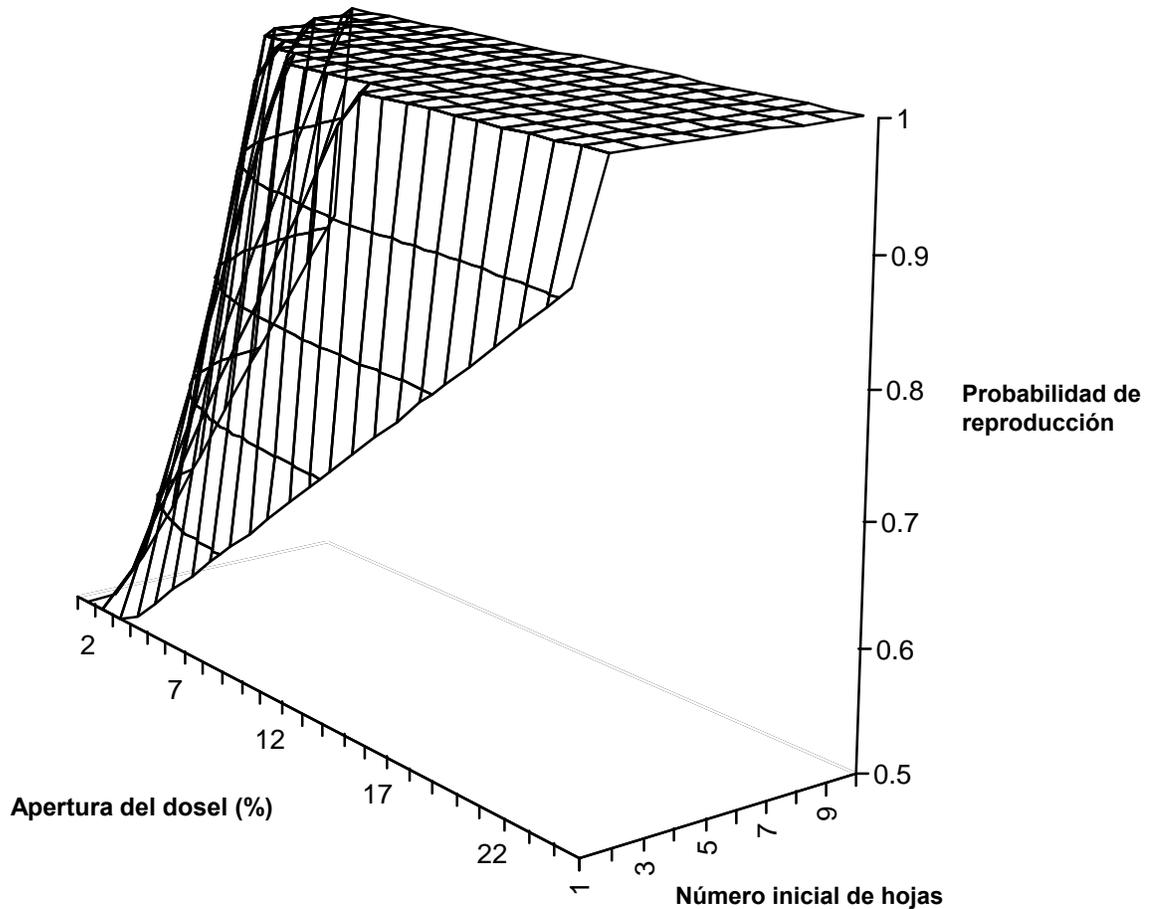


Figura 11. Superficie de respuesta de la probabilidad de reproducción en los individuos de *C. ernesti-augustii* en función del número de hojas iniciales por individuo y del porcentaje de apertura del dosel.

Cuadro 7. Resultados del análisis de devianza realizado para evaluar el efecto del tratamiento del defoliación, sexo, luz y tamaño individual sobre la probabilidad de reproducción y la producción de estructuras reproductivas en *C. ernesti-augustii*.

Probabilidad de reproducción				
Factor	g.l.	Devianza	r²	p
Tratamiento	4	27.0622	0.1008	< 0.0001
Sexo	1	43.3476	0.1614	< 0.0001
Ap. dosel * # Hojas iniciales	1	13.5727	0.0505	< 0.001
Error	215	184.4747		
Total	221	268.4572		

Producción de estructuras reproductivas				
Factor	g.l.	Devianza	r²	p
Tratamiento	4	72.1584	0.1308	< 0.0001
Sexo	1	59.6300	0.1081	< 0.0001
Ap. dosel	1	28.4780	0.0516	< 0.0001
# Hojas iniciales	1	43.9207	0.0796	< 0.0001
Error	212	347.5570		
Total	219	551.7440		

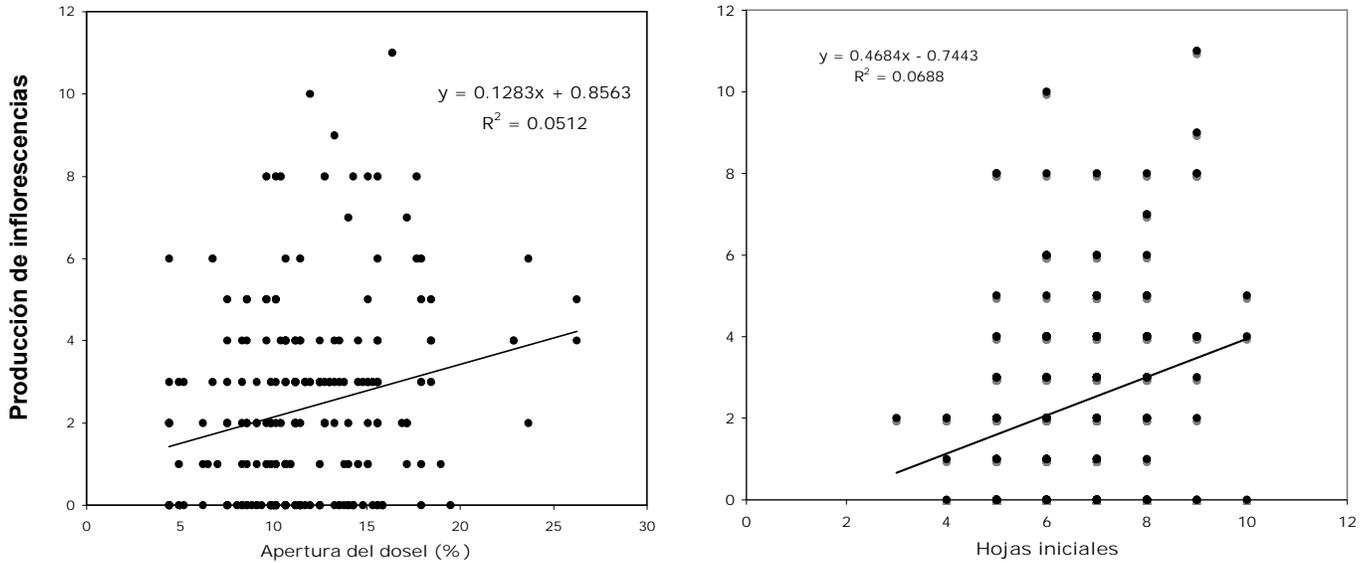


Figura 12. Producción de inflorescencias en los individuos de *C. ernesti-augustii* en función de la apertura del dosel (%) y del número total de hojas en pie al inicio del tratamiento. Las palmas estuvieron sujetas a diversos tratamientos de defoliación experimental sostenida, con una frecuencia de 6 meses, durante un período total de 20 meses. La variable de hojas iniciales se analizó con un error de Poisson.

La defoliación y el sexo tuvieron efectos significativos sobre la producción de estructuras reproductivas que fueron independientes de la apertura del dosel y del número inicial de hojas; estas dos últimas variables afectaron positivamente la producción de estructuras reproductivas sin tener efectos interactivos (cuadro 7). La apertura del dosel explicó un 5% de la variación observada en la variable de respuesta mientras que el tamaño de los individuos explicó un 7% adicional (Figura 12).

4. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Los resultados del presente estudio muestran que la cosecha de hojas recurrente cada seis meses, en un lapso de casi dos años, tiene un bajo impacto sobre el componente vegetativo pero un impacto negativo significativo sobre el componente reproductivo. La Figura 13 sintetiza los resultados obtenidos mostrando respuestas funcionales de las palmas masculinas y femeninas al aumentar el nivel defoliación.

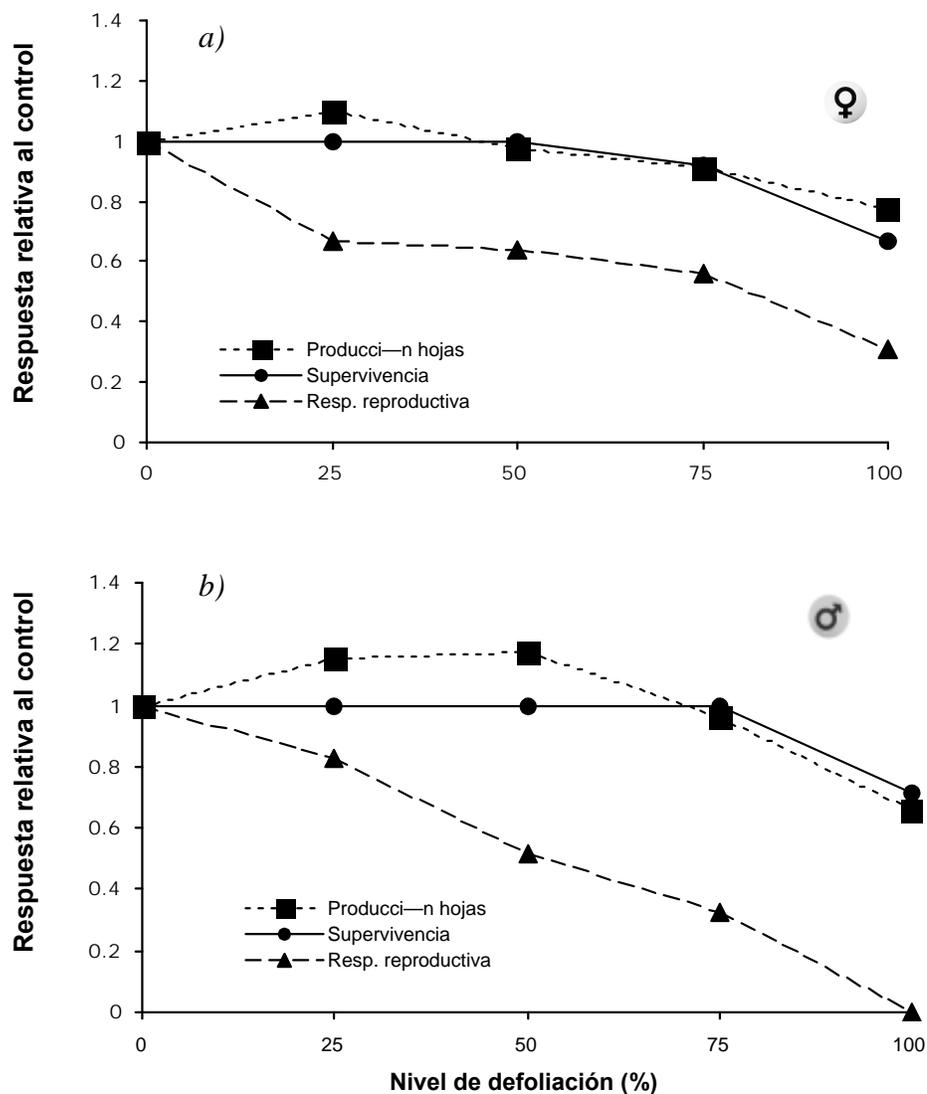


Figura 13. Respuestas de las tasas vitales de individuos de *C. ernesti-augustii* sometidos niveles crecientes de defoliación experimental recurrente, con una frecuencia de 6 meses. La duración total de los tratamientos fue de 20 meses. Los valores en el eje de ordenadas se muestran como porcentajes relativos al tratamiento de control; a) palmas femeninas y b) palmas masculinas. La función reproductiva (respuesta reproductivos) se refiere a la producción de estructuras reproductivas por individuo adulto.

Si consideramos que la explotación sustentable de un PFNM implicaría necesariamente el mantenimiento de las funciones vitales de los individuos a través del tiempo (sustentabilidad ecológica), claramente una defoliación recurrente del 100% no es sustentable. Aunque las palmas compensaron el número de hojas producidas, éstas no compensaron su área foliar; además, la aplicación de este nivel de cosecha obliteró la supervivencia de los individuos, redujo el tamaño de las hojas por debajo del tamaño comercial (longitud del raquis ≥ 25 cm, Holy-Porter 2004, Figura 5) y disminuyó severamente la capacidad reproductiva. Al considerar el porcentaje de palmas que produjeron hojas de tamaño comercial, se observó que esta proporción se redujo en un 50% en los individuos masculinos y en un 80% en los individuos femeninos (análisis no mostrados).

El nivel de defoliación sostenida del 75% tampoco es sustentable en términos ecológicos. A pesar de que bajo este tratamiento las palmas compensaron la producción foliar y prácticamente todas las palmas sobrevivieron hasta el final del experimento, las palmas no compensaron el área foliar, ni la longitud de las hojas ni la probabilidad de reproducción. En el caso de las palmas masculinas, la producción de estructuras reproductivas se redujo severamente. La proporción de palmas con hojas comercializables en este nivel de cosecha se redujo en un 35% en los individuos masculinos y 25% en individuos femeninos (análisis no mostrados).

Una cosecha sostenida que no supere el 50% podría ser considerada sustentable en los términos descritos previamente. En estos niveles de cosecha todas las palmas sobrevivieron, compensaron los atributos vegetativos y la probabilidad de reproducción. Sin embargo, aún en estos niveles de defoliación se redujo la producción de estructuras reproductivas, aunque esta reducción no fue severa como en los niveles de defoliación más elevados.

4.1 Componente vegetativo

La supervivencia se afectó de forma importante con el nivel más intenso de defoliación recurrente (100%), como se ha visto en otras especies de este mismo género (Endress *et al.* 2006). En *Chamedorea elegans* una defoliación del 100% aplicada cada seis meses disminuyó la supervivencia al 0% al primer año (Martínez-Ramos *et al.* en prep.). En el caso de otras palmas del sotobosque, como *Astrocaryum mexicanum* (Mendoza *et al.* 1987), se ha reportado que una única defoliación total no afectó la supervivencia de los adultos en el transcurso de los siguientes tres años. En el caso de las palmas clonales del sotobosque, su misma condición de agregación entre individuos les permite soportar defoliaciones intensas sin sufrir mortalidad (Chazdon 1991). Estos resultados sugieren la existencia de un almacenamiento de recursos que pueden ser reasignados para compensar los efectos de la defoliación pero que se agotan si recurrentemente se elimina toda el área fotosintética del individuo (ver más adelante).

La compensación del tejido fotosintético en *C. ernesti-augustii*, expresada como producción de hojas nuevas, se realizó de forma similar a la respuesta observada en *C. elegans* y *C. oblongata* (Anten y Ackerly 2001a; Valverde *et al.* 2006), en *C. tepejilote* (Oyama y Mendoza 1990), en *C. radicalis* (Endress *et al.* 2004), en el sentido de que en todos los niveles de defoliación se observó la capacidad de estas especies de compensar el número de hojas perdidas, e incluso sobre-compensar (i.e, producir más hojas que las palmas no defoliadas) como en el caso de *C. tepejilote*. En las palmas de *C. ernesti augustii* de los tratamientos ligeros e intermedios de defoliación también se observó una tendencia hacia la sobre-compensación de la producción de hojas, pero las diferencias entre estos niveles y el control no fueron significativas. En cuanto al número de hojas producidas, las palmas de los tratamientos intensos de cosecha (100%) compensaron completamente el efecto de la defoliación. Esta variable vegetativa se relacionaría con las reservas de carbohidratos de una forma similar a la variable de supervivencia.

La longitud promedio de las hojas nuevas y la estimación del área foliar producida en los diferentes tratamientos de defoliación reflejarían de forma más precisa la capacidad compensatoria de *C. ernesti-augustii*. La longitud total de la hoja y la longitud del raquis presentaron una disminución significativa en los niveles más intensos de cosecha ($\geq 75\%$), este último parámetro se utilizó para estimar el área foliar. Los resultados muestran que el proceso compensatorio es totalmente eficiente sólo en las palmas de los tratamientos sometidos a defoliación ligera (25%) e intermedia (50%), mientras que en los niveles más intensos las palmas no fueron capaces de compensar la totalidad del área perdida. Existe un dimorfismo sexual que genera una diferencia en el vigor en los individuos, y que se expresa como una capacidad diferencial de las palmas masculinas de producir más hojas y de mayor tamaño. La variación de este carácter vegetativo podría ser un aspecto que a considerar en el diseño de planes de manejo de esta especie, como por ejemplo, instruir a los xateros a diferenciar las palmas de acuerdo a su género y persuadirlos de tener un criterio de cosecha más conservador (dejar más hojas en pie) con las palmas femeninas.

La reducción de la longitud total de la hoja tiene implicaciones directas sobre la explotación del recurso, porque uno de los criterios que determinan el precio de cada hoja es el tamaño (obs. pers.). Un aspecto que sería interesante explorar es la disponibilidad de hojas de calidad comercial (raquis ≥ 25 cm) en las poblaciones explotadas de esta palma, de forma tal que pudieran ajustarse las intensidades de cosecha en función de este parámetro. La reducción del tamaño de las hojas como respuesta a la defoliación, se ha observado en varias especies de palmas de interés económico como en *Livistona rotundifolia* (O'Brien y Kinnaird 1996), en *Chamaedorea radicalis* (Endress *et al.* 2006), en *Neodypsis decaryi* (Ratsirarson *et al.* 1996) y en *Geonoma deversa* (Zuidema y Werger 2000).

4.2 Componente reproductivo

La respuesta reproductiva de palmas de *C. ernesti-augustii* sometidas a defoliación presenta un patrón muy distinto al reportado comúnmente en la literatura (véase la revisión de Obeso 1993, 2002), cuando existen diferencias en la magnitud de la respuesta reproductiva, son mayoría absoluta los casos en los que los individuos masculinos superan a los femeninos (Obeso 2002). En el caso de *C. ernesti-augustii* se observó una respuesta más vigorosa en las palmas femeninas, tanto en los tratamientos de control como en las distintas intensidades de cosecha, con un comportamiento muy distinto al observado, por ejemplo, en *C. elegans* y *C. oblongata* (Martínez-Ramos *et al.* en prep.), incluso en *C. tepejilote* (Oyama 1990) en donde no se aplicaron tratamientos de defoliación pero que puede servir como comparación con las plantas del tratamiento de control de *C. ernesti-augustii*. En el caso de *C. ernesti-augustii* los individuos masculinos fueron más sensibles a la defoliación y presentaron una disminución más drástica tanto en la probabilidad de reproducción como en la producción de estructuras reproductivas, comparados con las palmas femeninas. Este tipo de respuesta podría asociarse con la respuesta sobre-compensatoria que presentaron en rasgos vegetativos, en los cuales, al parecer asignaron la mayor cantidad de recursos. También sería interesante evaluar el esfuerzo reproductivo de las palmas masculinas en la floración, y específicamente en la producción de polen, ya que éstos producen mucho más flores/inflorescencia que las palmas femeninas (obs. pers.).

La disminución de la expresión reproductiva en los tratamientos de defoliación de las palmas femeninas y masculinas (expresada como una disminución de la producción de estructuras reproductivas) se originó a partir de la reducción de la probabilidad de reproducción más que de la reducción de la producción de inflorescencias por individuo. Si se compara la producción de estructuras reproductivas excluyendo a las palmas no reproductivas, no se encuentran diferencias significativas. Esta respuesta concuerda con la caracterización de los niveles de sensibilidad de los caracteres reproductivos en plantas (Reekie y Bazzaz 2005).

En el caso *C. ernesti-augustii*, la probabilidad de reproducción de los individuos sería un carácter más variable que el número de inflorescencias producidas. Al parecer, las palmas requieren alcanzar un umbral de recursos almacenados mínimo para desarrollar un evento reproductivo, una vez que se alcanza este umbral las palmas podrían tener un esfuerzo reproductivo constante (Cunningham 1997). Esta condición se ha observado en *Calyptrogyne ghiesbreghtiana* (Cunningham 1997), especie en la cual el número de estructuras reproductivas producidas resultó un carácter relativamente constante a través del tiempo, en donde los individuos más vigorosos mantuvieron tal condición en distintos años. La producción de frutos en el presente estudio no presentó diferencias entre tratamientos. Estas observaciones indican que la respuesta reproductiva de *C. ernesti-augustii* se reguló a través de la probabilidad de reproducción.

4.3 Compensación de las tasas vitales

En términos generales, la respuesta funcional a la defoliación de *C. ernesti-augustii* sugirió la existencia de una disyuntiva (*trade off*) funcional entre el componente vegetativo y el reproductivo; en las palmas de todos los tratamientos se observó un proceso compensatorio que favoreció la reposición del tejido foliar sobre la reproducción. Esta respuesta es consecuente con los estudios que asocian este comportamiento a especies de larga vida (Obeso 1993). El abatimiento progresivo de la respuesta reproductiva se observó de forma similar tanto en las palmas femeninas como en las masculinas.

En especies de vida larga del sotobosque la reproducción se asocia a la existencia niveles mínimos de reservas en el individuo (Marquis *et al.* 1997, Kobe 1997, Ehrlén y van Groenendael 2001). Tales reservas de carbohidratos determinan la producción de estructuras reproductivas; y en este sentido, si los mecanismos compensatorios (mayor disponibilidad de luz en las hojas remanentes, aumento de tasas fotosintéticas, reasignación de recursos y movilización de reservas) se abocan a la reposición del tejido foliar, entonces los individuos reducirían el esfuerzo reproductivo hasta que

repusieran los niveles óptimos de reservas para desencadenar nuevamente los eventos reproductivos. En *Calyptrogyne ghiesbreghtiana* (Cunningham 1997), palma del sotobosque, se observó que la cantidad de carbohidratos no estructurales presentes en el tallo recuperaron sus niveles basales poco tiempo después de un evento de defoliación. Los individuos priorizaron la reposición de las reservas sobre la expresión reproductiva en esta palma. La disminución progresiva de la respuesta reproductiva en *C. ernesti-augustii* desde los primeros niveles de defoliación, sugiere que en estas palmas pudo haber ocurrido una respuesta similar.

4.4 Relación de la defoliación con la condición lumínica y el tamaño de los individuos.

La condición lumínica en la que se encuentra una palma del sotobosque determina de forma significativa su respuesta funcional; por ejemplo, Anten y Ackerly (2001a) encontraron en *C. elegans* que sólo compensó adecuadamente el área foliar cosechada cuando estuvo expuesta a altas intensidades lumínicas. En *C. ernesti-augustii* la cantidad de luz que recibieron las palmas individuales determinó significativamente la respuesta del componente vegetativo y del reproductivo, como la producción de hojas nuevas, el área foliar producida, la probabilidad de reproducción y la producción de estructuras reproductivas. La correlación positiva entre la luz y el componente vegetativo se ha documentado en varias palmas del sotobosque como en *G. macrostachys* (Svenning 2002; Svenning y Macía 2002), en *G. orbignyana* (Rodríguez-Burítica *et al.* 2005), en *G. brevispatha* (Souza y Martins 2006), en *C. hooperiana* (Ramírez-Ramírez 2006), en *C. ghiesbreghtiana* (Cunningham 1997), en *C. elegans* y *C. oblongata* (Anten y Ackerly 2001; Anten *et al.* 2003); aunque De Steven (1987) no lo reporta para *G. cuneata* y *Chamaedorea wendlandiana*.

El tamaño del individuo (asumido como el número de hojas en pie al inicio del tratamiento) también fue un factor que determinó la respuesta del componente vegetativo y del reproductivo de esta especie: producción de hojas, la longitud del raquis de las hojas nuevas, el área foliar producida, la

probabilidad de reproducción y la producción de estructuras reproductivas. La longitud del tallo, por otra parte, no tuvo ningún efecto significativo en la respuesta de las tasas funcionales de *C. ernesti-augustii*. La influencia sobre el aspecto vegetativo se ha documentado en otras palmas del sotobosque y del dosel como: *Calypstrogyne ghiesbreghtiana* (Cunningham 1997), *C. elegans* (Valverde *et al.* 2006), *Neodypsis decaryi* (Ratsirarson *et al.* 1996), *Prestoea montana* (Lugo y Rivera-Batlle 1987) y *Oenocarpus mapora* (De Steven 1989). De Steven (1987) no encontró esta respuesta en dos especies del sotobosque (*Geonoma cuneata* y *Chamaedorea wendlandiana*).

El análisis de la interacción entre la apertura del dosel y el tamaño de las palmas dentro del GLM, mostró patrones de respuesta muy interesantes en *C. ernesti-augustii*. La predicción de una disminución de la producción de área foliar total en una palma que posea muchas hojas y que se encuentre en condiciones lumínicas bajas (Figura 11), podría explicarse por el hecho de que un individuo de grandes dimensiones no podría asignar recursos suficientes para generar una ganancia de biomasa, por el gasto de carbono que implicaría su propia función respiratoria. En el caso contrario, el de palmas con muy pocas hojas y ubicadas en condiciones lumínicas muy altas, en las cuales se que disminuya su producción de área foliar, el patrón podría explicarse por la pérdida excesiva de agua, que le provocarían las altas tasas de evapotranspiración que implican tales condiciones. Por lo tanto, las mejores alternativas para generar una ganancia de área foliar serían aquellas en las que un individuo con un número de hojas medio o alto se encontrara sujeto a condiciones de alta disponibilidad lumínica; o por el contrario, también se podría generar una ganancia de área foliar en individuos con pocas hojas que estuvieran ubicados en zonas del sotobosque con niveles bajos de radiación lumínica.

La probabilidad de reproducción de una palma se explicó en el GLM a través de la interacción de los mismos factores mencionados para la producción de área foliar: el número inicial de hojas (considerado como el tamaño del individuo) y la apertura del dosel. En este caso, el modelo predice una respuesta reproductiva determinada de forma importante por el número inicial de hojas. En

aquellas palmas que poseen un número de hojas en pie mediano o alto, la probabilidad de reproducirse es alta aún en bajas condiciones lumínicas, y que pequeños incrementos en la disponibilidad de luz provocan que la probabilidad de reproducirse aumente drásticamente. Esta predicción concuerda con el papel determinante que tienen las reservas de carbohidratos en la producción de inflorescencias, especialmente en palmas del sotobosque (Marquis *et al.* 1997; Chazdon 1991, Anten y Ackerly 2001a). Las palmas con pocas hojas en pie y sujetas a condiciones lumínicas bajas, aumentan su probabilidad de reproducción de forma lineal ante incrementos en la disponibilidad de luz; quizá debido a que los fotosintatos son asignados preferentemente al crecimiento y a la formación de reservas de carbohidratos.

4.5 Aspectos relacionados al manejo de palmas del género *Chamaedorea*.

Los resultados de los distintos tratamientos de defoliación sugieren que los regímenes de cosecha que podrían proponerse para lograr la sustentabilidad de las palmas de *C. ernesti-augustii* no deben rebasar las intensidades medias de cosecha por individuo; sin embargo, estos resultados sólo reflejan la respuesta en el nivel funcional de la especie, por lo que debe explorarse la dinámica poblacional de esta especie sujeta a distintos niveles de defoliación, y así determinar la viabilidad de las poblaciones bajo explotación.

Uno de los principios que deben implementarse en las prácticas de extracción de hojas de palmas de sotobosque es el cambio del modelo de extracción: la cosecha a destajo, en el cual se favorece la explotación del recurso por volumen y no por la calidad del producto (Endress *et al.* 2004; Bridgewater *et al.* 2006). Porter-Morgan (2004) menciona que los porcentajes de hojas desechadas de *Chamaedorea* spp. en los centros de colecta en el Petén guatemalteco se mantenían en niveles similares a los reportados por Heinzmann y Reining (1992) en esa misma región, en la cual se llega a desechar del 45% al 65% de las hojas recolectadas debido a que no cumplen con la calidad suficiente para su

comercialización. En la región de la Huasteca Potosina (México) Endress *et al.* (2004) documentaron que el 25% de las hojas se desechan en los centros de recolección locales. Un principio sencillo que se podría sugerir a los cosechadores sería que restringieran la cosecha de hojas únicamente a aquellas hojas que cumplan con las medidas mínimas para su venta adecuada (longitud total de la hoja y longitud del raquis).

La implementación de estrategias de cosecha sustentable de hojas debe de considerar la exploración de modelos novedosos de comercialización, como la certificación de la cosecha y el establecimiento de relaciones comerciales con compradores comprometidos con la sustentabilidad. Existen ejemplos de este tipo de relaciones comerciales entre algunas iglesias norteamericanas y comunidades de Chiapas y Guatemala, las cuales poseen plantaciones de palma “xate” en bosques tropicales secundarios (CEC 2002; Current 2005).

Un aspecto importante que es relevante para la investigación científica relacionada con el manejo de PFSM's, es la exploración experimental de los regímenes de manejo que se practican cotidianamente. Endress *et al.* (2006) con *C. radicalis* y Ramírez-Ramírez (2006) con *C. hooperiana*, diseñaron sus metodologías experimentales con base en las prácticas de cosecha utilizadas por los xateros locales, lo cual les permitió analizar de forma más directa la viabilidad de los niveles actuales de cosecha y los escenarios posibles para una utilización sustentable del recurso.

El aprovechamiento sustentable de un recurso tiene implicaciones en el ámbito social y el ámbito económico de las comunidades humanas que dependen de la utilización de las hojas de palma “xate”, ya que una explotación inmoderada puede llevar a las poblaciones naturales de palmas a la extinción local, lo que a su vez, ocasionaría la pérdida de un medio de sustento muy importante y que obligaría a los individuos de estas comunidades a buscar otras alternativas productivas o a ver reducido su ingreso económico.

5. Bibliografía

- Anten, N., Ackerly, D. 2001a. Canopy-level photosynthetic compensation after defoliation in a tropical understorey palm. *Functional Ecology* 15: 252-262.
- Anten, N., Ackerly, D. 2001b. A new method of growth analysis for plants that experience periodic losses of leaf mass. *Functional Ecology* 15: 25-28.
- Anten, N., Ackerly, D. & Martínez-Ramos, M. 2003. Compensatory growth in a tropical understorey palm subjected to repeated defoliation. *Ecology*. In Press.
- Ataroff, M. & Schwarzkopf, T. 1992. Leaf production, reproductive patterns, field germination and seedling survival in *Chamaedorea bartlingiana*, a dioecious understorey palm. *Oecologia* 92: 250-256.
- Bazzaz, F. & Grace, J. 1997. *Plant resource allocation*. Academic Press.
- Berry, E.J., Gorchov, D.L. 2004. Reproductive biology of the dioecious understorey palm *Chamaedorea radicalis* in a Mexican cloud forest: pollination vector, flowering phenology and female fecundity. *J. Trop. Ecol.* 20, 369-376
- Borgtoft Pedersen, H. 1996. Production and harvest of fibers from *Aphandra natalia* (Palmae) in Ecuador. *For. Ecol. Manag.* 80, 155-161
- Bowers, D. & Stamp, N. 1993. Effects of plant age, genotype and herbivory on *Plantago* performance and chemistry. *Ecology* 74 (6): 1778-1791.
- Bridgewater, S.G., Pickles, P., Garwood, N.C., Penn, M., Bateman, R.M., Porter-Morgan, H. Wicks, N., Bol, N. 2006. *Chamaedorea* (Xaté) in the Greater Maya Mountains and the Chiquibul Forest Reserve, Belize: An Economic Assessment of a Non-Timber Forest Product *Econ. Bot.* 60(3), 265-283
- CEC 2002. In Search of a Sustainable Palm Market in North America. Commission for Environmental Cooperation of North America. Reporte consultado en la red durante marzo 2007 en: www.cec.org/files/PDF/ECONOMY/PALM-09-02-e.pdf
- Crawley, M. 1983. *Herbivory: The dynamics of animal-plant interactions*. Blackwell Scientific Publications. Cambridge
- Current, D. 2005. Developing an Eco-palm market in North America: A pilot project with churches. Consultado en diciembre 2007 en: www.cec.org/files/pdf/ECONOMY/PALM-Develop-Eco-PalmMarket_en.pdf
- Chazdon R. L. 1986. Light variation and carbon gain in rain forest understorey palms. *J. Ecol.* 74, 995–1012.
- Chazdon, R. 1991. Effects of leaf and ramet removal on growth and reproduction of *Geonoma congesta*, a clonal understorey palm. *J. Ecol.* 79 (4): 1137-1146.
- Coley, P.D., Bryant, J.P., Chapin, F.S. III 1985. Resource availability and plant anti-herbivore defense. *Science* 230: 89589
- Cunningham, S.A. 1997. The effect of light environment, leaf area, and stored carbohydrates on inflorescence production by a rain forest understorey palm. *Oecologia* 111, 36-44
- Dalrymple, N, Fisher, J. 1994. The Relationship Between the Number of Expanded and Developing Leaves in

Shoot Apices of Palms. *Am. J. Bot.* 81(12), 1576-1581

De Steven, D, Windsor, D, Putz, F, de Leon, B. 1987. Vegetative and Reproductive Phenologies of a Palm Assemblage in Panama. *Biotropica* 19(4), 342-356

De Steven, D. 1989. Genet and Ramet Demography of *Oenocarpus Mapora* SSP. *Mapora*, a Clonal Palm of Panamanian Tropical Moist Forest. *J. Ecol.* 77(2), 579-596

del-Val, E. y M.J. Crawley. 2005. Are grazing increaser species better tolerators than decreasers?: An experimental assessment of defoliation tolerance in eight British grassland species. *J. Ecol.* 93:1005-1016

Endress, B.A, Gorchoy, D.L. y Peterson, M.B. 2004. Harvest of the palm *Chamaedorea radicalis*, its effects on leaf production, and implications for sustainable management. *Conservation Biology.* 8(3):822-830.

Endress, B.A., Gorchoy D.L., Berry, E.J. 2006. Sustainability of a non-timber product: Effects of alternative leaf harvest practices over 6 years on yield and demography of the palm *Chamaedorea radicalis*. *Forest & Ecology Management* 234, 181-191

Erlhén, J. 1995. Demography of the perennial herb *Lathyrus vernus*. I. Herbivory and individual performance. *J. Ecol.* 83 (2): 287-295.

Erlhén, J. van Groenendael, J. 2001. Storage and delayed costs of reproduction in the understory perennial *Lathyrus vernus*. *J. Ecol.* 89, 237-246

Gadd, M., Young, T., Palmer, T. 2001. Effects of simulated shoot and leaf herbivory on vegetative growth and plant defense in *Acacia drepanolobium*. *Oikos* 92 (3): 515-521.

Gold, G., Caldwell, M. 1990. The effects of the spatial pattern of defoliation on regrowth of a tussock grass. III. Photosynthesis, canopy structure and light interception. *Oecologia* 82: 12-17.

Harms, D.A., Mattson, W.J. 1992. The dilemma of plants to grow or to defend? *Q. Rev. Biol.* 67: 283-335.

Henderson, A., Galeano, G. & Bernal, R. 1995. *Field guide to the palms of the Americas*. Princeton University Press, Princeton.

Hilbert, W., Swift, D., Detling, J. y Dyer, M. 1981. Relative growth rates and the grazing optimizations hypothesis. *Oecologia* 51: 14-18.

Hodel, D. 1992. *Chamaedorea palms. The species and their cultivation*. Allen Press. Kansas.

Honkanen, T., Haukioja, E. & Kitunen, V. 1999. Responses of *Pinus silvestris* branches to simulated herbivory are modified by tree sink/source dynamics and by external resources. *Func. Ecol.* 13:126-140.

Jones, F.A., Gorchoy, D.L. 2000. Patterns of Abundance and Human Use of the Vulnerable Understory Palm, *Chamaedorea radicalis* (Arecaceae), in a Montane Cloud Forest, Tamaulipas, Mexico. *Southwest. Nat.* 45(4): 421-430

Kahn, F. 1988. Ecology of economically important palms in Peruvian Amazonia. *Advances in Economic Botany* 6, 42-49.

Kobe, R.K. 1997. Carbohydrate allocation to storage as a basis of interspecific variation in sapling survivorship and regrowth. *Oikos* 80(2), 226-233.

- Lemmon, P. E. 1956. A spherical densiometer for estimating forest overstorey density. *Forest Science* 2(4) pp 314-320
- López-Toledo, L. 2003. Recuperación funcional y demográfica post-defoliación en plantas. El caso de palmas xate (*Chamaedorea elegans* y *C. oblongata*). Tesis de Maestría. Instituto de Ecología. UNAM. México, D.F.
- Lugo, A., Rivera-Batlle, C.T. 1987. Leaf Production, Growth Rate, and Age of the Palm *Prestoea montana* in the Luquillo Experimental Forest, Puerto Rico. *J. Trop. Ecol.* 3(2), 151-161
- Marquis, R.J., Newell, E.A., Villegas, C. 1997. Non-structural carbohydrate accumulation and use in an understorey rain-forest shrub and relevance for the impact of herbivory. *Func. Ecol.* 11, 636-643
- Martínez-Ramos, M., Álvarez-Buylla, E., Sarukhán, J., Piñero, D. 1988. Treefall age determination and gap dynamics in a tropical forest. *J. Ecol.* 76, 700-716
- Martínez-Ramos, M., Anten, N. & Ackerly, D. Defoliation and “El Niño effects” on population dynamics of understory tropical rain forest palms: a prospective and retrospective analysis. In preparation for *Ecology*.
- McKean, S.G. 2003. Toward sustainable use of palm leaves by a rural Community in kwazulu-natal, south africa. *Econ. Bot.* 57(1), 65-72
- McPherson, K. & Williams, K. 1998. The role of carbohydrate reserves in growth, resilience and persistence of cabbage palm seedlings (*Sabal palmeto*). *Oecologia* 117: 460-468.
- Meave del Castillo, J. 1990. Estructura y composición de la selva alta perennifolia de los alrededores de Bonampak. Instituto Nacional de Antropología e Historia y CONACULTA, México, D.F.
- Mendoza, A., Piñero, D., Sarukhán, J. 1987. Effects on experimental defoliation on growth, reproduction and survival of *Astrocaryum mexicanum*. *J. Ecol.* 75: 545-554.
- Mendoza A., Franco M. 1998. Sexual reproduction and clonal growth in *Reinhardtia gracilis* (Palmae), an understorey tropical palm. *Am. J. Bot.* 85(4) 521-527
- Obeso, J.R. 1993. Does defoliation affects reproductive output in herbaceous perennials and woody plants in different ways?. *Func. Ecol.* 7(2) 150-155
- Obeso, J. R. 1998. Effects of defoliation and girdling on fruit production in *Ilex aquifolium*. *Func. Ecol.* 12, 486-491
- O’Bryen, T.G., Kinnaird, M.F. 1996. Effects of harvest on leaf development of the asian palm *Livistona rotundifolia*. *Cons. Biol.* 10(1), 53-58
- Olmsted, I. & Alvarez-Buylla, E. 1995. Sustainable harvesting of tropical trees: demography an matrix models of two palm species in Mexico. *Ecol. App.* 5: 484-500.
- Otero-Arnaiz, A., Oyama, K. 2001. Reproductive phenology, seed-set and pollination in *Chamaedorea alternans*, an understorey dioecious palm in a rain forest in Mexico. *J. Trop. Ecol.* 17, 745-754
- Oyama, K., Dirzo, R. 1988. Biomass allocation in a dioecious tropical palm *Chamaedorea tepejilote* and its life history consequences. *Plant Species Biology* 3(1), 27-33
- Oyama, K. 1990. Variation in growth and reproduction in the neotropical dioecious palm *Chamaedorea tepejilote*. *J. Ecol.* 78(3) 648-663

- Oyama, K., Mendoza, A. 1990. Effects of defoliation on growth, reproduction, and survival of a neotropical dioecious palm, *Chamaedorea tepejilote*. *Biotropica* 22: 119-123.
- Parkwatch. 2000. Lacantun Biosphere Reserve. <http://www.parkswatch.org/parkprofile.php?l=eng>
Consultada en diciembre del 2007.
- Pennington T.D., Sarukhán, J. 1998. *Árboles tropicales de México. Manual para la identificación de las principales especies*. UNAM, Fondo de Cultura Económica. México.
- Piñero, D., Sarukhán, J. 1982. Reproductive Behaviour and Its Individual Variability in a Tropical Palm, *Astrocaryum Mexicanum*. *J. Ecol.* 70(2), 461-472
- Pfab, M. & Witkowski, E. 1999. Contrasting effects of herbivory on plant size and reproductive performance in two populations of the critically endangered species, *Euphorbia clivicola*. *Pl. Ecol.* 145: 317-325.
- Porter-Morgan, H. 2004. Toward the sustainable use of xate palms in Belize (*Chamaedorea* spp.): The effects of defoliation on leaf growth and reproduction. The Darwin Initiative Report.
- Ramírez-Ramírez, F. 2006. La palma mayán (*Chamaedorea hooperiana* Hodel): situación actual y evaluación de los efectos de la cosecha en la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas, Veracruz. Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas (Biología Ambiental). UNAM, México.
- Ratsirarson, J., Silander, J., Richard, A. 1996. Conservation and management of a threatened Madagascar palm species, *Neodypsis decaryi*, Jumelle. *Cons. Biol.* 10 (1): 40-52.
- Reekie E.G., Bazzaz, F.A. 2005. *Reproductive allocation in plants*. Academic Press. Stanford, CA.
- Rodríguez-Buriticá, S., Orjuela, M.A., Galeano, G. 2005. Demography and life history of *Geonoma orbignyana*: An understory palm used as foliage in Colombia. *For. Ecol. Manag.* 211, 329-340
- Schierenbeck, K. Mack, R. & Sharitz, R. 1994. Effects of herbivory on growth and biomass allocation in native and introduced species of *Lonicera*. *Ecology* 75 (6): 1661-1672.
- Schlichting, C.D. & Delesalle, A. 1997. Stressing the differences between male and female functions in hermaphroditic plants. *Tree* 12 (2): 51-52.
- Silva-Matos D.M. 2000. Herbivore and plant demography: a case study in a fragment of semi-deciduous forest in Brazil. *J. Trop. Ecol.* 16:159-165
- Souza, A., Martins, F. 2006. Demography of the clonal palm *Geonoma brevispatha* in a Neotropical swamp forest. *Aus. Ecol.* 31, 869-881
- Strauss, S. & Agrawal, A. 1999. The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory. *Tree* 14 (5):179-185.
- Svenning, J.C. 2002. Crown illumination limits the population growth rate of a neotropical understory palm (*Geoma macrostachys*, Aracaceae). *Pl. Ecol.* 159:185-199.
- Svenning, J. y Macía, M. 2002. Harvesting of *Geonoma macrostachys* Mart. leaves for thatch: an exploration of sustainability. *For. Ecol. Manag.* 167: 251-262.
- Ticktin, T., Nantel, P., Ramírez, F., Johns, T. 2003. Effects of variation on harvest limits for nontimber forest species in Mexico. *Cons. Biol.* 16(3) 691-705

- Ticktin, T. 2004 The ecological consequences of harvesting non-timber forest products. *J. App. Biol.* 41:11-21.
- Valverde T., Hernández-Apolinar M., Mendoza-Amaro S. (2006) Effects of leaf harvesting on the demography of the tropical palm *Chamaedorea elegans* in South-eastern Mexico. *J. Sust. For.* 23(1).
- Zuidema, P. y Werger, M. 2000. Impact of artificial defoliation on ramet and genet demography in a neotropical understorey palm. In: Zuidema, P. (Author). Demography of exploited tree species in the Amazon Bolivian. PhD Thesis. University of Wageningen-Netherlands. pp: 109-132