

Resumen

Durante la defoliación las plantas pierden tejido foliar que pueden compensar mediante la alteración de procesos relacionados con la fotosíntesis y/o con los patrones de asignación de recursos. Esta compensación puede reflejarse en i) un aumento post-defoliación del área foliar (sobre-compensación), ii) disminución del área foliar (sub-compensación), ó iii) producción de área foliar equivalente a la perdida por defoliación (compensación completa).

Estos mecanismos de compensación ocurren en el corto plazo. Especialmente, los de naturaleza fisiológica se disparan inmediatamente después de la defoliación. Estos mecanismos tienen límites, ya que existen umbrales de defoliación que las plantas no soportan, por lo que llegan a sufrir efectos negativos a nivel funcional, lo que puede reflejarse sobre el nivel demográfico. Así, los efectos negativos de la defoliación pueden manifestarse sobre la sobrevivencia, el crecimiento, la fecundidad y sobre la tasa de crecimiento de la población (λ). Diferentes estudios han descrito estos efectos, pero no se ha evaluado la capacidad de recuperación de plantas sujetas a defoliación sostenida. Por lo que, el presente estudio, representa uno de los primeros acercamientos en la descripción del proceso de recuperación funcional y de la dinámica de poblaciones de plantas sometidas a diferentes intensidades y eventos frecuentes de defoliación. En especial se contestaron las siguientes preguntas: ¿Cuál es la intensidad de defoliación por encima de la cuál las plantas no son capaces de recuperarse? Si se recuperan, ¿cuál es el tiempo requerido para que ocurra la recuperación? ¿Pueden las plantas defoliadas recuperar la condición funcional y demográfica de plantas no defoliadas?.

Estas preguntas se abordaron con un sistema experimental previamente establecido (Anten, N., Ackerly, D. & Martínez-Ramos, M. 1997-2000), en el que se aplicaron semestralmente diferentes intensidades (0, 33, 50, 66 y 100%) de corte hojas a poblaciones de palmas de las especies *Chamaedorea elegans* y *C. oblongata* en la selva húmeda de Chajul, Chiapas. Estas palmas, popularmente conocidas como palmas “xate”, son económicamente importantes por el valor de sus hojas y frutos para fines ornamentales, floriculturales y hortícolas. En los estudios anteriores de este proyecto se han evaluado los efectos inmediatos al nivel funcional (Anten & Ackerly 2001a, Anten & Ackerly 2001b, Anten *et al.* 2003) y demográfico (Martínez-Ramos *et al.* en prep.) que la defoliación provoca durante el periodo de cosecha de hojas (2-3 años). La presente tesis se concentra en analizar el proceso de recuperación de las palmas de las poblaciones experimentales una vez que se detuvo la defoliación en Marzo de 2000. Este análisis cubrió un lapso de dos años. Globalmente, se espera que estos estudios contribuyan con información ecológica útil para el manejo racional de estas especies.

Para el nivel funcional se evaluaron dos tipos de atributos: i) los relacionados con el área foliar (no. total de hojas, producción y tamaño de hojas, y área foliar nueva y total) y los relacionados con la reproducción (probabilidad de reproducción, producción de inflorescencias, infrutescencias y frutos, y la proporción inflorescencia/infrutescencia). Para el nivel demográfico se evaluó la sobrevivencia, crecimiento y fecundidad. Además se emplearon modelos matriciales de proyección lineal, para evaluar los efectos post-defoliación sobre la tasa finita de crecimiento de las poblaciones (λ) y sobre la importancia relativa de los estadios para el crecimiento de la población.

En general en ambas especies, la recuperación de atributos relacionados con el área foliar fue mayor que la de atributos reproductivos. La recuperación fue total después

de dos años en el tratamiento de defoliación del 33% pero no en los niveles mayores. La recuperación en atributos reproductivos dependió de la identidad sexual ya que palmas masculinas defoliadas a cualquier nivel presentaron un rendimiento semejante a las palmas control (0%), desde el primer año post-defoliación. Por el contrario, las palmas femeninas defoliadas mostraron un rendimiento reproductivo menor, aún después de dos años post-defoliación. La recuperación de *C. oblongata* fue más rápida que la de *C. elegans*, ya que desde el primer año post-defoliación recuperó la mayoría de los atributos. Este patrón puede deberse a que las poblaciones de *C. oblongata* se defoliaron en cuatro ocasiones, mientras que las de *C. elegans* en seis ocasiones. Las palmas defoliadas a 100% en ambas especies murieron en su mayoría desde inicios de este estudio, por lo que fueron excluidas de los análisis.

Dos años después de la última defoliación, las poblaciones de *C. elegans* bajo defoliación (33, 50 y 66%) mostraron un valor de λ significativamente menor que la población control, aunque $\lambda > 1$. *C. oblongata* presentó una tendencia similar, a excepción que la población defoliada al 33% si recuperó el crecimiento poblacional, siendo similar al de la población control. La defoliación también afectó el patrón de elasticidad en las dos especies y aún dos años después de haber detenido la defoliación las poblaciones tienen un patrón diferente a la población control.

A partir de los resultados obtenidos en este y en los estudios previos del proyecto general, se podrán realizar simulaciones en donde se incluyan las intensidades de cosecha, tiempo de descanso, porcentajes de población en cosecha y diferentes aspectos con la finalidad de contribuir con información ecológica que pueda ser utilizada para el establecimiento de un programa de manejo que permita un uso racional de estas dos especies de palma.

Introducción General

La destrucción de los ecosistemas tropicales continua a una velocidad alarmante a pesar de diversos esfuerzos locales e internacionales por evitarlo (Bawa & Seidler 1998). En respuesta a esta destrucción, se ha promovido el uso de sus recursos como una alternativa de desarrollo, ya que en la actualidad es evidente que los ecosistemas muy difícilmente serán conservados si no se promueve el aprovechamiento de algunos de estos recursos (Peters *et al.* 1989, Martínez-Ramos & Alvarez-Buylla 1995).

Para el caso de selvas tropicales, estos recursos están representados por una exuberante riqueza de especies de diferentes grupos biológicos. En especial, en México se ha calculado que este tipo de bosques presentan alrededor de 5000 especies de plantas (Rzedowski 1998), de las cuales alrededor de 1330 son utilizadas en alguna actividad humana (Toledo *et al.* 1989b). Estos recursos, a excepción de la madera son conocidos genéricamente, como “Productos Forestales No Maderables” (PFNM’s) y pueden incluir diferentes partes de plantas como hojas, tallos, frutos, látex y/o aceites, entre otros (Oyama 1992, Vázquez *et al.* 1992, Hodel 1992, O’Hara 1999, Ogbazghi 2001, Svenning & Macia 2002).

En algunos lugares la extracción de algunos de estos PFNM’s representa una práctica conducida durante mucho tiempo y que aparentemente se ha llevado a cabo con bajos ó nulos impactos sobre las poblaciones y/o las comunidades (Belsky & Siebert 1998, Velásquez 1998). Es por esto que su extracción se ha propuesto como una mejor perspectiva socioeconómica ante la agricultura, la ganadería y/o la explotación maderera irracional, ya que puede promover la conservación del bosque y el desarrollo de las comunidades humanas (Pinard 1993, Velásquez 1998, O’Hara 1999, Fransen 1999). Por el contrario, en otros casos la extracción de algunos PFNM’s se ha llevado de manera desorganizada y sin ningún cuidado en no dañar el recurso, por lo que este manejo ha llevado a diversas especies a disminuir sus poblaciones y/o a ponerlas en grave riesgo de extinción (Toledo *et al.* 1989a, Svenning & Macia 2002). Este es el caso de muchas especies de palmas en el Amazonas, como por ejemplo *Geonoma supracostata*, *G. deversa* y *Euterpe precatória* de las cuales se han sobre-explotado hojas, meristemas apicales, frutos y/o tallos principales, provocando que estas especies hayan desaparecido en algunas localidades (Zuidema & Booth 2000a, Svenning & Macia 2002). Igualmente

la sobre-explotación de látex y/o aceites ha llevado a la misma situación a diferentes especies de árboles, por ejemplo *Boswellia papyrifera* en Eritrea ha prácticamente desaparecido por esta causa en muchas localidades en donde anteriormente era abundante (Ogbazghi 2001).

En México una situación similar ocurre con algunas especies de palmas del género *Chamaedorea*, conocidas localmente en muchos lugares como “palmas xate” ó “palmas camedor”. Muchas de las especies de este género son explotadas comercialmente sin ninguna planeación a partir de poblaciones naturales en selvas tropicales de diferentes partes del país. Su explotación se basa en la cosecha intensiva de hojas, frutos y en algunas ocasiones individuos completos (Oyama 1990, Oyama 1992, Vásquez *et al.* 1992, Martínez-Ramos & Oyama 1994, Ramírez 1997, Ramos *et al.* 2001, Dyer *et al.* en prep.). Esta explotación ha causado la desaparición de algunas especies en ciertas localidades.

El adverso escenario actual de los PFTM's en general, se debe a la escasa información biológica y/o ecológica que se tiene acerca de estos recursos. En tal contexto, es urgente desarrollar estrategias para el uso y conservación de estos recursos. En especial, es necesario conocer la información básica tal como la distribución y abundancia, los patrones demográficos y de dinámica de poblaciones, así como los efectos que una cosecha de algún producto de interés podría tener sobre la estructura de la población o la regeneración de la especie, entre otros. Esta carencia de información constituye un factor limitante para alcanzar un manejo sustentable de estos recursos forestales (Olmsted & Alvarez-Buylla 1995, Velásquez 1998, O'Hara 1999).

En especial para las “palmas xate” existen ya diferentes estudios sobre aspectos taxonómicos, ecológicos, funcionales, filogeográficos y biogeográficos (Oyama 1987, Oyama 1990, Oyama & Mendoza 1990, Martínez-Ramos & Oyama 1994, Zarco 1999), pero son escasos los estudios encaminados a explorar la sustentabilidad del uso de algunos de sus productos.

En tal contexto, el proyecto dentro del cual se incluye esta tesis pretende abordar las consecuencias que la remoción de hojas tiene sobre la fisiología, el crecimiento y la dinámica poblacional de dos especies de “palmas xate”, con el objetivo de aportar información que pueda ser útil para el uso sustentable, en términos ecológicos, de estas

dos especies de *Chamaedorea*. El proyecto a cargo del Dr. D. Ackerly, Dr. N. Anten y Dr. M. Martínez-Ramos inició con el establecimiento de un experimento de defoliación sobre *Chamaedorea elegans* y *C. oblongata* en poblaciones naturales localizadas dentro de la Reserva de la Biosfera Montes Azules, específicamente en los alrededores de la Estación Chajul. Dicho experimento inició en marzo de 1997 y finalizó en marzo de 2000. A partir de esta fecha se detuvo la defoliación y se inició un estudio para evaluar los efectos que la defoliación tiene a mediano plazo (dos años) sobre aspectos funcionales y demográficos y para determinar como las poblaciones recuperan estos atributos. Esta última parte representa el objetivo general de este estudio.

En especial, este objetivo se aborda en la presente tesis a partir de cuatro capítulos: en el Capítulo I se presentan aspectos generales de las selvas tropicales, la grave situación de la biodiversidad contenida en ellas y la necesidad de conservar sus recursos naturales. En especial, se abordan estos problemas en la zona de estudio. También se presenta la importancia biológica, ecológica y socioeconómica de las “palmas xate”, así como la problemática en torno a este importante producto forestal no maderable. En el Capítulo II se abordan los efectos a mediano plazo que la defoliación provoca sobre atributos funcionales y se evalúa la recuperación de estos atributos después de un periodo de descanso (no defoliación) de dos años. En el Capítulo III se determinan los efectos que la defoliación provoca sobre la demografía y dinámica poblacional y como influye un periodo de descanso en la recuperación de estos atributos. Finalmente en el Capítulo IV se presentan las conclusiones generales de este estudio, así como las perspectivas y posibles recomendaciones para futuros estudios y para el manejo de estas dos especies de palma.

Capítulo I

Características generales de la zona de estudio y las palmas xate



1.1 Las selvas húmedas y sus recursos naturales

México es poseedor de una diversidad biológica de excepcional riqueza. Así lo demuestran una gran cantidad de estudios sobre diferentes grupos de organismos (Ramamoorthy *et al.* 1998). Este es el caso de la flora fanerogámica de México, que se calcula en 22 000 sp de plantas, la cual representa un 12 % de la flora mundial. Esto la ubica dentro de las 10 más importantes en el planeta (Mittermeier 1998; Rzedowski 1998; Toledo & Ordóñez 1998). Dentro de ésta, muchas familias y/o géneros también son muy importantes, unos de estos casos son representados por la familia Leguminosae (Sousa & Delgado 1998), los géneros *Pinus* (Styles 1998), *Quercus* (Nixon 1998), etc que encuentran en México su mayor diversidad. Igualmente importante es mencionar el hecho de que buena parte de esta diversidad biológica está representada por un componente que se ha originado y evolucionado en nuestro país. Por solo mencionar un caso, del total de las plantas vasculares alrededor de un 50 % corresponde a plantas endémicas (Rzedowski 1998).

La diversidad biológica de México se encuentra contenida en los diferentes ecosistemas que se presentan en el territorio. En especial en las selvas húmedas, las zonas áridas y los bosques templado-húmedos (Toledo & Ordóñez 1998).

1.2 Las selvas húmedas de México

Los bosques tropicales lluviosos de México (tropical rain forest *sensu* Richards 1996), ó selvas altas perennifolias (*sensu* Miranda & Hernández-X 1963), ó bosques tropicales perennifolios (*sensu* Rzedowski 1998) ó simplemente selvas húmedas son desde el punto de vista de biodiversidad similares a las del resto del mundo. Es decir, presentan una gran biodiversidad tanto a escalas locales como regionales (Sarukhán 1991; Martínez-Ramos 1994; Richards 1996; Toledo & Ordóñez 1998). Desafortunadamente, al igual que sus homólogas en el mundo, la diversidad de las selvas húmedas de nuestro país está siendo amenazada debido al avance de la frontera agrícola, y/o ganadera y a la extracción indiscriminada de recursos forestales (Mendoza & Dirzo 1999). Todo esto ha sido a consecuencia de una colonización humana mal planeada y a la falta de estrategias para el aprovechamiento de los recursos.

Originalmente en nuestro país las selvas húmedas representaban el 1.6 % de todas las selvas neotropicales, pero en las últimas décadas han sido drásticamente desmontadas, dando como resultado que solo alrededor de un 5-10% de la superficie original se conserve en áreas de considerables extensiones ubicadas en los estados de Veracruz, Oaxaca, Campeche, Quintana Roo y Chiapas (Gómez-Pompa 1990, Sarukhán 1991, Vázquez 1992, Cuarón 1997, Mendoza & Dirzo 1999). Desafortunadamente en estos estados también se presentan unas de las más altas tasas de deforestación (Mendoza & Dirzo 1999) debido al uso de la tierra para actividades agrícolas (Gómez-Pompa 1990, Pérez 1991, Vázquez 1992, Guevara *et al.* 1997) durante 2-5 años, después del cual estos terrenos se abandonan o se utilizan para el establecimiento de pastizales ganaderos (Pérez 1991, Vázquez 1992, Guevara *et al.* 1997). Esta situación ha fragmentado los hábitats y ha originado un mosaico de campos agrícolas y ganaderos, remanentes de selva y de vegetación secundaria (Guevara *et al.* 1997, Méndez-Bahena 1999).

Como ya se mencionó anteriormente otro de los factores que puede ser muy importante en amenazar la biodiversidad de zonas tropicales, si no se tiene un adecuado aprovechamiento, es la extracción de recursos forestales. La actividad maderera por ejemplo, ha llevado a una extraordinaria disminución de algunas de las especies más importantes en términos de maderas tropicales. Además esta extracción provoca un fuerte impacto sobre el bosque, ya que en ocasiones las técnicas de obtención y extracción de la madera no son las adecuadas ya que dañan más árboles que los que se aprovechan (Bawa & Seidler 1998). Por otra parte, la extracción de recursos forestales no maderables, en algunos casos se ha llevado a cabo de manera desorganizada, sin tecnología alguna y destruyendo en algunos casos los recursos vegetales, por lo que ha puesto en grave peligro a diversas especies (Toledo *et al.* 1989a, Balick & Mendelsohn 1992, O'Hara 1999). Este es el caso de muchos métodos de cosecha de plantas que incluye prácticas destructivas para facilitar la obtención del producto ó debido a que para su obtención es necesario el corte de la planta completa (Balick & Mendelsohn 1992, Pinnard 1993, Olmsted & Alvarez-Buylla 1995, O'Hara 1999, Svenning & Macia 2002). Este ha sido el caso de algunas especies de *Sabal* spp. importante por sus hojas para la construcción de techos de casas, pero debido a su posición en la palma y a la altura de esta, los colectores derriban la palma completa para la obtención de algunas hojas (O'Hara 1999). Otro caso

es la recolección de los meristemos apicales de algunas palmas, como *Euterpe precatoria*, lo que prácticamente destruye a los individuos cosechados (Zuidema & Boot 2000a). Igualmente la remoción de raíces ó tubérculos de muchos arbustos ó plantas herbáceas representan métodos destructivos, por lo que no es difícil poner en riesgo a las poblaciones naturales. Este caso fue muy conocido en México con *Dioscorea compositae* que fue ampliamente colectado en las zonas tropicales, lo que llevó a una gran disminución esta y otras especies similares (Téllez 1997).

Como ya se mostró anteriormente, son mucho los retos para la conservación de la biodiversidad de las selvas húmedas y para su propia existencia, por lo que será difícil lograr el objetivo si no se generan eficientes estrategias de manejo y conservación.

Esto es un problema mundial, pero que en especial nos concierne estudiar debido a que nuestro país es poseedor de una enorme riqueza biológica, contenida en los diferentes ecosistemas que en él se presentan y en especial en las selvas húmedas.

1.3 El caso de la Selva Lacandona

Las situaciones anteriormente mencionadas también se presentan con gran intensidad en el Estado de Chiapas, en especial en la Selva Lacandona que es considerada como el último gran remanente de bosque tropical en México (Pérez 1991, Sarukhan 1991, Gómez-Pompa 1990, Vázquez 1992, Mendoza & Dirzo 1999). Allí, las actividades forestales, agrícolas y ganaderas han reducido a casi la mitad la extensión original de selva (Pérez 1991, Sarukhán 1991, Lazcano *et al.* 1992). Esta deforestación se ha dado a partir de la década de los 60's y alcanzó su mayor tasa para los años 80's. Para estos años se ha calculado que se perdían 1412 ha/año de bosque. Para la década de los 90's la tasa disminuyó a casi la mitad (744 ha/año), pero aún es preocupante, dado que se ha calculado que de seguir la deforestación a esta velocidad, también se incrementarían las tasas de extinción de especies (Mendoza & Dirzo 1999). Legalmente dentro de esta zona se encuentran protegidas alrededor de 412,000 ha en cinco áreas naturales con diferentes categorías de manejo: Reserva Integral de la Biosfera Montes Azules (RIBMA 331,200 ha.); Reserva de la Biosfera Lacantun (61,873 ha); Refugio de Flora y Fauna Silvestre Chan-Kin (12,184 ha); Monumento Natural Bonampak (4,357 ha) y Monumento Natural Yaxchilán. Además existen diferentes Reservas Forestales Ejidales

pero que al igual que las reservas oficiales aún presentan problemas de conservación a corto, mediano y largo plazo (de Vos 1992, Cuarón 1997, Mendoza & Dirzo 1999, INE 2000).

La colonización humana en la zona se dió a mediados del siglo pasado, comenzando con el establecimiento de pequeños asentamientos irregulares. Posteriormente esta colonización fue oficialmente abierta en la década de los 70's (Ditchl 1988, de Vos 1992). Esto ocasionó que a la zona llegaran una gran cantidad de pobladores que actualmente sobrepasa los 35,000 habitantes establecidos principalmente en cuatro grandes centros de población: Nueva Palestina, Frontera Corozal, Benemerito de las Américas y Zamora Pico de Oro (de Vos 1992, Vásquez *et al.*1992). Las actividades productivas en la región abarcan la agricultura, la ganadería, la extracción forestal maderable, la colecta de algunos productos forestales no maderables (PFNM) y en menor grado las actividades relacionadas con el turismo (Vásquez *et al.* 1992).

La extracción de PFNM's como actividad económica importante, incluye principalmente la extracción de hojas, frutos y fibras de algunas especies como *Chamaedorea elegans*, *C. oblongata*, *C. ernesti-augustii*, *Sabal mauritiiformis*, *Sabal mexicana*, *Achmea bracteata* y *Vanilla planifolia*, conocidas localmente como xate ó cambray, jade, pata, guano, pita y vainilla, respectivamente (Vásquez *et al.* 1992, Ramos *et al.* 2001, Dyer *et al.* en prep.). De estas especies, los productos de *Chamaedorea* representan los PFNM's mas importantes a nivel socioeconómico en la selva Lacandona. A parte de estos productos existen otros que no son importantes comercialmente, sino solamente a nivel doméstico y/o local como alimento, productos de medicina tradicional, aromáticos y material para la construcción de casas. Dentro de estos se encuentran frutos, hojas, látex y raíces de diferentes especies como *Carica papaya* (papaya), *Dioscorea compositae* (barbasco), *Manilkara zapota* (chicozapote), *Piper auritum* (hierba santa), *Pouteria zapota* (mamey), *Protium copal* (copal), *Spondias mombin* (jobo) y *Scheelea liebmannii* (corozo) por mencionar algunos (Miranda 1952).

1.4 El género *Chamaedorea*

1.4.1 Descripción biológica y ecológica

Las palmas del género *Chamaedorea* representan una gran diversidad en características morfológicas y reproductivas. Por ello, la identificación de especies es generalmente difícil debido a una gran variación intraespecífica (Hodel 1992, Oyama 1992, Zarco 1999). Son palmas dioicas, es decir, los sexos están separados, en individuos que presentan flores masculinas o femeninas pero nunca las dos. Los tallos son fotosintéticos y presentan nudos como señal de la producción de hojas. Generalmente son no ramificados, pero es posible encontrar tallo ramificados (*C. cataractarum*), así como tallos con estolones como es el caso de *C. rhizomatosa* ó *C. stolonifera*. Pueden encontrarse de tamaños muy pequeños como *C. tuerckheimii* que alcanza 40-60 cm. hasta *C. costaricana* que puede llegar a medir 15m. Las hay de hábitos solitarios y cespitosos. Generalmente crecen erectas, aunque pueden llegar a tener un hábito rastrero y trepador (*C. elatior*). Respecto a las hojas las hay pinnadas y simples, con márgenes lisos y/o dentados. En la mayoría de las especies se presentan láminas lisas. Las inflorescencias son muy variables, pudiendo ser espigadas y ramificadas. Los frutos que siempre son unisemillados son globosos, ovoide, elipsoide y de tamaños entre 3-12 mm. de largo (Hodel 1992, Henderson *et al.* 1995, Zarco 1999)

Este género es el grupo más diverso de palmas en el Continente Americano con alrededor de 100 especies que se encuentran restringidas al sotobosque de selvas húmedas y bosques nublados del Neotrópico en donde representan un grupo muy importante (Hodel 1992, Zarco 1999). Este género se encuentra restringido al continente Americano y se distribuye desde el este y oeste de México, a través de América Central, hasta el oeste de Ecuador y la porción Colombiana del Amazonas, el oeste de Brasil, el este de Perú y el norte de Bolivia (Hodel 1992).

En México se conocen alrededor de 45 especies de *Chamaedorea*, siendo Chiapas y Veracruz los que mayor número de especies presentan con 23 y 17, respectivamente (Martínez-Ramos & Oyama 1994). Esto lo hace junto con Guatemala una región importante de distribución y un centro importante de diversificación del género (Hodel 1992, Zarco 1999).

1.4.2. Importancia del género

El hombre siempre ha estado interesado en diferentes grupos de organismos de los cuales pueda obtener un beneficio. En México al igual que en otros países, dentro de este grupo se encuentran las palmas. Este grupo de plantas es de los más abundantes dentro de las monocotiledóneas y su importancia va desde los aspectos biológicos, ecológicos y económicos. Esto se ve reflejado en el número de especies conocidas, que abarcan alrededor de 2600 de las cuales un considerable porcentaje tienen alguna utilidad. Alrededor de un 75% de las especies de palmas se presentan en bosques tropicales (Pinnard 1993, Velásquez 1998, Zuidema & Werger 2000, Svenning 2001, Svenning & Macia 2002).

En especial, el género *Chamaedorea* ó “palmas camedor” como son conocidas comúnmente, representan un elemento ecológico importante en los bosques neotropicales, ya que debido a su abundancia representan uno de los componentes más importantes de la biomasa aérea del bosque, por lo que son considerados como determinantes en algunas condiciones (Oyama 1984, Oyama 1992).

Respecto a la importancia económica, el género *Chamaedorea* y sus productos tienen una enorme importancia comercial desde hace mucho tiempo, ya que han sido utilizados extensamente en horticultura y floricultura en muchas ciudades de Estados Unidos y México. *Chamaedorea* spp. es muy popular como planta de ornato en decoración de interiores y exteriores de casas, negocios, oficinas, hoteles y otros espacios públicos. Su uso hortícola también comprende la producción y/o recolección de frutos de poblaciones silvestres para la producción y venta de planta en maceta. Las especies principalmente usadas en esta industria son *Chamaedorea seifrizii*, *C. elegans* y *C. cataractum* que comprenden alrededor de un 90% del mercado comercial. Otras especies utilizadas aunque en menor escala son: *Chamaedorea costaricana*, *C. elatior*, *C. ernesti-augustii*, *C. metallica*, *C. microspadix*, *C. radicalis* y *C. tepejilote*. La mayoría de los frutos de estas especies comercializados en Estados Unidos provienen de poblaciones silvestres de México (Hodel 1992), especialmente de estados como Chiapas y Veracruz.

Otras especies con mucho menor importancia en la industria hortícola son *C. amabilis*, *C. fragans*, *C. pumila*, *C. sullivaniorum*, *C. tenella*, *C. tuerckheimii* y *C.*

undulatifolia que no han sido muy exitosas debido a que requieren de condiciones muy particulares para su cultivo y mantenimiento (Hodel 1992).

Respecto al uso en floricultura, las hojas de muchas especies de *Chamaedorea* spp. son utilizadas ampliamente para arreglos y ramos florales en muchas ciudades de los Estados Unidos y México (Hodel 1992). En muchos lugares también es muy común el uso de las hojas para adornos en mercados, quioscos ó tiendas de venta de bebidas y/o alimentos. Las especies usadas para este fin son *C. elegans*, *C. oblongata*, *C. oreophilla*, *C. quetzalteca*, *C. radicalis*, *C. sartoririi*, *C. tepejilote*. La mayoría de las hojas comercializadas en Estados Unidos provienen de México, en donde son obtenidas por recolectores locales de poblaciones silvestres (Hodel 1992).

Igualmente se han reportado usos comestibles para algunas especies de *Chamaedorea*. Especialmente en el sur de México (Chiapas) y en Guatemala son recolectadas las inflorescencias inmaduras de *C. tepejilote*, *C. quetzalteca* y *C. woodsoniana* y consumida por los habitantes locales. Otros usos aunque no muy conocidos incluyen los medicinales y el uso de hojas para la construcción de techos de casas (Hodel 1992).

1.4.3 Problemática socioeconómica

Como ya se mencionó anteriormente las hojas y en menor medida los frutos de *Chamaedorea* spp. son dos de los productos forestales no maderables más importantes en la selva Lacandona en términos socioeconómicos. La recolección de estos productos se lleva a cabo por grupos de dos ó tres personas y hasta familias completas con hasta seis integrantes, conocidas localmente como xateros (Dyer *et al.* en prep., *obs. pers.*). Una gran cantidad de personas se dedican a esta actividad, por ejemplo se ha estimado que alrededor de un 40-50% de la población de Frontera Corozal se dedica en algún parte del año a la recolección de estos productos (Dyer *et al.* en prep.). Estos recolectores se dedican a cortar entre una y cuatro hojas por palma, buscando en todos los casos las hojas de mejor calidad (Ramos *et al.* 2001, Dyer *et al.* en prep., *obs. pers.*). Estas hojas son obtenidas principalmente en el área de la Sierra “La Cojolita” y en algunas áreas al interior de la Reserva de la Biosfera Montes Azules especialmente en los alrededores de la “Laguna Lacanja” (*obs. pers.*). Una vez cortadas las hojas, los recolectores las venden

a cooperativas locales que exportan el producto principalmente a Estados Unidos (Vásquez *et al.* 1992, Dyer *et al.* en prep., *obs. pers.*).

Se han estimado diferentes cantidades de hojas cortadas diaria, semanal y anualmente (Toledo *et al.* 1989, Vásquez *et al.* 1992, Hodel 1992) y en todas estas se ha encontrado una cantidad exorbitante de hojas cortadas. Las enormes cantidades de hojas extraídas indican que existe una fuerte presión sobre el recurso, lo cual se ha visto reflejado en la disminución y/o desaparición de estas palmas en algunas localidades. Debido a esto, más de 30 especies de *Chamaedorea* están incluidas en la lista de especies en peligro de extinción de nuestro país (Vásquez *et al.* 1992, NOM-ECOL-1994, Ramos *et al.* 2001, Dyer *et al.* en prep., *obs. pers.*). La desaparición de las especies en localidades cercanas ha provocado que los recolectores tengan que caminar a nuevos lugares cada vez más alejados, que en general representan áreas más riesgosas en donde ponen en peligro sus vidas (Oyama 1992, Vásquez *et al.* 1992, *obs. pers.*).

Actualmente en varias localidades se ha empezado a reintroducir algunas especies tanto al interior de la selva madura, como en áreas en regeneración, pero en la mayoría de las ocasiones no han sido totalmente exitosas debido a que la reintroducción ha sido a nivel de plantaciones (Pare *et al.* 1997, Ramírez 1997, Morales 1998, Ramos *et al.* 2001, INE 2000, *obs. pers.*).

Toda esta problemática hace urgente la necesidad de estudios ecológicos y socio-económicos que aporten información para la implementación de programas de manejo adecuados sobre este tipo de especies. Así mismo, es necesario determinar la reglamentación adecuada para llevar a cabo su extracción.

La presente tesis se desarrolló como parte de un proyecto general a largo plazo a cargo del Dr. Niels Anten, Dr. David Ackerly y Dr. Miguel Martínez en el cual se busca conocer los efectos que ocasiona el corte de hojas en dos especies de palmas con la finalidad aportar la información necesaria para el diseño de estrategias de manejo y conservación de las palmas *Chamaedorea elegans* y *C. oblongata* dos de las especies más importantes en la extracción de hojas y semillas. En especial, en este estudio se evaluaron poblaciones experimentales de *Chamaedorea elegans* y *C. oblongata* que fueron previamente sometidas a cosecha de hojas con la finalidad de conocer los efectos de la defoliación a mediano plazo. Así mismo, se evaluó el efecto de un periodo de descanso

(no defoliación) en la recuperación funcional y en la dinámica poblacional de estas dos especies de palmas del sotobosque.

1.5. Objetivo

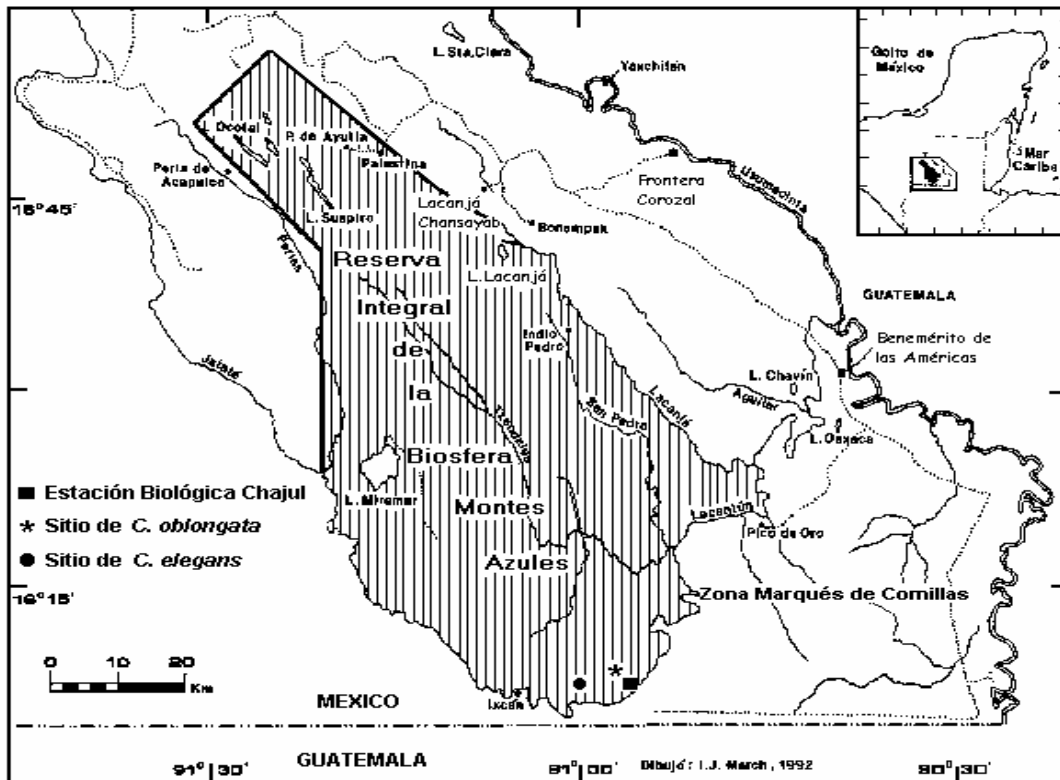
En la presente tesis se evaluaron los efectos a mediano plazo que la defoliación sostenida provoca sobre diferentes atributos funcionales y demográficos en poblaciones de *Chamaedorea elegans* y *C. oblongata* y se explora el efecto de un periodo de descanso (no defoliación) de dos años sobre el proceso de recuperación en dichos atributos. En especial, en este estudio se determinó:

- La intensidad de defoliación a la cual, las palmas defoliadas son capaces de recuperar los atributos funcionales y demográficos.
- El tiempo requerido para que palmas defoliadas recuperen la condición de los atributos de palmas no defoliadas.

1.6. Área de estudio

1.6.1 Localización

El estudio se llevó a cabo en la región sureste de la Selva Lacandona, en los alrededores de la Estación Chajul. Esta se encuentra ubicada dentro de la Reserva Integral de la Biosfera Montes Azules (RIBMA) ($16^{\circ} 01' \text{ Norte}$ y $90^{\circ} 55' \text{ Oeste}$) en el Municipio de Ocosingo, Chiapas (Fig. 1).



4.2 Vegetación

La Reserva Integral de la Biosfera Montes Azules (RIBMA) abarca oficialmente alrededor de 331,200 ha. (Vásquez 1992) y actualmente es la mayor extensión en el país de bosque tropical perennifolio (*sensu* Rzdowski 1978) ó selva alta perennifolia (*sensu* Miranda & Hernández-X 1963). La Selva Lacandona, además de este tipo de vegetación, contiene una variedad de ecosistemas de gran biodiversidad, tales como, bosques de pino-

encino, Selva baja, Palmares, Vegetación riparia y jimales (Castillo & Narave 1992, García & Lugo 1992, Vásquez *et al.* 1992).

En los alrededores de la Estación Chajul, se presentan cuatro unidades geomorfológicas que corresponden a diferentes asociaciones vegetales. Una de estas son las terrazas aluviales que se encuentran cubiertas por selva alta perennifolia, con especies dominantes de más de 35 m de altura, tales como *Dialium guianense* (Leguminosae), *Guarea glabra* (Meliaceae), *Ampelocera hottlei* (Ulmaceae), *Brosimum alicastrum* (Moraceae) y *Spondias radkolferii* (Anacardiaceae) (Siebe *et al.* 1995, Rodríguez-Velázquez & Martínez-Ramos 1998).

Además existen áreas que presentan selva mediana subperennifolia y perennifolia, con árboles de 25-30 m de altura, que cubre zonas de lomeríos bajos de roca lutita o arenisca en donde *Dialium guianense* (Leguminosae), *Cupania dentata* (Sapindaceae) y *Brosimum alicastrum* (Moraceae) son las especies más abundantes (Siebe *et al.* 1995, Rodríguez-Velázquez & Martínez-Ramos 1998) y es aquí en donde es muy fácil localizar a *Chamaedorea oblongata* (González 2002). Una variante de la selva mediana perennifolia se encuentra en las sierras cársticas en donde el dosel alcanza alturas de 30-35 m. y en las que *Brosimum alicastrum* (Moraceae), *Pouteria zapota* y *Manilkara zapota* y *M. chicle* representan las especies más abundantes (Siebe *et al.* 1995, Rodríguez-Velázquez & Martínez-Ramos 1998). En esta unidad ambiental *Chamaedorea elegans* representa una de las especies dominantes a nivel del sotobosque (González 2002).

El listado florístico de la región indica la existencia de al menos 3500 especies de plantas superiores (Martínez *et al.* 1994).

1.6.3 Clima

El clima en la región es cálido-húmedo, con una precipitación media anual cercana a los 3000 mm y una estación seca (con una precipitación promedio mensual menor a 100 mm) durante febrero-abril. Según el sistema de Köpen (modificado por García 1973), el clima presenta variantes de los grupos A y C, que van desde cálido húmedo a templado subhúmedo, en relación con la altitud y la exposición a los vientos.

La temperatura media anual es de 25 °C con oscilaciones entre el mes más cálido y el más frío no mayores a 6° C.

1.6.4 Edafología

En la zona se presentan principalmente cuatro tipos de unidades geomorfológicas: terrazas aluviales, zonas inundables, sierras cársticas y lomeríos bajos. Los sitios de estudio se ubicaron en sierras cársticas para *Chamaedorea elegans* y lomeríos bajos para *C. oblongata*. Estas unidades ambientales representan el área local de distribución de las especies y en donde alcanzan una mayor abundancia (González 2002).

Las sierras cársticas representa una unidad ambiental con poco desarrollo de suelo (12-20 cm. en promedio) principalmente compuesto por detritos de hojas y ramas, según la clasificación de FAO (1988) corresponde al tipo Leptozol Rensico. Es muy común el afloramiento de la roca calcárea, así como las grietas presentes en ellas, lo que permite un drenaje activo del agua de lluvia (Siebe *et al.* 1995). De las cuatro unidades ambientales, las sierras cársticas presentan el menor porcentaje de claros en el dosel (Ibarra-Manríquez & Martínez-Ramos 2001).

En los lomeríos bajos se presentan suelos del tipo Acrisol Húmico (sensu FAO 1975) con pH ligeramente ácido, de moderada riqueza de materia orgánica y disponibilidad de nitrógeno. La profundidad del suelo es de alrededor de 75 cm. De las variantes de suelo presentes en la zona parecen representar los suelos menos ricos (Siebe *et al.* 1995, Méndez-Bahena 1999, Suazo 1999). Estos sitios están definidos por la topografía ondulante provocada por lomas de 60-80 m. de altura. En esta unidad ambiental se presenta una considerable perturbación del dosel por la caída natural de ramas y árboles (Ibarra-Manríquez & Martínez-Ramos 2001).

1.7 Materiales y Métodos Generales

1.7.1 Las especies de estudio

Chamaedorea elegans es una especie del subgénero *Collinia*. Habitante del sotobosque de selvas húmedas y bosques templados neotropicales. Es abundante en lugares con poco desarrollo de la capa de suelo, especialmente en suelos cársticos. Tiene una amplia distribución altitudinal que va desde los 100 hasta los 1600 msnm. Generalmente, crece solitaria y erecta aunque es muy común encontrar individuos postrados. Es una especie de relativamente poco tamaño ya que el tallo de los individuos adultos alcanza entre 0.4 y 2 m. de altura y un diámetro de 0.8 y 1.5 cm. El tallo es verde y con anillos muy prominentes y la longitud de los internodos es de 0.5-3.0 cm. *C. elegans* presenta de 5 a 10 hojas alternas o subalternas que miden de 15-60 cm y son de color verde oscuro. Los frutos son esféricos y de color negro de 4-7 mm. de diámetro y con una sola semilla. En México *C. elegans* se distribuye en los estados de Chiapas, Hidalgo, Oaxaca, Puebla, San Luis Potosí, Tabasco y Veracruz. También es posible encontrarla en Guatemala y Belice (Hodel 1992, Henderson *et al.* 1995, Martínez-Ramos & Oyama 1994, Zarco 1999). Para una descripción detallada de la especie en la zona de estudio se puede consultar el estudio de González (2002).

Chamaedorea oblongata es una palma del subgénero *Chamaedoriopsis*. Al igual que *C. elegans* esta especie también es habitante del sotobosque de selvas húmedas y bosques nublados neotropicales. Es abundante en lugares con un buen desarrollo de suelo, tales como terrazas aluviales. Su distribución altitudinal es entre los 100-350 msnm (Hodel 1992). Crece solitaria y generalmente erecta, aunque pueden encontrarse individuos postrados debido a la caída de ramas ó árboles sobre ellas. Los individuos adultos pueden llegar a medir hasta tres metros de largo de tallo, y alcanzar un diámetro máximo de 2.5 cm. El tallo es liso y verde, presenta cicatrices como señal del crecimiento y cada internodo puede medir de cuatro hasta quince centímetros. Esta especie presenta entre 3 y 8 hojas pinadas que pueden llegar a medir hasta 80-90 cm. de largo y son notablemente mas gruesas que las hojas de otras especies, por lo que pueden durar mucho tiempo, además de que son resistentes al ataque de insectos. Los frutos de color negro son ovoide-elipsoide y en algunas ocasiones globosos y llegan a medir 8-14 mm. de largo. En nuestro país *C. oblongata* se distribuye en los estados de Campeche, Chiapas, Oaxaca, Q.

Roo, Tabasco y Veracruz. También es común en Guatemala, Belice, Honduras y Nicaragua (Hodel 1992, Henderson *et al.* 1995, Martínez-Ramos & Oyama 1994, Zarco 1999). Para los detalles precisos de esta especie en la zona de estudio consultar el estudio de González (2002)

Como ya se dijo anteriormente, las hojas de las dos especies son muy atractivas y resistentes. Además tienen la propiedad de permanecer vivas y con buena calidad durante varios días después de ser cortadas y es precisamente debido a esto que las hojas son extensamente solicitadas en la industria floral (Hodel 1992, Vásquez *et al.* 1992).

1.7.2 Establecimiento de parcelas permanentes.

Como ya se mencionó anteriormente, esta tesis representa la continuación de un estudio iniciado en 1997 para *C. elegans* en el cual se establecieron veintidós parcelas permanentes de 50-60 m de largo x 10 m. de ancho, sumando un total de 1.12 ha estudiadas. Las parcelas permanentes se ubicaron en el “Cerro El Tehuacán” que representa un sitio de sierras cársticas que es en donde *C. elegans* alcanza su mayor abundancia. En total dentro de las parcelas se identificaron 971 individuos adultos. Para el caso de plántulas y juveniles se establecieron 6 cuadrantes de 10 x 10 m. en los que se identificaron un total de 103 individuos en total.

Para *C. oblongata* el estudio inició en 1998 con el establecimiento de 11 parcelas de 50-60 m. de largo x 20 m de ancho, sumando un total de 1.1 ha censadas. La ubicación de las parcelas fue en dos sitios de lomeríos bajos separados por 300 m de distancia. Regionalmente es en estos sitios en donde *C. oblongata* tiene una alta abundancia de individuos. En total dentro de las parcelas permanentes se identificaron 785 individuos adultos. Para el caso de plántulas y juveniles se estableció una parcela de 10 x 20 m en la que se identificaron 152 individuos en total.

Los sitios para ambas especies estuvieron ubicadas en los alrededores de la Estación Chajul, dentro de la Reserva de la Biosfera Montes Azules, para asegurar que la influencia humana no afectara los experimentos.

Para cada especie todas palmas contenidas dentro las parcelas permanentes se marcaron, se numeraron y se mapearon a partir de un plano X y Y.

1.7.3 Diseño del experimento de defoliación

Todas las palmas adultas presentes dentro de las parcelas permanentes fueron asignadas al azar a uno de cuatro tratamientos de defoliación y a un grupo control. Los tratamientos de defoliación representaron la remoción de una de cada tres hojas (33%), una de cada dos (50%), dos de cada tres (66%) y todas las hojas presentes (100%), respectivamente y son similares a los utilizados en poblaciones manejadas. También para simular este manejo, las plántulas y juveniles fueron excluidos del experimento de defoliación. Estos individuos fueron utilizados en todos los tratamientos de defoliación para la evaluación demográficos (Ver Capítulo II). El grupo control (0%) representó palmas a las que no se cosechó ninguna hoja. A partir de aquí se llamará indistintamente poblaciones ó tratamientos a los tratamientos de defoliación.

La remoción de las hojas se realizó mediante un corte hecho con tijeras a la base del pecíolo de las hojas. Para tener un registro preciso de las hojas cortadas estas se marcaron con etiquetas de diferente color para cada evento.

La primera defoliación para *C. elegans* se realizó en marzo de 1997 y para *C. oblongata* en marzo de 1998. Se aplicó el porcentaje de defoliación sobre todas las hojas presentes en los individuos. A partir de la segunda defoliación y hasta la última el porcentaje de defoliación se aplicó exclusivamente sobre las hojas nuevas producidas.

La defoliación se realizó semestralmente durante tres y dos años (*C. elegans* y *C. oblongata* respectivamente) después de los cuales se interrumpió la defoliación, siendo la última en marzo de 2000 para ambas especies. Es a partir de aquí donde empieza el estudio de esta tesis, mediante la realización de censos semestrales a partir de marzo de 2001 hasta marzo de 2002, realizando en total 3 censos con la finalidad de conocer los efectos de la defoliación a mediano plazo y evaluar la recuperación funcional y de la dinámica poblacional de las poblaciones sometidas a defoliación. Es decir, esta tesis representa un estudio a partir de uno y dos años de no-defoliación, en el cual se considera que una población está recuperada cuando tiene un desempeño similar a una población no defoliada (grupo control).

Lo descrito hasta aquí representan los métodos generales previos al estudio de esta tesis. Los métodos para cada nivel de evaluación se presenta en la sección referente a Materiales y Métodos de cada capítulo.

Capítulo II

Efectos funcionales post-defoliación en dos palmas de sotobosque de una selva húmeda del sur de México



2.1 Introducción

Uno de los factores determinantes en el desempeño de las plantas es la capacidad fotosintética y la cantidad de área foliar que presenten (Anten & Ackerly 2001a). Esta última característica va a depender de la tasa de producción de área foliar y del grado de daño que algunos factores bióticos y/o abióticos provoquen sobre ésta (Oyama & Mendoza 1990, Strauss & Agrawal 1999, Anten & Ackerly 2001a). Dentro de los factores abióticos que pueden provocar daño ó pérdida de área foliar se encuentran la incidencia de fuertes vientos ó la caída de objetos del dosel, tales como ramas, frutos, entre otros (Martínez-Ramos 1985, Mendoza *et al.* 1987, Oyama & Mendoza 1990, Martínez-Ramos 1994, Anten & Ackerly 2001a). Por otra parte, las plantas también pueden sufrir daños por una gran cantidad de consumidores y patógenos que remueven y dañan parcialmente cantidades importantes de área fotosintética (Crawley 1983, Strauss & Agrawal 1999). Dentro de los consumidores más importantes se encuentran los insectos y vertebrados herbívoros.

En algunas especies de plantas el hombre representa un importante herbívoro, ya que obtiene grandes cantidades de área fotosintética para diferentes fines. Uno de ellos es el corte de hojas para usos comerciales y domésticos, tales como la industria floral, alimentación, construcción, entre otros (Oyama & Mendoza 1990, Ratsirarson *et al.* 1996, Velásquez 1998, Zuidema & Werger 2000, Ackerly & Anten 2001a, Svenning & Macía 2002).

La remoción de área foliar ya sea por herbivoría o por defoliación artificial tiene fuertes efectos en las plantas. Los efectos más importantes ocurren tanto a nivel fisiológico como morfológico, cambiando los patrones de asignación de recursos, influyendo en la sobrevivencia, el crecimiento, el éxito reproductivo y en la capacidad de recuperación del área foliar (Oyama & Mendoza 1990, Bowers & Stamp 1993, Bazzaz & Grace 1997, Pfab & Witkowski 1999, Anten & Ackerly 2001a).

2.1.1 Efectos funcionales de la remoción de área foliar

En diversos estudios se ha reportado que la herbivoría altera la asignación de recursos y esto se refleja inmediatamente sobre la disminución de recursos invertidos en la función de crecimiento y/o en la de reproducción (Bowers & Stamp 1993, Bazzaz &

Grace 1997). En especial, los cambios en la asignación de biomasa, representan un efecto fisiológico provocado por la remoción de área foliar. Por ejemplo, se ha encontrado que en algunas especies de *Plantago* la remoción foliar puede disminuir la biomasa asignada a algunos o todos los atributos reproductivos y al crecimiento a expensas de asignar mayor cantidad de biomasa al rebrote de hojas (Bowers & Stamp 1993). Este trueque depende del grado con el que la defoliación afecta el balance de carbono/nutrientes, ya que dependiendo de este balance se producirán nuevos tejidos ó no (Herms & Mattson 1992, Honkanen *et al.* 1999).

Los efectos sobre la tasa de crecimiento también van a depender del tejido que sea dañado. Por ejemplo, la remoción de tejido foliar en desarrollo en el arbusto *Lathyrus vernus* afectó en un 20% el crecimiento, mientras que la remoción de hojas bien desarrolladas disminuyó en un 30% el crecimiento (Ehrlen 1995). Contrario a esta respuesta, en un estudio sobre *Acacia drepanolobium* se encontró que la remoción foliar aumentó el crecimiento de las ramas en las que se llevó a cabo la defoliación (Gadd *et al.* 2001). En un estudio sobre cuatro especies del género *Lonicera*, también se encontró que la remoción foliar provocó un incremento en el crecimiento debido a la asignación de recursos a hojas y a tallo (Schierenbeck *et al.* 1994).

Por otra parte, se ha encontrado que la remoción de área foliar tiene efectos diferenciales dependiendo del desarrollo ontogenético. Por ejemplo, en un estudio de defoliación llevado a cabo sobre la palma *Astrocaryum mexicanum* en la selva de los Tuxtlas, Veracruz, se encontró que la remoción de hojas en plántulas no tiene ningún efecto en la producción de hojas nuevas, en los juveniles los efectos ocurren solo bajo fuertes intensidades de remoción y en adultos una baja remoción de hojas maduras incrementa la producción de hojas nuevas (Mendoza *et al.* 1987).

Un caso similar fue documentado con la palma clonal *Geonoma deversa* en la Amazonia Boliviana (Zuidema & Werger 2000) en la cuál se encontró que la remoción total del área foliar de “ramets” juveniles (10-120 cm de longitud del tallo) no afectó el crecimiento del tallo, mientras que el mismo nivel de defoliación aplicado a ramets adultos (>120 cm) disminuyó significativamente el crecimiento del mismo. La defoliación también tuvo efectos en la producción de área foliar disminuyéndola en un 16%. La longitud del internodo es un atributo que fue fuertemente afectado, ya que se

redujo en un 66% respecto al valor observado en palmas no defoliadas. Respecto al largo de la hojas, la defoliación no provocó ningún efecto negativo. Todos los efectos negativos disminuyeron para el segundo año de evaluación, indicando que las palmas de *G. deversa* requieren más de dos años para recuperarse totalmente de la defoliación.

Los efectos pueden ser variables dependiendo de las especies, pues en algunos estudios de defoliación se han encontrado efectos positivos. Este es el caso del estudio en *Chamaedorea tepejilote*, una palma dioica del sotobosque de la selva de los Tuxtlas, Veracruz, en la que se estudió el efecto de tres tratamientos de remoción de hojas (25, 50 y 100 %) aplicados en un solo evento de defoliación. Los efectos evaluados un año después de la defoliación fueron el incremento en la producción de hojas nuevas en ambos sexos (Oyama & Mendoza 2000).

En plantas dioicas se ha encontrado que los efectos de la herbivoría pueden ser diferenciales dependiendo del sexo y del estado fenológico en el que se encuentren las plantas. Por ejemplo, el crecimiento y la sobrevivencia se afectan fuertemente cuando la remoción de área foliar se lleva a cabo durante la etapa de maduración de frutos, debido a que para su desarrollo se invierte una importante cantidad de carbono (Agren *et al.* 1999).

2.1.2 Los efectos de la remoción foliar sobre el desempeño reproductivo

Como respuesta a la pérdida de tejido foliar, las plantas re-asignan recursos dependiendo de la disponibilidad de éstos, sacrificando en algunos casos, la energía destinada a la reproducción y disminuyendo con esto el desempeño reproductivo (Schlichting & Delesalle 1997, Strauss *et al.* 1996). En algunos casos se afecta la probabilidad de reproducción, la producción de flores, frutos y semillas u otros atributos relacionados con la reproducción. En un estudio sobre *Euphorbia clivicola* se encontró que la población que sufrió mayor nivel de herbivoría produjo un menor número de inflorescencias, frutos y semillas (Pfab & Witkowski 1999).

Estos efectos también se han encontrado para la herbácea *Lathyrus vernus* (Erlhen 1995). Al parecer en esta planta la producción de frutos es muy sensible a cualquier tipo de daño foliar, incluyendo remoción artificial de hojas y el daño natural producidos por herbívoros.

Los efectos también pueden hacerse evidentes en la probabilidad de reproducción. En el estudio anteriormente mencionado con *Astrocaryum mexicanum*, se encontró que un solo evento de defoliación disminuye dicha probabilidad hasta por dos años. En algunos tratamientos la producción de frutos también se vió disminuida a niveles del 100% de defoliación, pero en tratamientos de menores intensidades de defoliación el efecto fue contrario, ya que la defoliación promovió un aumento en la producción de frutos (Mendoza *et al.* 1987). En la palma *Neodypsis decaryi* de Madagascar, una defoliación del 100% redujo la producción de frutos y después de una segunda defoliación la plantas perdieron totalmente la capacidad de producir frutos (Ratsirarson *et al.* 1996).

También se ha registrado un efecto negativo en la reproducción vegetativa en plantas clonales. Este es el caso de *Geonoma deversa*, en la que se encontró un fuerte efecto de una defoliación total, registrándose hasta un 70% menos producción de nuevos ramets (Zuidema & Werger 2000).

En la palma tropical *Chamaedorea tepejilote* la defoliación provocó un aumento en la probabilidad de reproducción en ambos sexos y en la producción de inflorescencias masculinas. Así mismo, también se observó una mayor producción de frutos respecto a palmas controles no defoliadas (Oyama & Mendoza 1990).

Como una medida más fina del desempeño reproductivo se ha utilizado la producción de polen o el número de flores. Usando estos indicadores de desempeño se han encontrado efectos negativos fuertes de la remoción foliar. En un estudio sobre *Raphanus raphanistrum*, una planta hermafrodita, se encontró que el daño foliar puede reducir el número y el tamaño de las flores y la producción de polen (Strauss *et al.* 1996). En otro estudio, los efectos de la herbivoría sobre el desempeño reproductivo de *Lobelia siphilitica* se analizaron a través de la germinación del tubo polínico (Mutikainen & Delph 1996), encontrándose que la remoción del 50% de las hojas disminuyó en un 40% dicha germinación.

2.1.3 Efectos en la alometría de las plantas

La defoliación tiene efectos directos en la estructura de la copa, reduciendo el área foliar total y la proporción de área foliar ($LAR = \text{biomasa en área foliar} / \text{biomasa total de}$

la planta) (Gold & Caldwell 1990). Respecto a esto, en un estudio previo dentro del proyecto en el cual también se enmarca esta tesis se encontró que la defoliación sostenida sobre *Chamaedorea elegans* (Anten & Ackerly 2001a) tiene efectos sobre el tamaño de las hojas nuevas producidas y sobre el número de hojas producidas. El tamaño de la hoja disminuye en tratamientos de defoliación intensos hasta en tres veces el tamaño original de la hojas (Ackerly *et al.* 2003). Un efecto similar se describió en la palma *Neodypsis decaryi* en la que dos defoliaciones en alta intensidad reducen el tamaño de la hojas en un 40% (Ratsirarson *et al.* 1996).

2.1.4 Mecanismos de compensación

Como ya se ha visto existen diferentes maneras de responder a la remoción de tejido foliar y esto depende de la especie y de diferentes mecanismos fisiológicos.

El área foliar es la propiedad mas importante en la ganancia de carbono, y al haber pérdida de tejido foliar se puede pensar que habrá una reducción proporcional en el crecimiento y la reproducción, pero como hemos visto anteriormente se presentan casos en donde sucede todo lo contrario. La respuesta de las plantas a la pérdida de tejido fotosintético es conocida como compensación (Crawley 1983, Strauss & Agrawal 1999, Ackerly & Anten 2001a, Ackerly *et al.* 2003) término utilizado para diferentes procesos fisiológicos que ocurren posteriormente a una defoliación y que permiten a la planta recuperar o reajustar sus atributos a partir de una reasignación de recursos.

Cuando plantas defoliadas tienen un desempeño similar al que se esperaría por predicción o comparado con plantas no dañadas se dice que hay una compensación completa. Pero si el desempeño de plantas dañadas es mayor, se dice que hay sobrecompensación. Por el contrario, cuando el desempeño es menor estamos hablando de una subcompensación que dependiendo del tipo de compensación puede dividirse en parcial o negativa (Bergelson *et al.* 1996, Strauss & Agrawal 1999, Ackerly & Anten 2001a, Anten *et al.* 2003).

La compensación puede presentarse principalmente a través de dos procesos:

- 1.- Cambios en parámetros relacionados con la fotosíntesis (Crawley 1983, Strauss & Agrawal 1999, Anten & Ackerly 2001a).

2.- Alteración de los patrones de distribución de fotosintatos y la movilización de carbohidratos o proteínas de reserva para la formación de nuevos tejidos (Hilbert *et al.* 1981, Crawley 1983, Strauss & Agrawal 1999, Anten & Ackerly 2001a).

1.- Parámetros relacionados con la fotosíntesis

Los procesos relacionados con la fotosíntesis están relacionados con cambios en la tasa de fotosíntesis neta por unidad foliar (ULR) (Crawley 1983, Strauss & Agrawal 1999). Esta se define como un parámetro de producción de peso seco por unidad de área foliar y disminuye en hojas maduras. Una respuesta a la defoliación es el aumento en esta tasa hasta en un 10 % en las hojas remanentes (Crawley 1983). Esto también se ha descrito para plantas del sotobosque de bosques tropicales en donde los niveles de luz son muy bajos (Anten & Ackerly 2001a).

Dos parámetros muy importantes para evaluar son la tasa de fotosintética neta y la tasa fotosintética por unidad de área foliar. La tasa fotosintética neta (P) es igual al promedio de la tasa fotosintética por unidad de área foliar ($P_{\text{área}}$), multiplicada por el área foliar de la planta (A).

$$P = (P_{\text{área}}) \times A$$

Si la defoliación disminuye A, el proceso de compensación puede llevarse a cabo a partir de aumentar $P_{\text{área}}$ pero es difícil alcanzar la P de una planta no defoliada. Estos parámetros fueron evaluados en un experimento de defoliación en *Chamaedorea elegans*, encontrando que se disminuye directamente la fotosíntesis neta, pero como respuesta sobrecompensatoria las plantas aumentan un 10-18 % la tasa de fotosíntesis por unidad de área foliar ($P_{\text{área}}$). El incremento fue debido a una mayor penetración de luz en las hojas remanentes, que previamente a la defoliación se encontraban sombreadas. Estos efectos se han registrado mas fuertes en plantas con copas muy densas y que tienen altos niveles de autosombreo (Anten & Ackerly 2001a, Anten & Ackerly 2001b).

Las respuestas en estos parámetros se ven reflejadas en la ganancia en carbono y esto a su vez en la producción de área foliar. Este parámetro fue evaluado mediante el área foliar total y se encontró una disminución en el área foliar total de las plantas defoliadas (Anten & Ackerly 2001a).

Otro efecto descrito en algunas especies es el cambio en la tasa máxima de fotosíntesis (P_{max}). Este parámetro es comprendido como el umbral de fotosíntesis en respuesta a un punto de saturación de luz. En *C. elegans* se encontró un aumento en este parámetro, pero solo para plantas que estuvieron en un ambiente rico de luz. Es decir hay una capacidad intrínseca de la planta a compensar fisiológicamente la defoliación pero si no se presentan las condiciones ambientales favorables esto no ocurrirá (Anten & Ackerly 2001a).

La defoliación también provoca cambios en la concentración de N, encontrándose mayores concentraciones de N por unidad de área ($N_{\text{área}}$) y por unidad de peso (N_{peso}) (Anten & Ackerly 2001a). Por otro lado en plantas del campo, la relación $P_{max}/N_{\text{área}}$ es muy baja debido a que $N_{\text{área}}$ es mas grande. Esto podría deberse según los autores a un reflejo de asignación de N a otros componentes como metabolitos secundarios, ya que las plantas del campo tienen que enfrentarse a herbívoros, ataque de hongos y otros patógenos.

2. Patrones de distribución de fotosintatos y la movilización de nutrientes de reserva

El segundo mecanismo compensatorio que puede mitigar los efectos negativos de la defoliación incluye los relacionados con la movilización de carbohidratos y proteínas de reserva para la formación de nuevos tejidos (Hilbert *et al.* 1981, Crawley 1983, McPherson & Williams 1998, Anten & Ackerly 2001a). Uno de estos es el que está relacionado con un aumento en la asignación de biomasa a las hojas (Hilbert *et al.* 1981) y un aumento en el crecimiento en tallo de la especie de liana *Lonicera japonica* de la cual se describe un mecanismo sobrecompensatorio (Schierenbeck *et al.* 1994).

Las reservas de carbohidratos consisten de polisacáridos de varios tipos. Estos pueden estar almacenándose por largos periodos, cuando la producción de carbohidratos excede las demandas de respiración, crecimiento y reproducción. Las plantas pueden almacenar en diferentes formas estos carbohidratos, p.e. en forma de almidón o fructosa (Crawley 1983) y éstos pueden almacenarse en raíces o tallos y a partir de aquí distribuirse a la parte de la planta en donde se necesiten (Strauss & Agrawal 1999, Anten & Ackerly 2001a).

Como ya se mostró anteriormente son diferentes los mecanismos fisiológicos que están detrás de una respuesta compensatoria y dependiendo de estos, las plantas responderán negativa ó positivamente y tendrán una determinada capacidad de recuperación.

Generalmente los estudios sobre los efectos de la remoción foliar se han realizado en cortos periodos de tiempo y no se ha evaluado como es la respuesta después de varios eventos de defoliación, ni como se recuperan los atributos funcionales afectados, después de un periodo de no defoliación. Realizar estos estudios, resulta de gran interés sobre todo si se piensa que estos pueden aportar información para el diseño de programas de manejo de especies que representan un importante recurso. Este es el caso de las dos especies de palmas utilizadas en este estudio, que además de ser un importante recurso forestal no maderable, presentan una forma de crecimiento monopodial, con hojas que son producidas en el ápice de un solo tallo. Esto las hace un modelo ideal para analizar dichos efectos. Por lo anterior, en esta parte de la tesis evaluaré cuales son los efectos funcionales que provocan varios eventos de defoliación sobre *Chamaedorea elegans* y *C. oblongata* y como influye un periodo de descanso (no defoliación) en la capacidad de recuperación de los atributos funcionales.

2.2 Objetivos

En base a un experimento previo de defoliación sobre *Chamaedorea elegans* y *C. oblongata*

- Evaluar los efectos a mediano plazo que la defoliación provoca sobre atributos funcionales relacionados con el área foliar y con la reproducción.
- Evaluar el efecto de un periodo de descanso (no defoliación) sobre la recuperación de atributos funcionales relacionado con él área foliar y la reproducción.
- Determinar la intensidad de defoliación a la cual es mas fácil que una población se recupere, así como el tiempo necesario para que ocurra esta recuperación.

Materiales y Métodos

Como ya se mencionó en la sección anterior, ésta tesis representa la continuación de un estudio llevado a cabo durante 1997-2000, en el que se defoliaron experimentalmente dos especies de palmas del sotobosque (para mayor descripción ver Métodos Generales). La defoliación se detuvo en marzo de 2000 con la finalidad de evaluar los efectos de la cosecha de hojas a mediano plazo y determinar como influye un periodo de no defoliación en la recuperación de los atributos funcionales. Para esto, se realizaron tres censos semestrales durante marzo de 2001 y marzo de 2002. Mediante la información obtenida en dichos censos, se determinó la capacidad de recuperación a uno y dos años después de la última defoliación. Es importante recordar que tanto plántulas, como juveniles (Juveniles I en el caso de *C. oblongata*) fueron excluidos del experimento de defoliación.

2.3.1 Censos

Los censos se realizaron sobre los grupos de palmas con diferentes tratamientos de defoliación ubicados en diferentes parcelas permanentes. A todas las palmas se hicieron diferentes medidas y/o conteos:

El crecimiento monopodial y la producción de hojas en el ápice de un solo tallo, en ambas especies hizo muy fácil la identificación de las hojas nuevas. En cada censo se etiquetó la última hoja producida, de tal manera que la ó las hojas que estuvieran por arriba de la última hoja etiquetada representaron las hojas nuevas. Solo se consideraron como hojas nuevas aquellas que estuvieran totalmente desarrolladas al momento del conteo.

Las hojas nuevas se midieron desde la base del pecíolo de hasta el último folio para determinar su longitud, registrando solo la medida de la hoja mas nueva. También se contaron el número total de hojas presentes en la planta, el número de inflorescencias y/o infrutescencias por cada individuo reproductivo. Finalmente se contó el número de frutos presentes de todas las infrutescencias de cada individuo. En el caso de infrutescencias con frutos ya dispersados, se contaron las cicatrices que dejan los frutos en la raquila.

Para evaluar la recuperación en el aspecto funcional se consideró el análisis de los atributos vegetativos relacionados con el área foliar y los relacionados con la

reproducción. Estos fueron ó se obtuvieron a partir de las mediciones y conteos anteriormente mencionados: i).- número de hojas nuevas, ii) longitud de la hoja nueva, iii) área foliar nueva, obtenida mediante una correlación a partir la longitud de la ó las hojas nueva, iv) el número total de hojas, v) el área foliar total obtenida con una correlación a partir de la longitud y el número total de hojas, vi) la probabilidad de reproducción representada por la relación entre el número de palmas que se reprodujeron y el número total de palmas (considerando palmas reproductivas a aquellas con la presencia de por lo menos una inflorescencia y/o infrutescencia), vii) número de inflorescencias, viii) número de infrutescencias, ix) Éxito inflorescencias-infrutescencias: que se consideró como una medida del éxito reproductivo para palmas femeninas y que fue obtenida en base a las inflorescencias producidas en un periodo y a las infrutescencias producidas en el siguiente periodo, x) finalmente el número de frutos producidos por cada individuo reproductivo.

2.3.2 Análisis estadísticos

Se realizaron dos tipos de análisis estadísticos para cada atributo. El primero fue para comparar los efectos del corte de hojas entre sexos y tratamientos de defoliación para cada periodo de evaluación. En caso de que no encontrar diferencias entre sexos el siguiente análisis se realizó juntando todos los individuos sin diferenciar sexos.

El segundo tipo de análisis fue para comparar el desempeño de los sexos entre periodos de evaluación ($P = \text{periodos}$). Lo que implicó analizar a los sexos independientemente entre los tratamientos de defoliación. Este análisis corresponde a un análisis en donde los tratamientos estuvieron anidados al periodo de evaluación ($P/T = \text{Tratamiento anidado al Periodo}$) para así determinar efectivamente los efectos del tratamiento de defoliación y compararlos entre periodos, lo que se interpretó como una recuperación del atributo ó no.

Para analizar los atributos que representan conteos tales como: hojas nuevas, hojas totales, inflorescencias, infrutescencias y frutos se realizaron análisis de devianza utilizando un error Poisson y una función de unión logarítmica. Cuando se presentó sobredispersión en el error del modelo, los datos fueron reescalados como indica Crawley (1993) para hacer las pruebas de cada factor del modelo más conservadoras.

Para el caso de la longitud de la hoja nueva, el área foliar nueva y el área foliar total que presumiblemente presentan una distribución normal se realizaron análisis de varianza de dos vías utilizando un error normal y una función de unión de identidad (Crawley 1993). Previamente se realizó una prueba de normalidad de Kolmogorov-Smirnov y de homogeneidad de varianzas. En el caso de datos que no cumplieran con esta condición se transformaron a términos logarítmicos ($\ln(x+1)$).

Para analizar la probabilidad de reproducción y la relación inflorescencia-infrutescencia se realizó un análisis de devianza de devianza utilizando un error binomial y una función de unión gama (Crawley 1993).

Los análisis de devianza y de varianza se llevaron a cabo en el programa estadístico Glim for Ecologist ver 3.7 (Royal Statistical Society 1985). Las pruebas de normalidad de Kolmogorov-Smirnov y de homogeneidad de varianzas se llevaron a cabo en el paquete Sigma Stat. Ver. 2.0 (1997).

2.4 Resultados

2.4.1 *Chamaedorea elegans*

El presente estudio muestra que a nivel funcional *Chamaedorea elegans*, a dos años después del último corte de hojas aún presenta efectos negativos sobre el rendimiento de las plantas. Los efectos fueron más intensos en el primer año y disminuyeron durante el segundo año. En general, los atributos vegetativos (relacionadas con el área foliar) tuvieron un ritmo de recuperación relativamente más rápido que los reproductivos.

No de hojas nuevas

La producción foliar medida en número de hojas nuevas es una variable funcional que no fue considerablemente afectada en *C. elegans* en los tratamientos de defoliación del 33 y 50%, ya que en los dos periodos se registraron similar número de hojas nuevas. Las palmas defoliadas a 66% produjeron menos hojas en ambos años (Cuadro 1a y 1b). Igualmente la defoliación no causó efectos a largo plazo en la producción de hojas en las palmas dependiendo del sexo, ya que ambos sexos produjeron alrededor de 2 hojas/año.

Cuadro 1.- Análisis de devianza para evaluar el efecto del sexo y los tratamientos sobre la producción de hojas en poblaciones de *Chamaedorea elegans* de la selva húmeda de Chajul, Chiapas, durante el periodo a) 2000-2001 y b) 2001-2002. g.l.: grados de libertad, χ^2 : valor aproximado a una chi cuadrada, r²: porcentaje de la variación explicado por cada factor y p: probabilidad.

Factor	a) 2000-2001				b) 2001-2002			
	χ^2	r ²	g.l.	P	χ^2	r ²	g.l.	p
Sexo (S)	3.46	0	1	n.s.	2.18	0	1	n.s.
Tratamiento (T)	7.8	0	3	.05	7.9	0	3	.049
SxT	9.71	0	7	n.s.	2.91	0	7	n.s.
Error	158.6	--	545		139.81	--	530	
Total	166.66	--	552		147.71	--	537	

Respecto a la variación temporal en la producción de hojas, se encontró que en el primer periodo se produjo un mayor número que en el segundo (P: $\chi^2 = 12.05$, g.l. = 1, $p < .0001$, Fig 1), siendo el tratamiento del 66% el que mas baja producción tuvo. Los tratamientos del 33 y 50 % produjeron similar no. de hojas que el grupo control (0%). Para el periodo 2001-2002, se observó una tendencia similar. Es decir, el tratamiento del

66% continuó produciendo menor número de hojas que todos los demás con $1.8 \pm .07$ h, pero en todos los tratamientos se produjeron menos hojas (P/T: $Xi^2 = 12.67$, g.l. = 6, $p = .048$, Fig 1).

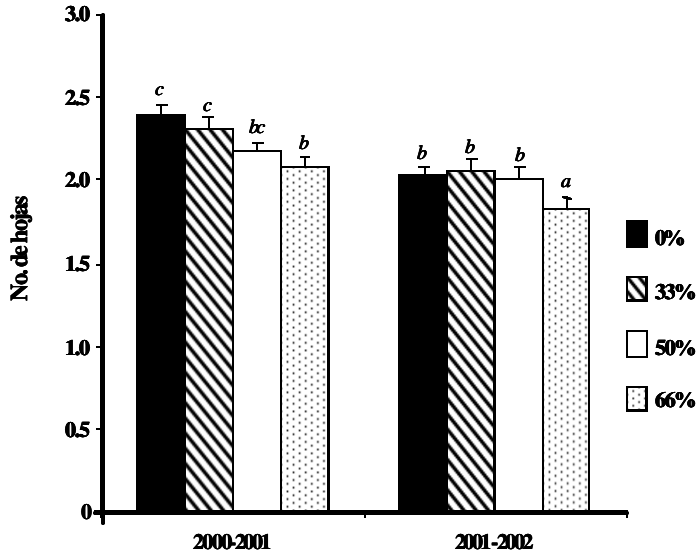


Figura 1.- Producción de hojas/año en diferentes poblaciones de *Chamaedorea elegans* sometidas a defoliación experimental en la selva húmeda de Chajul, Chiapas. Las letras en cursivas representan el análisis estadístico, letras diferentes indican diferencias significativas según pruebas de comparaciones múltiples de Bonferroni $P < .05$ (Crawley 1993).

Longitud de la hoja nueva

La longitud de las hojas también es una variable afectada por el tratamiento de defoliación ya que las hojas de los tratamientos del 50 y 66 % para el primer periodo son menores que las del grupo control que alcanzó una longitud de alrededor de 42 cm. Para este periodo no se encontró efecto significativo entre sexos (Cuadro 2a y Fig. 2a;2b). Para el periodo 2001-2002 si se encontró un efecto significativo del sexo, tratamientos y la interacción entre estos factores. Esto fue debido a la baja longitud que todavía presentan las palmas femeninas del 66% (Cuadro 2b y Fig. 2a; 2b).

Cuadro 2.- Análisis de varianza para evaluar el efecto del sexo y el tratamiento sobre la longitud de las hoja en poblaciones de *Chamaedorea elegans* de la selva húmeda de Chajul, Chiapas, durante el periodo a) 2000-2001 y b) 2001-2002. g.l.: grados de libertad, CM: cuadrados medios, F: valor de F y P: probabilidad.

Factor	a) 2000-2001				b) 2001-2002			
	g.l.	CM	F	P	g.l.	CM	F	P
Sexo (S)	1	29.96	.351	n.s.	1	551.9	7.98	.005
Tratamiento (T)	3	1466.6	17.2	<.0001	3	380.3	5.70	.001
SxT	3	232.8	3.02	.03	3	231.3	3.54	.014
Error	544	76.84	--	--	376	65.39	--	--
Total	550	85.19	--	--	383	70.43	--	--

El ANOVA anidado realizado entre años y tratamientos para comparar el largo de las hojas en palmas femeninas indica que la longitud de la hoja es significativamente diferente entre periodos (P: $F_{1,493} = 4.07, p = .041$), al igual que el tratamiento anidado al periodo (P/T: $F_{6,487} = 13.52, p < .0001$, Fig. 2a). El grupo control y el tratamiento del 33% tuvieron tamaños de hoja menores para el segundo periodo (aunque solo significativo para el control). Esto permitió que el tamaño de la hoja del 50% no difiera del 0% para el segundo periodo, sino solamente el 66% que aún tuvo tamaño de hoja muy bajo.

Para el largo de la hoja en masculinos no se encontró efecto entre periodo (P: $F_{1,439} = .065, n.s.$), las diferencias estuvieron dadas por el tratamiento anidado al periodo (P/T: $F_{7,432} = 2.07, p = .044$) debido a que las palmas del tratamiento del 66% produjeron hojas mas largas en el segundo periodo que en el primero, recuperando la condición del grupo control al igual que los tratamientos del 33 y 50% (Fig. 2b).

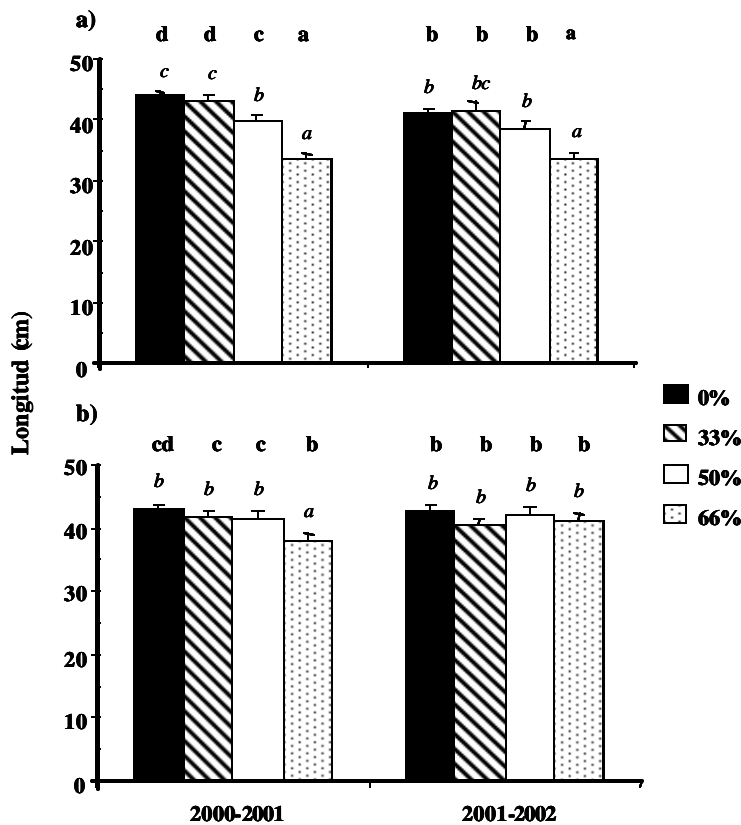


Figura 2.- Longitud de la última hoja producida en diferentes poblaciones de *Chamaedorea elegans* sometidas a defoliación experimental en la selva húmeda de Chajul, Chiapas. a) palmas femeninas, b) palmas masculinas. Las letras en negritas representan el análisis que compara sexo y tratamiento para un mismo año. Las letras en cursivas comparan un mismo sexo entre años y tratamientos. Letras diferentes indican diferencias significativas según pruebas de comparaciones múltiples de Bonferroni P .05 (Crawley 1993).

Área foliar nueva

La producción de área foliar para el primer periodo (2000-2001) fue similar entre sexos, las diferencias solo se encontraron entre tratamientos, siendo el del 66% el que

menor producción de área foliar produjo. Para el periodo 2001-2002 los masculinos del tratamiento 66% alcanzan producción similar de área foliar que el grupo control, no así las hembras que produjeron menor área foliar que el grupo control y que los masculinos del 66% (Cuadro 3b y Fig 3a; 3b).

Cuadro 3.- Análisis de varianza para evaluar el efecto del sexo y el tratamiento sobre la producción de área foliar en poblaciones de *Chamaedorea elegans* de la selva húmeda de Chajul, Chiapas, durante el periodo a) 2000-2001 y b) 2001-2002. g.l.: grados de libertad, CM: cuadrados medios, F: valor de F y P: probabilidad.

Factor	a) 2000-2001				b) 2001-2002			
	g.l.	CM	F	P	g.l.	CM	F	P
Sexo (S)	1	1.4 e ⁻⁶	.032	n.s.	1	2.4 e ⁻⁴	7.12	.007
Tratamiento (T)	3	2.11 e ⁻³	18.36	<.0001	3	4.96 e ⁻⁴	5.07	.002
SxT	4	2.93 e ⁻⁴	1.87	n.s.	3	2.68 e ⁻⁴	2.77	.04
Error	547	2.15 e ⁻²	--	--	376	1.20 e ⁻²	--	--
Total	550	2.37 e ⁻²	--	--	382	1.28 e ⁻²	--	--

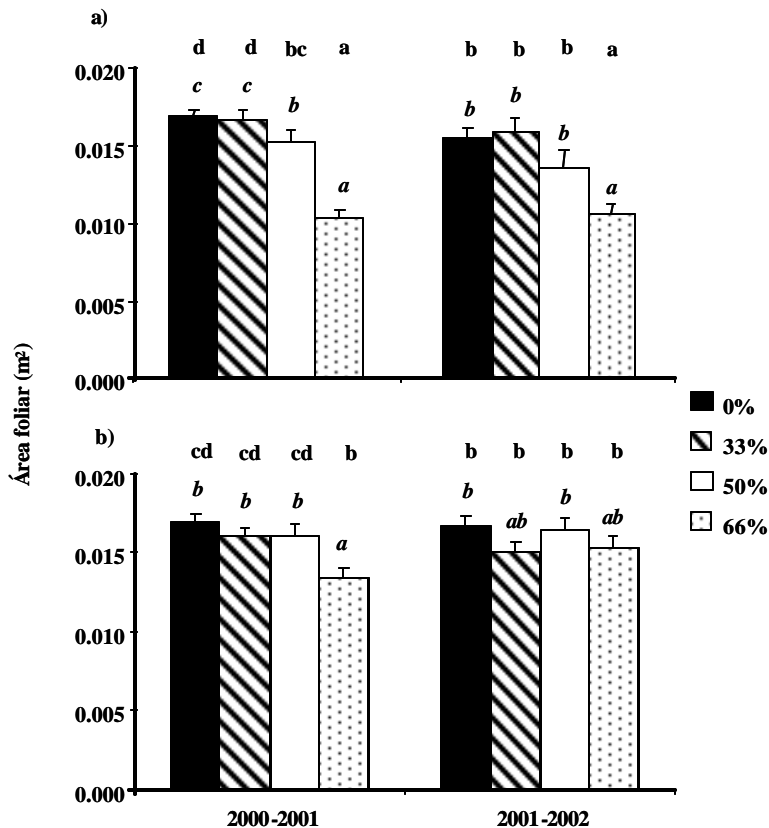


Figura 3.- Área foliar/año producida por diferentes poblaciones de *Chamaedorea elegans* sometidas a defoliación experimental en la selva húmeda de Chajul, Chiapas. a) palmas femeninas, b) palmas masculinas. Las letras en negritas representan el análisis que compara sexo y tratamiento para un mismo año. Las letras en cursivas comparan un mismo sexo entre años y tratamientos. Letras diferentes indican diferencias significativas según pruebas de comparaciones múltiples de Bonferroni P .05 (Crawley 1993).

Para el primer periodo, las palmas femeninas de los tratamientos del 50 y 66% produjeron un área foliar menor que el grupo control y el 33% (P/T: $F_{1,493} = 12.30$, p

<.001), pero esta diferencia se pierde para el segundo periodo debido a que el 0 y el 33% produjeron un área foliar menor (P: $F_{6,487} = 5.64$, $p < .0005$) lo que ocasionó que no existieran diferencias con el tratamiento del 50%, pero si con el del 66% (Fig. 3a).

Respecto a los masculinos se encontró que los tratamientos producen similar área foliar entre años (P: $F_{1,438} = .0117$, *n.s.*). Para el primer periodo el área foliar producida es similar entre los tratamientos, a excepción del 66%, pero para el segundo año alcanza una producción foliar similar al grupo control (P/T: $F_{7,432} = 2.027$, $p < .049$; Fig. 3b).

Hojas totales

Para el periodo 2000-2001 se encontraron diferencias significativas en el número total de de hojas entre palmas de distinto sexo, siendo las del sexo masculino, las que presentaron mayor número de hojas. El tratamiento de defoliación tuvo un efecto significativo sobre esta variable. En particular, las palmas que estuvieron bajo defoliación de 50 y 66% presentaron menos hojas que el resto de los tratamientos. La interacción entre sexo y tratamiento de defoliación no fue significativa (Cuadro 4, Fig. 4).

Para el segundo periodo anual (2001-2002) se encontraron diferencias entre los sexos y entre tratamientos de defoliación. Se encontraron diferencias entre palmas masculinas y femeninas del grupo control, siendo los masculinos los que más hojas presentan. Las palmas femeninas que fueron sometidas a los tratamientos del 50% y 66 % aún mostraron un menor número de hojas que las palmas de menores niveles de defoliación (Cuadro 4 y Figura 4). Respecto a palmas masculinas, solo el tratamiento del 33% logró tener el mismo número de hojas que el grupo control. Como en el primer año, la interacción sexo-tratamiento de defoliación no fue significativa.

Cuadro 4.- Análisis de devianza para evaluar el efecto del sexo y los tratamientos sobre el total de hojas en pie en poblaciones de *Chamaedorea elegans* de la selva húmeda de Chajul, Chiapas, durante el periodo a) 2000-2001 y b) 2001-2002. g.l.: grados de libertad, Xi^2 : Valor aproximado a una chi cuadrada, r^2 : porcentaje de la variación explicado por cada factor y P: probabilidad.

Factor	a) 2000-2001				b) 2001-2002			
	Xi^2	r^2	g.l.	p	Xi^2	r^2	g.l.	p
Sexo (S)	6.15	2	1	.013	3.89	0	1	.047
Tratamiento (T)	25.12	8.1	3	< .0001	27.33	6.9	3	.0005
SxT	2.48	0	3	n.s.	2.51	0	3	n.s.
Error	277.5	--	548		370.5	--	--	
Total	308.8	--	552		399.7	--	797	

Las palmas femeninas que sufrieron un mismo nivel de defoliación presentaron una misma cantidad de hojas en pie en los años 2001 y 2002 (P: $Xi^2 = 0.218$, g.l. = 1, n.s.). En ambos años, las palmas femeninas que estuvieron sujetas a una defoliación del 50% y 66% presentaron un menor número de hojas en pie que las palmas sometidas a niveles menores de defoliación (P/T: $Xi^2 = 31.16$, g.l. = 7, $p < .0005$, Fig. 4a). Este patrón fue similar en las palmas masculinas (P/T: $Xi^2 = 22.8$, g.l. = 6, $p < .001$, Fig. 4b), en las que solo se recuperaron las del tratamiento del 33% y no las sometidas a 50 y 66% de defoliación

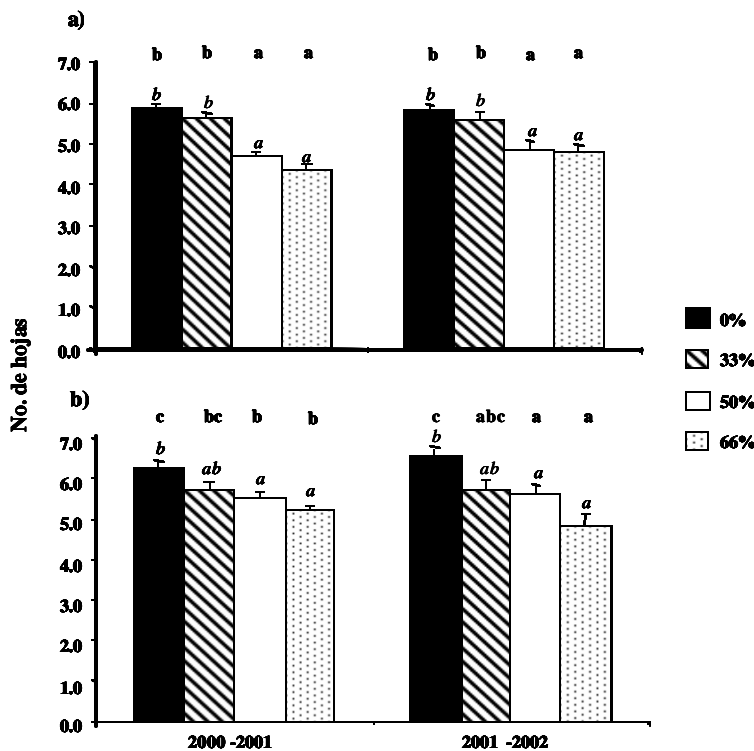


Figura 4.- Hojas totales presentes en palmas de diferentes poblaciones de *Chamaedorea elegans* sometidas a defoliación experimental en la selva húmeda de Chajul, Chiapas. a) palmas femeninas b) palmas masculinas. Las letras en negritas representan el análisis que compara sexo y tratamiento para un mismo año. Las letras en cursivas comparan un mismo sexo entre años y tratamientos. Letras diferentes indican diferencias significativas según pruebas de comparaciones múltiples de Bonferroni $P = .05$ (Crawley 1993).

Área foliar total

Para el periodo 2000-2001 no se encontraron diferencias significativas en el área foliar total entre palmas femeninas y masculinas. Las diferencias significativas se deben a los tratamientos y a la interacción sexo-tratamiento (Cuadro 5, Fig. 5). Este resultado fue debido principalmente a que en palmas femeninas el único tratamiento que alcanzó un área foliar total similar al del grupo control fue el del 33% de defoliación. Por el contrario en masculinos, aunque el tratamiento del 33% presentó un área foliar similar a la de palmas femeninas, esto no alcanzó a recuperar la condición normal (0%). Las palmas

masculinas de tratamientos del 50 y 66% presentaron mayor área foliar que las palmas femeninas de estos mismos tratamientos, lo que indica que las palmas femeninas sufren en mayor grado una defoliación mas intensa.

Cuadro 5.- Análisis de varianza para evaluar el efecto del sexo y el tratamiento sobre el área foliar total en poblaciones de *Chamaedorea elegans* de la selva húmeda de Chajul, Chiapas, durante el periodo a) 2000-2001 y b) 2001-2002. g.l.: grados de libertad, CM: cuadrados medios, F: valor de F y P: probabilidad.

Factor	a) 2000-2001				b) 2001-2002			
	g.l.	CM	F	P	g.l.	CM	F	P
Sexo (S)	1	5.1 e ⁻³	1.89	n.s.	1	.03	15.12	.0003
Tratamiento (T)	3	5.5 e ⁻²	23.37	<.0001	3	.02	11.69	<.0001
SxT	4	5.2 e ⁻³	2.38	.048	3	.01	2.63	.04
Error	543	2.3 e ⁻³	--	--	376	1.8 e ⁻³	--	--
Total	550	2.7 e ⁻³	--	--	383	2.1 e ⁻³	--	--

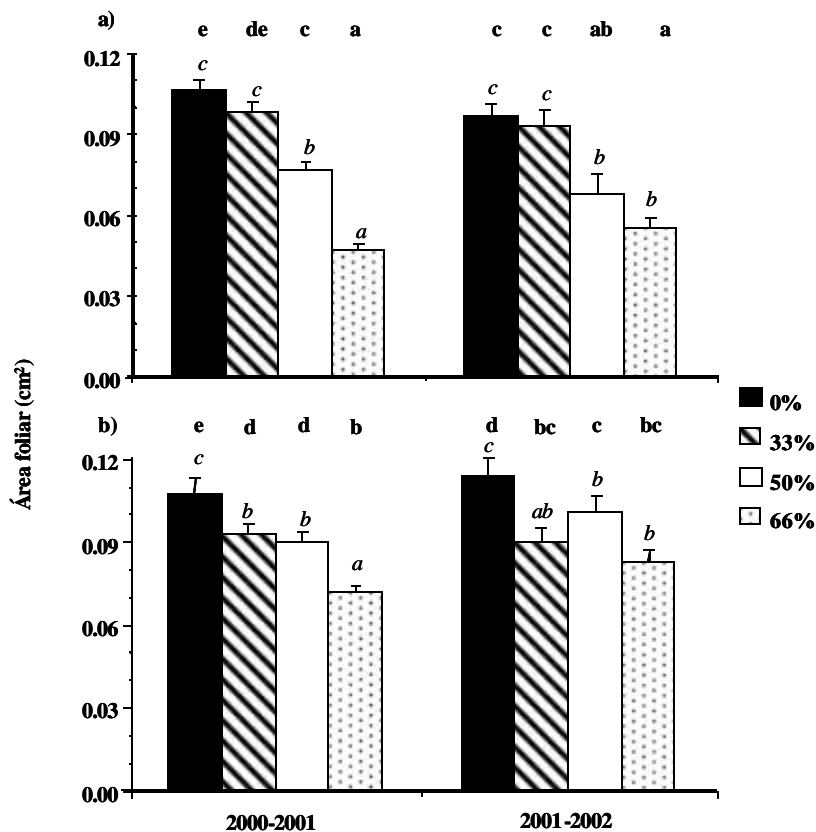


Figura 5.- Área foliar total de diferentes poblaciones de *Chamaedorea elegans* sometidas a defoliación experimental en la selva húmeda de Chajul, Chiapas. a) palmas femeninas, b) palmas masculinos. Las letras en negritas representan el análisis que compara sexo y tratamiento para un mismo año. Las letras en cursivas comparan un mismo sexo entre años y tratamientos. Letras diferentes indican diferencias significativas según pruebas de comparaciones múltiples de Bonferroni P .05 (Crawley 1993).

Para el periodo 2001-2002 las palmas masculinas presentaron un área foliar total mayor que las femeninas y se presentó un patrón similar al del periodo anterior. Es decir, solo las palmas femeninas del 33% logran alcanzar la condición del grupo control. Los

tratamientos del 50 y 66% de masculinos siguen presentando mayor área foliar total que el de palmas femeninas de estos tratamientos (Fig. 5).

Las palmas femeninas presentaron un área foliar similar en ambos periodos (P: $F_{1,493} = 1.23$, n.s.) a excepción del tratamiento del 66% que presentó mas área foliar total para el segundo periodo (P/T: $F_{7,487} = 13.54$, $p < .0001$, Fig. 5a). Solo el tratamiento de defoliación del 33% pudo alcanzar un área foliar total similar a la del grupo control (0%).

Para el caso de las palmas masculinas no se presentaron diferencias significativas en el área foliar total entre periodos (P: $F_{1,438} = 2.01$, n.s.), pero si se distinguieron diferencias entre los tratamientos de defoliación, siendo el grupo control (0%) y el tratamiento del 66% el que mayor y menor área foliar total presentaron, respectivamente. Para el segundo periodo se presentó un patrón similar, a excepción de que los tratamientos del 50% y 66% de defoliación tuvieron un área foliar total similar (P/T: $F_{7,432} = 4.57$, $p < .0001$). En dos años de evaluación ningún tratamiento de defoliación en palmas masculinas alcanzó la condición normal de una población no cosechada (0%).

Probabilidad de reproducción

Al parecer normalmente las palmas femeninas tienen mayor probabilidad de reproducirse, ya que en ambos periodos el grupo control (0%) de palmas femeninas tuvo mas que el respectivo grupo de palmas masculinas. Respecto a los efectos de la defoliación sobre este atributo se encontró que bs niveles de defoliación intensos (50%) afectan fuertemente la probabilidad de reproducción de palmas femeninas, ya que tienen entre 1.5 y 2 veces menos probabilidad de reproducirse que el grupo control. Para el caso de las palmas masculinas, al parecer la defoliación no tiene fuertes efectos sobre esta probabilidad, ya que no se encontraron diferencias significativas entre tratamientos sobre la probabilidad de reproducción. Para el segundo periodo, el patrón fue similar al del periodo 2000-2001 (Cuadro 6a, Fig. 6a).

Respecto a la variación temporal de la probabilidad de reproducción de palmas femeninas, se encontró que hubo una mayor probabilidad de reproducción en el segundo periodo (P: $\chi^2 = 7.31$, $g.l. = 1$, $p < .006$, Fig. 6a) aunque estas diferencias solo fueron estadísticamente significativas para el grupo control (0%) (P/T: $\chi^2 = 45.72$, $g.l. = 6$, $p < .0001$, Fig. 6a). Los tratamientos del 50 y 66% presentaron una baja probabilidad de

reproducción en ambos periodos, lo que indica que los efectos negativos de la defoliación sobre la probabilidad de reproducción persisten después de dos años.

Cuadro 6.- Análisis de devianza para evaluar el efecto del sexo y los tratamientos sobre la probabilidad de reproducción en poblaciones de *Chamaedorea elegans* de la selva húmeda de Chajul, Chiapas, durante el periodo a) 2000-2001 y b) 2001-2002. g.l.: grados de libertad, Xi^2 : valor aproximado a una chi cuadrada, r^2 : porcentaje de la variación explicado por cada factor y p: probabilidad.

Factor	a) 2000-2001				b) 2001-2002			
	Xi^2	r^2	g.l.	P	Xi^2	r^2	g.l.	p
Sexo (S)	13.94	35.1	1	<.0001	17.2	40.3	1	<.0001
Tratamiento (T)	22.71	57.26	3	<.0004	15.7	36.8	3	.0013
SxT	3.03	0	3	n.s.	9.7	22.7	3	.021
Error	3.04	--	3	--	.001	--	0	--
Total	39.66	--	7	--	42.65	--	7	--

Como ya se mencionó anteriormente, la defoliación en palmas masculinas no afecta negativamente la probabilidad de reproducción, ni entre tratamientos (P/T : $Xi^2=4.55$, g.l. = 3, n.s., Fig. 6a), ni entre periodos (P : $Xi^2=1.46$, g.l. = 1, n.s., Fig. 6a).

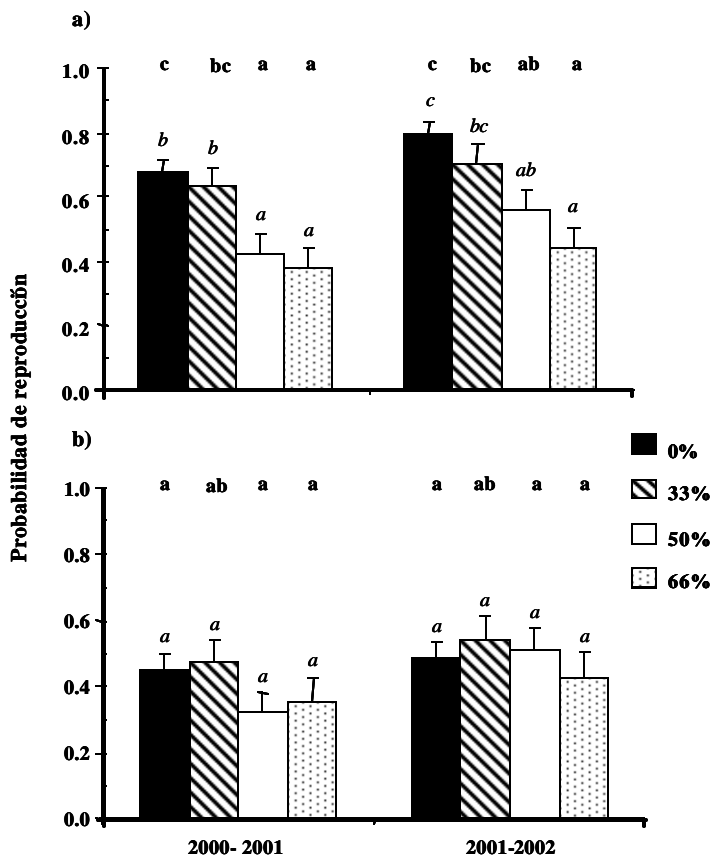


Figura 6.- Probabilidad de reproducción de diferentes poblaciones de *Chamaedorea elegans* sometidas a defoliación experimental en la selva húmeda de Chajul, Chiapas. a) palmas femeninas, b) palmas masculinas. Las letras en negritas representan el análisis que compara sexo y tratamiento para un mismo año y las letras en cursivas comparan un mismo sexo entre años y tratamientos. Letras diferentes indican diferencias significativas según pruebas de comparaciones múltiples de Bonferroni $P < .05$ (Crawley 1993).

Producción de inflorescencias

La producción de inflorescencias también fue afectada por la defoliación y sus efectos persisten aún dos años después de la última defoliación. En el primer periodo se produjeron en general mayor número de inflorescencias en palmas femeninas, aunque esta producción también dependió de los tratamientos de defoliación, ya que las palmas sometidas a defoliación del 50% y 66% produjeron menor número de inflorescencias que el grupo control (0%) (Cuadro 7, Fig. 7).

Para el segundo periodo hubo un patrón similar al anterior, ya que las hembras tuvieron una mayor producción de inflorescencias que las palmas masculinas y también hubieron diferencias entre tratamientos de defoliación, siendo el 66% el que menor producción de inflorescencias tuvo. Es decir, estas palmas no han podido recuperar la condición de una población no manejada (0%). Los tratamientos del 33 y 50% tuvieron similar producción y no difirieron del grupo control (0%). Para el caso de masculinos no hubo diferencias entre tratamientos de defoliación (Cuadro 7, Fig. 7).

Cuadro 7.- Análisis de devianza para evaluar el efecto de los tratamientos de defoliación y el sexo sobre la producción de inflorescencias en poblaciones de *Chamaedorea elegans* de la selva húmeda de Chajul, Chiapas, durante el periodo a) 2000-2001 y b) 2001-2002., Xi^2 : valor aproximado a una chi cuadrada, r^2 : porcentaje de la variación explicado por cada factor, g.l.: grados de libertad y P: probabilidad.

Factor	a) 2000-2001				b) 2001-2002			
	Xi^2	r^2	g.l.	P	Xi^2	r^2	g.l.	p
Tratamiento (T)	28.2	1	3	<.001	8.02	2	3	.047
Sexo (S)	5.09	4	1	<.01	0.1	--	1	n.s.
TxS	2.27	--	3	n.s.	8.39	--	7	n.s.
Error	653.8	--	532		601.9	--	516	
Total	687.1	--	536		610.0	--	519	

La producción de inflorescencias en palmas femeninas fue mayor en el primer periodo que en el segundo (P: $Xi^2= 10.1$, $g.l. = 1$, $p = .0001$; Fig. 7), pero esto solo fue significativamente diferente para el grupo control (0%). Es decir, los tratamientos de defoliación produjeron un número similar de inflorescencias en ambos años (P/T: $Xi^2= 32.9$, $g.l. = 6$, $p <.0001$; Fig. 7). Para el primer periodo el 50% y 66% tuvieron menor producción de inflorescencias y para el segundo periodo el único tratamiento que produjo el menor número de inflorescencias fue el del 66% de defoliación.

Para el caso de las palmas masculinas, se encontró que produjeron un número similar de inflorescencias entre periodos (P: $Xi^2 = 0.51$, $g.l. = 1$, n.s. Fig. 7) y que el tratamiento de defoliación no tiene efectos negativos sobre la producción de inflorescencias, ya que no se encontraron diferencias respecto a este factor (P/T: $Xi^2 = 6.32$, $g.l. = 7$, n.s., Fig. 7). Es decir, la defoliación no afecta a la producción de inflorescencias en palmas masculinas.

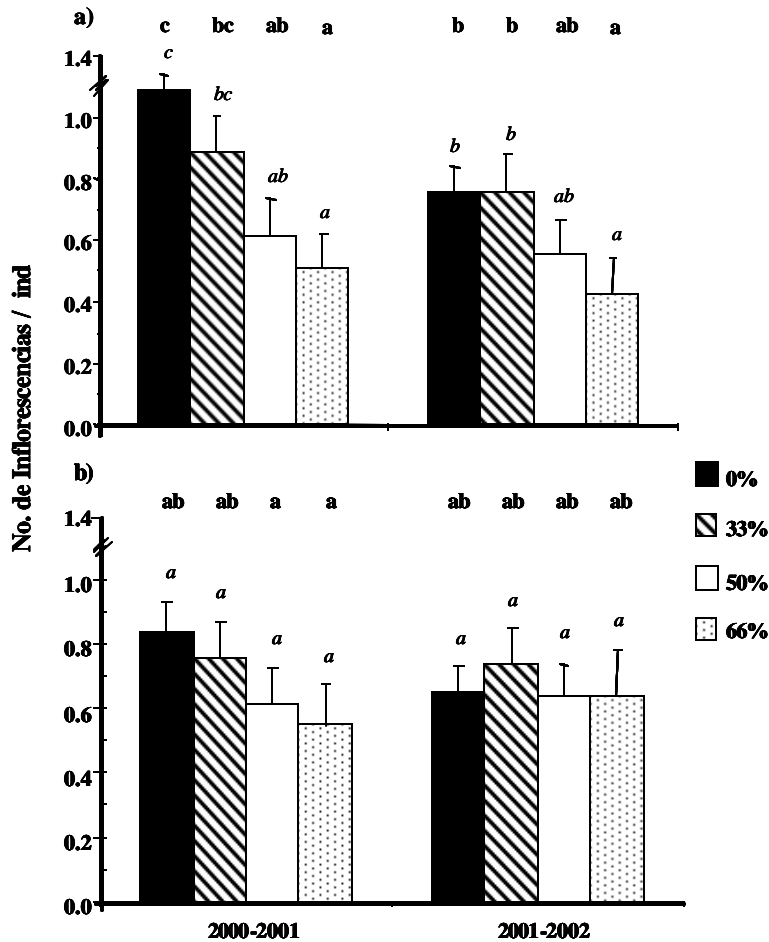


Figura 7.- No. de inflorescencias/año producidas por diferentes poblaciones de *Chamaedorea elegans* que fueron sometidas a defoliación experimental en la selva húmeda de Chajul, Chiapas. a) palmas femeninas, b) Palmas masculinas. Las letras en negritas representan el análisis que compara sexo y tratamiento para un mismo año. Las letras en cursivas comparan un mismo sexo entre años y tratamientos. Letras diferentes indican diferencias significativas según pruebas de comparaciones múltiples de Bonferroni $P < .05$ (Crawley 1993).

Producción de infrutescencias

Al igual que la producción de inflorescencias en palmas femeninas, la producción de infrutescencias también fue afectada por la defoliación. Respecto al análisis no se encontraron diferencias entre periodos (P: $Xi^2 = 2.46$, $g.l. = 1$, n.s.; Fig. 8), sino que las diferencias estuvieron dadas por la anidación del tratamiento al periodo (P/T: $Xi^2 = 40.3$, $g.l. = 7$, $p < .0001$, Fig. 8). Para el periodo 2000-2001, las palmas de los tratamientos de defoliación del 33% recuperaron la condición normal, no así los tratamientos del 50% y

66% que produjeron menor número de infrutescencias en los dos periodos de evaluación. Es decir, para el año 2002 las palmas sometidas a estos tratamientos de defoliación no habían alcanzado la producción normal de infrutescencias.

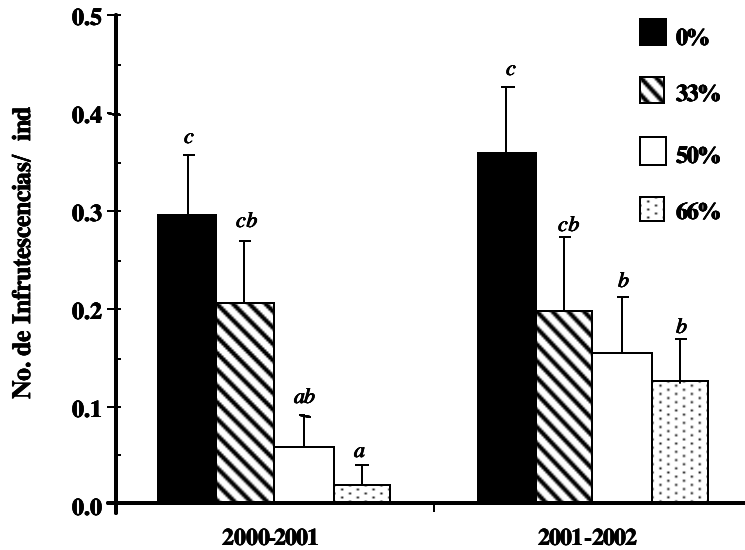


Figura 8.- No. de Infrutescencias/año producidas por diferentes poblaciones de *Chamaedorea elegans* sometidas a defoliación experimental en la selva húmeda de Chajul, Chiapas. a) palmas femeninas, b) palmas masculinas. Las letras en cursivas representan los resultados del análisis estadístico, letras diferentes indican diferencias significativas según pruebas de comparaciones múltiples de Bonferroni P .05 (Crawley 1993).

Proporción inflorescencias/infrutescencias

Este análisis se realizó debido a que se observó que no todas las inflorescencias llegan a convertirse en infrutescencias. Es decir, hay cierta proporción de inflorescencias que interrumpen su desarrollo normal, y que no llegan exitosamente al estadio de infrutescencias. Esto ocurre normalmente, ya que en el grupo control solo alrededor de un 40% alcanza el estadio de infrutescencia. Pero esta proporción también es afectada por la defoliación experimental.

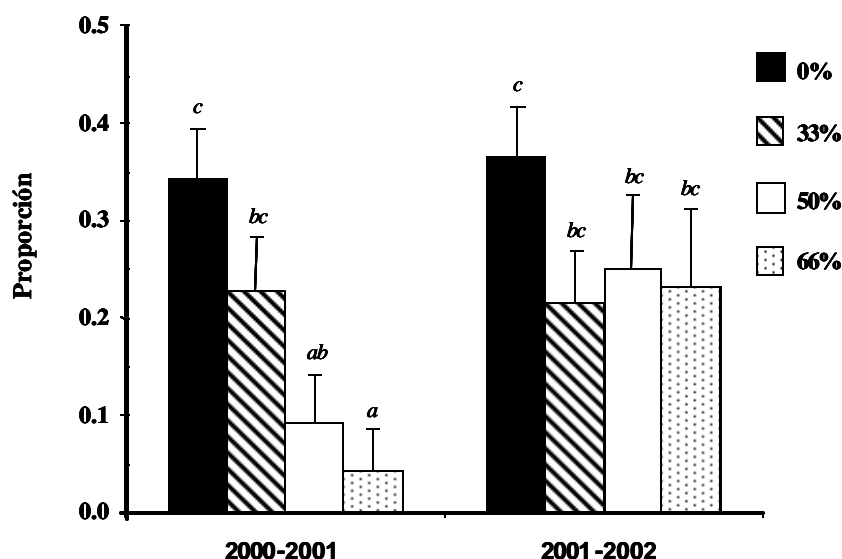


Figura 9.- Proporción Inflorescencia/Infrutescencia de diferentes poblaciones de *Chamaedorea elegans* que fueron sometidas a defoliación experimental en la selva húmeda de Chajul, Chiapas. Las letras en cursivas representan los resultados del análisis estadístico. Letras diferentes indican diferencias significativas según pruebas de comparaciones múltiples de Bonferroni P .05 (Crawley 1993).

Para el primer periodo esta proporción fue menor en los tratamientos de defoliación del 50 y 66% y solo el tratamiento del 33% fue el único similar a la condición normal. Para el segundo periodo todos los tratamientos tuvieron una proporción similar a la del grupo control. Es decir, recuperaron la condición normal (P/T: $Xi^2 = 14.85$, g.l. = 7, $p = .03$; Fig. 9) aunque aún se ve una gran variación entre las palmas en defoliación, lo que indica que hay una repuesta diferencial entre los individuos.

Frutos por palma reproductiva

La producción de frutos es un atributo intensamente afectado por la defoliación, ya que a dos años después de haberse llevado a cabo el último corte de hojas, aún se presentan fuertes efectos sobre las palmas defoliadas. La producción de frutos fue similar en ambos años (P: $Xi^2 = 1.08$ g.l. = 1, n.s. Fig. 10), a excepción de que para el primer periodo todos los tratamientos de defoliación produjeron menor número de frutos que el grupo control (0%) y para el segundo año solo el tratamiento del 33% alcanzó una producción similar a la del grupo control (0%). Los tratamientos de 50 y 66% aún produjeron menos frutos que el grupo control y una producción similar a la del primer periodo (P/T: $Xi^2 = 16.51$, g.l. = 7, $p = .021$, Fig. 10). Es decir, palmas sometidas a defoliación intensa y sostenida (50% y 66%) necesitan más de dos años para recuperar la producción normal de frutos.

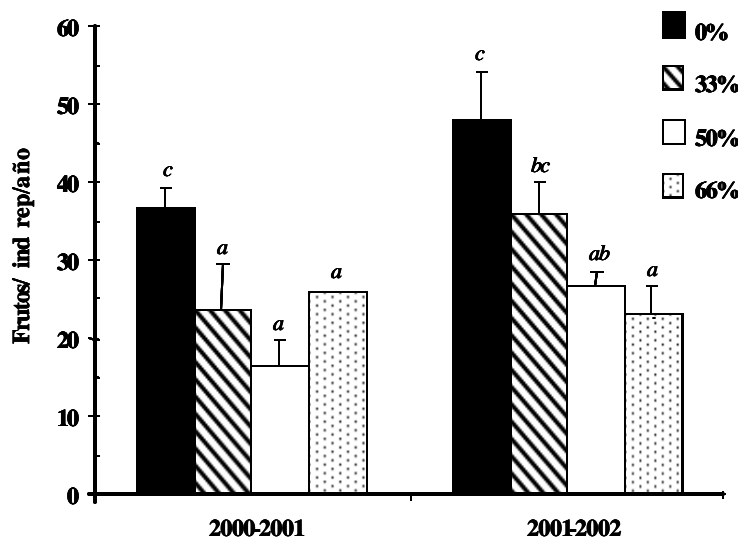


Figura 10.- Frutos/año producidos por palmas reproductivas de diferentes poblaciones de *Chamaedorea elegans* que fueron sometidas a defoliación experimental en la selva húmeda de Chajul, Chiapas. Las letras en cursivas representan los resultados del análisis estadístico. Letras diferentes indican diferencias significativas según pruebas de comparaciones múltiples de Bonferroni $P = .05$ (Crawley 1993).

2.4.2 *Chamaedorea oblongata*

En general *Chamaedorea oblongata*, se recuperó mas rápido que *C. elegans*, especialmente en los atributos relacionados con el área foliar. Respecto a los relacionados con la reproducción aún tienen un rendimiento menor que palmas no defoliadas. La defoliación de palmas a 66% representó un tratamiento muy agresivo ya que las palmas bajo esta condición aún al segundo periodo de evaluación presentan efectos negativos en ambos atributos.

Hojas nuevas

La producción foliar es una variable funcional que no es considerablemente afectada en *C. oblongata*, ya que desde el primer periodo todos los tratamientos de defoliación produjeron similar número de hojas. La producción de hojas fue similar entre sexos (Cuadro 11a y 11b). Para el segundo periodo tampoco se encontraron diferencias entre tratamientos. La única diferencia, se encontró entre sexos siendo las palmas masculinas las que más hojas produjeron.

Cuadro 11.- Resultados de los análisis de devianza para evaluar el efecto del sexo y los tratamientos sobre la producción de hojas en poblaciones de *Chamaedorea oblongota* de la selva húmeda de Chajul, Chiapas, durante el periodo a) 2000-2001 y b) 2001-2002. g.l.: grados de libertad, Xi^2 : valor aproximado a una chi cuadrada, r2: porcentaje de la variación explicado por cada factor y P: probabilidad.

Factor	a) 2000-2001				b) 2001-2002			
	Xi^2	r ²	g.l.	p	Xi^2	r ²	g.l.	p
Sexo (S)	1.03	0	1	n.s.	7.98	2.15	1	.004
Tratamiento (T)	4.20	0	3	n.s.	2.33	0	3	n.s.
SxT	6.08	0	7	n.s.	2.79	0	6	n.s.
Error	363.8		349		362.1		335	
Total	363.8		349		370.1		336	

Respecto a la variación temporal en la producción de hojas, para el caso de palmas femeninas solo se encontraron diferencias entre periodos, con una producción menor de hojas en el segundo periodo (P: $Xi^2= 11.7$, g.l. = 1, $p < .0006$, Fig 27a). El tratamiento anidado al periodo no fue significativo, es decir, todos los tratamientos de defoliación produjeron similar número de hojas al grupo control (0%) (P/T: $Xi^2= 1.62$, g.l. = 6, n.s. Fig 11a).

Para el caso de masculinos se registró una tendencia contraria a la de palmas femeninas, ya que hubo una mayor cantidad de hojas producidas para el segundo periodo (P: $Xi^2 = 13.7$, g.l. = 1, $p < .0002$, Fig 11b). La anidación del tratamiento al periodo no fue significativa. Es decir, no se presentaron diferencias entre tratamientos en ninguno de los dos periodos (P/T: $Xi^2 = 2.01$, g.l. = 6, n.s. Fig. 11b).

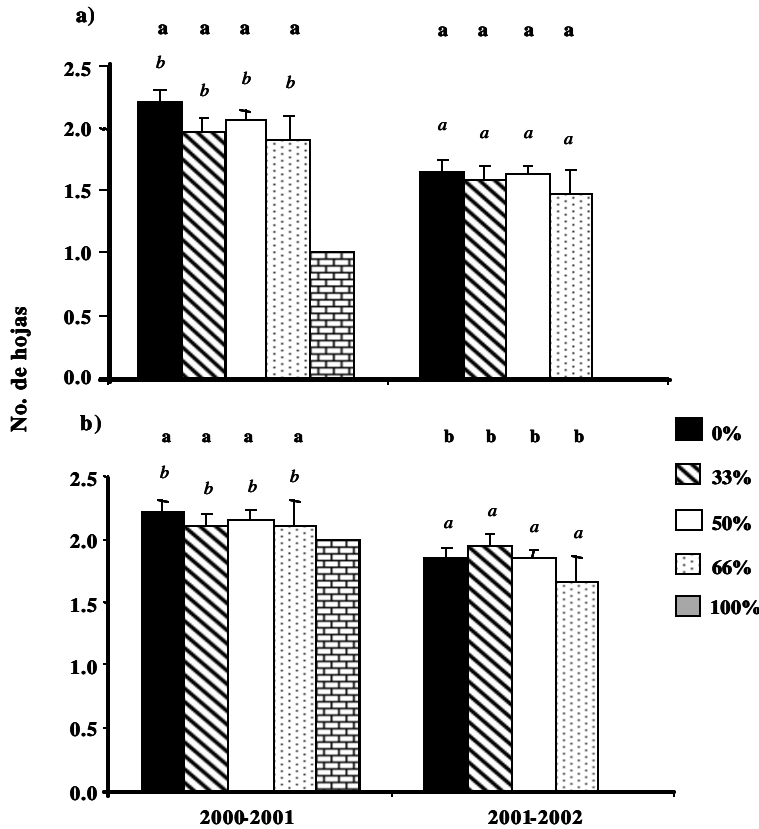


Figura 11.- Producción de hojas/año producidas por diferentes poblaciones de *Chamaedorea oblongata* sometidas a defoliación experimental en la selva húmeda de Chajul, Chiapas. a) palmas femeninas b) palmas masculinas. Las letras en negritas representan el análisis que compara sexo y tratamiento para un mismo año. Las letras en cursivas comparan un mismo sexo entre años y tratamientos. Letras diferentes indican diferencias significativas según pruebas de comparaciones múltiples de Bonferroni P .05 (Crawley 1993).

Longitud de la hoja nueva

El análisis realizado para evaluar los efectos del sexo y el tratamiento sobre la longitud de la hoja nueva de *Chamaedorea oblongata*, en el primer periodo de evaluación (2000-2001) indica que hay diferencias entre sexos, siendo las palmas del sexo femenino las que tienen las hojas mas grandes. También se encontró que existen diferencias entre los tratamientos, siendo los del 66% los de menor tamaño (Cuadro 12a, Fig. 12a y 12b).

En el segundo periodo (2001-2002) se encontraron diferencias entre sexos. Se encontró que no hay diferencias entre los tratamientos. Finalmente la interacción sexo-tratamiento no fue significativa (Cuadro 12b).

Cuadro 12.- Resultados de los análisis de varianza para evaluar el efecto del sexo y el tratamiento a la longitud de las hojas en poblaciones de *Chamaedorea oblongata* de la selva húmeda de Chajul, Chiapas, durante el periodo a) 2000-2001 y b) 2001-2002. g.l.: grados de libertad, CM: cuadrados medios, F: valor de F y P: probabilidad.

Factor	a) 2000-2001				b) 2001-2002			
	g.l.	CM	F	P	g.l.	CM	F	P
Sexo (S)	1	6605	27.7	0.001	1	2251	9.42	0.002
Tratamiento (T)	3	736.7	3.14	0.024	3	113.4	0.47	n.s.
SxT	3	381.3	1.64	n.s.	6	221.2	0.92	n.s.
Error	344	234.1	--	--	177	238.9	--	--
Total	347	238.5	--	--	178	250.2	--	--

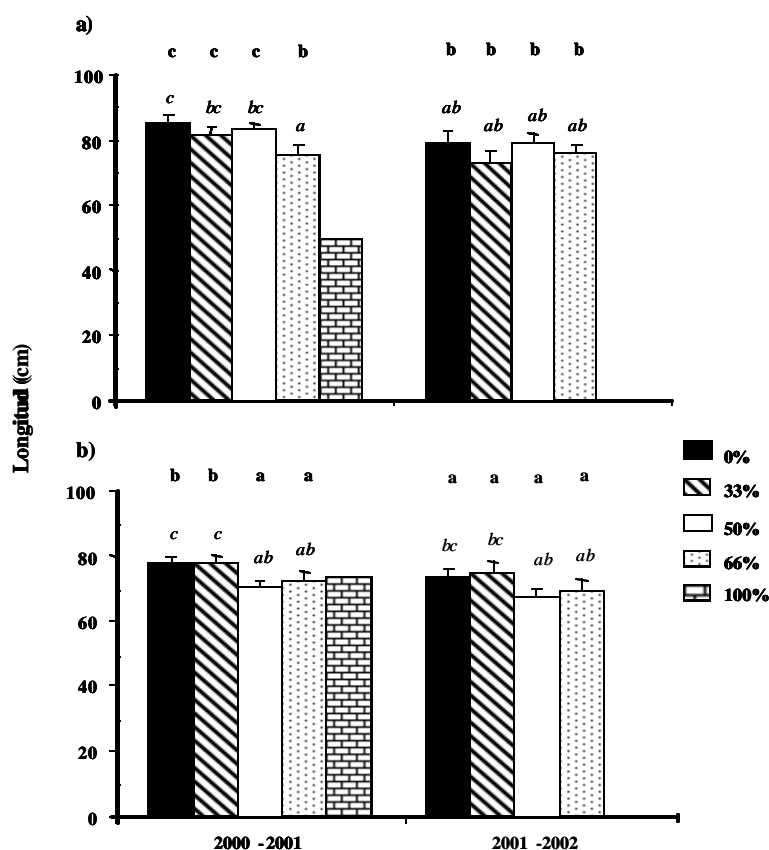


Figura 12.- Longitud de la última hoja producida en diferentes poblaciones de *Chamaedorea oblongata* sometidas a defoliación experimental en la selva húmeda de Chajul, Chiapas. a) palmas femeninas, b) palmas masculinas. Las letras en negritas representan el análisis que compara sexo y tratamiento para un mismo año. Las letras en cursivas comparan un mismo sexo entre años y tratamientos. Letras diferentes indican diferencias significativas según pruebas de comparaciones múltiples de Bonferroni $P = .05$ (Crawley 1993).

El ANOVA anidado realizado entre años y tratamientos para comparar el largo de las hojas en palmas femeninas indica que la longitud de la hoja es significativamente diferente entre periodos ($P: F_{1,312}=5.57, p < 0.017$), al igual que el tratamiento anidado al periodo ($P/T: F_{8,305}=2.22, p < 0.026$; Fig. 12a). Para el segundo periodo todos los tratamientos se recuperaron. Para el largo de la hoja en palmas masculinas se encontró que no existe efecto entre periodos ($P: F_{1,215} = 2.79, n.s.$), las diferencias estuvieron dadas

por el tratamiento anidado al periodo (P/T: $F_{8,207}=2.09$ $p < 0.037$) debido a que todos los tratamientos produjeron hojas mas largas en el primer periodo que en el segundo (Fig. 12b).

Área foliar nueva

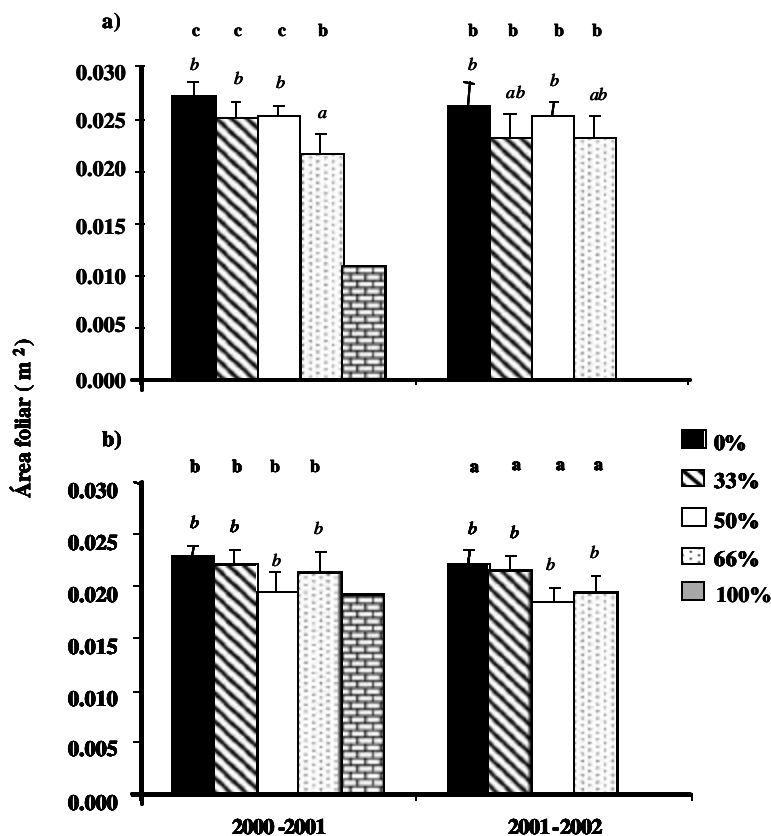
La producción de área foliar para el primer periodo de *Chamaedorea oblongata* indica que hay diferencias entre sexos, siendo las palmas femeninas las que mayor área foliar produjeron. Respecto a los tratamientos también se encontraron diferencias significativas. La interacción sexo-tratamiento no fue significativa (Cuadro 13a). En el segundo periodo (2001-2002) los masculinos de los tratamientos del 50 y 66% son los que menos área foliar produjeron que el grupo control, pero estas diferencias no fueron significativas. Finalmente la interacción sexo-tratamiento no fue significativa (Cuadro 13b).

Las palmas femeninas del tratamiento del 66% produjeron un área foliar menor ($.021 \pm .001 \text{ m}^2$) que el grupo control, lo que indica que las palmas femeninas sufren mas una intensa defoliación (P/T: $F_{1,312}=0.17$, n.s.). La anidación tratamiento al periodo se encontró que no es significativo ($F_{8,305}=1.28$, n.s.; Fig. 13).

Cuadro 13.- Resultados de los análisis de varianza para evaluar el efecto del sexo y el tratamiento sobre la producción de área foliar en poblaciones de *Chamaedorea oblongata* de la selva húmeda de Chajul, Chiapas, durante el periodo a) 2000-2001 y b) 2001-2002. g.l.: grados de libertad, CM: cuadrados medios, F: valor de F y P: probabilidad.

Factor	a) 2000-2001				b) 2001-2002			
	g.l.	CM	F	P	g.l.	CM	F	P
Sexo (S)	1	1.8 e^{-3}	22.9	0.0003	1	9.5 e^{-4}	12.3	0.0008
Tratamiento (T)	3	2.2 e^{-4}	2.91	0.033	3	7.0 e^{-3}	0.91	n.s.
SxT	3	1.1 e^{-4}	1.47	n.s.	6	6.8 e^{-3}	0.89	n.s.
Error	344	7.4 e^{-3}	--	--	177	7.7 e^{-3}	--	--
Total	348	8.1 e^{-3}	--	--	178	8.2 e^{-3}	--	--

Respecto a las palmas masculinas se encontró que los tratamientos producen similar área foliar entre años (P: $F_{1,214}=0.40$, n.s.). Para el primer periodo el área foliar producida es similar entre los tratamientos, a excepción del 50% que produjo $.018 \text{ m}^2 \pm .0009$, pero para el segundo año alcanza una producción foliar similar a los demás tratamiento (P/T: $F_{8,207}=18.61$, $p = .0001$; Fig. 13b).



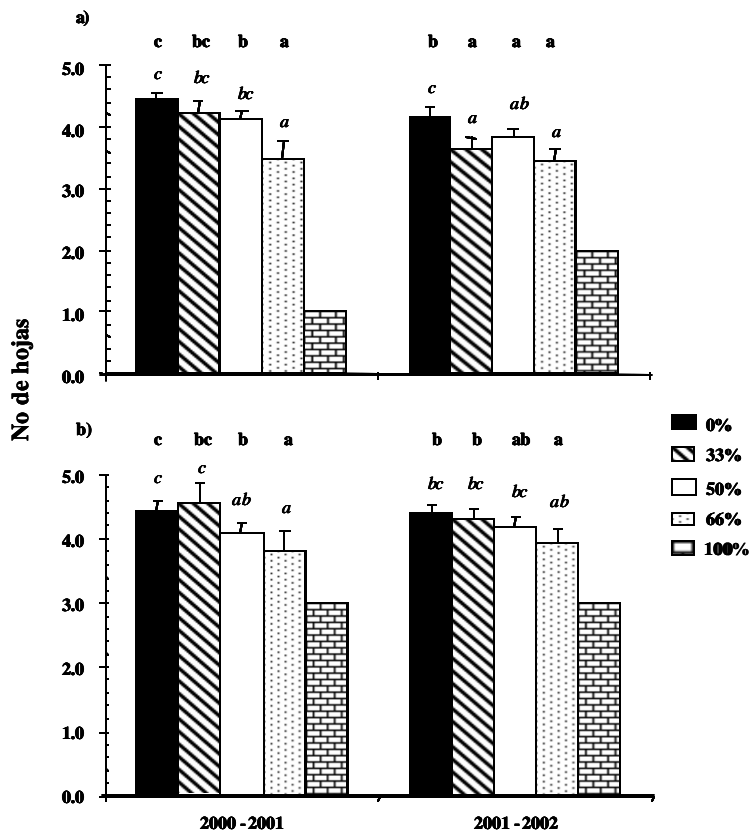
Hojas totales

Para el primer periodo (2000-2001) se encontró que las palmas femeninas presentan el mismo número de hojas totales que las palmas masculinas y las diferencias solo se presentaron entre tratamientos. El tratamiento del 66% presenta un menor número de hojas comparadas con las que presentó el grupo control (Cuadro 14a, Fig 14a; 11b). Para el segundo periodo se encontró que existen diferencias en el número de hojas entre sexos y entre tratamientos de defoliación, siendo las palmas masculinas las que más hojas presentan. Las palmas femeninas bajo tratamientos de defoliación tuvieron menor número de hojas que el grupo control. En palmas masculinas el 33% y 50% presentaron similar número de hojas que el grupo control y solamente las del 66% no lograron recuperarse (Cuadro 14b y Fig. 14a; 14b).

Sorprendentemente las palmas femeninas presentaron menos hojas para el periodo 2001-2002 ($P: \chi^2 = 9.34, g.l. = 1, p < 0.002$), e incluso los tratamientos del 33 y 50% que ya estaban recuperado para el primer periodo presentaron menos hojas para el segundo. Las palmas femeninas defoliadas a 66% fueron las que menos hojas en pie tuvieron ($P/T: \chi^2 = 30.72, g.l. = 6, p < .0001$, Fig 14a).

Cuadro 14.- Resultados de los análisis de devianza para evaluar el efecto del sexo y los tratamientos sobre el total de hojas en pie en poblaciones de *Chamaedorea oblongata* de la selva húmeda de Chajul, Chiapas, durante el periodo a) 2000-2001 y b) 2001-2002. g.l.: grados de libertad, χ^2 : Valor aproximado a una chi cuadrada, r^2 : porcentaje de la variación explicado por cada factor y p: probabilidad.

Factor	a) 2000-2001				b) 2001-2002			
	χ^2	r^2	g.l.	p	χ^2	r^2	g.l.	p
Sexo (S)	0.008	0	1	n.s.	7.60	2.40	1	.005
Tratamiento (T)	19.61	5.35	3	.0002	12.59	3.97	3	.005
SxT	2.85	0	3	n.s.	2.94	0	3	n.s.
Error	346.6	--	345		297.1	--	300	
Total	366.3	--	348		317.2	--	304	



Respecto a las palmas masculinas se encontró que no existen diferencias entre periodos (P: $\chi^2=0.001$, g.l. = 1, n.s.), solamente el tratamiento anidado al periodo fue

significativo, siendo el 50 y 66 % las poblaciones que no han recuperado la condición de no palmas no defoliadas (P/T: $Xt^2 = 14.4$, g.l. = 7, $p = .044$ Fig 14b).

Área foliar total

Para el periodo 2000-2001 se encontraron diferencias significativas en el área foliar total entre palmas femeninas y masculinas, siendo las palmas femeninas las que mayor área foliar produjeron. En cuanto a los tratamientos también se encontraron diferencias significativas. La interacción sexo-tratamiento no fue significativa (Cuadro 15a).

Para el segundo periodo (2001-2002) las palmas masculinas presentaron un área foliar total menor que las femeninas y se presentó un patrón similar al del periodo anterior. Es decir, solo las palmas masculinas del 33% logran alcanzar la condición del grupo control. Los tratamientos del 50 y 66% de las palmas femeninas siguen presentando mayor área foliar total que el de palmas masculinas de estos mismos tratamientos (Cuadro 15b y Fig. 15).

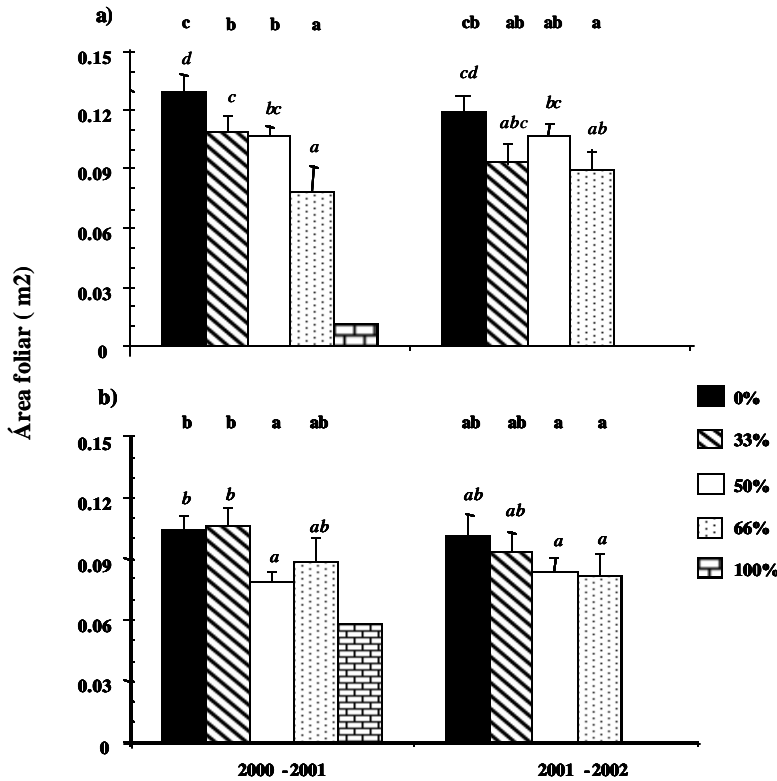
Cuadro 15.- Resultados de los análisis de varianza para evaluar el efecto del sexo y el tratamiento sobre el área foliar total en poblaciones de *Chamaedorea oblongata* de la selva húmeda de Chajul, Chiapas, durante el periodo a) 2000-2001 y b) 2001-2002. g.l.: grados de libertad, CM: cuadrados medios, F: valor de F y P: probabilidad.

Factor	a) 2000-2001				b) 2001-2002			
	g.l.	CM	F	P	g.l.	CM	F	P
Sexo (S)	1	4.9 e ⁻³	11.6	0.0012	1	1.7e ⁻³	5.65	0.017
Tratamiento (T)	3	2.5 e ⁻³	6.20	0.0007	3	7.8e ⁻⁴	2.61	0.052
SxT	3	7.1 e ⁻⁴	1.75	n.s.	6	4.3 e ⁻⁴	1.47	n.s.
Error	344	4.1 e ⁻⁴	--	--	177	7.7 e ⁻⁵	--	--
Total	348	4.4 e ⁻⁴	--	--	178	3.2 e ⁻⁴	--	--

Las palmas femeninas presentaron similar área foliar en ambos periodos (P: $F_{1,311} = .473$, n.s.) y solo el tratamiento del 66% no logró recuperar en dos años (P/T: $F_{7,305} = 2.85$, $p < .0069$, Fig. 15a).

Para el caso de las palmas masculinas no se presentaron diferencias significativas en el área foliar total entre periodos (P: $F_{1,213} = .0323$, n.s.), sino solo entre tratamientos (P/T: $F_{7,207} = 2.03$, $p < .0523$, Fig. 15b), siendo para el segundo periodo las palmas de los tratamientos del 50 y 66 % los que menor área foliar total presentaron. En los dos años

de evaluación el tratamiento del 33% de defoliación en palmas masculinas alcanzó la condición normal de una población no cosechada (0%).



Probabilidad de reproducción

Para el periodo 2000-2001 no se encontraron diferencias en la probabilidad de reproducción entre sexos. Respecto a los tratamientos de defoliación se encontraron diferencias, y estas fueron debidas a palmas femeninas. Se encontró que el tratamiento del 50 y 66% tuvieron 2-3 veces menor probabilidad de reproducción que el grupo control y solo el tratamiento del 33% tuvo una probabilidad similar a la del grupo control. Para el caso de las palmas masculinas no se presentaron diferencias entre tratamientos de defoliación (Cuadro 16a, Fig. 16a).

A diferencia del primer periodo, para el segundo periodo (2001-2002) sí se encontraron diferencias entre sexos, siendo las palmas femeninas las que mayor probabilidad de reproducción tuvieron. En cuanto a los tratamientos no se encontraron

diferencias. Las palmas masculinas presentaron el mismo patrón del periodo anterior (Cuadro 16a, Fig. 16a; 16b).

Respecto al análisis de palmas femeninas se encontró que existen diferencias significativas entre periodos, siendo el segundo periodo en el que mayor probabilidad de reproducción tuvieron (P: $Xi^2 = 25.39$, g.l. = 1, $p < 0.001$). Especialmente los tres tratamientos de defoliación alcanzaron una probabilidad similar al grupo control (0%) (P/T: $Xi^2 = 26.35$, g.l. = 6, $p < 0.0002$, Fig. 16a). Es decir, para el segundo periodo todos los tratamientos de defoliación recuperaron la probabilidad de reproducción.

Cuadro 16.- Análisis de devianza para evaluar el efecto del sexo y los tratamientos sobre la probabilidad de reproducción en poblaciones de *Chamaedorea oblongata* de la selva húmeda de Chajul, Chiapas, durante el periodo a) 2000-2001 y b) 2001-2002. g.l.: grados de libertad, Xi^2 : Valor aproximado a una chi cuadrada, r^2 : porcentaje de la variación explicado por cada factor y p: probabilidad.

Factor	a) 2000-2001				b) 2001-2002			
	Xi^2	r^2	g.l.	p	Xi^2	r^2	g.l.	p
Sexo (S)	2.25	0	1	n.s.	21.9	70.21	1	<.0001
Tratamiento (T)	13.5	54.8	3	0.004	5.00	0	3	n.s.
SxT	11.1	45.1	4	0.025	13.2	0	6	n.s.
Error	0	--	0		0	--	0	
Total	24.6	--	7		31.3	--	7	

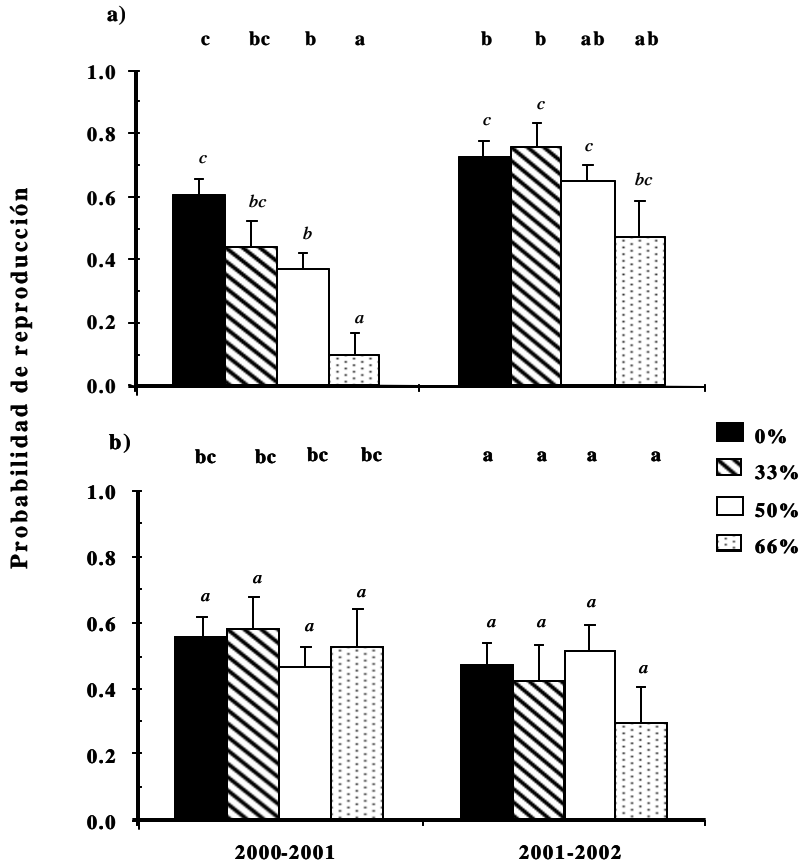


Figura 16.- Probabilidad de reproducción de diferentes poblaciones de *Chamaedorea oblongata* sometidas a defoliación experimental en la selva húmeda de Chajul, Chiapas. a) palmas femeninas, b) palmas masculinas. Las letras en negritas representan el análisis que compara sexo y tratamiento para un mismo año y las letras en cursivas comparan un mismo sexo entre diferentes años y tratamientos. Letras diferentes indican diferencias significativas según pruebas de comparaciones múltiples de Bonferroni P .05 (Crawley 1993).

Para las palmas masculinas se encontró que la defoliación no tiene efectos sobre la probabilidad de reproducción, ya que no se encontraron diferencias ni entre periodos (P: $Xi^2 = 2.62$, g.l. = 1, n.s.) ni entre tratamientos (P/T: $Xi^2 = 7.95$, g.l. = 7, n.s. Fig. 16b).

Producción de inflorescencias

La producción de inflorescencias representa un atributo reproductivo que también fue afectado por la defoliación y que aun no se puede recuperar. En el primer periodo se produjeron en general mayor número de inflorescencias en palmas femeninas, aunque esta producción también dependió de los tratamientos de defoliación, ya que las palmas sometidas a defoliación del 33, 50 y 66% produjeron menor número de inflorescencias que el grupo control (0%) (Cuadro 17a, Fig. 17).

Para el segundo periodo hubo un patrón similar al anterior, ya que las hembras tuvieron una mayor producción de inflorescencias que las palmas masculinas, pero no se encontraron diferencias entre tratamientos de defoliación. Es decir, estas palmas han podido recuperar la condición de una población no manejada (0%). Los tratamientos del 33 y 50% tuvieron similar producción y no difirieron del grupo control (0%). Para el caso de las palmas masculinas no hubo diferencias entre tratamientos de defoliación (Cuadro 17b, Fig. 17).

Cuadro 17.- Resultados de los análisis de devianza para evaluar el efecto de los tratamientos de defoliación y el sexo sobre la producción de inflorescencias en poblaciones de *Chamaedorea oblongata* de la selva húmeda de Chajul, Chiapas, durante el periodo a) 2000-2001 y b) 2001-2002., Xi^2 : valor aproximado a una chi cuadrada, r^2 : porcentaje de la variación explicado por cada factor, g.l.: grados de libertad y P: probabilidad.

Factor	a) 2000-2001				b) 2001-2002			
	Xi^2	r^2	g.l.	P	Xi^2	r^2	g.l.	p
Sexo (S)	4.67	.98	1	<.031	2.09	.42	1	n.s.
Tratamiento (T)	12.95	2.7	3	<.004	4.17	.83	3	n.s.
TxS	3.36	.70	3	n.s.	14.9	2.9	7	<.037
Error	459.6	--	424		485.6	--	416	
Total	477.3	--	428		500.5	--	429	

La producción de inflorescencias por parte de palmas femeninas fue mayor en el segundo periodo que en el primer (P: $Xi^2 = 0.01$, g.l. = 1, n.s. Fig. 17a), pero esto no fue significativo. Es decir, los tratamientos de defoliación produjeron similar número de

inflorescencias en ambos años (P/T: $Xi^2 = 22.4$, $g.l. = 7$, $p < .0022$; Fig. 17a). Para el primer periodo el único tratamiento que produjo el mayor número de inflorescencias fue el del 0% de defoliación y para el segundo periodo todos los tratamientos produjeron el mismo número de inflorescencias.

Para el caso de las palmas masculinas, se encontró que produjeron similar número de inflorescencias entre periodos (P: $Xi^2 = 0.51$, $g.l. = 1$, n.s. Fig. 17b) y que el tratamiento de defoliación no tiene efectos negativos sobre la producción de inflorescencias, ya que no se encontraron diferencias respecto a este factor (P/T: $Xi^2 = 1.26$, $g.l. = 7$, n.s., Fig. 17b). Es decir, la defoliación no afecta a la producción de inflorescencias en palmas masculinas.

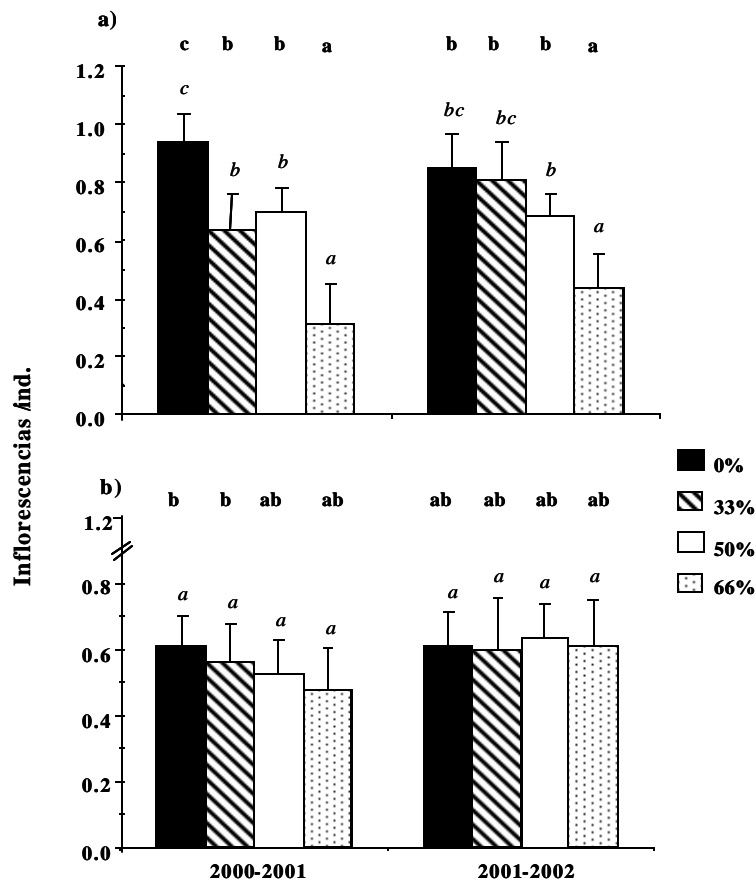


Figura 17.- No. de inflorescencias/año producidas por diferentes poblaciones de *Chamaedorea oblongata* que fueron sometidas a defoliación experimental en la selva húmeda de Chajul, Chiapas a) palmas femeninas, b) palmas masculinas. Las letras en negritas representan el análisis que compara sexo y tratamiento para un mismo año. Las letras en cursivas comparan un mismo sexo entre años y tratamientos. Letras diferentes indican diferencias significativas según pruebas de comparaciones múltiples de Bonferroni P .05 (Crawley 1993).

Producción de infrutescencias

Al igual que la producción de inflorescencias en palmas femeninas, la producción de infrutescencias también fue afectada por la defoliación. Respecto al análisis se encontraron diferencias entre periodos (P: $Xi^2 = 16.2$, $g.l. = 1$, $p < .0001$; Fig. 18), siendo el

primer periodo el que menor número de infrutescencias produjo. También se encontraron diferencias en la anidación del tratamiento al periodo (P/T: $Xi^2= 29.2$, $g.l. = 6$, $p <.0001$, Fig. 18. Para el periodo 2001-2002, las palmas de los tratamientos de defoliación del 33 y 50% recuperaron la condición normal, no así el tratamiento del 66% que produjo un menor número de infrutescencias en los dos periodos de evaluación. Es decir, las palmas sometidas a un 66% de remoción de las hojas dos años después de la última defoliación aún no han alcanzado la producción normal de infrutescencias.

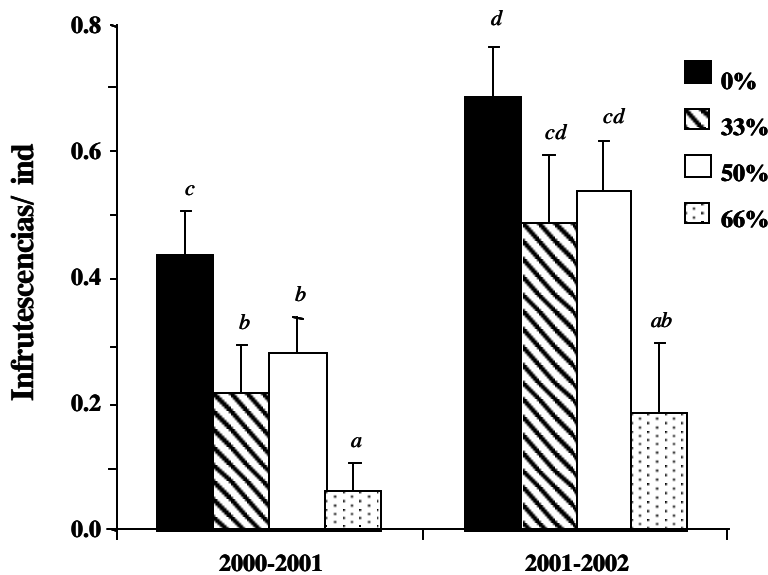


Figura 18.- Infrutescencias/año producidas por diferentes poblaciones de *Chamaedorea oblongata* que fueron sometidas a defoliación experimental en la selva húmeda de Chajul, Chiapas. Las letras en cursivas representan los resultados del análisis estadístico, letras diferentes indican diferencias significativas según pruebas de comparaciones múltiples de Bonferroni P .05 (Crawley 1993).

Proporción inflorescencia/infrutescencia

Contrario a *C. elegans* y a otras palmas, el porcentaje de inflorescencias que alcanzaron el estadio de infrutescencias fue muy alto, ya que en ambos periodos se encontró en el grupo control que esta proporción es de alrededor de 80%. Esta proporción fue afectada por la defoliación, encontrándose una menor proporción en el primer periodo (P/T: $Xi^2= 13.02$, $g.l. = 1$, $p < 0.003$; Fig. 19) que en el segundo. Este resultado fue debido a que en el primer periodo todas las palmas bajo tratamiento de defoliación tuvieron menor proporción de inflorescencias que alcanzaron el estadio de infrutescencia. Esta proporción aumentó en todos los tratamientos de defoliación hasta el segundo periodo, incluyendo el tratamiento del 66% que no difirió del grupo control (P/T: $Xi^2= 12.61$, $g.l. = 6$, $p < 0.049$; Fig. 19). Es decir, todas las palmas en defoliación necesitaron

de dos años de descanso para recuperar la proporción normal de inflorescencias/infrutescencias.

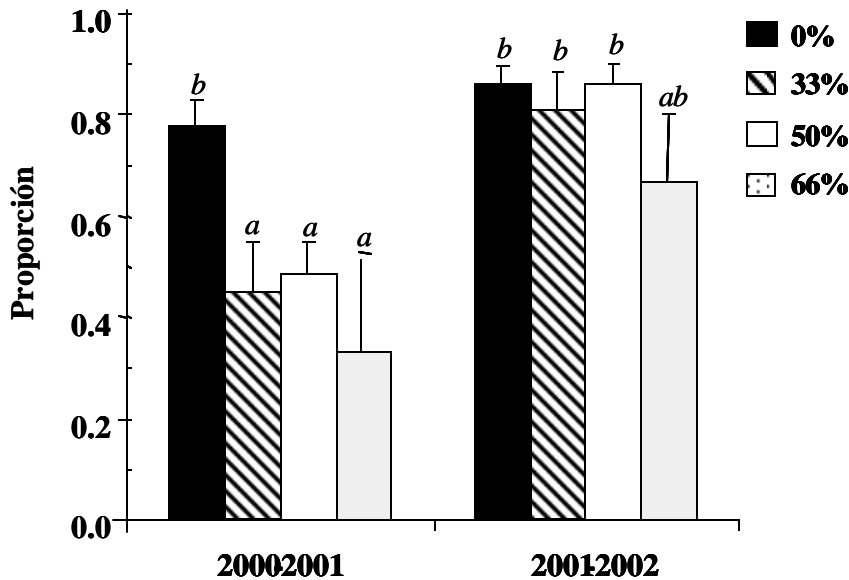


Figura 19.- Proporción inflorescencias/Infrutescencias de diferentes poblaciones de *Chamaedorea oblongata* que fueron sometidas a defoliación experimental en la selva húmeda de Chajul, Chiapas. Las letras en cursivas representan los resultados del análisis estadístico. Letras diferentes indican diferencias significativas según pruebas de comparaciones múltiples de Bonferroni $P = .05$ (Crawley 1993).

Frutos por individuo reproductivo

Entre periodos no hubo diferencias significativas en la producción de frutos ($P: \chi^2 = 0.23, g.l. = 1, n.s$), pero esta fue muy variable entre palmas de un mismo tratamiento de defoliación. En el primer periodo algunos individuos de los tratamientos del 33 y 50% produjeron similar cantidad de frutos al grupo control (0%), pero para el segundo periodo estos individuos, no produjeron frutos y los que lo hicieron fue en menor cantidad ($P/T: \chi^2 = 12.98, g.l. = 6, p < 0.043$; Fig. 20). Esto hace que en el primer periodo se vea cierta recuperación de las palmas bajo tratamientos de 33% y 50% de defoliación pero para el segundo periodo se haya perdido esta tendencia. Dentro del tratamiento del 66% hubo una gran variación entre palmas en la producción de frutos, con una baja producción de frutos en el primer periodo y para el segundo aumentó esta producción.

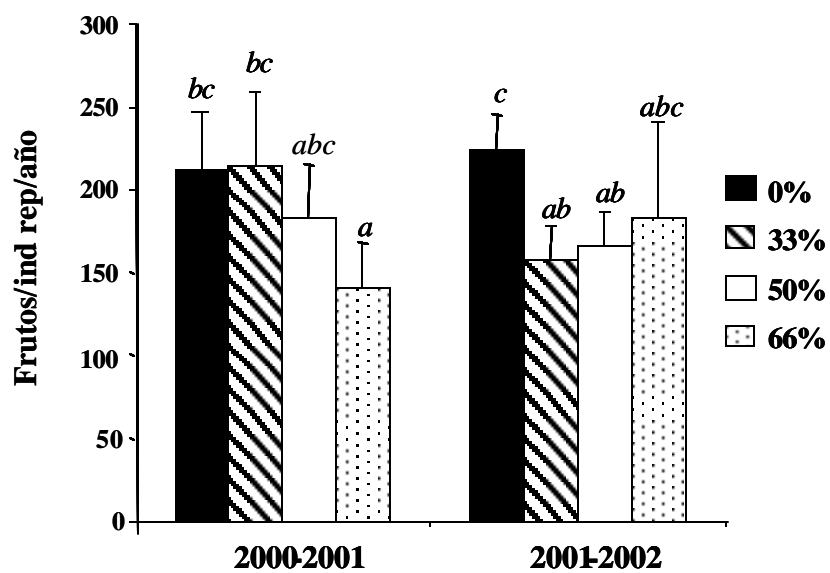


Figura 20.- Frutos/año producidos por palmas reproductivas de diferentes poblaciones de *Chamaedorea oblongata* que fueron sometidas a defoliación experimental en la selva húmeda de Chajul, Chiapas. Las letras en cursivas representan los resultados del análisis estadístico. Letras diferentes indican diferencias significativas según pruebas de comparaciones múltiples de Bonferroni P .05 (Crawley 1993).

2.6 Discusión

Los resultados obtenidos indican que la recuperación post-defoliación en los individuos sucede gradualmente, recuperándose primeramente los atributos relacionados con el área foliar y después los relacionados con la reproducción. Este patrón puede explicarse con la teoría de historias de vida que asume que cuando hay recursos limitados, entonces estos se asignan a una sola función y por lo tanto se hacen indisponibles para otras funciones (Ashman 1994). En este caso, es evidente que es necesario recuperar en primera instancia el área foliar (ya que de esto dependerá la captación de energía) y después otras funciones, tales como la reproductiva.

La “velocidad de recuperación”, depende en gran medida de la intensidad de defoliación, siendo más lenta en las palmas defoliadas a mayor intensidad. Así, en *C. elegans* las palmas defoliadas a 33% recuperan la mayoría de los atributos al primer año, mientras que las del 66% no recuperaron la mayoría de los atributos ni siquiera dos años después de haber detenido la defoliación (Cuadro 18).

Al parecer el número de eventos de defoliación aplicados, también afecta la velocidad de recuperación, ya que *C. oblongata*, especie a la que solo se aplicaron cuatro eventos de defoliación recuperó la mayoría de los atributos, incluso se presentaron atributos que se recuperan desde el primer año de descanso (Cuadro 18).

2.5.1 Efectos y recuperación en los atributos vegetativos

La capacidad de las plantas para recuperar la pérdida de tejido foliar se basa en diferentes mecanismos fisiológicos, conocidos como mecanismos de compensación (Bowers & Stamp 1993, Bergelson *et al.* 1996, Ratsirarson *et al.* 1996, Anten & Ackerly 2001a). Esta compensación al parecer tiene ciertos límites, ya que las plantas no pueden compensar determinados niveles e intensidades de remoción de área foliar. Esto se ha descrito en algunas especies, en las que después de dos eventos de defoliación en grandes proporciones se afectan negativamente diferentes atributos tanto vegetativos como reproductivos (Quesada *et al.* 1995, Ratsirarson *et al.* 1996, Zuidema & Werger 2000).

Esta fue la respuesta encontrada por Anten & Ackerly (2001a) en el estudio previo en *C. elegans*. Especialmente la defoliación de 50 y 66% redujeron en el corto plazo la producción de área foliar y este efecto aún se hizo evidente uno o dos años

después, dependiendo del tratamiento de defoliación. Tal es el caso de la población cosechada intensamente (66%) que necesita más de dos años para recuperar la producción normal de hojas, tanto los individuos femeninos como masculinos (Cuadro 18).

Cuadro 18.- Tiempo (años) en el que se recuperan los atributos vegetativos y reproductivos en palmas femeninas (&) y masculinas (%) de a) *Chamaedorea elegans* y b) *C. oblongata* después de ser sometidas a defoliación experimental en la selva húmeda de Chajul, Chiapas. HN: Hojas nuevas, LHN = Largo de hoja nueva, AFN: Área foliar nueva, HT: Hojas totales, AFT: Área foliar total, PR: Probabilidad de reproducción, Infl: Inflorescencias, Infr: Infrutescencias, Infl/Infr: Proporción inflorescencias-Infrutescencias, Fr: Frutos. 1 = recuperación al primer año de evaluación, 2 = al segundo año y No = No se observó su recuperación.

a) <i>Chamaedorea elegans</i> (&)										
	Atributos vegetativos						Atributos reproductivos			
	HN	LHN	AFN	HT	AFT	PR	Infl	Infr	Infl/Infr	Fr
33	1	1	1	1	No	1	1	1	1	2
50	1	1	1	No	No	No	2	No	2	No
66	No.	2	2	No	No	No	No	No	2	No
(%)										
33	1	1	1	1	1	1	1	--	--	--
50	1	2	2	No	No	1	1	--	--	--
66	No.	No	No	No	No	1	1	--	--	--

b) <i>Chamaedorea oblongata</i> (&)										
	Atributos vegetativos						Atributos reproductivos			
	HN	LHN	AFN	HT	AFT	PR	Infl	Infr	Infl/Infr	Fr
33	1	1	1	No	2	1	2	2	2	No
50	1	1	1	No	2	2	2	2	2	No
66	1	2	2	No	No	2	No	No	2	2
(%)										
33	1	1	1	1	1	1	1	--	--	--
50	1	2	1	2	2	1	1	--	--	--
66	1	2	1	No	2	1	1	--	--	--

La mejor recuperación en la producción de hojas en *Chamaedorea oblongata*, se pudo deber a que en esta especie solo se realizaron cuatro eventos de defoliación, mientras que para *C. elegans* seis eventos. Esto puede confirmar la anterior idea de que

los mecanismos de compensación y la utilización de nutrimentos de reservas tienen un umbral, después del cual las plantas sufren los efectos negativos y por lo tanto es más difícil recuperarse.

En relación al hecho de no haber encontrado diferencias en la producción de hojas entre sexos en *C. elegans*, ni siquiera en el grupo control en ambos años, contrasta con los resultados registrados en otras especies de *Chamaedorea* (incluyendo *C. oblongata* en este estudio). En *C. bartlingiana* y *C. tepejilote* se han registrado estas diferencias y se argumenta que estas se deben a que la reproducción femenina tiene un mayor costo energético que la masculina y por lo tanto asignan menos recursos a los atributos relacionados con el área foliar (Oyama 1990, Ataroff & Schwarzkopf 1992). Esto indicaría que en *C. elegans* la reproducción femenina y masculina tienen un costo similar, pero sería necesario realizar estudios más adecuados para confirmar estos resultados.

La defoliación tiene un efecto negativo sobre el tamaño de las hojas. Uno ó dos eventos intensos de remoción foliar provocan la reducción del tamaño en las hojas nuevas en las palmas *Neodypsis decaryi* y *Geonoma deversa* (Ratsirarson *et al.* 1996, Zuidema & Werger 2000). Esta misma tendencia se registró para las dos especies de este estudio, aunque *C. oblongata* recuperó más rápido que *C. elegans* la longitud normal de la hoja, lo que nuevamente apoya la idea de que un régimen de defoliación sostenido tienen efectos más marcados, de los cuales es más difícil recuperarse, ya que la defoliación podría estar afectando tanto la disminución de tejido foliar, como la pérdida ó agotamiento de las sustancias de reserva (McNaughton 1983).

El área foliar está influenciada por los dos atributos anteriores y al parecer el tamaño de las hojas es más importante en recuperar el área foliar “normal”. Esto se ve muy claro en ambos sexos y en todos los tratamientos de *C. elegans*, que cuando producen similar área foliar al grupo control (0%) es debido a un aumento en el tamaño de las hojas nuevas y no tanto por el número de hojas. Este resultado es posible que sea debido a que el costo de la producción de una nueva hoja es mayor que el aumento del área foliar. Además el hecho de producir más hojas puede aumentar el grado de autosombreo, lo que disminuiría la captación de luz (Ackerly & Bazzaz 1995, Anten & Ackerly 2001a). Es decir, quizás en términos globales es más conveniente la elongación del área foliar y no la producción de hojas nuevas.

En palmas femeninas de *C. oblongata* el área foliar total fue un atributo que pudo recuperarse en mejor medida que el no. de hojas totales y al parecer esta recuperación fue debido a la producción de hojas mas grandes y no tanto al número de hojas. El área foliar total en masculinos no fue fuertemente afectada por la defoliación, ya que desde el primer periodo las palmas sometidas a defoliación (a excepción del 50%) estaban recuperadas. Al igual que en otros atributos, las palmas de *C. oblongata* sometidas a defoliación recuperaron mas rápido que en *C. elegans* el área foliar total. Como ya se mencionó esto pudo ser debido a que se defoliaron en menos ocasiones.

En *Chamaedorea oblongata* a diferencia de *C. elegans* se registraron diferencias en producción de área foliar entre sexos, siendo las palmas femeninas las que mayor área foliar produjeron. En palmas femeninas los tratamientos de 33% y 50% produjeron un área foliar similar al grupo control, no así las palmas del 66% que recuperaron este atributo hasta el segundo periodo. Las palmas masculinas al parecer no tienen efectos negativos de la defoliación sobre la producción de área foliar ó por lo menos los recuperan relativamente mas rápido que las palmas femeninas, ya que desde el primer periodo no se encontraron diferencias entre tratamientos.

Los efectos de la defoliación sobre el número total de hojas en *C. elegans* son mas fuertes y representa un atributo mas difícil de recuperar en palmas con defoliación mayor a 33% en ambos sexos, ya que estas palmas en general aun dos años después de la última defoliación tienen 1-2 hojas menos que palmas no defoliadas, aún cuando ya han recuperado la producción normal de hojas. En *C. oblongata* la defoliación también tuvo efectos fuertes sobre el número el número total de hojas en pie. El hecho de que se haya recuperado la tasa de producción de hojas, el tamaño de las hojas y el largo de las hojas, pero no el número total de hojas y el área foliar total, nos puede estar indicando que no es posible recuperar estos atributos después de una intensa remoción foliar ó que la recuperación en estos atributos es un proceso mas lento ó simplemente que este manejo podría tener un efecto permanente en la alometría de estas plantas. Para poder contestar esta pregunta sería importante ampliar ó continuar estos estudios para conocer los mecanismos a partir de los cuales se da esta recuperación, ó saber si las plantas intensamente defoliadas no se recuperan.

2.5.2 Efectos y recuperación en los atributos reproductivos

En anteriores estudios se ha reportado que la defoliación puede provocar tanto disminución (*Astrocaryum mexicanum*, *Chamaedorea tepejilote*, *Geonoma deversa*) como aumento (*Chamaedorea tepejilote*) en la probabilidad de reproducción de los individuos. Estas respuestas pueden ser resultado de diferentes mecanismos de compensación y/o cambios en la reasignación de los recursos (Mendoza *et al* 1987, Oyama & Mendoza 1990, Zuidema & Werger 2000) y dependiendo de la especie la probabilidad de reproducción puede permanecer muy baja, incluso dos años después de una sola defoliación al 100%, tal es el caso de *Astrocaryum mexicanum* (Mendoza *et al.* 1987).

Para el caso de *C. elegans* la defoliación tuvo fuertes efectos solo sobre la probabilidad de reproducción de palmas femeninas. En masculinos la defoliación no tuvo efectos negativos ó quizás es un atributo muy fácil de recuperar. Esto ha sido explicado en base a que los costos energéticos para la reproducción masculina normalmente son menores. Esto ha sido encontrado para otras especies de palmas tales como *Chamaedorea tepejilote* y *C. bartlingiana* (Oyama 1990, Ataroff & Schwarzkopf 1992) y es quizás debido a esto que la probabilidad de reproducción de palmas masculinas no se afecta (Oyama & Mendoza 1990).

La defoliación en las palmas femeninas de *C. elegans* es un factor que afecta la producción de inflorescencias y del que no logran recuperarse aún después un año de descanso. Para el segundo año, solo logran recuperarse las palmas de tratamientos leves (33%) y moderados (50%) de defoliación. Una defoliación a 66% tiene fuertes efectos negativos, ya que no recuperaron este atributo. Las palmas masculinas produjeron menor número de inflorescencias, pero esto es un patrón normal, ya que en ambos años las palmas femeninas del grupo control produjeron mayor número de inflorescencias que las palmas masculinas de este mismo grupo (0%). Esto se ha reportado en *Chamaedorea bartlingiana* (Ataroff & Schwarzkopf 1992), pero es opuesto a lo que sucede en *C. tepejilote* (Oyama 1990) y se cree que en esta última especie este patrón es el responsable de la gran cantidad de frutos producidos.

Las palmas masculinas de ambas especies que fueron sometidas a defoliación no presentaron un efecto negativo de la defoliación sobre la producción de inflorescencias,

pues todos los tratamientos produjeron similar número de inflorescencias al grupo control en ambos periodos. En ambas especies la producción de inflorescencias en masculinos, parecer ser un proceso de bajo costo y que no se afecta por la defoliación o que es muy fácil de recuperar. Aunque sería importante determinar los efectos inmediatos de la defoliación a nivel como por ejemplo, la producción de flores ó de granos de polen, ya que se ha encontrado que bajos niveles de herbivoría en *Cucurbita texana*, una planta monoica puede estar afectando la producción de flores, polen y el desempeño de los granos de polen (Quesada *et al.* 1995).

En otras especies de *Chamaedorea* se ha encontrado que la defoliación provoca en el corto plazo un aumento en la producción de inflorescencias, mientras que en palmas femeninas no provoca ningún cambio (Oyama & Mendoza 1990). Es posible que esto haya podido pasar en las dos especies de este estudio, pero como los efectos que se están describiendo fueron después de seis eventos de defoliación y un año de descanso quizás se hayan diluido y ahora solo se observe una similar producción de inflorescencias.

Al igual que la producción de inflorescencias en palmas femeninas, la producción de infrutescencias también se vio fuertemente afectada tanto en *C. elegans* como en *C. oblongata*, aunque en la primera los efectos son mayores. En *C. oblongata* las palmas bajo tratamientos de defoliación producen el primer año de evaluación alrededor de un 50-60% menos infrutescencias que el grupo control y solo las palmas con tratamientos leve (33%) y moderado (50%) logran recuperarse. En este aspecto también sería necesario determinar los efectos de la defoliación sobre la viabilidad de las semillas producidas y en general sobre la biología reproductiva, ya que se ha detectado que la herbivoría puede tener efectos sobre el desempeño de la función masculina en algunas especies (Quesada *et al.* 1995), y esto se puede reflejar al momento de la fecundación y producción de semillas. Igualmente se ha reportado que la herbivoría puede tener efectos transgeneracionales (Agrawal 2001). Es decir, efectos que se hacen evidentes además de en los individuos que sufren la defoliación (“plantas madre”), en los descendientes de estos.

Otro nivel que se utilizó para evaluar los efectos de la defoliación es la relación entre el número de inflorescencias e infrutescencias. Una relación de 1:1 indicaría que el éxito de una inflorescencia de volverse infrutescencia es 100% y presumiblemente sería

mayor en las palmas no defoliadas. Esta relación fue muy baja aún en palmas no defoliadas, lo que indica que normalmente esta relación es afectada por diferentes factores entre los que se pueden incluir la caída de objetos del dosel ó la depredación por herbívoros que impiden el desarrollo normal de la inflorescencia (Martínez-Ramos 1985, Martínez-Ramos *et al.* 1988, Martínez-Ramos 1994). Otra razón puede ser que no existen los suficientes recursos para alcanzar el estadio de infrutescencia. Esta relación también fue afectada tanto en *C. elegans* como en *C. oblongata* por la defoliación y fue más afectada cuando la defoliación es mas severa. Los tres tratamientos de defoliación se recuperan para el segundo periodo de evaluación.

El último atributo sobre el cual se evaluaron los efectos de la defoliación fue la producción de frutos y representa un atributo muy difícil de recuperar en *C. elegans* ambas especies, ya que a un año de la última defoliación ninguno de los tratamientos de defoliación logró recuperar la producción normal de frutos. Y para el segundo año, solo el tratamiento del 33%. Esto se ha encontrado también en diversos estudios, por ejemplo, en la palma *Astrocaryum mexicanum* una remoción total del tejido foliar elimina la producción de frutos y no es posible recuperarla sino hasta tres años después (Mendoza *et al.* 1987). Este efecto también se ha encontrado en otras especies de palmas como *Neodypsis decaryi* en la que un evento de defoliación al 100% disminuye la producción de frutos en un 50%, y para un segundo evento de defoliación elimina por completo la posibilidad de producción de frutos (Ratsirarson *et al.* 1996). Resultados diferentes a estos han sido encontrados en *Chamaedorea tepejilote* (Oyama & Mendoza 1990) y en la palma clonal *Reinhardtia gracilis*. En esta última especie la defoliación provocó en el corto plazo un aumento en la producción de frutos (Mendoza 1994). La autora atribuye este aumento a que al momento de la defoliación, las yemas florales pudieron ya haber estado diferenciadas. Otras explicaciones que se dan en este estudio, es que la defoliación puede estimular la producción de hormonas y además la alta integración clonal (Mendoza & Franco 1992) de la planta puede determinar una reasignación de recursos de ramets no defoliados.

En *C. oblongata* se presentó similar tendencia, ya que a dos años después de la última defoliación no se recuperó totalmente la producción de frutos. Se observó cierta tendencia, pero esto se debió a que algunos individuos produjeron frutos en similares

cantidades a los del grupo control pero en general, la mayoría de los individuos no lograron recuperar la producción normal de frutos. Esto puede verse más claramente en la fecundidad (Capítulo III) en la que se consideraron todos los individuos de la población y no solo a los productores de frutos. En la mayoría de los atributos evaluados, las palmas bajo tratamientos de defoliación de *C. oblongata* recuperaron la condición normal de cada uno de estos, a excepción de algunos atributos relacionados con la reproducción. Esto indica en general que los atributos reproductivos, se afectan inmediatamente después de la defoliación y que son muy difíciles de recuperar, especialmente si la defoliación se lleva a cabo varias veces y sin permitir la recuperación funcional de los individuos.

2.6 Conclusiones

La defoliación representa un importante evento en el que las plantas pierden una gran cantidad de área foliar y con ello la capacidad fotosintética. Esta remoción afecta diversos atributos relacionados con el área foliar y con la reproducción. Dependiendo de la especie se pueden presentar diferentes procesos fisiológicos que ayudan a compensar esta pérdida foliar, pero estos se llevan a cabo en el corto plazo después de la remoción de área foliar, por lo que plantas sometidas a una defoliación continua e intensa difícilmente se mantienen sin sufrir efectos negativos sobre determinados atributos.

En las dos especies de *Chamaedorea* la recuperación de estos atributos se dió de forma lenta, especialmente en *C. elegans* debido al mayor número de cosechas aplicadas. Por el contrario, *C. oblongata* se recuperó relativamente mas rápido en algunos atributos (en un año) debido a que solo se aplicaron cuatro defoliaciones.

La recuperación también depende de la intensidad con la que se llevó a cabo la defoliación, ya que es más difícil recuperar los atributos en tratamientos de defoliación más fuertes, como el caso de las palmas defoliadas a 66% en ambas especies que no recuperaron la mayoría de los atributos. Por el contrario, defoliaciones a bajas intensidades (33%) recuperan relativamente mas rápido la mayoría de los atributos.

Para la recuperación también, va a ser importante el tiempo que se permita descansar (no defoliación) a las poblaciones, ya que como se vio algunos atributos no se recuperan ni en dos años después de la última defoliación, especialmente en intensidades de cosecha altas. El caso de la producción de frutos en ambas especies fue un atributo que no pudo recuperarse en ambas especies.

En general, tanto en *Chamaedorea elegans* como en *C. oblongata* los atributos vegetativos relacionados con el área foliar fueron mas fáciles de recuperar que los atributos reproductivos, a excepción del número total de hojas que no se recuperó en las palmas de *C. elegans* sometidas a defoliación de 50 y 66% y en *C. oblongata* en ningún tratamiento de defoliación.

Es decir, las poblaciones sometidas a una defoliación del 33% son las poblaciones que se pueden recuperar mas fácilmente. Esta recuperación en la mayoría de los casos se da en un año, aunque hay algunos atributos que se recuperan hasta el segundo año. Por el

contrario poblaciones defoliadas a 50 y 66% necesitan dos ó mas años para recuperar la condición normal de la mayoría de los atributos analizados.

La defoliación en palmas masculinas no afecta fuertemente los atributos relacionados con la reproducción ó por lo menos son mas fáciles de recuperar, ya que desde el primer año en todos los tratamientos de defoliación se presentaron iguales condiciones a las de palmas femeninas no defoliadas. Por el contrario, palmas femeninas defoliadas recuperan en su mayoría los atributos reproductivos hasta el segundo año ó en algunos casos no se recuperan.

Para finalizar se puede decir, que los efectos y la recuperación de los atributos funcionales, entonces dependerán de la intensidad de cosecha, del número de eventos de defoliación, del tiempo entre cosechas y del tiempo de descanso durante el cual las palmas no se defolien.

Esta información generada será útil en la planeación de estrategias para el uso racional de estas dos especies de “palma xate”, a partir de la integración con los resultados generados en los estudios anteriores.

Capítulo III

Efectos post-defoliación y la recuperación de la dinámica poblacional en dos palmas de sotobosque de una selva húmeda del Sur de México



3.1 Introducción

La intensa deforestación en las zonas tropicales aún no se ha podido detener, sino al contrario continua aumentando. Esto aún cuando se han implementado una gran cantidad de programas y campañas tanto locales como internacionales que han tratado de detenerla (Bawa & Seidler 1998). Principalmente, esta deforestación es debida al avance de la frontera agrícola, forestal y ganadera propiciada por la colonización humana mal planeada (Mendoza & Dirzo 1999).

Una de las opciones que puede ayudar a mitigar este difícil panorama la representan los Productos Forestales No Maderables (RFNM's) que pueden representar un medio para llevar a cabo la conservación de las selvas y sus recursos (Peters *et al.* 1989, Velásquez 1998, Belsky & Siebert 1999), pero siempre y cuando su extracción se haga de manera planificada, ya que de lo contrario también pueden provocar graves riesgos sobre las poblaciones (Toledo *et al.* 1989a, O'Hara 1999,). Este ha sido el caso de la extracción de muchos de estos recursos que se ha llevado a cabo de manera inmoderada, prácticamente sin tecnología y sin ninguna estrategia de aprovechamiento. El mal manejo de algunos de estos productos ha llevado a algunas especies a ser ubicadas en alguna de las categorías de las listas rojas (Toledo *et al.* 1989a, NOM-ECOL-1994, O'Hara 1999).

El anterior escenario reclama urgentemente la generación de eficientes estrategias de manejo y conservación de recursos, pero desgraciadamente en algunos casos no existen ni siquiera los estudios básicos para muchos de estos recursos (Toledo *et al.* 1989a, Velásquez 1998, O'Hara 1999). Esto hace urgente la necesidad de realizar los estudios ecológicos que nos permitan conocer la distribución y abundancia de los recursos y los factores ecológicos que la afectan. Así mismo, serán importantes los estudios acerca de la regeneración de las especies, los efectos de una cosecha sostenida y una gran cantidad de aspectos que deben empezar a conocerse si se quiere lograr el objetivo de la conservación de las zonas tropicales y de la biodiversidad en ella contenida (Velásquez 1998, O'Hara 1999, Nations *et al.* 1999).

3.1.1 La demografía y dinámica poblacional en el manejo de los recursos

Es obvio que en la actualidad para conservar los ecosistemas forestales y en especial la selva húmeda, ya no podemos mantenerla intacta. La única opción es la búsqueda de algunos recursos que puedan ser explotados, pero sin que alteren demasiado la estructura de las poblacionales y/o de la comunidad (Martínez-Ramos & Alvarez-Buylla 1995, Bawa & Seidler 1998).

Durante mucho tiempo el manejo de los recursos se enfocó a su explotación con el único fin de proveer de bienes y servicios a la sociedad (Grumbine 1997), pero actualmente esta tendencia ha cambiado hacia un uso en el que además de satisfacer las necesidades de la sociedad se cuide la integridad de las especies y de los ecosistemas. Así, uno de los objetivos en el manejo de recursos es conocer el “punto ideal de cosecha” en donde las poblaciones explotadas subsistan a largo plazo. Esto implica que debe haber un punto intermedio entre sobreexplotación y subexplotación, ya que por un lado, la sobreexplotación puede llevar a las poblaciones a una situación riesgosa, hacia una desvalorización económica o incluso a la desaparición local ó a la extinción del recurso. Por el contrario, una subexplotación puede hacer que la cosecha del recurso no sea económicamente sustentable y sea abandonada, evitando con esto una estrategia para la conservación de los recursos y los ecosistemas (Grumbine 1997, Case 2000).

En este sentido los análisis demográficos y de dinámica de poblaciones pueden ser de gran ayuda para establecer los criterios de manejo más adecuados (Martínez-Ramos & Alvarez-Buylla 1995, Alvarez-Buylla & Olmsted 1995, Silvertown *et al.* 1993, Caswell 2000b).

La demografía de poblaciones de plantas implica el análisis de las diferentes etapas del ciclo de vida de una población para revelar sus patrones de mortalidad, crecimiento y reproducción (Piñero *et al.* 1984, Córdova 1985, Martínez-Ramos *et al.* 1988, Begon *et al.* 1996, Gotelli 1998). Estos estudios han mostrado ya ser una herramienta útil en el entendimiento de los factores que determinan los cambios numéricos de las distintas fases del ciclo de vida de los organismos, así como de las causas que determinan el tamaño de las poblaciones (Begon & Mortimer 1981, White 1985, Pierson & Turner 1998, Martínez-Ramos *et al.* 1988).

Cada población posee componentes demográficos que son relativamente más importantes para su dinámica. Por lo tanto, detectando estos componentes críticos es posible establecer que procedimientos de extracción y manejo de recursos se pueden llevar a cabo sin poner en riesgo a las poblaciones manejadas (Martínez-Ramos & Alvarez-Buylla 1995). Es decir las técnicas de demografía y dinámica poblacional son buenas herramientas que pueden servir para la generación de programas de manejo. En especial, en México se ha acumulado una gran cantidad de información y experiencia sobre demografía de poblaciones de árboles, palmas y una gran variedad de plantas (Piñero *et al.* 1977, Sarukhán *et al.* 1984, Córdova 1985, Oyama 1987) lo que puede servir como base para el manejo de algunas poblaciones de plantas con importancia socio-económica y/o para la conservación.

3.1.2 Los modelos matriciales

Los modelos de análisis matriciales representan una poderosa técnica en la demografía y dinámica poblacional, ya que a partir de las probabilidades de permanencia, crecimiento y fecundidad de los diferentes estadios de una población en un intervalo de tiempo en particular, se pueden calcular parámetros básicos como la tasa de crecimiento poblacional (λ), la estructura estable de edades y el valor reproductivo representadas por propiedades matemáticas de las matrices (Martínez-Ramos & Álvarez-Buylla 1995, Caswell 1997, Caswell 2000a), a partir de las cuales se pueden proyectar, predecir o simular el destino de una población (Caswell 1986, Mendoza 1994, Silvertown *et al.* 1996).

Los análisis matriciales también son importantes, ya que a partir de estos se han derivado diferentes técnicas que cuantifican la importancia de los diferentes estadios para el crecimiento de la población (Martínez-Ramos & Alvarez-Buylla 1995, Mills *et al.* 1999, Caswell 2000a). Estos “análisis de perturbación” representan actualmente eficaces herramientas que pueden ser utilizados en estudios de biología evolutiva, para cuantificar la incertidumbre en algunos parámetros estimados, para conocer los efectos de factores ambientales sobre la tasa de crecimiento y para comparar y/o recomendar diferentes estrategias de manejo en especies económicamente importante ó especies en peligro de

extinción (Olmstead & Alvarez-Buylla 1995, Caswell 1997, Caswell 2000a, Caswell 2000b, Heppell *et al.* 2000).

Dentro de estos análisis se encuentran los “análisis de sensibilidad y elasticidad”. El primero mide la importancia de cada uno de los elementos de la matriz sobre el crecimiento de una población y en base a este escenario se pueden simular los impactos que un determinado cambio en una transición a_{ij} tendría sobre la tasa de crecimiento ($\dot{\lambda}$) de una población. Los análisis de elasticidad expresan esta misma importancia, pero en términos proporcionales, a diferencia de la sensibilidad. Es por esto que la elasticidad permite comparar la importancia de cada uno de los elementos de la matriz, aunque se encuentren en diferentes escalas de medición. Por ejemplo, las probabilidades de transición en la matriz son probabilidades que van de 0 a 1, mientras que los valores de fecundidad son conteos que pueden tomar valores muy grandes dependiendo de la especie estudiada (Martínez-Ramos & Álvarez-Buylla 1995, Silvertown *et al.* 1993, Caswell 2000a, Caswell 2000b, Heppell *et al.* 2000).

Una importante propiedad de las elasticidades que también ha hecho que estos análisis sean muy utilizados es el hecho de que estos índices indican la importancia relativa de cada estadio, por lo tanto la suma de las elasticidades de todos los estadios suma 1 (ó 100%). Esto convierte a los análisis de elasticidad en una importante herramienta para comparar poblaciones de una misma especie y de diferentes especies (de Kroon *et al.* 1986, Martínez-Ramos & Alvarez-Buylla 1995, Silvertown *et al.* 1993, Caswell 2000a, Caswell 2000b, de Kroon *et al.* 2000), permitiendo identificar patrones y procesos evolutivos por grupos biológicos y/o ecológicos.

Las simulaciones mencionadas anteriormente se pueden referir a depredación natural por consumidores, competencia, factores ambientales que impiden el éxito de determinado estadio ó a la extracción intencional de individuos de algún estadio, tales como semillas, plántulas, juveniles y/o adultos llevado a cabo por humanos. Por lo que estos análisis representan una de las mejores herramientas para definir estrategias de manejo de determinado recurso (Caswell 1997, Mills *et al.* 1998, Caswell 2000a, Caswell 2000b). Es por esto, que actualmente se utilizan en la evaluación acerca de los efectos que tienen actuales programas de manejo sobre cierto recurso y/o para determinar el mejor programa de manejo, experimentado escenarios de cosecha de hojas ó simulando

los efectos de cosecha de frutos y de individuos completos en la dinámica de la población (Pinard 1993, Olmsted & Alvarez-Buylla 1995, Ratsirarson *et al.* 1996, Zuidema & Boot 2000a, Zuidema & Boot 2000b, Zuidema & Werger 2000, Svenning & Macia 2002, Hoffman 2003).

A partir de los resultados obtenidos en estos estudios se han sugerido tasas de cosecha óptima del recurso, los estadios que pueden ser cosechados y los periodos de descanso necesarios para que la cosecha pueda ser llevada a cabo sin que la población sufra consecuencias graves. Algunos estudios en los que se han hecho recomendaciones de este tipo incluyen especies como: *Iriartea deltoidea* una especie de palma de la Amazonia Brasileira de la que se utiliza el tallo completo de Adultos como columna en la construcción de casas (Pinard 1993); *Thrinax radiata* y *Cocothrinax readii* (Olmsted & Álvarez-Buylla 1995) dos palmas de la Península de Yucatán igualmente utilizadas a la especie anterior; *Neodypsis decaryi* una palma de Madagascar de la cual se utilizan las hojas, se consumen los frutos y se utilizan los tallos en la construcción de casas (Ratsirarson *et al.* 1996); *Bertholletia excelsa* (Zuidema & Boot 2000b) conocida como “nuez de Brasil”, importante por la cosecha de frutos; *Geonoma machrostachys* (Svenning & Macia 2002) una especie de palma de la cual se aprovechan las hojas, pero generalmente la obtención de las hojas implica la muerte de los individuos. *Rizophora mangle* (Hoffman 2003) una especie de árbol de los manglares venezolanos del cual el tronco es ampliamente utilizado en la construcción de casas.

Este tipo de estudios generalmente están basados en modelos determinísticos en el que las tasas vitales se suponen iguales a través del tiempo. Es decir, asumen un ambiente constante, ó poblaciones en las que no se presenta densodependencia, pero sabemos que en la realidad el ambiente puede presentarse de una manera totalmente azarosa y que en muchas ocasiones se presentan efectos de densodependencia sobre algunas de las tasas vitales (Caswell 1997, Grant & Benton 2000, Martínez-Ramos *et al* en prep.). Respecto a esto los modelos matriciales también pueden incluir estos efectos y realizar simulaciones con ambientes estocásticos y con efectos densodependientes, pero deben estar basados en estudios de largo plazo para tomar en cuenta la mayor cantidad de variaciones en los parámetros poblacionales.

También es muy importante señalar que aunque estos análisis representan una importante herramienta para el diseño de programas de manejo para especies importantes como recurso forestal ó para la conservación, estos estudios deben de ser tomados con precaución, ya que como se mencionó anteriormente los estudios deben estar basados tratando de tomar en cuenta diferentes poblaciones y por varios años para detectar los parámetros demográficos mas importantes y/o las variaciones estocásticas ambientales que pueden afectar diferencialmente a los individuos y/o a las tasas vitales y que a veces no se detectan en periodos cortos de estudio (Mills *et al.* 1998, Menges 2000, Zuidema & Franco 2001). Igualmente estos estudios deben estimar la variabilidad de las tasas vitales y modelar los efectos de esta variación (Mills *et al.* 1998, Menges 2000, Zuidema & Franco 2001). En algunos estudios se ha encontrado que una gran variación en tasas con importancia relativa baja puede tener mayores efectos sobre la tasa de crecimiento de la población que los provocados por una baja variación en tasas con alta importancia por lo que esto puede determinar en gran medida el éxito ó fracaso de un programa de manejo (Zuidema & Franco 2001) ya que con los valores mas altos dentro de ese rango pueden determinarse programas de manejo, que serían muy diferentes a los que se diseñarían tomando en cuenta el valor mas bajo (Mills *et al.* 1998, Menges 2000, Zuidema & Franco 2001).

3.1.3 Los efectos de la defoliación a nivel demográfico

Como ya se vio en el capítulo referente a los efectos funcionales, existen diversos estudios en los que se han evaluado los efectos de la remoción foliar sobre las plantas y que han aportado interesantes e importantes resultados a nivel fisiológico y funcional (Mendoza *et al.* 1987, Oyama & Mendoza 1990, Chazdon 1991, Ratsirarson *et al.* 1996, Anten & Ackerly 2001), pero hasta ahora son pocos los estudios en los que se han evaluado los efectos de la defoliación a nivel demográfico.

En especial un estudio sobre la palma clonal *Geonoma deversa* en el que se evaluó el crecimiento poblacional a partir de los efectos sobre ramets y genets se encontró que la defoliación total (100%) no tiene efectos sobre la mortalidad y la tasa de crecimiento poblacional (\ddot{e}) se ve muy poco afectada. Respecto a los efectos sobre la

importancia relativa de los estadios, la permanencia aumenta su importancia en la tasa de crecimiento de la población, mientras que el crecimiento y la fecundidad disminuyen.

Los estudios que han abordado este aspecto se han llevado a cabo a corto plazo, con una sola defoliación (Zuidema & Werger 2000), evaluando los efectos a uno y dos años y simulando mediante modelos matriciales los efectos de cosechas continuas y periódicas, pero también es necesario llevar a cabo experimentos a largo plazo en donde se apliquen varios eventos de defoliación, diferentes intensidades de cosecha de hojas y tiempos de descanso para conocer su efecto sobre los parámetros demográficos y sobre la capacidad de recuperación de las poblaciones. Conocer estos efectos resulta por demás interesante ya que implica un acercamiento a escenarios más reales y especialmente si se piensa que estos pueden aportar información para el diseño de programas de manejo de especies que representan un importante recurso.

Este es el caso de *Chamaedorea elegans* y *C. oblongata* dos especies de palmas, que además de representar un importante recurso forestal no maderable presentan un ciclo de vida relativamente sencillo lo que las hace un modelo ideal para analizar dichos efectos. Por lo anterior, en esta parte de la tesis evaluaré en base a un experimento previo de defoliación, cuales son los efectos demográficos y sobre la dinámica de las poblaciones que provocan varios eventos de defoliación y como influye un periodo de descanso (no defoliación) en la capacidad de recuperación de los parámetros demográficos y de la dinámica poblacional.

3.2 Objetivos

En base a un experimento previo de defoliación sobre *Chamaedorea elegans* y *C. oblongata*

- Evaluar los efectos a mediano plazo que la defoliación provoca sobre la demografía y dinámica poblacional.
- Evaluar el efecto de un periodo de descanso (no defoliación) sobre la recuperación de los parámetros demográficos y la dinámica poblacional.
- Determinar los estadios con mayor importancia relativa en el crecimiento poblacional y los efectos de la defoliación sobre estos.

3.3 Materiales y Métodos

Para determinar los efectos post-defoliación y evaluar la recuperación de los parámetros demográficos y la dinámica poblacional se realizaron tres censos durante 2001-2002 sobre poblaciones de *Chamaedorea elegans* y *C. oblongata* que previamente fueron sometidas a cosecha experimental de hojas (Ver Métodos Generales). Mediante la información obtenida en dichos censos, se determinó la capacidad de recuperación a uno y dos años después de la última defoliación. Para los fines de este estudio los tratamientos de defoliación serán tratados como poblaciones (experimentales).

3.3.1 Estructura poblacional

La estructura poblacional para cada tratamiento de defoliación en ambas especies fue determinada en base a la longitud del tallo. Esta se midió desde el nivel del suelo hasta la base de la última hoja desarrollada. Las categorías de tamaño y el no. de individuos por categoría se obtuvo siguiendo las recomendaciones de tener el mayor número de categorías posibles y una buena representación de individuos en cada una (Vandermeer 1978). En base a esta sugerencia se obtuvo para *C. elegans* un estadio de plántulas, uno de juveniles y seis de adultos (Cuadro 1). La población del 100% de esta especie desapareció casi por completo en marzo de 2000 por lo que no se presentan resultados.

Cuadro 1.- Categoría de tamaños de dos especies de palmas de sotobosque en la selva húmeda de Chajul, que fueron sometidas a defoliación. LT = Largo del tallo en centímetros y E = Edad en años.

	<i>C. elegans</i>		<i>C. oblongata</i>		
	LT (cm)	E (año)	Estadio	L T (cm)	E (año)
Plántulas	< 10	< 1	Plántulas	< 10	< 1
Juveniles	< 10	> 1	Juveniles I	< 10	> 1
Adultos I	10-19.9	--	Juveniles II	10-69.9	--
Adultos II	20-29.9	--	PreAdultos	70-119.9	--
Adultos III	30-39.9	--	Adultos I	120-159.9	--
Adultos IV	40-49.9	--	Adultos II	160-249.9	--
Adultos V	50-59.9	--	Adultos III	250-299.9	--
Adultos VI	> 60	--	Adultos IV	> 300	--

Para *C. oblongata* se determinó un estadio de Plántulas, dos de Juveniles, uno de Preadultos, y cuatro estadios de Adultos (Cuadro1). Es importante recordar que los estadios de Plántulas y Juveniles (J1 en el caso de *C. oblongata*) fueron comunes para todos los tratamientos de defoliación en cada especie.

3.3.2 Censos demográficos

Los censos a partir de los cuales se obtuvo la información se realizaron aproximadamente cada seis meses. El primero se llevó a cabo en marzo de 2001, el segundo en noviembre de 2001 y el último en marzo de 2002. La metodología empleada en obtener las mediciones fue exactamente igual a la realizada en el estudio previo de Anten *et al.* (1997-2000). A continuación se detallan los métodos empleados para cada una. Todos estos registros fueron realizados en cada uno de los tres censos y comparados para obtener una medida anual.

1.- El sexo se determinó a partir de la identificación de estructuras reproductivas, tales como inflorescencias, infrutescencias y frutos. Es decir, se identificaron todos los eventos reproductivos de todos los individuos marcados. A partir de esto se obtuvo la proporción de sexos y de individuos no reproductivos.

2.- La sobrevivencia se calculó anualmente para cada estadio, registrando la causa de mortalidad para cada palma y a partir de esto se estimó la probabilidad de muerte anual para cada tratamiento en cada especie. La sobrevivencia por categoría está incluida en las matrices de transición como permanencia (ver Análisis matricial).

3.- El incremento en longitud de tallo se determinó midiendo esta longitud desde el suelo hasta la base de la última hoja desarrollada. Para obtener el crecimiento entre 2000-2001 se utilizaron los datos del último censo realizado por Anten *et al.* (1997-2000).

4.- Se registraron todos los eventos reproductivos de los individuos y la producción de frutos por parte de las palmas femeninas en cada categoría, tratamiento y periodo de evaluación. La fecundidad, entendida ésta como el número de individuos producidos en promedio por cada individuo de las categorías reproductivas se estimó a partir del número de frutos producidos y se multiplicó por la probabilidad de las semillas de alcanzar el estadio de plántulas. Esta probabilidad fue obtenida en condiciones

naturales por Anten *et al.* (datos no publicados). También se calculó la fecundidad total para cada población (tratamientos de defoliación) para cada periodo de evaluación.

3.3.3 Dinámica poblacional: el modelo matricial

Con base en las categorías de tamaños, el número de individuos que permanecen en cada categoría, los que avanzan a las siguientes categorías y a la fecundidad se construyó un modelo de flujo de individuos que integra las probabilidades de permanencia, de crecimiento y los valores de fecundidad.

Con base en estos valores se estimó la tasa de crecimiento de las poblaciones a través de un modelo matricial con la forma $\mathbf{n}(t+1) = \mathbf{A}\mathbf{n}(t)$, en la que $\mathbf{n}(t)$ representó un vector con el número de individuos en cada una de las ocho categorías para cada periodo (t). \mathbf{A} constituyó una matriz de valores de transición entre ocho categorías (estadios) de vida, con 8 (columnas) x 8 (renglones) elementos a_{ij} que representan transiciones de una categoría j a una categoría i en un intervalo de tiempo (de t a $t+1$). Estos elementos a_{ij} representaron cada una de las probabilidades de permanencia, crecimiento y fecundidad en un intervalo de un año (Caswell 1997, Caswell 2000a).

Para este análisis se usaron matrices de transición tipo Lefkovitch, desarrollados para el estudio de dinámica de poblaciones estructuradas en estadios de desarrollo ó categorías de tamaños (Caswell 2000a). Cada matriz estuvo conformada por tres componentes principales. El primero ubicado en la diagonal principal de la matriz corresponde a las probabilidades de permanencia en un mismo estadio (P_{ij}), obtenido como el cociente: número de individuos sobrevivientes que permanecieron en una categoría entre el número de individuos originales en esa categoría. El segundo componente son todos aquellos valores ubicados por debajo de la diagonal principal y que representan progresiones a estadios posteriores (G_{ij}), obtenidos como el cociente: número de individuos sobrevivientes que avanzaron a una categoría siguiente entre el número de individuos originales en la categoría inicial. Finalmente el tercer componente se ubicó en la primera línea de la matriz y representa los valores de fecundidad promedio (F_{ij}) de cada categoría reproductiva (Caswell 1997, Caswell 2000b) medido como el número de plántulas producidas por un individuo femenino promedio de cada categoría. Este valor se estimó a partir de la producción de frutos y multiplicados por la

probabilidad de semillas de alcanzar el estadio de plántula, obtenido por Anten *et al.* (datos no publicados). Debido a que en las poblaciones estudiadas no presentaron otras transiciones, tales como retrocesos ó progresión a más de un estadio, el resto de los elementos a_{ij} de la matriz fueron igual a cero.

Para cada una de las cuatro poblaciones experimentales (correspondiente a los tratamientos de defoliación, excepto para la del tratamiento del 100% cuyos individuos murieron en su totalidad), se obtuvo una matriz por cada periodo anual teniendo en total de cuatro matrices para cada año y un total de ocho para los dos años de estudio. En algunos casos, especialmente en los tratamientos de defoliación de *C. elegans*, el estadio de Adultos-1 se perdió debido a la mortalidad en periodos anteriores ó a la progresión a otras categorías. En estos casos, se utilizaron las probabilidades de transición (permanencia y crecimiento pero no fecundidad) correspondientes a la población control (0% de defoliación), bajo el supuesto de que son individuos que se integran a la población y sin haber sufrido ninguna defoliación.

Una vez obtenidas la matriz \mathbf{A} y la estructura de tamaños $\mathbf{n}(t)$ de cada tratamiento de defoliación, siguiendo criterios descritos en Caswell (2000a), se procedió a la multiplicación e iteración de estas entidades hasta alcanzar el valor asintótico de la tasa finita de crecimiento de la población (λ) que representa el valor dominante de la matriz \mathbf{A} . Cuando λ es < 1 se considera que la densidad de la población disminuye con el tiempo, si λ es > 1 la población aumenta con el tiempo y si $\lambda = 1$ la densidad de la población permanece constante a través del tiempo.

Para establecer un intervalo de confianza de los valores obtenidos de λ , se usó un programa de simulación Montecarlo (L. Hoffman y M Martínez-Ramos, no publicado). Este programa genera una familia de valores aleatorios de λ usando los errores asociados a las probabilidades de transición observados, los cuales dependen a su vez del tamaño de la muestra empleada. Además, el programa usa errores de distribución apropiados a cada tipo de elemento de la matriz. Para el caso de las probabilidades permanencia y progresión utiliza un error binomial y para los valores de fecundidad un error poisson. Para cada elemento de la matriz se establece un intervalo de confianza a un 95 o 99%. El programa elige un valor al azar para cada elemento de la matriz dentro de ese intervalo de confianza y la matriz así generada se itera hasta obtener un valor estable de λ . Esta rutina

se repite n veces para obtener una muestra aleatoria grande de λ 's. En el caso de este estudio, se usaron 256 iteraciones para cada proyección y 1000 repeticiones para cada población. Estos son operaciones que son frecuentemente usadas en este tipo de estudio (Zuidema & Franco 2001). A partir de las muestras aleatorias se obtuvieron los valores promedios de λ y sus intervalos de confianza a 95% bajo el método de percentiles (*sensu* Caswell 2000a).

3.3.4 Análisis de perturbación

Además de λ , de acuerdo con métodos descritos en Caswell (2000a), se obtuvieron dos vectores: el derecho e izquierdo de la matriz \mathbf{A} correspondiente a la estructura estable (\mathbf{w}) de tamaños y al valor reproductivo (\mathbf{v}), respectivamente. Estos vectores fueron utilizados para obtener un índice de sensibilidad de la tasa de crecimiento de la población (λ) a cambios en los elementos de la matriz (a_{ij}). Este índice se obtuvo bajo la siguiente ecuación:

$$S_{ij} = \delta\lambda/\delta a_{ij} = v_i w_j/(\mathbf{v}\mathbf{w}),$$

donde v_i representa el elemento i en el vector reproductivo (\mathbf{v}), w_j es el elemento j en la estructura estable de tamaños (\mathbf{w}) y $(\mathbf{v}\mathbf{w})$ es el producto escalar entre estos dos vectores (Caswell 1997, Caswell 2000a, de Kroon *et al.* 2000).

También se obtuvo un índice de sensibilidad relativa, llamada “elasticidad”, que define la contribución en términos relativos de cada elemento de la matriz a la tasa de crecimiento de la población (λ). Este índice varía entre 0 y 1, de modo que el elemento con el mayor elasticidad implica que si se realiza algún cambio relativo en el valor de ese elemento el valor de λ tendría un cambio relativo mayor. De este modo, es posible identificar a los parámetros demográficos relativamente más importantes para la dinámica de la población. Siguiendo a de Kroon *et al.* (1986) este índice se obtuvo como:

$$e_{ij} = (a_{ij}/\lambda) (\delta\lambda/\delta a_{ij}),$$

en la que a_{ij} representa cada elemento de la matriz, λ es la tasa finita de crecimiento de la población y $(\delta\lambda/\delta a_{ij})$ es la sensibilidad de cada elemento de la matriz. A partir de este análisis también es posible cuantificar los cambios en λ provocados por cualquier cambio

en algún elemento a_j de la matriz \mathbf{A} (Caswell 1997, Caswell 2000b, de Kroon *et al.* 2000).

Los valores sensibilidad y elasticidad de se obtuvieron para cada población experimental a través del programa Montecarlo antes descrito (pag. 80). Para cada uno de las 1000 simulaciones empleadas para cada matriz analizada, se calcularon los valores de sensibilidad y elasticidad correspondientes (de acuerdo con Caswell 2000a). A partir de estos valores se obtuvieron los promedios los intervalos de confianza a 95% bajo el método de percentiles para cada elemento de la matriz (*sensu* Caswell 2000a).

Finalmente, se determinó la elasticidad promedio y los intervalos de confianza para componente demográfico (P_{ij} , G_{ij} y F_{ij}) (*sensu* Silvertown *et al.* 1993) y la contribución de los estadios de vida a estos componentes, considerando tres grupos de estadios para *C. elegans* (Plántulas, Juveniles y Adultos) y cuatro para *C. oblongata* (Plántulas, Juveniles, PreAdultos y Adultos).

3.3.5 Análisis Estadísticos

Debido a que las poblaciones fueron experimentales no fue necesario comparar la proporción de sexos.

Para la mortalidad, el crecimiento y la fecundidad total se realizaron dos tipos de análisis estadísticos: i) análisis de dos vías con el sexo y los tratamientos de defoliación como factores, realizando un análisis para cada periodo de evaluación y ii) análisis anidado de dos vías con el Periodo de evaluación (P) y el Tratamiento de defoliación anidado al Periodo de evaluación (P/T) como factores. Este análisis se realizó para cada sexo y en caso de que en el anterior análisis no existieran diferencias entre sexos se realizó un solo análisis juntando palmas masculinas y femeninas. Con este análisis se pudieron comparar las poblaciones bajo defoliación y con la población control en un mismo periodo y entre periodos, lo que se interpretó dependiendo de las diferencias significativas como una recuperación del atributo ó no.

Para la mortalidad todos los análisis realizados fueron bajo un análisis de devianza con un error binomial y una función de unión gamma.

Para el crecimiento se realizó un análisis de varianza de dos vías utilizando un error normal y una función de unión de identidad. Previamente se realizó una prueba de

normalidad de Kolmogorov-Smirnov y de homogeneidad de varianzas. En caso de datos que no cumplieran esta condición y para evitar los efectos de la presencia de ceros los datos se transformaron a términos logarítmicos ($\ln(x+1)$).

Para la fecundidad total se utilizó un análisis de devianza con un error Poisson y una función de unión logarítmica. Cuando se presentó sobredispersión en el error del modelo, los datos fueron reescalados como se indica en Crawley (1993) para hacer las pruebas de cada factor del modelo más conservadoras.

Respecto a la fecundidad por categorías de tamaños se realizó un análisis para cada periodo de evaluación. En estos se comparó la fecundidad entre categorías de tamaño y los tratamientos de defoliación mediante un análisis de devianza con un error Poisson y una función de unión logarítmica. Al igual que la fecundidad total si se presentó sobredispersión en el error del modelo, los datos fueron reescalados (Crawley (1993)).

Para comparar la tasa de crecimiento poblacional (\ddot{e}) se seleccionaron de cada población treinta valores al azar de los 1000 obtenidos de la simulación Montecarlo, para cada periodo de evaluación. Con estos valores se realizó un Análisis de Varianza anidado de dos vías con el Periodo de evaluación (P) y el Tratamiento de defoliación anidado al Periodo de evaluación (P/T) como factores. Con este análisis se pudieron comparar las poblaciones bajo defoliación y con la población control en un mismo periodo y entre periodos, lo que se interpretó dependiendo de las diferencias significativas como una recuperación de la tasa de crecimiento (\ddot{e}) ó no.

Los análisis de devianza hechos para mortalidad, fecundidad total y fecundidad por categorías de tamaños y los análisis de varianza para el crecimiento y la tasa de crecimiento de la población (\ddot{e}) fueron realizados en el programa estadístico Glim for Ecologist ver 3.7 (Royal Statistical Society 1985). Las pruebas de normalidad de Kolmogorov y Smirnov y de homogeneidad de varianzas fueron realizadas en el programa Sigma Stat ver. 2.03.

3.4 Resultados

3.4.1 *Chamaedorea elegans*

Estructura poblacional

Lo que se describe en esta sección como estructura poblacional se refiere al número de palmas utilizadas en cada categoría de tamaño para cada tratamiento. Los estadios de “Plántulas” y “Juveniles” fueron comunes para todos los tratamientos. Es decir, en el análisis matricial en todos los tratamientos se utilizaron las mismas probabilidades de transición de “Plántulas” y “Juveniles”. Al inicio del estudio (2000) se tuvieron 48 “Plántulas” y 46 palmas juveniles (Cuadro 2a).

Cuadro 2.- Número de palmas de *Chamaedorea elegans* en cada categoría de tamaño para cada tratamiento al inicio del proyecto (1997) y al inicio de este estudio (2000). a) Plántulas y Juveniles b) Adultos.

a)

Año	Plántulas	Juveniles	Total
1997	33	70	103
2000	48	46	94

b)

Tratamiento	Año	A1	A2	A3	A4	A5	A6	Total
Control (0%)	1997	134	71	56	37	24	32	354
	2000	35	59	58	54	33	65	304
33 %	1997	19	47	48	25	20	33	192
	2000	0	4	41	35	30	45	155
50%	1997	30	52	38	2	18	28	190
	2000	2	9	33	39	20	50	153
66%	1997	31	46	36	29	14	35	191
	2000	2	15	36	31	22	41	147
100%	1997	6	13	8	7	5	5	44
	2000	0	1	1	0	0	0	2

Respecto a los estadios de adultos se tuvieron en total 630 palmas, de las cuales 42% pertenecieron al grupo control, 21% al tratamiento del 33%, 20% para el tratamiento del 50 % y 16 % para el tratamiento del 66%. Las palmas asignadas al tratamiento del 100% murieron casi en su totalidad entre 1997 y 1999, quedando solo 2 palmas al inicio de este estudio (Cuadro 2b).

Para cada tratamiento alrededor de 85-90% de las palmas fue posible identificar el sexo, encontrándose una relación 1:1 Femeninas / Masculinas. Alrededor de 15% de las palmas de cada tratamiento fueron no diferenciadas (Fig. 1).

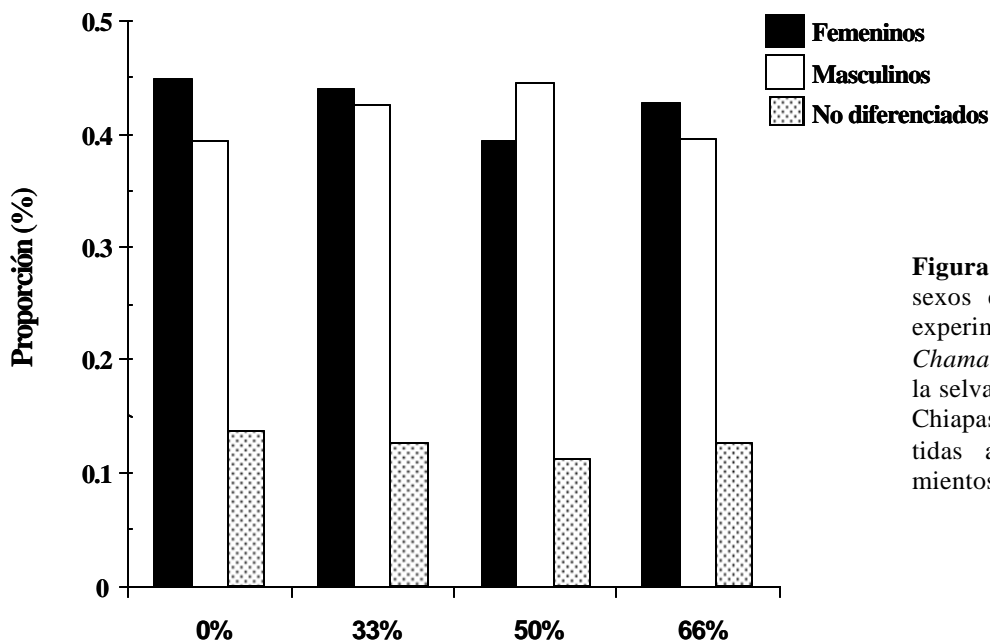


Figura 1.- Proporción de sexos en las poblaciones experimentales de *Chamaedorea elegans* de la selva húmeda de Chajul, Chiapas que fueron sometidas a diferentes tratamientos de defoliación.

Efectos de la defoliación sobre las tasas vitales

Para el periodo 2000-2001 que representa un año de descanso desde el último evento de defoliación (Marzo 2000) *Chamaedorea elegans* aún presentó efectos sobre las tasas demográficas. Algunas de estas se recuperan para el segundo año de descanso (2001-2002) alcanzando valores similares al tratamiento control (0%), pero en algunos casos estas similitudes no son estadísticamente significativas. A continuación se aborda cada una de estas.

Mortalidad

Para el primer periodo de evaluación (2000-2001) aún se presentan efectos de la defoliación sobre la mortalidad, siendo el tratamiento de 66% y 100% los que mayor mortalidad presentaron. La defoliación afecta por igual a las palmas masculinas y las femeninas. (Cuadro 3a). Para el segundo periodo (2001-2002) tampoco se encontraron diferencias entre sexo y la mortalidad fue similar entre los tratamientos. La interacción sexo-tratamiento tampoco fue significativa (Cuadro 3b). Debido a esto el análisis para evaluar si la mortalidad varía entre periodos y tratamientos se realizó sin tomar en cuenta el sexo. Respecto a este análisis se encontró que la mortalidad fue mayor en el periodo 2000-2001 ($P: \chi^2 = 33.39, g.l. = 1, p < .001$) y que el tratamiento anidado en el periodo es significativo ($P/T: \chi^2 = 27.78, g.l. = 6, p = .0013$), lo que indica que la mortalidad aumenta proporcionalmente con el tratamiento de defoliación en el periodo 2000-2001, pero para el periodo 2001-2002 ya no se presenta esta tendencia (Fig 2). Para el tratamiento del 100% de defoliación todas las palmas murieron y es debido a esto que en posteriores análisis no se menciona.

Cuadro 3.- Resultados de los análisis de devianza para evaluar el efecto del sexo y los tratamientos sobre la mortalidad en poblaciones de *Chamaedorea elegans* de la selva húmeda de Chajul, Chiapas, durante el periodo a) 2000-2001 y b) 2001-2002. g.l.: grados de libertad, χ^2 : Valor aproximado a una chi cuadrada, r^2 : porcentaje de la variación explicado por cada factor y p: probabilidad.

Factor	a) 2000-2001				b) 2001-2002			
	χ^2	r^2	g.l	p	χ^2	r^2	g.l.	P
Sexo (S)	2.45	0	1	n.s.	2.04	0	1	n.s.
Tratamiento (T)	21.53	88.4	3	< .0001	.76	0	3	n.s.
SxT	.31	0	6	n.s.	6.14	0	7	n.s.
Error	.37	--	4		6.14	--	7	
Total	24.36	--	9		6.14	--	7	

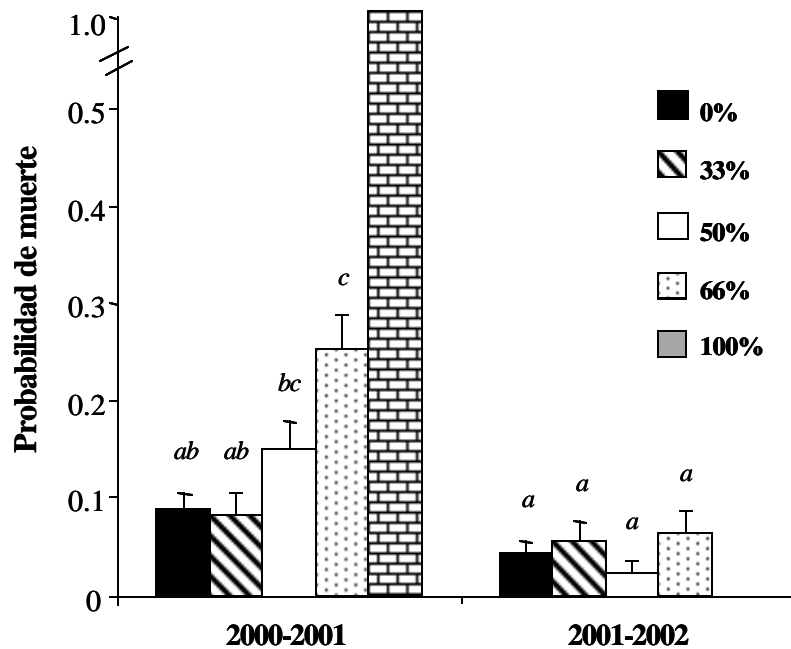


Figura 2.- Mortalidad de diferentes poblaciones de *Chamaedorea elegans* sometidas a defoliación experimental en la selva húmeda de Chajul, Chiapas. La gráfica corresponde a datos de palmas femeninas y masculinas, ya que no existen diferencias significativas entre sexos. Las letras representan los resultados del análisis estadístico, letras diferentes indican diferencias significativas según pruebas de comparaciones múltiples de Bonferroni $P < .05$ (Crawley 1993).

Crecimiento

El análisis de varianza (ANOVA) realizado para evaluar los efectos del sexo y el tratamiento sobre el crecimiento en largo del tallo de *Chamaedorea elegans*, en el primer periodo de evaluación (2000-2001) indica que no hay diferencias entre sexos. Las diferencias se deben a los tratamientos de defoliación. Al igual que el sexo la interacción entre estos dos factores tampoco fue significativa (Cuadro 4a). Para el segundo periodo (2001-2002) tampoco se encontraron diferencias entre sexo y contrario al periodo anterior el crecimiento no varió dependiendo del tratamiento. Finalmente la interacción sexo-tratamiento tampoco fue significativa (Cuadro 4b).

Al igual que la mortalidad, el análisis para el crecimiento del largo del tallo se realizó sin tomar en cuenta el sexo, debido a que no fue un factor significativo. Respecto a este análisis se encontró que el crecimiento fue mayor en el periodo 2001-2002 ($P: F_{1,1017} = 7.22, p = .007$). Igualmente se encontró al tratamiento anidado en el periodo como significativo (P/T: $F_{6,1011} = 3.97 p = .009$), lo que indica que el crecimiento es mayor en el periodo 2001-2002, especialmente para el tratamiento 50 y 66%, que en el periodo 2000-2001 crecieron 2.52 y 2.32 cm. respectivamente y para un año después

crecieron 3.19 y 3.04 cm en promedio. Para este periodo no hubo diferencia entre los tratamientos (Fig. 3).

Cuadro 4.- Resultados de los análisis de varianza para evaluar el efecto del sexo y el tratamiento sobre el crecimiento en la longitud del tallo en poblaciones de *Chamaedorea elegans* de la selva húmeda de Chajul, Chiapas, durante el periodo a) 2000-2001 y b) 2001-2002. g.l: grados de libertad, CM: cuadrados medios, F: valor de F y P: probabilidad.

Factor	a) 2000-2001				b) 2001-2002			
	g.l.	CM	F	P	g.l.	CM	F	P
Sexo (S)	1	0.015	0.016	n.s.	1	0.097	3.67	n.s.
Tratamiento (T)	3	0.52	5.73	.02	3	0.095	1.68	n.s.
SxT	3	0.061	0.067	n.s.	3	0.004	0.07	n.s.
Error	550	0.091	--	--	526	0.057	--	--
Total	557	0.092	--	--	533	0.059	--	--

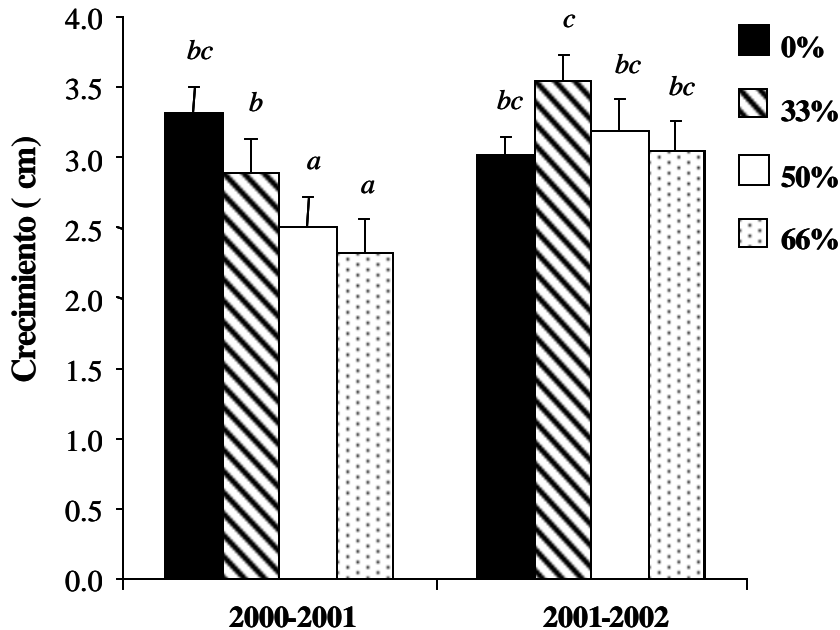


Figura 3.- Crecimiento en longitud del tallo de diferentes poblaciones de *Chamaedorea elegans* sometidas a defoliación experimental en la selva húmeda de Chajul, Chiapas. Los datos mostrados representan los dos años de descanso a partir de marzo de 2000, fecha en que se realizó la última defoliación. Las letras representan los resultados del análisis estadístico, letras diferentes indican diferencias significativas según pruebas de comparaciones múltiples de Bonferroni P .05 (Crawley 1993).

Fecundidad

La fecundidad fue una variable demográfica sumamente afectada por el corte de hojas, ya que en ambos periodos se presentaron efectos negativos sobre las poblaciones defoliadas. A pesar de que estas aumentaron su fecundidad para el segundo periodo aún no alcanzan la condición de una población no manejada (P/T: $\chi^2 = 56.1$, g.l. = 6, $p < .001$). Al parecer, también hay un efecto ambiental que influye sobre la fecundidad, ya

que las diferencias incluso para el grupo control entre periodos son muy grandes ($P: X_i^2 = 71.4, g.l. = 1, p < .0001, \text{Fig. 4}$).

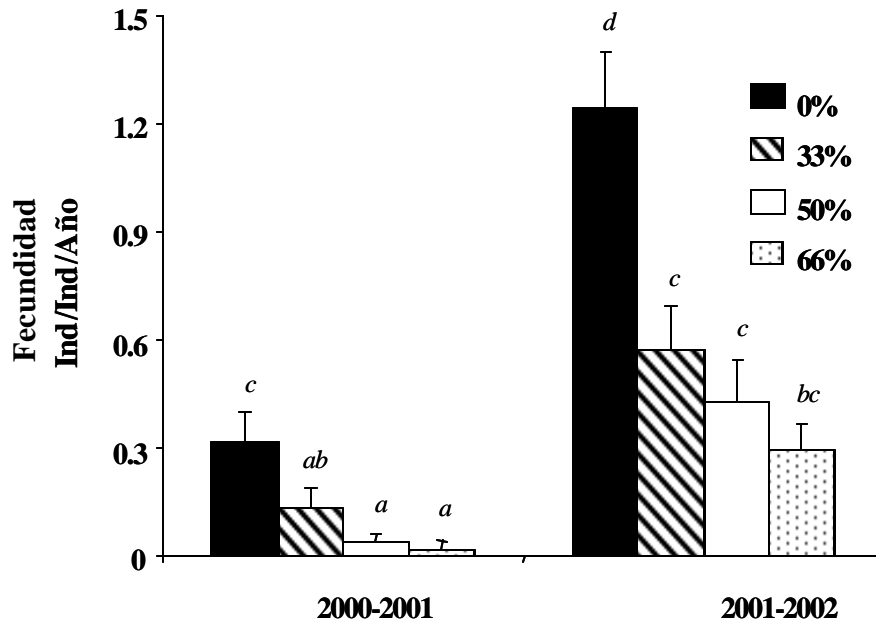


Figura 4.- Fecundidad (Ind/Ind/año) en diferentes poblaciones de *Chamaedorea elegans* sometidas a defoliación experimental en la selva húmeda de Chajul, Chiapas. Las letras representan los resultados del análisis estadístico, letras diferentes indican diferencias significativas según pruebas de comparaciones múltiples de Bonferroni $P .05$ (Crawley 1993).

Ciclo de vida

En base a las observaciones y a los análisis realizados durante este estudio (2000-2002) y al estudio previo (Anten & Ackerly 2001a, Anten & Ackerly 2001b, Anten *et al* 2003, Martínez-Ramos *et al* en prep.) se construyó el ciclo de vida de *Chamaedorea elegans* (Fig. 5), el cual se encuentra organizado en ocho estadios. De estos, el primero corresponde al estadio de “Plántulas”, que representa palmas de 0-10 cm de altura con un año o menos de edad.

El siguiente estadio representa la etapa de palmas “Juveniles” que son aquellas que tienen 0-10 cm de altura pero con mas de un año de edad.

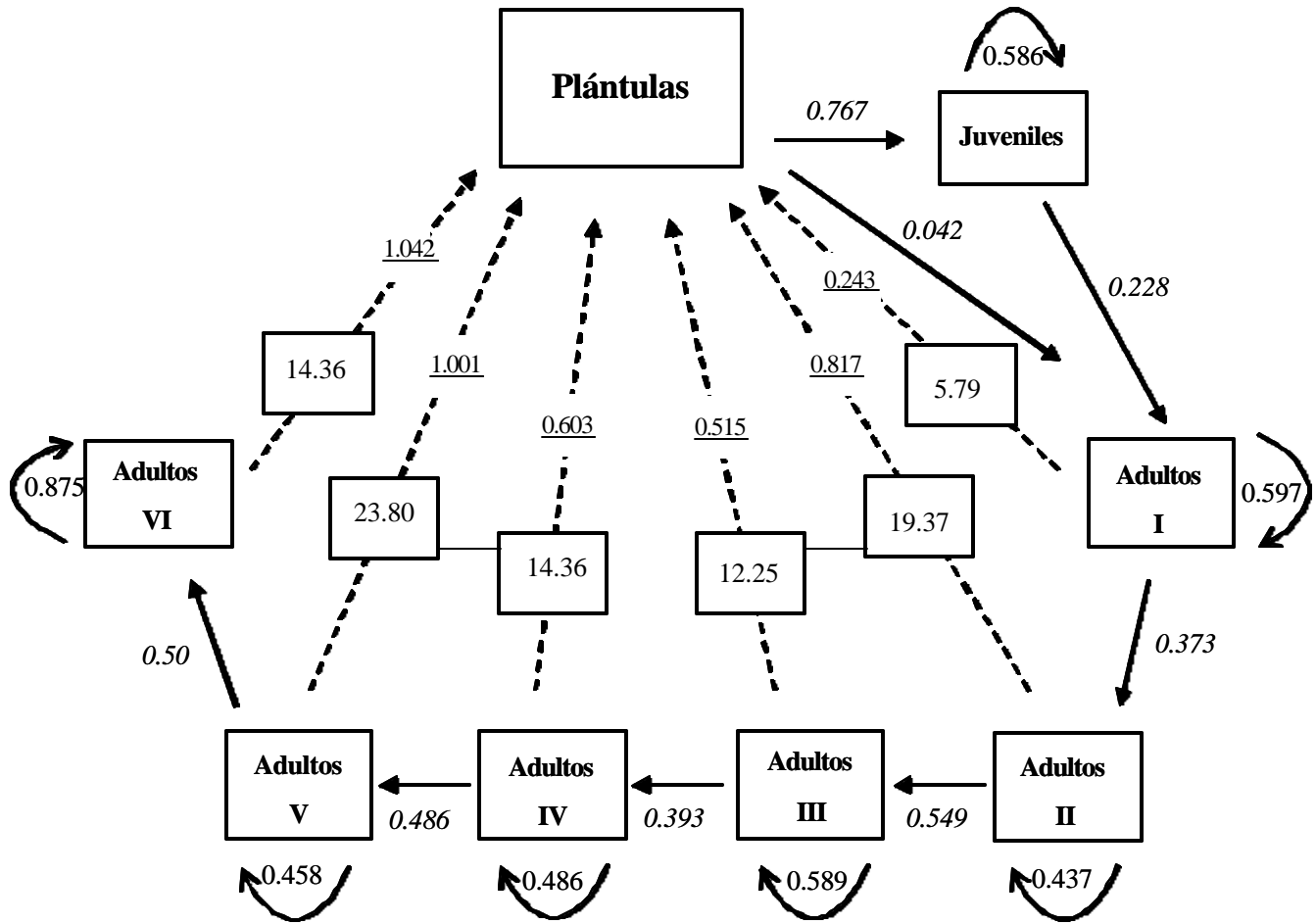


Figura 5.- Ciclo de vida de *Chamaedorea elegans* representado en un modelo de flujo de Palmas. Las probabilidades indicadas corresponden a la población control para el periodo 2000-2001. Los números en cursivas en las flechas entre dos estadios representan la probabilidad anual de progresión (G_{ij}). Los números entre las flechas que se originan y permanecen en un mismo estadio representan la probabilidad anual de permanencia (P_{ij}). Los números entre los cuadros representan la producción de semillas y los números subrayados entre las líneas punteadas indican la Fecundidad (F_i)

Los últimos estadios corresponden a seis categorías de “Adultos” que son aquellas palmas que tienen la capacidad de reproducirse y contribuir en términos de fecundidad (F_{ij}) al crecimiento de la población. En la Fig. 5 se muestra el ciclo de vida completo de *Chamaedorea elegans*, en el que se muestran las probabilidades de transición del Grupo Control (0%) para el periodo 2000-2001 como ejemplo. En este se puede ver los seis estadios de Adultos, así como la importancia de cada uno en términos de fecundidad, siendo el estadio 5 y 6 los mas importantes.

Las “poblaciones” con tratamientos de defoliación siguieron este mismo ciclo de vida, a excepción de que el estadio A1 desapareció para el segundo periodo de evaluación debido al avance y/o a la mortalidad de las palmas de esa categoría.

Dinámica de las poblaciones

En base a la Figura 5 que representa el ciclo de vida de *Chamaedorea elegans* se construyó el modelo matricial y a partir de esto las matrices de transición para cada tratamiento en cada uno de los periodos de evaluación. En total se tuvieron ocho matrices (Cuadro 6 y 7). Como ya se mencionó anteriormente las probabilidades de transición para “Plántulas” y “Juveniles” son iguales en todos los tratamientos.

Para el estadio de “Plántulas” se presenta una baja mortalidad (15%) y la mayoría de las palmas avanzan a otros estadios como “Juveniles” (80%) y Adultos 1 (5%), sin que se presente Permanencia (Pij). En ambos periodos las probabilidades de crecimiento (Gij) fueron similares (Cuadro 6 y 7).

Para el caso de “Juveniles” las probabilidades fueron diferentes en los dos periodos de evaluación, registrándose mayor permanencia (67%) y menor crecimiento y mortalidad en el primer periodo (14 y 19% respectivamente; Cuadro 6 y 7).

La categoría de Adultos 1 (10-19.9 cm.) en todos los tratamientos desapareció debido al avance de las palmas a otras categorías o a una alta mortalidad. Debido a esto se utilizaron las probabilidades de transición del grupo control. Para el primer periodo este estadio presentó una baja mortalidad (8%) y la mayoría de las palmas (63%) permanecieron en esta categoría y el 29% avanzaron a la categoría de Adultos 2 (Cuadro 6 y 7). Para el segundo periodo se presenta una menor permanencia y una mayor proporción de las palmas avanzaron a Adultos 2.

Para las demás categorías de adultos de los tratamientos de defoliación en el primer periodo, las probabilidades de permanencia y crecimiento son diferentes a las del grupo control, presentándose mayor mortalidad en categorías de poca longitud de tallo, tales como Adultos 2 y 3 (10-19.9 y 20-29.9 cm). En las demás categorías de adultos las probabilidades de mortalidad fueron similares. Por el contrario, las probabilidades de permanencia y crecimiento son en general menores a las del grupo control (Cuadro 6 y 7). Para el segundo año la mayoría de las probabilidades de los tratamientos son similares

y hay una baja mortalidad, a excepción de la categoría A2 para el tratamiento del 66% en la que se registró una mortalidad de 12%.

El efecto mas fuerte de la defoliación se hace evidente en la fecundidad de las poblaciones experimentales como ya se mostró anteriormente (Fig. 4), pero esta “tendencia” se debe a dos patrones: i) disminución del número de estadios reproductivos que aportan fecundidad y 2) una menor aportación de fecundidad de cada estadio (Cuadro 5; Fig. 6a y b). Es decir, el número de estadios con fecundidad va disminuyendo dependiendo del tratamiento de defoliación y en estos la fecundidad es menor (Cuadro 5a). Los estadios que presentan mayor fecundidad son los que tienen mas longitud de tallo. Durante el primer periodo en el grupo control (0%) los seis estadios Adultos presentan fecundidad, mientras que en el tratamiento de 33% solo 4, en el 50% 3 estadios y en el tratamiento de 66% de defoliación solo un estadio con fecundidad. Para el segundo periodo aumenta el número de estadios con fecundidad, así como la fecundidad de cada uno de estos en 4-10 veces comparando con el mismo tratamiento durante el periodo anterior (Cuadro 5b; Fig. 6a y b).

Cuadro 5.- Resultados de los análisis de devianza para evaluar el efecto del tratamiento de defoliación y los estadios sobre la fecundidad de poblaciones de *Chamaedorea elegans* de la selva húmeda de Chajul, Chiapas, durante el periodo a) 2000-2001 y b) 2001-2002. g.l.: grados de libertad, χ^2 : Valor aproximado a una chi cuadrada, r^2 : porcentaje de la variación explicado por cada factor y p: probabilidad.

Factor	a) 2000-2001				b) 2001-2002			
	χ^2	r^2	g.l.	P	χ^2	r^2	g.l.	P
Tratamiento (T)	28.9	13.2	3	<.0001	43.6	13.0	3	<.0001
Estadio (E)	16.0	7.3	5	<.001	28.8	8.5	5	<.0001
TxE	6.5	0	13	n.s.	17.5	0	12	n.s.
Error	175.1	--	287	--	265.6	--	286	--
Total	219.9	--	295	--	337.9	--	294	--

Cuadro 6.- Matrices de transición de Lefkovitch de poblaciones de *Chamaedorea elegans* que fueron sometidas a defoliación experimental en la selva húmeda de Chajul, Chiapas. Las abreviaciones corresponden a los siguientes estadios: PI = Plántulas, Juv = Juveniles, A = Adultos (seis categorías). Las probabilidades de transición en negritas indican Permanencia (Pij).

2000-2001

Grupo control (0%)								
	PI.	Juv.	A1	A2	A3	A4	A5	A6
PI.	0.00	0	0.05	0.08	0.34	0.35	0.54	0.55
Juv.	0.80	0.67	0	0	0	0	0	0
A1	0.05	0.14	0.63	0	0	0	0	0
A2	0	0	0.29	0.76	0	0	0	0
A3	0	0	0	0.19	0.53	0	0	0
A4	0	0	0	0	0.39	0.50	0	0
A5	0	0	0	0	0	0.46	0.55	0
A6	0	0	0	0	0	0	0.30	0.86

Tratamiento 33%								
	PI	Juv	A1	A2	A3	A4	A5	A6
PI	0.00	0	0	0	0.10	0.20	0.06	0.18
Juv	0.80	0.67	0	0	0	0	0	0
A1	0.05	0.14	0.63	0	0	0	0	0
A2	0	0	0.29	0.50	0	0	0	0
A3	0	0	0	0.50	0.61	0	0	0
A4	0	0	0	0	0.24	0.63	0	0
A5	0	0	0	0	0	0.29	0.77	0
A6	0	0	0	0	0	0	0.17	0.93

Tratamiento 50%								
	PI	Juv	A1	A2	A3	A4	A5	A6
PI	0.00	0	0	0	0	0.04	0.00	0.09
Juv	0.80	0.67	0	0	0	0	0	0
A1	0.05	0.14	0.63	0	0	0	0	0
A2	0	0	0.29	0.22	0	0	0	0
A3	0	0	0	0.33	0.67	0	0	0
A4	0	0	0	0	0.18	0.58	0	0
A5	0	0	0	0	0	0.32	0.65	0
A6	0	0	0	0	0	0	0.25	0.86

Tratamiento 66%								
	PI	Juv	A1	A2	A3	A4	A5	A6
PI	0.00	0	0	0	0	0	0.11	0.00
Juv	0.80	0.67	0	0	0	0	0	0
A1	0.05	0.14	0.63	0	0	0	0	0
A2	0	0	0.29	0.53	0	0	0	0
A3	0	0	0	0.20	0.61	0	0	0
A4	0	0	0	0	0.11	0.61	0	0
A5	0	0	0	0	0	0.26	0.64	0
A6	0	0	0	0	0	0	0.14	0.66

Cuadro 7.- Matrices de transición de Lefkovitch de poblaciones de *Chamaedorea elegans* que fueron sometidas a defoliación experimental en la selva húmeda de Chajul, Chiapas. Las abreviaciones corresponden a los siguientes estadios: PI: Plántulas, Juv: Juveniles, A: Adultos (seis categorías). Las probabilidades de transición en negritas indican Permanencia (Pij).

2001-2002								
Grupo control (0%)								
	PI	Juv	A1	A2	A3	A4	A5	A6
PI	0	0	0.14	0.47	1.17	1.41	2.13	1.41
Juv	0.76	0.46	0	0	0	0	0	0
A1	0.04	0.25	0.55	0	0	0	0	0
A2	0	0	0.36	0.82	0	0	0	0
A3	0	0	0	0.18	0.61	0	0	0
A4	0	0	0	0	0.37	0.72	0	0
A5	0	0	0	0	0	0.22	0.77	0
A6	0	0	0	0	0	0	0.19	0.94

Tratamiento 33%								
	PI	Juv	A1	A2	A3	A4	A5	A6
PI	0	0	0	0	0.13	0.67	0.78	0.65
Juv	0.76	0.46	0	0	0	0	0	0
A1	0.04	0.25	0.55	0	0	0	0	0
A2	0	0	0.36	0.50	0	0	0	0
A3	0	0	0	0.50	0.52	0	0	0
A4	0	0	0	0	0.41	0.63	0	0
A5	0	0	0	0	0	0.31	0.58	0
A6	0	0	0	0	0	0	0.36	0.99

Tratamiento 50%								
	PI	Juv	A1	A2	A3	A4	A5	A6
PI	0	0	0	0	0	0.93	0.27	0.46
Juv	0.76	0.46	0	0	0	0	0	0
A1	0.04	0.25	0.55	0	0	0	0	0
A2	0	0	0.36	0.33	0	0	0	0
A3	0	0	0	0.67	0.68	0	0	0
A4	0	0	0	0	0.32	0.79	0	0
A5	0	0	0	0	0	0.21	0.76	0
A6	0	0	0	0	0	0	0.20	0.96

Tratamiento 66%								
	PI	Juv	A1	A2	A3	A4	A5	A6
PI	0	0	0	0	0.40	0.00	0.33	0.32
Juv	0.76	0.46	0	0	0	0	0	0
A1	0.04	0.25	0.55	0	0	0	0	0
A2	0	0	0.36	0.38	0	0	0	0
A3	0	0	0	0.50	0.56	0	0	0
A4	0	0	0	0	0.36	0.74	0	0
A5	0	0	0	0	0	0.17	0.82	0
A6	0	0	0	0	0	0	0.18	0.93

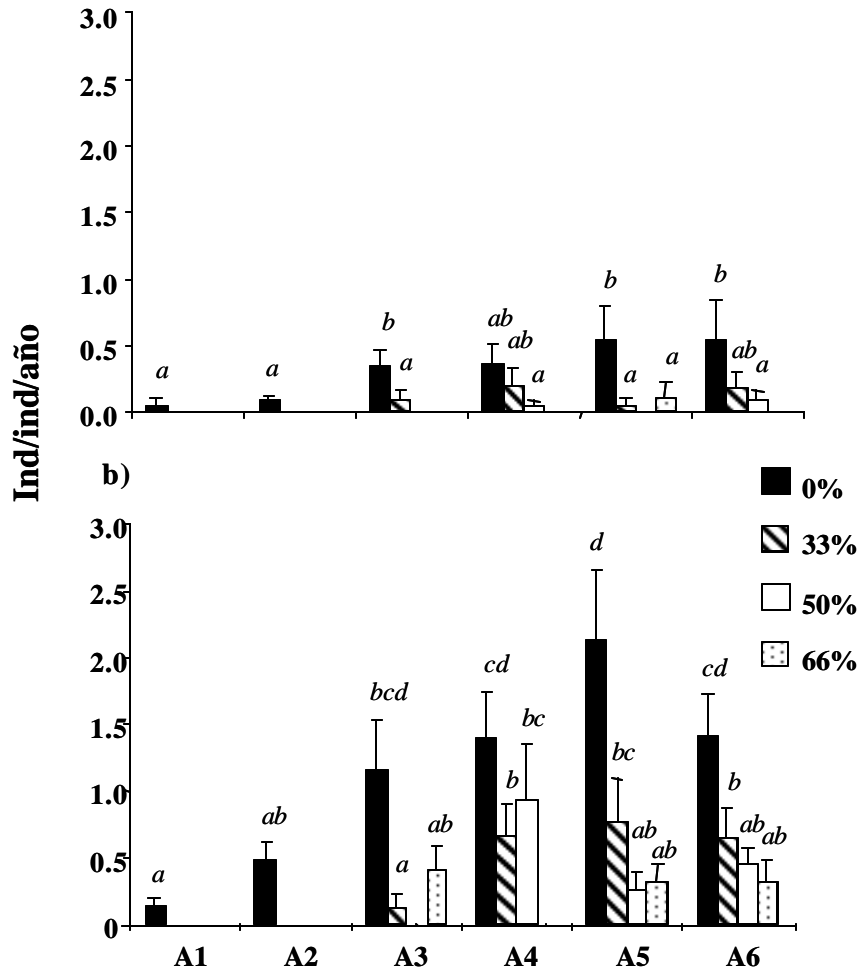


Figura 6.- Fecundidad por estadios de diferentes poblaciones de *Chamaedorea elegans* sometidas a defoliación experimental en la selva húmeda de Chajul, Chiapas. Las letras en negritas representan los dos periodos a) 2000-2001 y b) 2001-2002. Las letras en cursivas representan los resultados del análisis estadístico, letras diferentes indican diferencias significativas según pruebas de comparaciones múltiples de Bonferroni P .05 (Crawley 1993).

Tasa de crecimiento poblacional (\ddot{e})

Las frecuencias de la tasa de crecimiento poblacional (\ddot{e}) obtenidas a partir de la iteración y simulación de cada matriz se presentan en la figura 7a y b. Para el primer periodo el grupo control presenta alrededor de un 50% de las lambdas distribuidas por arriba de 1 (Fig. 7a) y una tasa de crecimiento poblacional promedio de 1.009 (Cuadro 8a; Fig. 8). A pesar de que el tratamiento del 33% tiene una distribución similar, presentó una lambda menor que 1 ($\ddot{e} = .979$) (Cuadro 8a; Fig. 8). La mayoría de las lambdas de las poblaciones del 50 y 66% de defoliación se ubicaron por debajo de $\ddot{e} = 1$ (Fig. 7) y el promedio de lambdas también fue menor a 1, siendo la población del 66% la que menor tasa de crecimiento presentó (Cuadro 8a; Fig. 8). El análisis indica que para el primer

periodo de evaluación las poblaciones están creciendo a diferentes tasas y que por lo tanto aún hay efectos de la defoliación (P/T: $F_{1,238} = 197.2, p < .00001$).

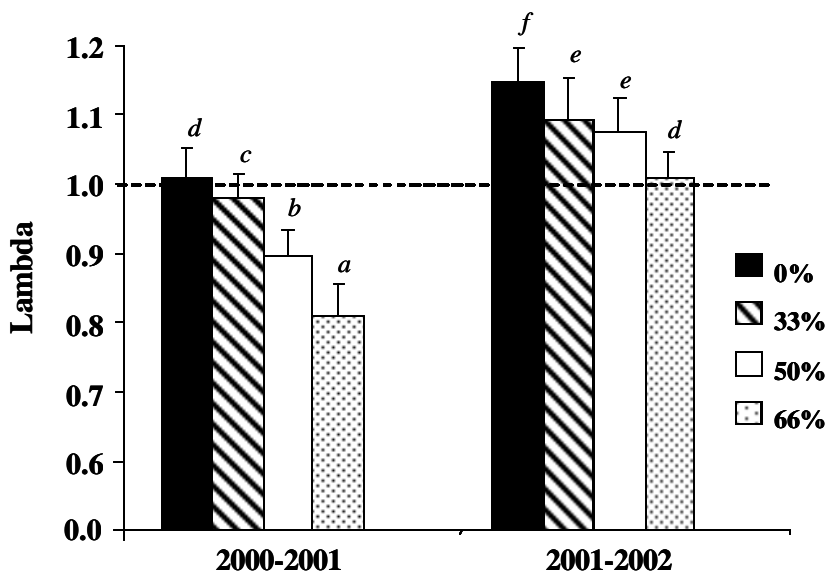
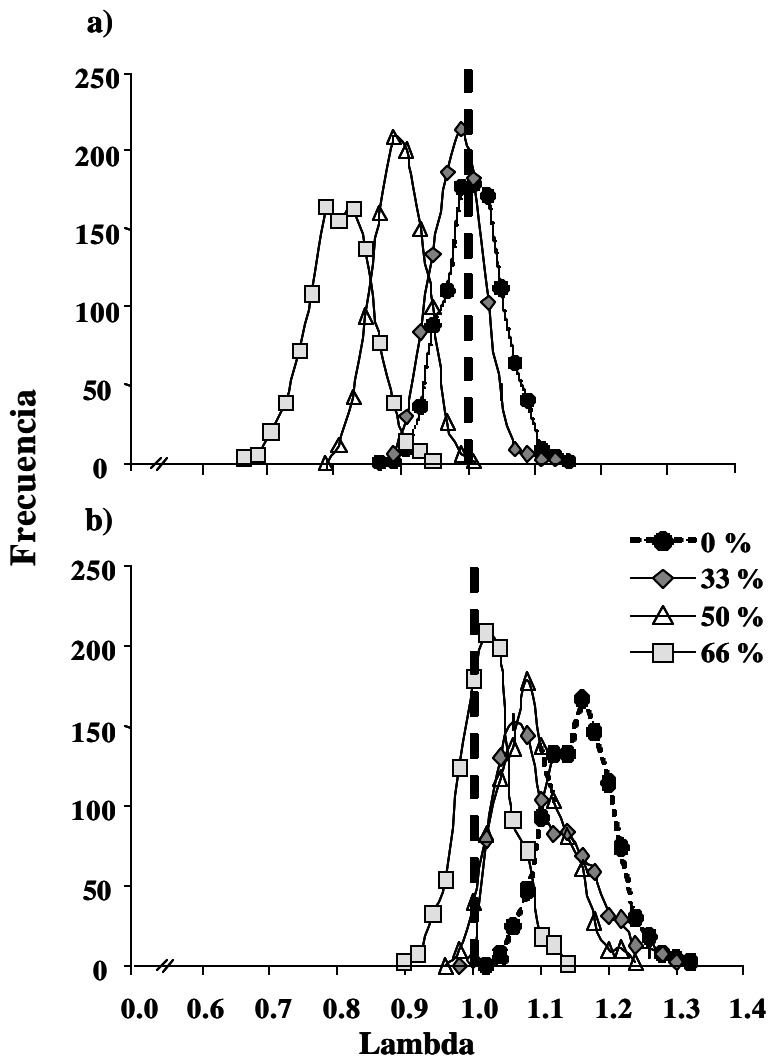
El segundo periodo de evaluación, representó un buen año para el crecimiento poblacional, ya que las tasas de crecimiento de todos los tratamientos e incluido el grupo control aumentaron (P: $F_{6, 232} = 99.3, p < .0001$; Fig. 8). La distribución de las lambdas en todos los tratamientos se encuentra por arriba de $\bar{\epsilon} = 1$, a excepción del tratamiento del 66%, que alrededor de un 15 % de las lambdas fueron < 1 . Contrario al primer periodo la distribución de las lambdas del grupo control y el 33% fueron diferentes y esta última fue similar al del tratamiento del 50%, superponiéndose en la mayoría de su distribución.

Cuadro 8.- Tasa de crecimiento poblacional ($\bar{\epsilon}$) de poblaciones de *Chamaedorea elegans* sometidas a defoliación. Se presentan los límites de confianza a 95% obtenidos mediante el método propuesto por Caswell (2000a).

Trat. (%)	a) 2000-2001			b) 2001-2002		
	$\bar{\epsilon}$	L. S.	L. I.	$\bar{\epsilon}$	L. S.	L. I.
0 (control)	1.009	1.090	.932	1.147	1.244	1.055
33	0.979	1.051	.914	1.092	1.233	1.009
50	0.898	0.931	.880	1.076	1.179	.989
66	0.810	0.894	.717	1.008	1.085	.931

A pesar de que las lambdas de las poblaciones bajo defoliación aumentaron para el segundo periodo y que algunos son significativamente diferentes de 1 (Cuadro 8b), no alcanzaron la condición del grupo control (0%) que presentó una lambda de 1.147. La tasa de crecimiento de la población de 33% fue similar a la del 50% (Cuadro 8; Fig. 8). El tratamiento del 66% presentó una $\bar{\epsilon}$ muy baja (1.008) y diferente a todos los tratamientos.

Los límites de confianza al igual que $\bar{\epsilon}$ fueron mayores para el segundo periodo y también hubo en general más variación en los valores de lambda obtenidos de la simulación (Cuadro 8; Fig. 7).



Análisis de elasticidad

Los efectos de la defoliación también se presentan en la importancia relativa que cada estadio tiene sobre el crecimiento de la población. En una población no sometida a cosecha de hojas (0%) la permanencia de los Adultos 2 (10-19.9 cm.) y Adultos 6 (60 cm.) es la que mayor importancia relativa presentan para el crecimiento de la población ($e_{ij} = 0.16$ y 0.15 , respectivamente) (Fig. 9a). Pero este patrón cambia en las poblaciones experimentales del 33 y 50%, en las que la mayor importancia recae sobre un estadio: Adultos 6 que presentan una $e_{ij} = 0.45$ y 0.58 respectivamente (Fig. 9). Para el tratamiento del 66% se presentó otro patrón diferente, ya que en este la importancia radica en la permanencia de las categorías de adultos A1,A3, A4 y A5 y en la de Juveniles (Fig. 9).

Este patrón se puede ver mas claramente en la figura 10a en la que se encuentran agrupados los estadios dependiendo de la tasa vital. En esta representación de los datos se puede ver que en una población no manejada (0%) la Permanencia de los adultos (P_{ij}), es la tasa vitals mas importante para el crecimiento de la población y esta aumenta en los tratamientos de defoliación. El mismo patrón se presenta para la permanencia de los Juveniles.

La siguiente tasa en importancia es el crecimiento ó progresión a otro estadio (G_{ij}), que en la población control (0%) se presenta una elasticidad de casi .30 siendo en su mayoría mas importante en los adultos, pero en los tratamientos de defoliación disminuye debido al aumento en la permanencia (Fig. 10a).

La importancia de la fecundidad en la población control fue muy baja especialmente para los estadios de poca longitud de tallo. Este patrón es alterado por la defoliación, ya que en general en los tratamientos de defoliación la fecundidad fue aún mas baja ó no se presentó (Fig. 10a).

La Fig. 11a resume aún mas los patrones definidos anteriormente, ya que presenta los datos dependiendo solo de las tasas vitales. En esta figura se ve mas claramente que la Permanencia (P_{ij}) es la tasa vital mas importante en la población control y que esta se vuelve mas importante con el aumento en la defoliación. Por el contrario, el crecimiento y la fecundidad disminuye dependiendo de la intensidad de defoliación.

Para el periodo 2001-2002 que representa un lapso de no defoliación de dos años, para los tratamientos de defoliación se encontró una tendencia similar al primer periodo,

pero ya en menor importancia, ya que los estadios, que presentaban una gran elasticidad en el primer periodo ahora disminuyeron. El estadio A6 que en el primer periodo presentaban una elasticidad .45 y .58 para las poblaciones de 33% y 50% de defoliación ahora presentan una elasticidad de .34 y .20, es decir, alrededor de la mitad que en el primer periodo (Fig. 9b).

El crecimiento en los estadios de adultos también mostró aumento, para el segundo periodo especialmente para los estadios A2 y A3, pero no llega a ser tan importante como para la población control (0%) (Fig. 9b). La importancia de los adultos también se presentó en el crecimiento, aunque también las plántulas y los juveniles presentaron mayor importancia en crecimiento (Fig. 10b). En la Fig. 11 se puede ver que la elasticidad de crecimiento aumentó en las poblaciones bajo defoliación, aunque no alcanzó los mismos valores de la población control.

Respecto a la fecundidad en las poblaciones defoliadas, algunos estadios aumentaron su importancia relativa, especialmente los estadios A4 y A6. (Fig. 9b). Como efecto de este aumento en la importancia de la fecundidad de algunos estadio la fecundidad total también aumentó pero al igual que las otras tasas vitales, fue un poco menor que la del grupo control (0%) (Fig. 10b y 11b).

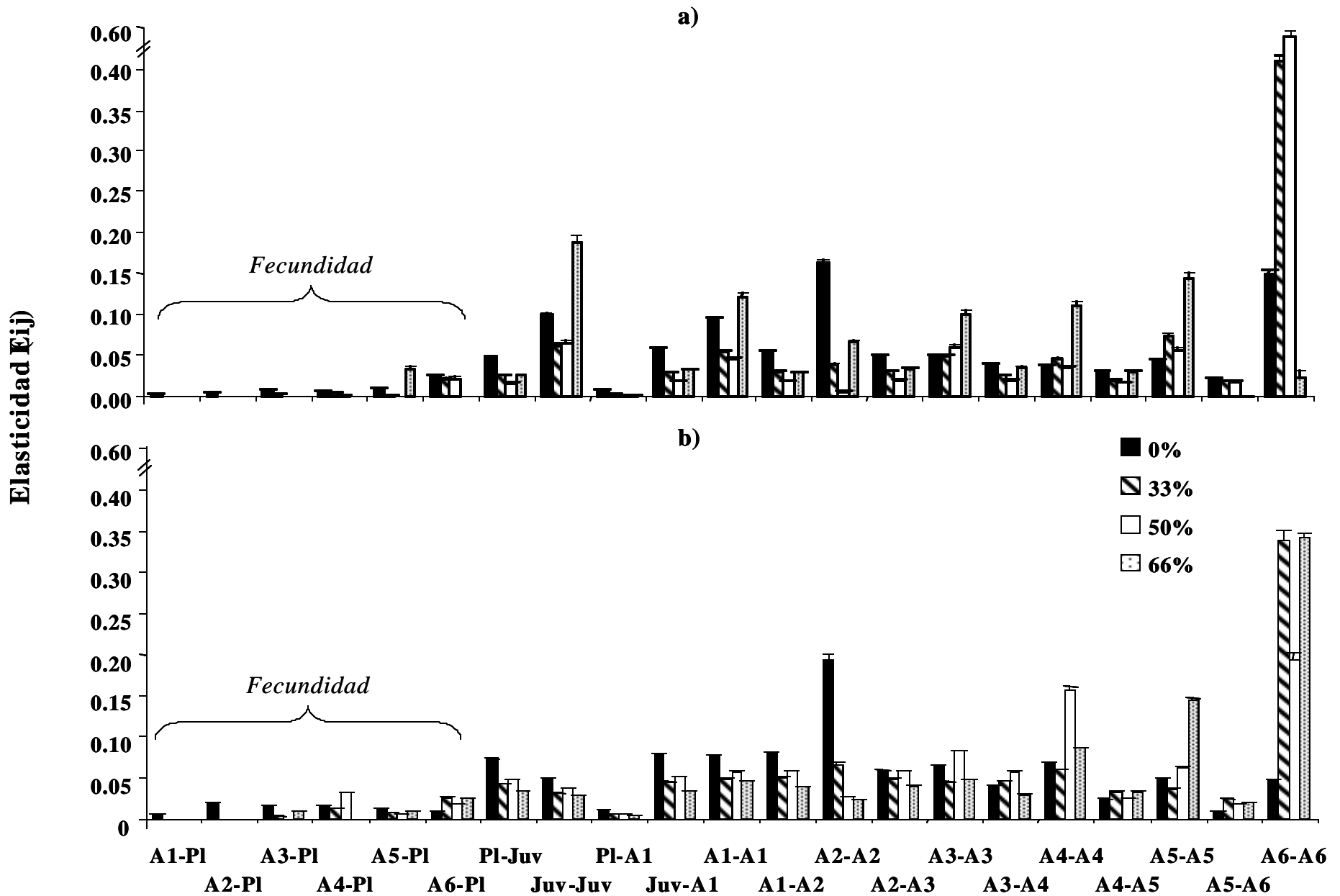


Figura 9.- Valores de elasticidad (e_{ij}) para cada una de las transiciones de poblaciones de *Chamaedorea elegans* sometidas a defoliación experimental en la selva húmeda de Chajul, Chiapas. a) 2000-2001, b) 2001-2002. Las abreviaciones corresponden a los siguientes estadios: PI = Plántulas, Juv = Juveniles, A = Adultos (seis categorías). Note la escala ajustada en el eje de la X's.

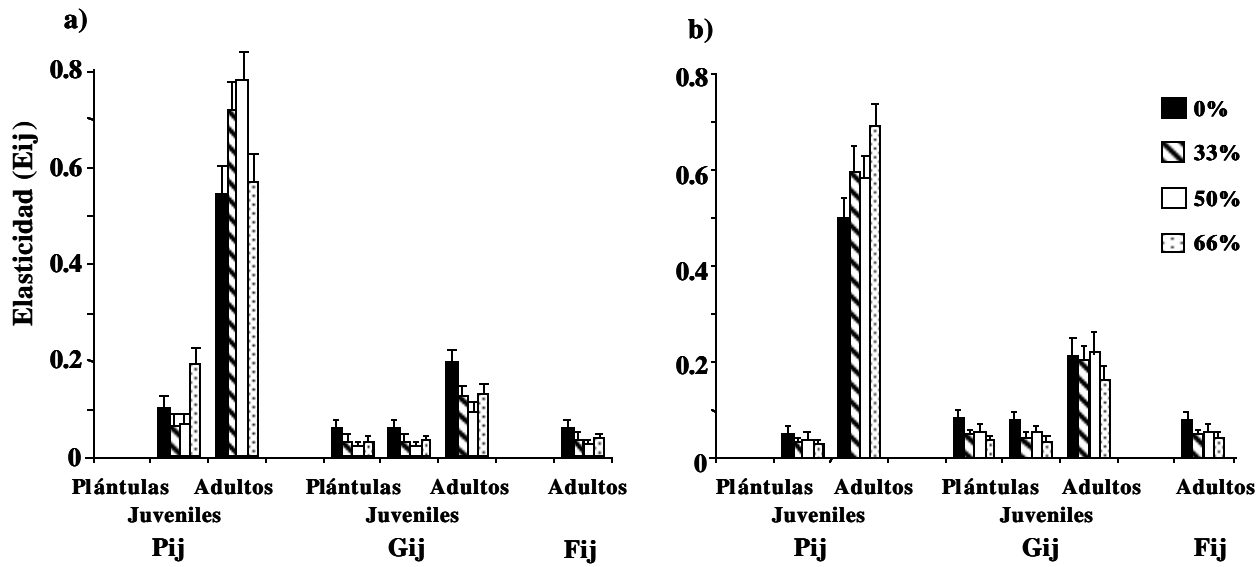


Figura 10.- Valores de elasticidad de las tasas vitales por conjuntos de estadios en diferentes poblaciones de *Chamaedorea elegans* sometidas a defoliación experimental en la selva húmeda de Chajul, Chiapas. a) 2000-2001, b) 2001-2002. Pij: Permanencia, Gij: Crecimiento, Fij : Fecundidad.

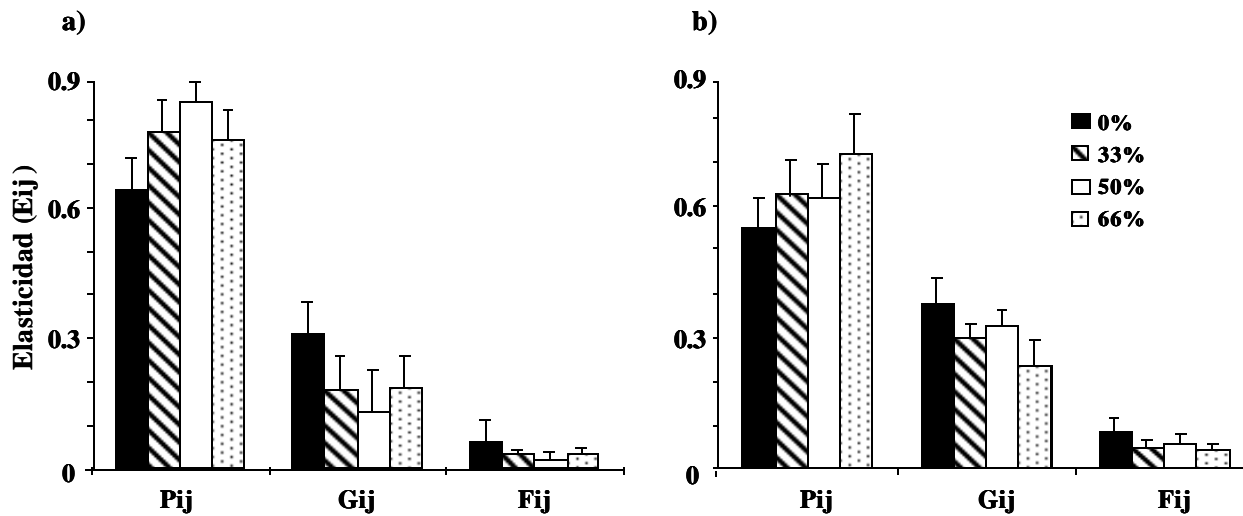


Figura 11.- Elasticidad de las tasas vitales de diferentes poblaciones de *Chamaedorea elegans* sometidas a defoliación experimental en la selva húmeda de Chajul, Chiapas. a) 2000-2001, b) 2001-2002. Pij = Permanencia, Gij =Crecimiento, Fij = Fecundidad.

3.4.2 *Chamaedorea oblongata* Estructura poblacional

La estructura poblacional para *C. oblongata* estuvo conformada por ocho estadios de los cuales las “Plántulas” y “Juveniles” fueron comunes para todos los tratamientos. Es decir, en el análisis matricial en todos los tratamientos se utilizaron las mismas probabilidades de transición de “Plántulas” y “Juveniles”. Al inicio del estudio (2000) se tuvieron 47 Plántulas y 103 palmas Juveniles (Cuadro 9a).

Cuadro 9.- Número de palmas de *Chamaedorea oblongata* en cada categoría de tamaño para cada tratamiento al inicio del proyecto (1998) y al inicio de este estudio (2000). a) Plántulas y Juveniles b) Juveniles II, PreAdultos y Adultos.

a)

Año	Plántulas	Juvenil	Total
1998	55	97	152
2000	47	103	150

b)

Tratamiento	Año	JII	PA	A1	A2	A3	A4	Total
Control (0%)	1998	16	33	51	98	36	26	260
	2000	6	18	38	98	34	24	218
33%	1998	10	12	20	41	16	11	110
	2000	4	8	14	37	14	10	87
50%	1998	25	28	46	97	40	25	261
	2000	8	26	28	98	35	25	220
66%	1998	12	14	13	48	15	7	109
	2000	5	10	12	39	12	10	88
100%	1998	6	5	8	14	7	5	45
	2000				2	2	1	5

Respecto a los estadios mayores (Juveniles II, PreAdultos y Adultos) se tuvieron en total 618 palmas, de las cuales 35% pertenecieron al grupo control, 14% al tratamiento del 33% de defoliación, 36% para el tratamiento del 50 % y 14% para el tratamiento del 66%.

Las palmas asignadas al tratamiento del 100% murieron casi en su totalidad, quedando solo 3 palmas al inicio de este estudio (Cuadro 9b).

Para cada tratamiento alrededor de 75-85% de las palmas fue posible identificar el sexo, encontrándose una relación 1:1 Femeninas / Masculinas, a excepción del tratamiento del 100%. Alrededor del 15-25% de las palmas de cada tratamiento no fueron identificadas (Fig.12).

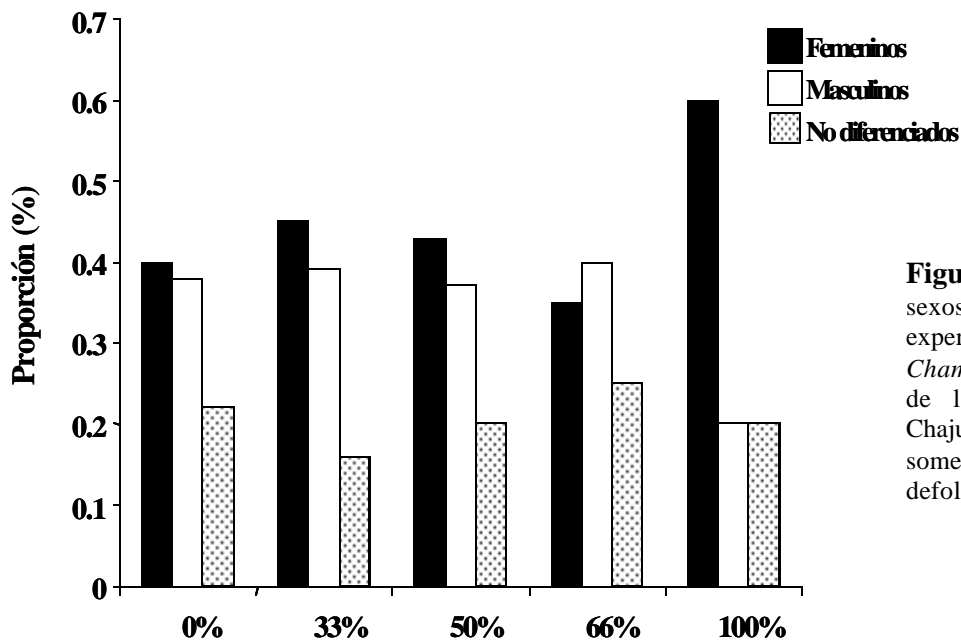


Figura 12.- Proporción de sexos en las poblaciones experimentales de *Chamaedorea oblongata* de la selva húmeda de Chajul, Chiapas que fueron sometidas a tratamientos de defoliación.

Efectos de la defoliación sobre las tasas vitales

Para el periodo 2000-2001 que representa un año de descanso desde el último evento de defoliación (Marzo 2000) *Chamaedorea oblongata* aún presentó efectos sobre las tasas demográficas. Algunas de estas se recuperan para el segundo año de descanso (2001-2002) alcanzando valores similares al tratamiento control (0%), pero en algunos casos estas similitudes no son estadísticamente significativas. A continuación se aborda cada una de estas.

Mortalidad

Para el primer periodo de evaluación (2000-2001) aún se presentan efectos de la defoliación sobre la mortalidad, siendo el tratamiento de 66 y 100% los que mayor mortalidad presentaron. La defoliación afecta por igual a las palmas femeninas y masculinas. (Cuadro 10a). Para el segundo periodo (2001-2002) tampoco se encontraron diferencias entre masculinos y femeninos y la mortalidad fue similar entre los tratamientos. La interacción sexo-tratamiento tampoco fue significativa (Cuadro 10b), lo que indica que ya se había recuperado la tasa de sobrevivencia normal. Respecto al análisis entre periodos se encontró que la mortalidad fue mayor en el periodo 2000-2001 (P: $Xi^2 = 34.92$, g.l. = 1, $p < 0.001$). El tratamiento anidado en el periodo fue significativo (P/T: $Xi^2 = 26.22$, g.l. = 8, $p = 0.009$. Fig. 13). lo que indica que la mortalidad aumenta proporcionalmente con el tratamiento de defoliación en el periodo 2000-2001 y esta misma tendencia se presentó para el periodo 2001-2002. Para el tratamiento del 100% de defoliación la mayoría de las palmas murieron y es debido a esto que en posteriores análisis no se menciona este tratamiento (Fig. 13).

Cuadro 10.- Resultados de los análisis de devianza para evaluar el efecto del sexo y los tratamientos sobre la mortalidad en poblaciones de *Chamaedorea oblongta* de la selva húmeda de Chajul, Chiapas, durante el periodo a) 2000-2001 y b) 2001-2002. g.l.: grados de libertad, Xi^2 : Valor aproximado a una chi cuadrada, r^2 : porcentaje de la variación explicado por cada factor y p: probabilidad.

Factor	a) 2000-2001				b) 2001-2002			
	Xi^2	r^2	g.l.	p	Xi^2	r^2	g.l.	p
Sexo (S)	0.22	0	1	n.s.	1.26	0	1	n.s.
Tratamiento (T)	9.48	63.3	3	0.024	6.30	0	3	n.s.
SxT	5.29	0	3	n.s.	12.34	0	7	n.s.
Error	5.28	--	4		12.34	--	7	
Total	14.98	--	7		12.34	--	7	

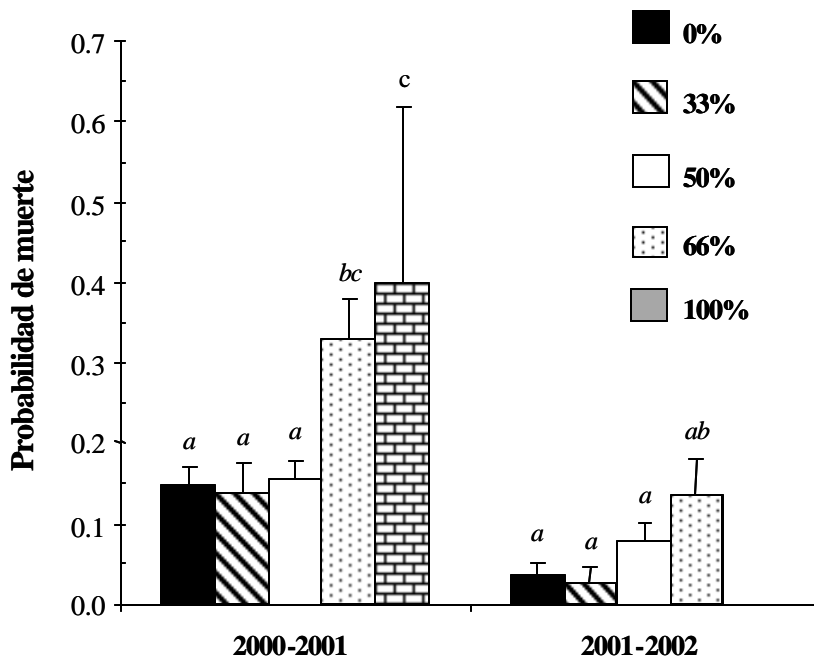


Figura 13.- Mortalidad de diferentes poblaciones de *Chamaedorea oblongata* sometidas a defoliación experimental en la selva húmeda de Chajul, Chiapas. La gráfica corresponde a datos de palmas femeninas y masculinas, ya que no existen diferencias significativas entre sexos. Las letras representan los resultados del análisis estadístico, letras diferentes indican diferencias significativas según pruebas de comparaciones múltiples de Bonferroni $P = .05$ (Crawley 1993).

Crecimiento

El análisis de varianza (ANOVA) realizado para evaluar los efectos del sexo y el tratamiento sobre el crecimiento en largo del tallo de *Chamaedorea oblongata*, en el primer periodo de evaluación (2000-2001) indica que no hay diferencias entre sexos. Las diferencias están dadas por los tratamientos de defoliación. Al igual que el sexo la interacción entre estos dos factores tampoco fue significativa (Cuadro 11a). Para el segundo periodo (2001-2002) tampoco se encontraron diferencias entre sexo y contrario al periodo anterior el crecimiento no varió dependiendo del tratamiento. Finalmente la interacción sexo-tratamiento tampoco fue significativa (Cuadro 11b).

El análisis para el crecimiento del largo del tallo se realizó sin tomar en cuenta el sexo, debido a que este factor no fue significativo. En este análisis se encontró que el crecimiento fue mayor en el periodo 2000-2001 ($P: F_{1,688}=5.95, p = 0.014$). Igualmente se encontró al tratamiento anidado en el periodo como significativo ($P/T: F_{8,680}=3.48, p < 0.0008$; Fig. 14).

Cuadro 11.- Resultados de los análisis de varianza para evaluar el efecto del sexo y el tratamiento sobre el crecimiento en la longitud del tallo en poblaciones de *Chamaedorea oblongata* de la selva húmeda de Chajul, Chiapas, durante el periodo a) 2000-2001 y b) 2001-2002. g.l.: grados de libertad, CM: cuadrados medios, F: valor de F y P: probabilidad.

Factor	a) 2000-2001				b) 2001-2002			
	g.l.	CM	F	P	g.l.	CM	F	P
Sexo (S)	1	8.97	0.59	n.s.	1	11.94	1.03	n.s.
Tratamiento (T)	3	97.26	6.68	.0004	3	19.16	1.66	n.s.
SxT	4	3.23	0.22	n.s.	7	10.03	0.86	n.s.
Error	348	14.55	--	--	334	11.63	--	--
Total	351	15.28	--	--	334	11.63	--	--

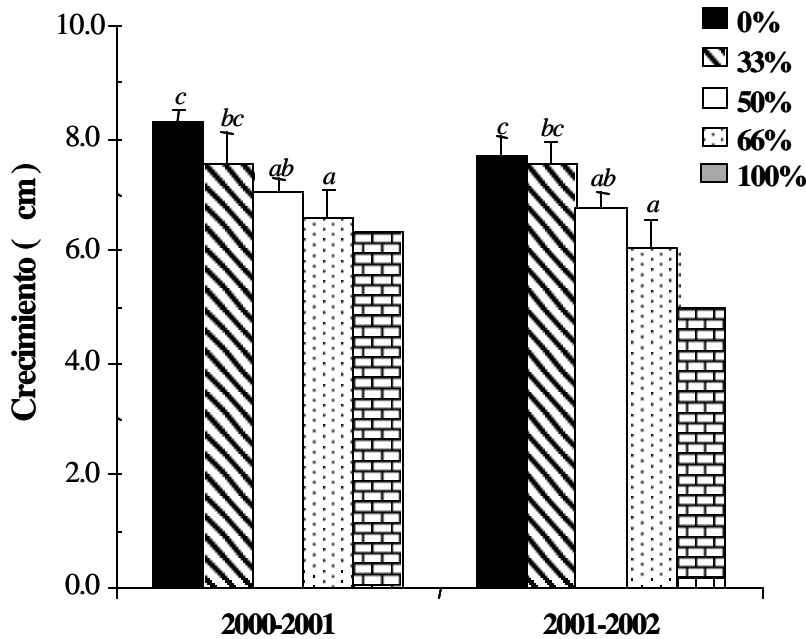


Figura 14.- Crecimiento en longitud del tallo de diferentes poblaciones de *Chamaedorea oblongata* sometidas a defoliación experimental en la selva húmeda de Chajul, Chiapas. El tratamiento del 100 % no se incluyó en los análisis estadísticos debido al bajo número de palmas. Las letras representan los resultados del análisis estadístico, letras diferentes indican diferencias significativas según pruebas de comparaciones múltiples de Bonferroni $P < .05$ (Crawley 1993).

Fecundidad

En el primer periodo ningún tratamiento de defoliación tuvo similar fecundidad al grupo control, siendo el mas bajo el de palmas sometidas a 66% de defoliación. En general todos los tratamientos tuvieron una menor que la registrada en el segundo periodo ($P: \chi^2 = 13.8, g.l. = 1, p < .0002$, Fig. 15). Para el segundo periodo en todos los tratamientos de defoliación aumentó la fecundidad, pero aún se encontraron diferencias con el grupo control, lo que indica que a dos años después de haber detenido el experimento, aún se

presentan efectos en todos los tratamientos de defoliación (P/T: $\chi^2 = 16.5$, g.l. = 6, $p < .011$). Al parecer, también existe un efecto ambiental que influyó sobre la fecundidad, ya que aún el grupo control tuvo diferencias entre periodos.

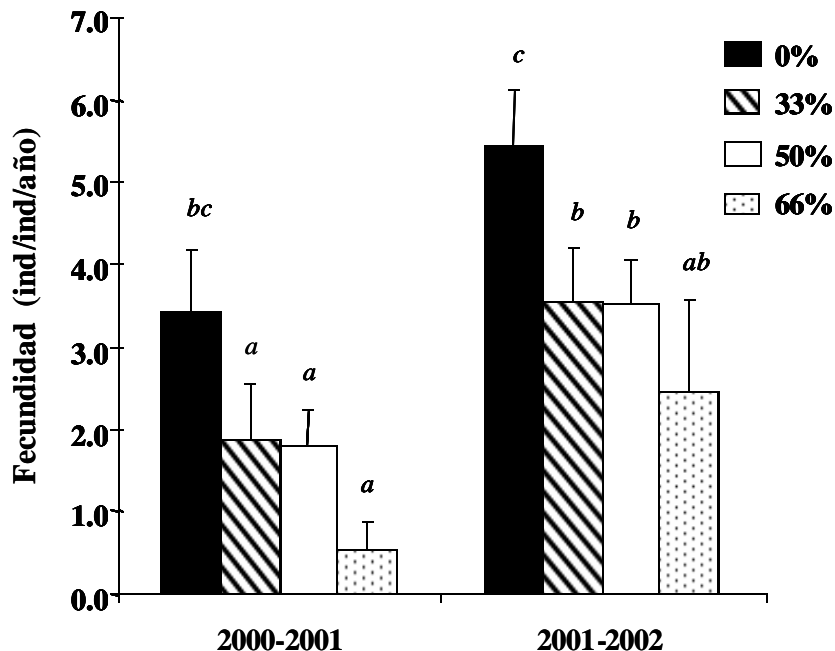


Figura 15.- Fecundidad (Ind/Ind/año) en diferentes poblaciones de *Chamaedorea oblongata* sometidas a defoliación experimental en la selva húmeda de Chajul, Chiapas. Las letras representan los resultados del análisis estadístico, letras diferentes indican diferencias significativas según pruebas de comparaciones múltiples de Bonferroni P .05 (Crawley 1993).

Ciclo de vida

El ciclo de vida de *Chamaedorea oblongata* se encuentra organizado en ocho estadios. De estos, el primero corresponde al estadio de “Plántulas”, que representa individuos <10 cm de altura con un año o menos de edad. El estadio de Juveniles I que son palmas de <10 cm de altura pero con mas de un año de edad. Estos dos estadios fueron comunes para todas las poblaciones (tratamientos de defoliación) y representaron individuos no defoliados.

Los siguientes estadios representa individuos incluidos en el experimento de defoliación y son Juveniles II (palmas <70 cm de altura), Preadulto (palmas de 70- 119.9 cm de altura) y cuatro estadios de adultos que corresponden a aquellos individuos que tienen la capacidad de reproducirse y contribuir en términos de fecundidad (Fij) al crecimiento de la población. En la Fig. 16 se muestra el ciclo de vida completo de *Chamaedorea oblongata*, en el que se muestran las probabilidades de transición del Grupo Control (0%) para el periodo 2000-2001 como ejemplo. En este se puede ver los cuatro

estadios de Adultos, así como la importancia de cada uno en términos de fecundidad, siendo el estadio 3 y 4 los más importantes.

Las “poblaciones” con tratamientos de defoliación siguieron este mismo ciclo de vida, a excepción de en algunos casos en el segundo periodo en el que el estadio A1 desapareció debido al avance a la categoría de AII y/o a la mortalidad de los individuos de esa categoría, utilizándose en esos casos la correspondiente del grupo control (0%).

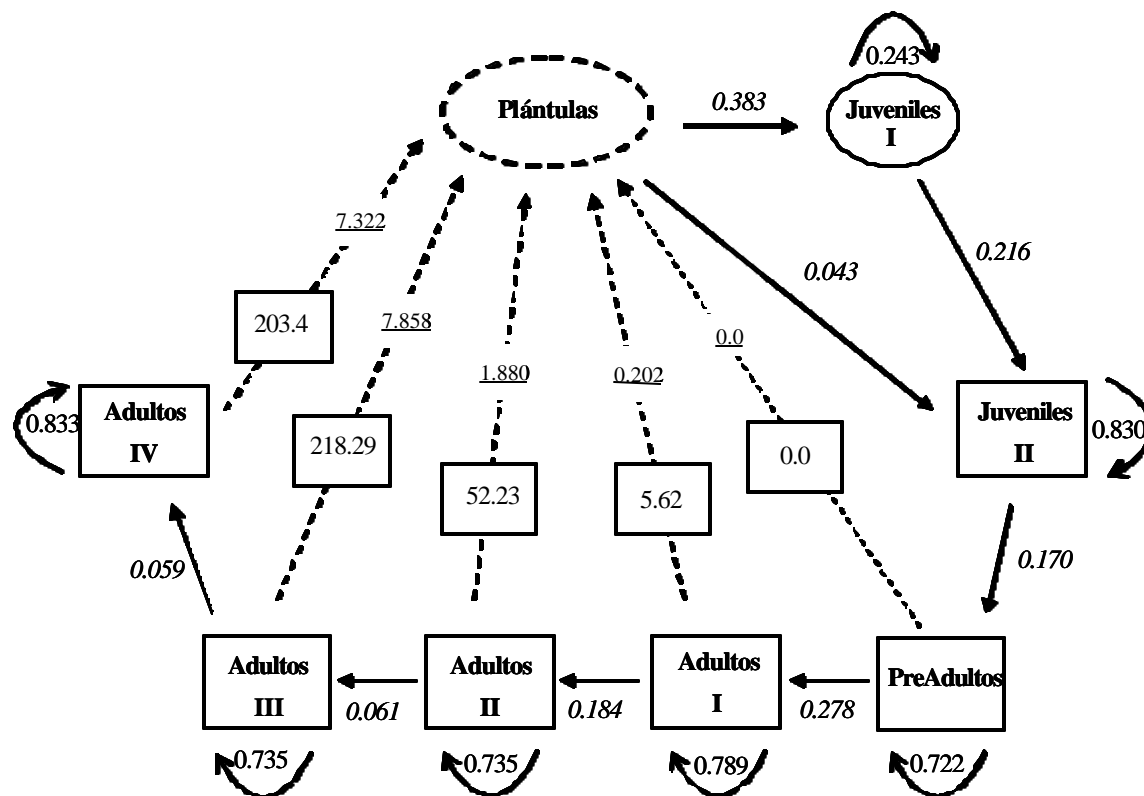


Figura 16.- Ciclo de vida de *Chamaedorea oblongata* representado en un modelo de flujo de individuos. Las probabilidades indicadas corresponden a la población control para el periodo 2000-2001. Los números en cursivas en las flechas entre dos estadios representan la probabilidad anual de progresión (G_{ij}). Los números entre las flechas que se originan y permanecen en un mismo estadio representan la probabilidad anual de permanencia (P_{ij}). Los números entre los cuadros representan la producción de semillas y los números subrayados entre las líneas punteadas indican la Fecundidad (F_{ij}). El estadio PreAdultos no contribuyó con fecundidad al crecimiento de la población.

Dinámica de las poblaciones

En base a la Figura 16 que representa el ciclo de vida de *Chamaedorea oblongata* se construyó el modelo matricial y a partir de esto las matrices de transición para cada tratamiento en cada uno de los periodos de evaluación. En total se tuvieron ocho matrices

(Cuadro 13 y 14). Como ya se mencionó anteriormente las probabilidades de transición para “Plántulas” y “Juveniles” son iguales en todos los tratamientos.

Para el estadio de “Plántulas” se presenta una alta mortalidad (58%) y los individuos que sobreviven avanzan a otros estadios como “Juveniles I” (38%) y “Juveniles II” (4%), sin que se presente Permanencia (Pij). En el segundo periodo la probabilidad de crecimiento (Gij) fue mayor, ya que el 17% de los individuos avanzaron a la categoría de “Juveniles II” (Cuadro 13 y 14).

Para el caso de “Juveniles I” las probabilidades de crecimiento fueron diferentes en los dos periodos de evaluación, registrándose mayor permanencia (70%) y menor crecimiento y mortalidad en el segundo periodo (11 y 19% respectivamente) (Cuadro 13 y 14).

Los efectos del corte de hojas en el estadio Juveniles II, se hacen evidentes en las probabilidades de permanencia y crecimiento presentándose en general una menor permanencia en los tratamientos de defoliación. En el grupo control las probabilidades de crecimiento de este estadio fueron similares en los dos periodos de evaluación (Cuadro 13 y 14). Para el primer periodo la mortalidad en este estadio en todos los tratamientos de defoliación fue mayor que el grupo control, siendo el tratamiento del 66% el que más mortalidad presentó (60%). Para el segundo periodo la mortalidad disminuyó en el tratamiento del 33% y fue similar al grupo control (0%). Para los tratamientos de 50 y 66% de defoliación este estadio ya había desaparecido debido a la alta mortalidad y/o el avance a otros estadios en el periodo anterior.

Respecto a la categoría de Preadulto (PA) en el grupo control, las probabilidades de crecimiento fueron diferentes en los dos periodos de evaluación, registrándose mayor permanencia (86%) y menor crecimiento (14 %) en el segundo periodo (Cuadro 13 y 14). Los efectos sobre este estadio fueron en general una disminución en la permanencia y un aumento en la mortalidad tanto en el primer como en el segundo periodo, siendo el tratamiento del 66% el que mayor mortalidad presentó en ambos periodos (20 y 29% respectivamente).

Similar patrón se presentó en los Adultos 1 (120-159.9 cm.) para los dos periodos de evaluación, estadio que en el grupo control presentó 79-80% de permanencia y 18-20%

de crecimiento. En las poblaciones bajo cosecha de hojas disminuyeron, en general, la permanencia y el crecimiento y aumentó la mortalidad (Cuadro 13 y 14).

La sobrevivencia de los Adultos 2 (160-249.9 cm.) se ve afectada por la defoliación. Especialmente en el tratamiento 66% tuvo una considerable mortalidad en ambos periodos. En los demás tratamientos no se ve una tendencia clara, respecto a este estadio. En general se presenta una baja progresión en todas las poblaciones (Cuadro 13 y 14).

La defoliación parece no tener efectos persistentes sobre los Adultos 3 (250-299.9 cm.) ya que se presentó una tendencia similar entre tratamientos en el primer periodo. La probabilidad de permanencia fue entre .71-.74 y el crecimiento a la categoría de Adultos 4 también fue similar entre los tratamientos de defoliación y varió entre 0 y .07. Para el segundo periodo la mortalidad fue muy baja ó nula y no hubo grandes diferencias entre tratamientos en permanencia y crecimiento (Cuadro 13 y 14).

Como efecto de la defoliación la mortalidad de los Adultos 4 (palmas > 300 cm.) en las poblaciones cosechadas para el primer periodo fue muy alta, siendo el tratamiento del 66% el que mayor mortalidad registró (73%). Para el segundo periodo este escenario fue muy diferente ya que se presentó en general baja mortalidad (Cuadro 13 y 14).

Al igual que en *C. elegans* el efecto sobre la defoliación se hace evidente en la fecundidad de las poblaciones cosechadas como ya se mostró anteriormente (Fig. 15), y también esta “tendencia” es debida a dos patrones: i) disminución del número de estadios con fecundidad y 2) una menor aportación de fecundidad estos estadios (Cuadro 12; Fig. 17a y b). Es decir, el número de estadios con fecundidad va disminuyendo dependiendo del tratamiento de defoliación y en estos la fecundidad es menor (Cuadro 12a). Los estadios que presentan mayor fecundidad son los que corresponde a palmas con más longitud de tallo (A3 = 250-299.9 cm y A4 = > 300 cm.) Durante el primer periodo en el grupo control (0%) los cuatro estadios Adultos presentan fecundidad, mientras que en el tratamiento de 33% solo 3, en el de 50% de defoliación 3 estadios y en el 66% solo un estadio con fecundidad. Para el segundo periodo aumenta el número de estadios con fecundidad, así como la fecundidad de cada uno de estos. La población sometida a una defoliación del 66% aún presentó menos estadios que aportaron fecundidad (Cuadro 12; Fig. 17a y b). En la mayoría de los estadios aún para el segundo periodo se presentó una fecundidad mas baja que la de los estadios del grupo control (0%), especialmente las palmas defoliadas a 66%.

Cuadro 12.- Resultados de los análisis de devianza para evaluar el efecto de los tratamientos y el estadio sobre la fecundidad de poblaciones de *Chamaedorea oblongata* de la selva húmeda de Chajul, Chiapas, durante el periodo a) 2000-2001 y b) 2001-2002. g.l.: grados de libertad, χ^2 : Valor aproximado a una chi cuadrada, r^2 : porcentaje de la variación explicado por cada factor y p: probabilidad.

Factor	a) 2000-2001				b) 2001-2002			
	χ^2	r^2	g.l.	P	χ^2	r^2	g.l.	P
Tratamiento (T)	11.6	5.7	3	<.0008	9.28	4.17	3	<.0257
Estadio (E)	17.3	8.5	3	<.0006	10.58	50.3	3	<.0142
TxE	19.7	9.7	9	<.0198	10.24	4.60	9	n.s.
Error	154.4	--	196	--	202.7	--	196	--
Total	203	--	211	--	222.6	--	202	--

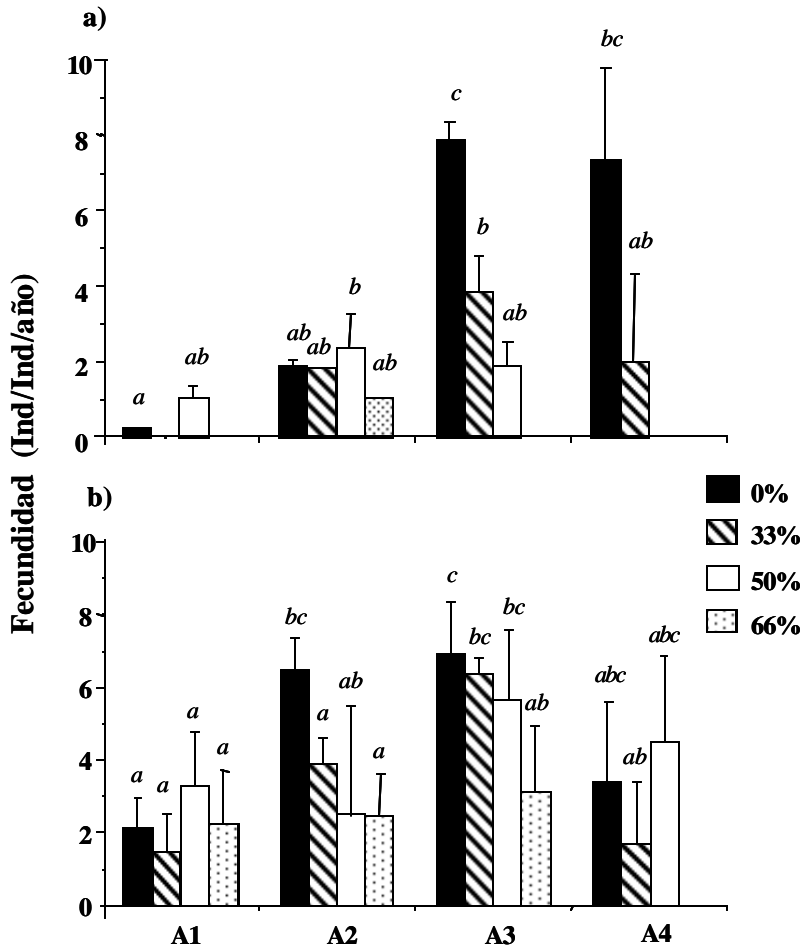


Figura 17.- Fecundidad por estadios de diferentes poblaciones de *Chamaedorea oblongata* sometidas a defoliación experimental en la selva húmeda de Chajul, Chiapas. Las letras en negritas representan los dos periodos a) 2000-2001 y b) 2001-2002, Las letras en cursivas representan los resultados del análisis estadístico, letras diferentes indican diferencias significativas según pruebas de comparaciones múltiples de Bonferroni P .05 (Crawley 1993).

Cuadro13.- Matrices de transición de Lefkovitch de poblaciones de *Chamaedorea oblongata* que fueron sometidas a defoliación experimental en la selva húmeda de Chajul, Chiapas. Las abreviaciones corresponden a los siguientes estadios: PI = Plántulas, JuvI = Juveniles uno, JuvII = Juveniles dos, PA = Preadultos y A = Adultos (cuatro categorías). Las probabilidades de transición en negritas indican Permanencia (Pij).

2000-2001

Grupo control (0%)

	PI.	JuvI	JuvII	PA	A1	A2	A3	A4
PI.	0.00	0	0	0	0.20	1.88	7.86	7.32
Juv.	0.38	0.24	0	0	0	0	0	0
JuvII	0.04	0.22	0.83	0	0	0	0	0
PA	0	0	0.17	0.72	0	0	0	0
A1	0	0	0	0.28	0.79	0	0	0
A2	0	0	0	0	0.18	0.73	0	0
A3	0	0	0	0	0	0.06	0.74	0
A4	0	0	0	0	0	0	0.06	0.83

Tratamiento 33%

	PI.	JuvI	JuvII	PA	A1	A2	A3	A4
PI.	0.00	0	0	0	0	1.82	3.83	1.97
JuvI	0.38	0.24	0	0	0	0	0	0
JuvII	0.04	0.22	0.50	0	0	0	0	0
PA	0	0	0.25	0.63	0	0	0	0
A1	0	0	0	0.25	0.71	0	0	0
A2	0	0	0	0	0.21	0.92	0	0
A3	0	0	0	0	0	0.00	0.71	0
A4	0	0	0	0	0	0	0.07	0.70

Tratamiento 50 %

	PI.	JuvI	JuvII	PA	A1	A2	A3	A4
PI.	0.00	0	0	0	1.25	2.37	1.87	0
JuvI	0.38	0.24	0	0	0	0	0	0
JuvII	0.04	0.22	0.13	0	0	0	0	0
PA	0	0	0.50	0.62	0	0	0	0
A1	0	0	0	0.31	0.68	0	0	0
A2	0	0	0	0	0.21	0.84	0	0
A3	0	0	0	0	0	0.04	0.74	0
A4	0	0	0	0	0	0	0.06	0.72

Tratamiento 66%

	PI.	JuvI	JuvII	PA	A1	A2	A3	A4
PI.	0.00	0	0	0	0	1.01	0	0
JuvI	0.38	0.24	0	0	0	0	0	0
JuvII	0.04	0.22	0.20	0	0	0	0	0
PA	0	0	0.20	0.60	0	0	0	0
A1	0	0	0	0.20	0.83	0	0	0
A2	0	0	0	0	0.17	0.62	0	0
A3	0	0	0	0	0	0.05	0.73	0
A4	0	0	0	0	0	0	0.00	0.27

Cuadro 14.- Matrices de transición de Lefkovitch de poblaciones de *Chamaedorea oblongata* que fueron sometidas a defoliación experimental en la selva húmeda de Chajul, Chiapas. Las abreviaciones corresponden a los siguientes estadios: PI = Plántulas, JuvI = Juveniles uno, JuvII = Juveniles dos, PA = Preadultos y A = Adultos (cuatro categorías). Las probabilidades de transición en negritas indican Permanencia (Pij).

2001-2002

Grupo control (0%)									
	PI.	JuvI	JuvII	PA	A1	A2	A3	A4	
PI.	0.00	0	0	0	2.15	6.48	6.91	3.38	
JuvI	0.27	0.70	0	0	0	0	0	0	
JuvII	0.14	0.11	0.80	0	0	0	0	0	
PA	0	0	0.20	0.86	0	0	0	0	
A1	0	0	0	0.14	0.80	0	0	0	
A2	0	0	0	0	0.20	0.85	0	0	
A3	0	0	0	0	0	0.09	0.94	0	
A4	0	0	0	0	0	0	0.03	0.95	

Tratamiento 33%									
	PI.	JuvI	JuvII	PA	A1	A2	A3	A4	
PI.	0.00	0	0	0	1.49	3.87	6.39	1.70	
JuvI	0.27	0.70	0	0	0	0	0	0	
JuvII	0.14	0.11	0.50	0	0	0	0	0	
PA	0	0	0.50	0.83	0	0	0	0	
A1	0	0	0	0.17	0.83	0	0	0	
A2	0	0	0	0	0.08	0.84	0	0	
A3	0	0	0	0	0	0.14	0.80	0	
A4	0	0	0	0	0	0	0.20	0.99	

Tratamiento 50 %									
	PI.	JuvI	JuvII	PA	A1	A2	A3	A4	
PI.	0.00	0	0	0	3.26	2.52	5.64	4.53	
JuvI	0.27	0.70	0	0	0	0	0	0	
JuvII	0.14	0.11	0.80	0	0	0	0	0	
PA	0	0	0.20	0.70	0	0	0	0	
A1	0	0	0	0.20	0.81	0	0	0	
A2	0	0	0	0	0.07	0.90	0	0	
A3	0	0	0	0	0	0.07	0.77	0	
A4	0	0	0	0	0	0	0.13	0.80	

Tratamiento 66%									
	PI.	JuvI	JuvII	PA	A1	A2	A3	A4	
PI.	0.00	0	0	0	2.25	2.48	3.13	0	
JuvI	0.27	0.70	0	0	0	0	0	0	
JuvII	0.14	0.11	0.80	0	0	0	0	0	
PA	0	0	0.20	0.57	0	0	0	0	
A1	0	0	0	0.14	0.75	0	0	0	
A2	0	0	0	0	0.17	0.81	0	0	
A3	0	0	0	0	0	0.00	0.90	0	
A4	0	0	0	0	0	0	0.10	0.99	

Tasa de crecimiento poblacional ($\bar{\lambda}$)

Las frecuencias de la tasa de crecimiento poblacional ($\bar{\lambda}$) obtenidas a partir de la iteración y simulación de cada matriz mediante el programa SMontecarlo se presentan en la figura 18a y b. Para el primer periodo el grupo control (0%) presentó alrededor de un 33% de las lambdas distribuidas por arriba de 1 (Fig. 18a) y una tasa de crecimiento poblacional promedio de 1.048 (Cuadro 15a; Fig. 19). La población con una defoliación de 33% presentó alrededor del 41% de las lambdas distribuidas de por arriba de 1 y una tasa de crecimiento poblacional promedio de 1.004 (Cuadro 15a; Fig. 19). El tratamiento del 50% tiene una distribución y un tasa de crecimiento similar al tratamiento del 33% (1.000).

La población más afectada fue la de palmas sometidas a 66% de defoliación ya que se estimó una lambda menor a 1 ($\bar{\lambda}_0 = .894$). La distribución de las lambdas se encontró en su mayoría para debajo de 1 y con un comportamiento muy errático (Cuadro 15a; Fig. 19). El análisis indica que para el primer periodo de evaluación como efecto de la defoliación las poblaciones están creciendo a diferentes tasas (P/T: $F_{6,232} = 33.87, p < .0001$).

Cuadro 15.- Tasa de crecimiento poblacional ($\bar{\lambda}$) de poblaciones de *Chamaedorea oblongata* sometidas a defoliación. Se presentan los límites de confianza a 95% obtenidos mediante el método propuesto por Caswell (2000a).

Trat. (%)	a) 2000-2001			b) 2001-2002		
	$\bar{\lambda}$	L. S.	L. I.	$\bar{\lambda}$	L. S.	L. I.
0 (control)	1.048	1.153	.951	1.169	1.318	1.039
33	1.004	1.118	.903	1.161	1.331	1.021
50	1.000	1.099	.907	1.115	1.266	.978
66	0.894	1.013	.759	1.056	1.210	.980

El segundo periodo de evaluación, representó un mejor año para el crecimiento poblacional, ya que las tasas de crecimiento de todas las poblaciones con defoliación y el grupo control aumentaron (P: $F_{1,238} = 168.5, p < .0001$; Fig 18). Al igual que $\bar{\lambda}$ los límites de confianza fueron mayores para el segundo periodo y hubo mayor variación en la tasa de crecimiento de la población (Cuadro 15; Fig. 18). La distribución de las lambdas en todos los tratamientos se encuentra por arriba de $\bar{\lambda} = 1$, a excepción del tratamiento del 66%, que alrededor de un 15 % de las lambdas fueron < 1 . Las tasas de crecimiento poblacional del 0 y 33% no difirieron estadísticamente, lo que indica que una población sometida a este nivel de defoliación, puede en dos años recuperar la dinámica de una población no manejada. Los

tratamientos y 66% aún fueron estadísticamente diferentes de la población control (0%), es decir no se han recuperado.

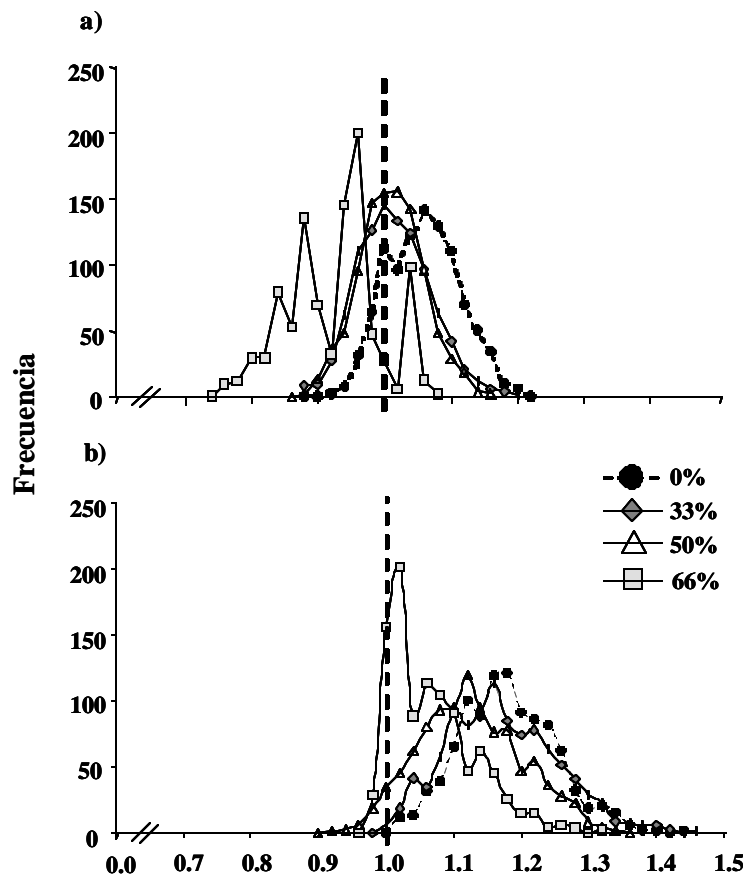


Figura 18.- Distribución de frecuencias de lambda para *Chamaedorea oblongata* resultado de 1000 proyecciones con Simulación Montecarlo. A partir de estas proyecciones se estimaron los errores estándar, (*sensu* Caswell 2000a) y el promedio para cada tratamiento de defoliación y periodo. a) 2000-2001, b) 2001-2002. La línea vertical punteada representa $\bar{\lambda} = 1$.

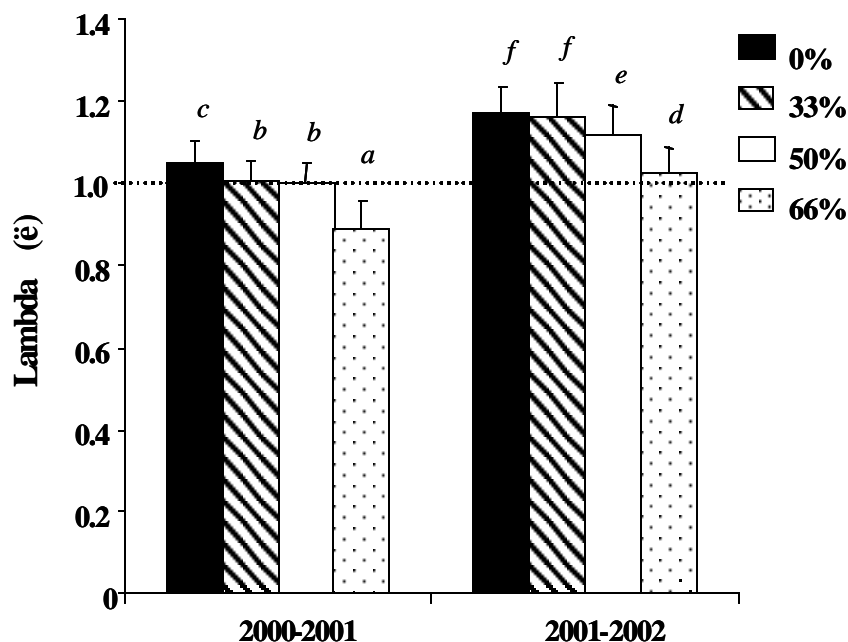


Figura 19.- Tasa de crecimiento poblacional ($\bar{\lambda}$) de diferentes poblaciones de *Chamaedorea oblongata* sometidas a defoliación experimental en la selva húmeda de Chajul, Chiapas. El valor de lambda representa un promedio de 1000 valores obtenidas por SMontecarlo. Las barras de error representan un error estándar *sensu* Caswell (2000a). La línea horizontal punteada en $\bar{\lambda} = 1$ representa un mantenimiento del tamaño poblacional. Las letras representan los resultados del análisis estadístico, letras diferentes indican diferencias significativas según pruebas de comparaciones múltiples de Bonferroni $P < .05$ (Crawley 1993).

Análisis de elasticidad

La importancia relativa de cada estadio en el crecimiento de las poblaciones de *Chamaedorea oblongata* fue afectada por la defoliación. En una población no sometida a cosecha de hojas (0%) la permanencia de los estadios Juvenil II (≤ 69.9 cm.), Pre-Adultos, Adultos I y Adultos II es la que mayor importancia relativa tienen para la tasa de crecimiento ya que contribuyen entre los cuatro en un 50% al crecimiento de la población (Fig. 20a). Pero este patrón cambia en las poblaciones experimentales de cosecha de hojas, dejando de ser importantes los Juveniles II y Pre-Adultos y convirtiéndose los Adultos I, Adultos II y Adultos III en los estadios más importantes para la tasa de crecimiento de la población, alcanzando entre estos dos estadios una e_{ij} de .40-.60. Otro de los efectos que se hace evidente en las poblaciones experimentales es la alteración de los patrones de fecundidad, perdiendo la importancia relativa algunos estadios.

El crecimiento ó progresión (G_{ij}) no es muy importante para la tasa de crecimiento poblacional de *C. oblongata* y en las poblaciones experimentales la importancia relativa de los estadios no es muy afectada. La población de 50% de defoliación en algunos estadios (PI, JI, PA) presentó más elasticidad que el grupo control y las poblaciones de 33 y 66% presentaron en todos los estadios una importancia relativa menor, pero estas diferencias parecen no ser importantes ya que los cambios de elasticidad son muy pequeños ($\pm .01-.03$).

Respecto a la elasticidad de la fecundidad en este mismo periodo, se encontró que en la población no cosechada (0%) es muy baja y la defoliación en general disminuye aún más esta importancia, a excepción del estadio A2 para las poblaciones de 33% y 50 % que presentaron ligeramente una mayor elasticidad (Fig. 20a).

Este patrón se puede ver más claramente en la figura 21a en la que se encuentran agrupados los estadios dependiendo de la tasa vital de que se trate. En esta representación se puede ver que en una población no cosechada (0%) la Permanencia (P_{ij}) de los Adultos y Juveniles tiene una importancia relativa muy alta para el crecimiento de la población, mientras que en poblaciones cosechadas, aumenta la importancia de la permanencia de Adultos y la de Juveniles se vuelve poco importante. Respecto al crecimiento ó progresión (G_{ij}) el patrón de la población cosechada a 33% no fue muy diferente del de la población control (0%), pero la del 50% se ve más claro que en la figura anterior que tuvo elasticidad

un poco mas grande que la población control. La población defoliada a 66% si fue afectada en crecimiento ya que tuvo valores de elasticidad 2 veces menores que el grupo control, como consecuencia del aumento en la permanencia mencionado anteriormente. Los cambios en elasticidad respecto a fecundidad no son muy importantes (Fig. 21a).

La Fig. 22a resume aún mas los patrones definidos anteriormente para el primer periodo, ya que presenta los datos dependiendo solo de las tasas vitales. Es aquí más evidente que la permanencia (P_{ij}) es la tasa vital más importante en esta especie de palma y que esta se vuelve más importante en poblaciones sometidas a cosecha de hojas. Como reflejo del aumento en la permanencia en poblaciones cosechadas disminuyen el crecimiento y la fecundidad. La excepción a este patrón lo representa la población de 50% de defoliación, que tuvo una elasticidad menor en permanencia y mayor crecimiento que el grupo control.

Para el periodo 2001-2002 que representa un lapso de no defoliación de dos años, se encontró un patrón diferente al primer periodo, aún para la población control, ya que las transiciones que presentaban una elasticidad importante en el primer periodo disminuyeron para el segundo y las que presentaban elasticidad baja ó intermedia fueron mas importantes. El cambio más importante respecto al primer periodo, fue una disminución en la importancia relativa de la permanencia de los estadios A1 y A2 en los tratamientos de defoliación, lo que hizo que fueran más similares a la población control (0%).

En la población defoliada a 33% alrededor del 60% de las transiciones presentan valores similares a la población control (Fig. 20b), especialmente en transiciones que implican crecimiento y la permanencia de Adultos y PreAdultos (Fig. 21b). La importancia relativa de la fecundidad en cada estadio son diferentes a la población control (Fig. 20b) pero la suma de todas las fecundidades es muy similar (Fig. 21b y 22b).

Casi la mitad de las transiciones de la población con 50% de defoliación tuvieron una elasticidad similar a la del grupo control (Fig. 20b), especialmente las transiciones que implican crecimiento en Plántulas, Juveniles y PreAdultos y los relacionados con Fecundidad (Fig. 21b). Las restantes transiciones tuvieron diferente elasticidad a las de la población control.

La población defoliada a 66% presentó todavía para el segundo periodo mayor elasticidad en permanencia en algunos estadios, especialmente el estadio III, A1, A3 y A4.

(Fig. 20b). Este patrón se ve mas claro en la Fig. 21b. que la permanencia en los adultos y de los Juveniles, lo que en general marcó una permanencia mas grande que todos los demás tratamientos (Fig. 22b). Por el contrario, la importancia relativa del crecimiento es menor en la mayoría de los estadios, lo que se refleja en un crecimiento total menor que en el grupo control y las demás poblaciones. La fecundidad en general fue similar a la del grupo control.

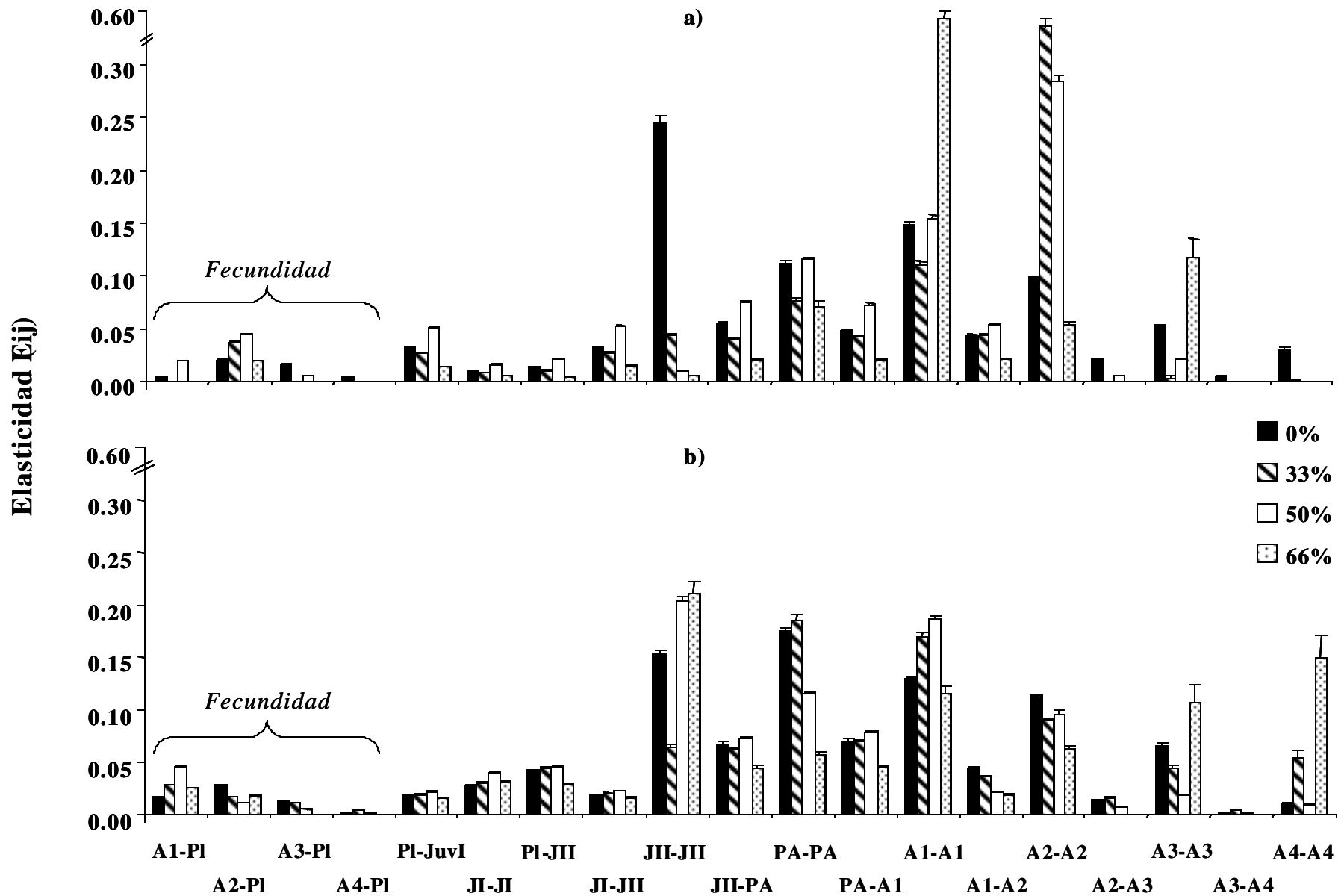


Figura 20.- Valores de elasticidad (e_{ij}) para cada transición en poblaciones de *Chamaedorea oblongata* sometidas a defoliación experimental en la selva húmeda de Chajul, Chiapas. a) 2000-2001, b) 2001-2002. Las abreviaciones corresponden a los siguientes estadios: Pl: Plántulas, Juv: Juveniles de 70-119 cm, JuvII: Juveniles de 120-159 cm, PA: Individuos raramente reproductivos de 160-249 cm, A: Adultos (cuatro categorías). Note la escala ajustada en el eje de la X's.

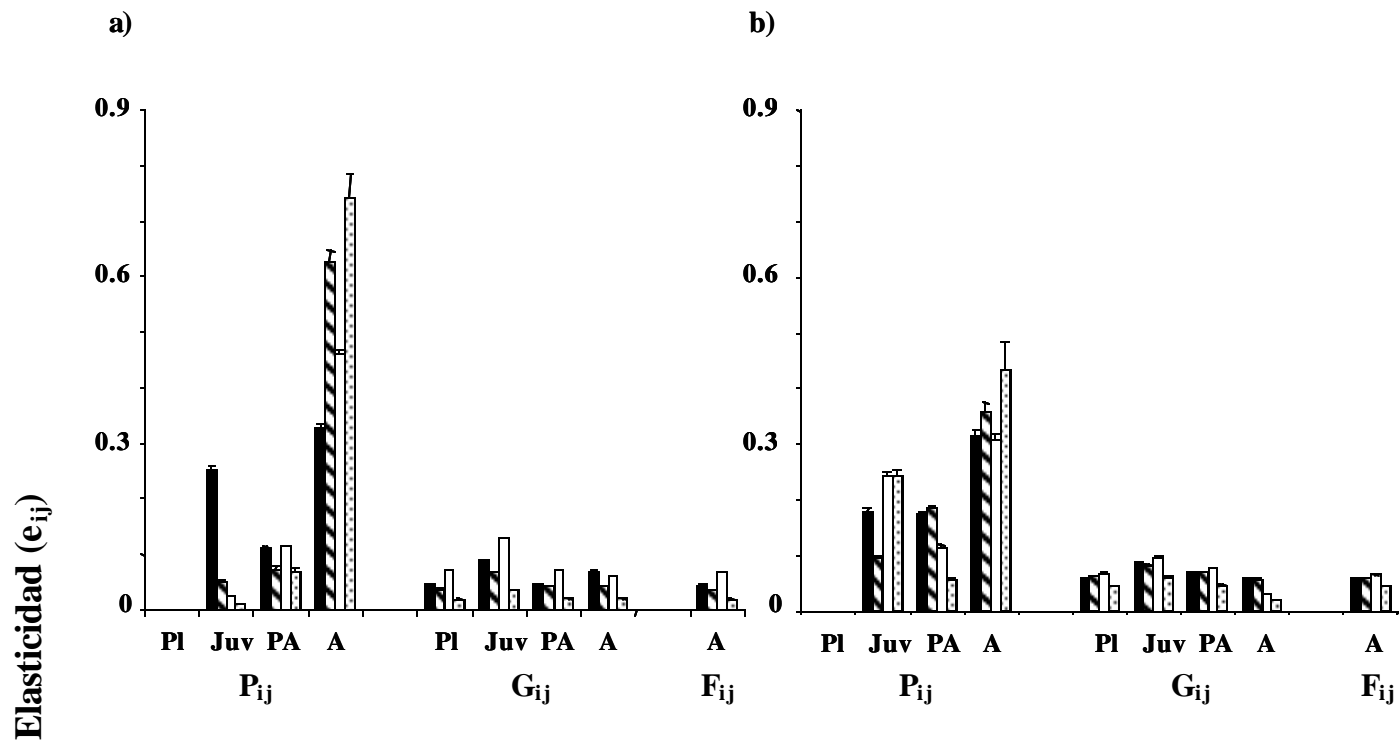


Figura 21.- Valores de elasticidad de las tasas vitales por conjuntos de estadios en diferentes poblaciones de *Chamaedorea oblongata* sometidas a defoliación experimental en la selva húmeda de Chajul, Chiapas. a) 2000-2001, b) 2001-2002. Pl = Plántulas, Juv = Juveniles, PA = PreAdultos, A = Adultos. P_{ij} : Permanencia, G_{ij} : Crecimiento, F_{ij} : Fecundidad.

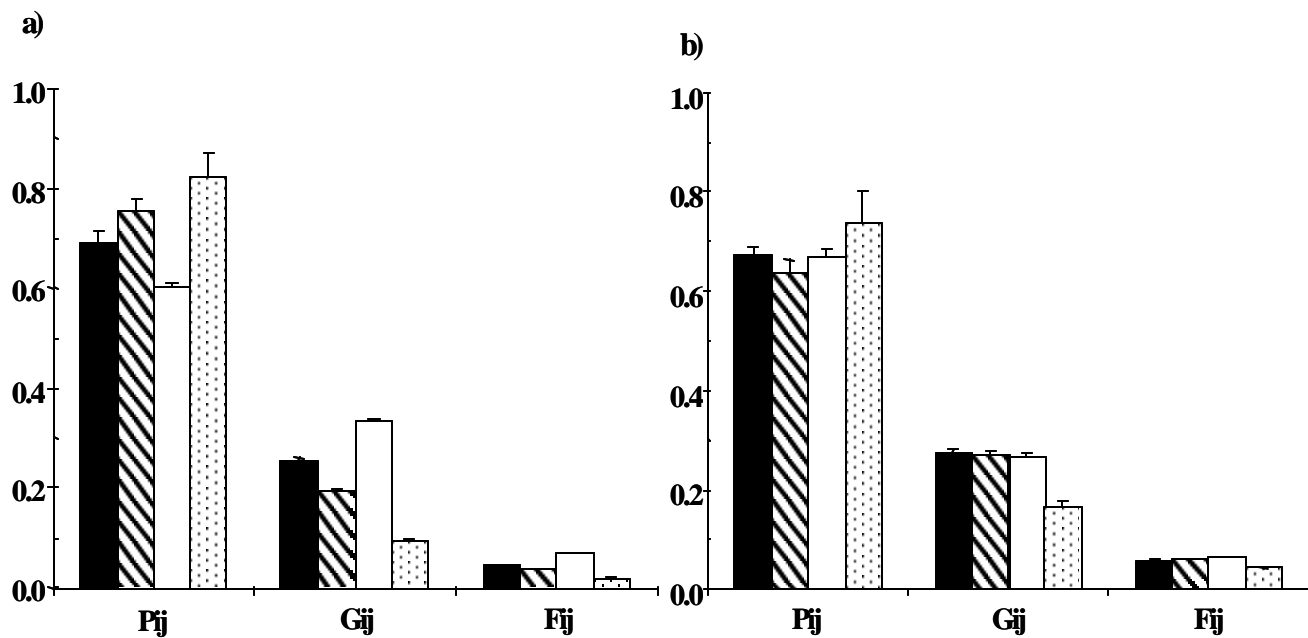


Figura 22.- Elasticidad de las tasas vitales de diferentes poblaciones de *Chamaedorea oblongata* sometidas a defoliación experimental en la selva húmeda de Chajul, Chiapas. La gráfica corresponde a datos de palmas femeninas y masculinas, ya que no existen diferencias significativas entre sexos. a) 2000-2001, b) 2001-2002. P_{ij} : Permanencia, G_{ij} : Crecimiento, F_{ij} : Fecundidad.

3.5 Discusión

3.5.1 Recuperación de las tasas vitales

El corte de hojas de manera sostenida representa un fuerte impacto en la demografía y la dinámica poblacional de las especies estudiadas independientemente del sexo. Esto es debido a que la defoliación remueve los órganos más importantes en el proceso fotosintético y partir del cual se obtiene la mayor parte de la energía. Se han descrito diferentes mecanismos compensatorios (ver capítulo anterior) que pueden ayudar a las plantas a reajustar sus patrones de asignación de recursos y a no alterar o incluso a superar las tasas vitales de plantas no defoliadas (Oyama & Mendoza 1990, Anten & Ackerly 2001a, Anten *et al.* 2003). Estas reservas ó los mecanismos fisiológicos compensatorios al parecer responden en sentido positivo después de una ó dos intensas defoliaciones, pero generalmente no llegan a ser suficientes para soportar una cosecha sostenida por lo que se llegan a presentar fuertes reducciones en algunos atributos funcionales (Anten & Ackerly 2001a, Anten *et al.* 2003) que se reflejan en el nivel demográfico.

Una defoliación sostenida ó una fuerte herbivoría agota los recursos al máximo, disminuyendo primero los recursos asignados hacia fecundidad, luego hacia crecimiento y finalmente si las plantas aún continúan perdiendo tejido foliar puede aumentar la probabilidad de muerte (Bowers & Stamp 1993, Schierenbeck *et al.* 1994, Erlhen 1995, Pfab & Witkowski 1999) y al parecer cuando se detiene la defoliación la recuperación se da en el sentido contrario primero disminuyendo la mortalidad, luego recuperando el crecimiento y finalmente la fecundidad. Este fue el patrón que se presentó en *C. elegans*, que dependiendo de la intensidad de defoliación la mortalidad fue mas alta y el crecimiento menor que la población control. Los efectos en el tratamiento del 100% fueron tan fuertes que murieron todas las palmas bajo este tratamiento. En el tratamiento del 66% cuando la mortalidad fue alta el crecimiento fue muy bajo, pero cuando la mortalidad disminuye (en el segundo periodo) se presenta una recuperación en el crecimiento. En el tratamiento del 50% la mortalidad disminuyó desde el primer periodo, pero el crecimiento se recuperó hasta el segundo periodo. El único tratamiento que tiene una mortalidad similar a la población control desde el primer periodo y que recuperó el

crecimiento al mismo tiempo fue el tratamiento menos agresivo de defoliación (33%) (Cuadro 17).

Cuadro 17.- Tiempo (años) en el que poblaciones de a) *Chamaedorea elegans* y b) *C. oblongata* recuperan atributos demográficos después de ser sometidas a defoliación experimental en la selva húmeda de Chajul, Chiapas. 1 = recuperación al primer año de evaluación, 2 = al segundo año y No = No se observó su recuperación.

a) <i>Chamaedorea elegans</i>				
	Sobrevivencia	Crecimiento	Fecundidad	ñ
33	1	1	No	No
50	1	2	No	No
66	2	2	No	No
b) <i>Chamaedorea oblongata</i>				
33	1	1	No	2
50	1	No	No	No
66	2	No	No	No

C. oblongata presentó similar patrón al explicado anteriormente, a excepción de que en el primer periodo, la mortalidad de la población sometida a 100% de cosecha de hojas fue menor que en *C. elegans*. Bajo el supuesto explicado anteriormente, las poblaciones defoliadas de *C. oblongata* podrían haber recuperado más fácilmente el crecimiento en el segundo año, considerando que se defolió solamente en cuatro ocasiones, pero solo se recuperó la población defoliada a 33%. Esto podría indicar que *C. elegans* tiene una mejor capacidad de recuperación en crecimiento, ya que aunque fue defoliada en seis ocasiones todos los tratamientos de defoliación lograron recuperar el crecimiento (Cuadro 17).

En estudios de uno ó dos eventos de defoliación en *Astrocaryum mexicanum*, *Chamaedorea tepejilote*, *Geonoma congesta* y *Neodipsys decaryi* no se registraron efectos negativos de la cosecha de hojas sobre la mortalidad, ni en el crecimiento (Mendoza *et al.* 1987, Oyama & Mendoza 1990, Chazdon 1991, Ratsirarson *et al.* 1996) ya que diferentes procesos fisiológicos están involucrados en compensar esa pérdida y no afectar estas tasas vitales. Esta compensación (ver capítulo anterior), también ocurre en *C. elegans* (Anten & Ackerly 2001a, Anten *et al.* 2003) pero solo en el corto plazo y cuando la defoliación es muy intensa y se lleva a cabo de manera sostenida, entonces los mecanismos de compensación no son suficientes y se presentan efectos negativos sobre algunos atributos demográficos como la mortalidad y el crecimiento.

La cosecha sostenida de hojas en *C. elegans* y *C. oblongata* también afectó la fecundidad y aún dos años después de haber detenido la defoliación, en ambas especies no se recupera la capacidad reproductiva, aún cuando la mortalidad ya había disminuido para algunos tratamientos desde el primer periodo y aún cuando el crecimiento ya se había recuperado. Para el primer periodo hubo una baja fecundidad en general en todas las poblaciones, pero en especial las poblaciones bajo defoliación tuvieron fecundidad mas baja que la población control. Para el segundo periodo, las poblaciones defoliadas aumentaron su fecundidad pero sin lograr recuperar la condición normal que fue alrededor de 2-4 veces mayor. La disminución en la fecundidad total en cada especie se debió a dos patrones: i) la disminución en el número de estadios que aportan fecundidad y ii) una menor aportación de fecundidad de cada estadio.

En algunos de los trabajos ya mencionados se habían encontrado efectos similares pero no directamente sobre la fecundidad, si no sobre una medida indirecta de la fecundidad que es la producción de frutos, encontrando una disminución especialmente en tratamientos de intensa defoliación (Mendoza *et al.* 1987, Ratsirarson *et al.* 1996). Igualmente en estos estudios se encontró que la capacidad de producción de frutos se recupera hasta dos ó tres años después de una sola defoliación. Es decir, si recuperar este atributo es muy difícil después de una sola defoliación, entonces para las poblaciones de este estudio que fueron sometidas a varios eventos de defoliación es posible que la recuperación tome mucho más tiempo, ya que ni siquiera la población bajo 33% de defoliación logró recuperarse después de dos años de descanso.

3.5.2 Dinámica de las poblaciones

Chamaedorea oblongata presentó tasas de crecimiento mayor que las de *C. elegans* en ambos periodos. En parte esta diferencia puede estar debida a que *C. elegans* desarrolla su ciclo de vida completamente en la parte mas baja del sotobosque en donde la disponibilidad de luz es muy baja (Hodel 1992, Anten & Ackerly 2001a, Anten *et al.* 2003). Por el contrario, *C. oblongata* alcanza una altura de hasta tres metros en donde la disponibilidad de este recurso es mayor. En diferentes estudios se ha reportado que una mejor disponibilidad de luz puede ser muy importante en determinar la demografía y

dinámica de las poblaciones (Piñero *et al.* 1984, Oyama 1990) y muy probablemente la mayor tasa de crecimiento de *C. oblongata* se debe a este hecho.

Como ya se vió anteriormente la defoliación tuvo efectos negativos sobre la sobrevivencia, el crecimiento y la fecundidad de ambas especies (Cuadro 17). Estos efectos aunados a la recuperación de estas tasas vitales se reflejan en la dinámica poblacional y en la variación de la tasa de crecimiento (\ddot{e}). En general en ambas especies en las poblaciones con alta defoliación (66%) en el primer año presentaron alta mortalidad y bajo crecimiento y fecundidad, lo que provocó una $\ddot{e}_{66} < 1$ que fue menor que la de las demás poblaciones. Para las poblaciones del 50% y 33% de defoliación en ambas especies, a pesar de que tuvieron una menor mortalidad y que las de *C. elegans* recuperaron el crecimiento, ninguna de las poblaciones presentaron una tasa de crecimiento similar a la de la población control (0%). Es decir, ninguna población bajo defoliación de las dos especies recuperó en el primer año el crecimiento de la población no cosechada (Cuadro 17).

El segundo periodo de evaluación fue un buen año para el crecimiento de ambas especies, ya que todas las poblaciones tuvieron una baja mortalidad, aumentaron el crecimiento y aunque en menor medida, también la fecundidad lo que se reflejó en un aumento en la tasa de crecimiento (\ddot{e}). El aumento en \ddot{e} en las poblaciones bajo defoliación permitió que su tasa de crecimiento estuviera por arriba de $\ddot{e} = 1$. Sin embargo, aún se siguieron presentando efectos negativos de la defoliación en todas la poblaciones de *C. elegans*, ya que ninguna tuvo una λ similar a la población control. Las poblaciones bajo defoliación de 33% y 50% tuvieron un crecimiento similar y la población del 66% fue la que menor \ddot{e} presentó. Esto indica que poblaciones manejadas a estos niveles de intensidad necesitan de mucho mas tiempo para recuperarse.

En *C. oblongata* a diferencia de *C. elegans* se registró la recuperación de la población sometida a 33% de defoliación. Esta recuperación en parte está debida a que esta especie solo fue defoliada en cuatro ocasiones, mientras que *C. elegans* fue sometida a seis eventos de defoliación. Las poblaciones del 50 y 66% no pudieron recuperarse, ya que aunque tuvieron una λ por arriba de $\ddot{e} = 1$, estas fueron menores que la de la población control. Esto indica que los efectos sobre la dinámica de la población y el

tiempo necesario para la recuperación va a depender del número de eventos y de la intensidad de defoliación.

3.5.3 Dinámica poblacional durante la defoliación

Lo anteriormente señalado queda mejor ilustrado si analizamos parte de los resultados obtenidos durante los eventos de defoliación (1997-2000) previos a esta tesis. En *C. elegans* después del primer año de defoliación (dos eventos durante 1997) las poblaciones no tuvieron efectos negativos sino al contrario (a excepción de la población del 100%), las palmas respondieron en sentido positivo en el nivel fisiológico y funcional, debido a diferentes mecanismos de compensación (para una mejor descripción ver Anten & Ackerly 2001a, Anten *et al.* 2003) que parecen haberse reflejado en el nivel demográfico, ya que superaron la tasa de crecimiento (\ddot{e}) de la población control (Fig. 23, Martínez-Ramos *et al.* en prep.).

Es decir, la compensación fisiológica se puede reflejar en una compensación demográfica. El concepto de compensación es ampliamente utilizado para el nivel fisiológico y funcional (Bergelson *et al.* 1996, Strauss & Agrawal 1999, Ackerly & Anten 2001a, Anten *et al.* 2003), pero lo podríamos referir en términos de lambda bajo la siguiente proporción:

$$C = \ddot{e}_{pe} / \ddot{e}_{pc}$$

En donde \ddot{e}_{pe} representa la tasa de crecimiento de cierta población experimental, \ddot{e}_{pc} la tasa de crecimiento de la población control y C el grado de compensación de la población experimental en determinado periodo. Esta proporción puede tomar valores menores, mayores ó iguales a 1. Durante los eventos de defoliación (1997-2000) un valor $C > 1$ indicaría un mayor crecimiento que la población control y por lo tanto, una “sobrecompensación demográfica”, $C < 1$ una “subcompensación” ó efectos negativos sobre el crecimiento de la población y una $C = 1$ una “compensación completa”. Después de la defoliación, valores de $C < 1$ indicarían que la población aún tiene efectos negativos y que no ha recuperado la tasa de crecimiento de una población no defoliada y una $C \geq 1$ indicaría que la población ha recuperado ó superado el crecimiento poblacional de una población control. Esta proporción solamente representa una aproximación para explicar

la dinámica de las poblaciones defoliadas y no un concepto bien desarrollado, por lo que debe tomarse con precaución.

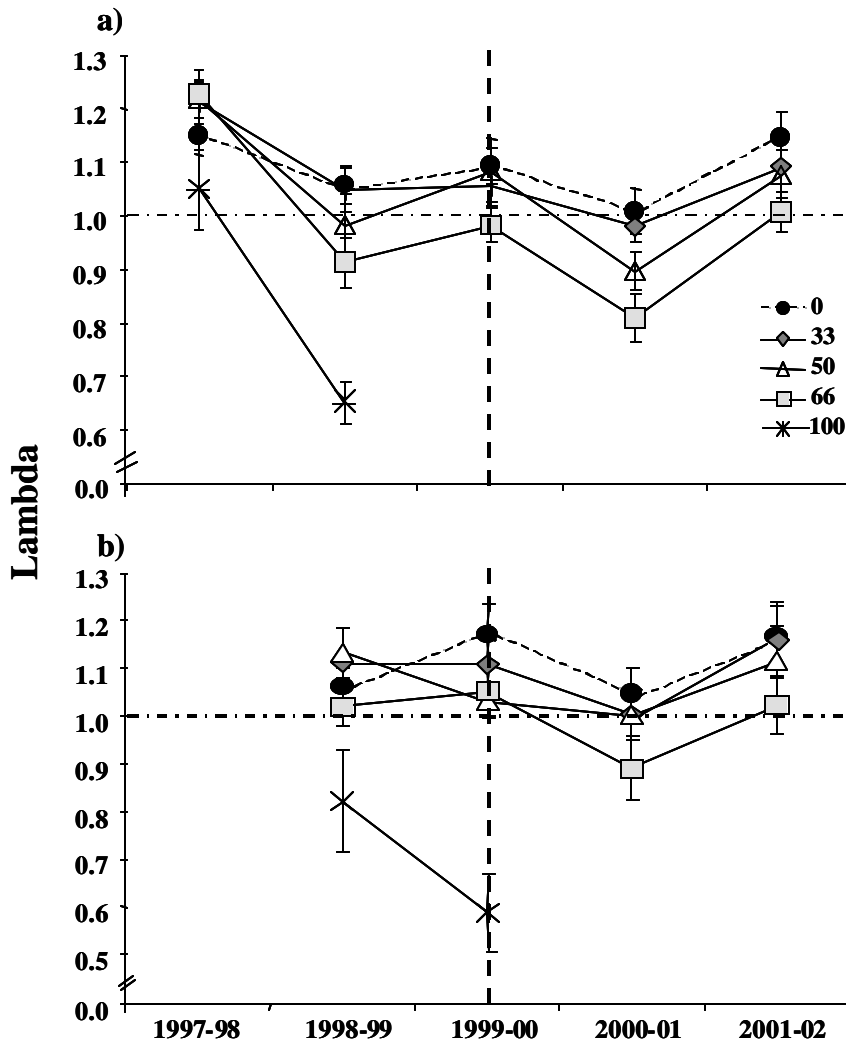


Figura 23.- Variación anual de la tasa de crecimiento (λ) de diferentes poblaciones de *Chamaedorea elegans* sometidas a tratamientos de defoliación en la selva húmeda de Chajul, Chiapas. Los datos de 1997-2000 representan datos obtenidos por Anten *et al.* y los datos 2000-2002 representan los datos obtenidos en este estudio. El tratamiento 0% representa la población control. La línea vertical punteada en $\lambda = 1$ indica un tamaño poblacional estable. La línea vertical representa la fecha del último evento de defoliación, después de la cual se observó su recuperación. Las barras de error representan un error estándar *sensu* Caswell (2000a). a) *Chamaedorea elegans* b) *C. oblongata*.

Esta proporción en *Chamaedorea elegans* en el primer año fue >1 para las poblaciones bajo defoliación de 33, 50 y 66%, siendo esta última la que mayor sobrecompensación presentó. Para *C. oblongata* especie en la que el experimento se inició un año después, (1998-1999) se presentó un patrón similar con la excepción de que la población defoliada a 66% tuvo una tasa de crecimiento menor que la de la población control ($\lambda_{66\%} < \lambda_{0\%}$) y por lo tanto una $C < 1$. Es decir, solo las poblaciones defoliadas a 33% y 50% tuvieron una sobrecompensación (Cuadro 16). Esta diferencia en parte pudo deberse, como anteriormente se discutió, a que *C. elegans* probablemente tiene mejores mecanismos de compensación que *C. oblongata* y/o como se discutirá más adelante a las

condiciones climáticas de ese año en especial que hicieron que *C. oblongata* no respondiera de la misma manera que *C. elegans*

Bajo el anterior escenario de sobrecompensación demográfica, si se hubiera detenido la defoliación en ese momento (1998 para *C. elegans* y 1999 para *C. oblongata*) las poblaciones probablemente no hubieran tenido fuertes efectos funcionales, ni demográficos, sino al contrario podría haber aumentado el crecimiento de las poblaciones (Fig. 23).

Para el segundo periodo de experimentación (1998-1999 en *C. elegans* y 1999-2000 en *C. oblongata*) ya se evidenciaron los efectos negativos de la defoliación en ambas especies, ya que todas las poblaciones sufrieron una fuerte disminución de la tasa de crecimiento, dependiendo de la intensidad de defoliación. La situación extrema estuvo representada por la población defoliada a 100% en ambas especies que presentaron un \ddot{e} alrededor de .60 (Fig. 23). A partir de este periodo, se presentó una $C < 1$ en todos los periodos y todas las poblaciones (Cuadro 16).

Cuadro 16.- Grado de compensación (1997-2000) ó recuperación (2000-2002) en la tasa de crecimiento (\ddot{e}) en diferentes poblaciones de a) *Chamaedorea elegans* y b) *C. oblongata* que fueron sometidas a defoliación en la selva húmeda de Chajul, Chiapas.

a) <i>Chamaedorea elegans</i>					
Población (%)	1997-1998	1998-1999	1999-2000	2000-2001	2001-2002
0 (control)	1	1	1	1	1
33	1.054	.991	.967	.97	.952
50	1.059	.929	.991	.889	.938
66	1.069	.864	.899	.802	.879
100	.914	.614	0	0	0
b) <i>Chamaedorea oblongata</i>					
0 (control)		1	1	1	1
33		1.050	.947	.958	.99
50		1.068	.880	.955	.952
66		.963	.897	.851	.875
100		.775	.502	0	0

Además para *Chamaedorea elegans* en 1998 también se registró una disminución de \ddot{e} en la población control (0%). Esto nos dice que también hubieron otros factores diferentes a la defoliación que afectaron el crecimiento poblacional. Respecto a esto se

encontró que la intensa sequía en ese año en la región (como efecto de la ocurrencia del fenómeno meteorológico “El Niño”), fue un factor responsable de los fuertes efectos a nivel demográfico (Martínez-Ramos *et al.* en prep.). Esto aunado al efecto de la defoliación llevó a las poblaciones a una gran disminución en la tasa de crecimiento de la población.

El siguiente periodo correspondió a un mejor año para el crecimiento poblacional, ya que en ambas especies hay un aumento en \bar{e} , pero las poblaciones bajo defoliación aún tuvieron una tasa de crecimiento mas baja que la de la población control. Para el periodo 2000-2001, que corresponde al primer año de evaluación de esta tesis, como ya se mencionó anteriormente el crecimiento poblacional disminuye, incluida la población control de ambas especies. En este año al parecer actuaron conjuntamente el efecto de una baja precipitación pluvial en la zona y el efecto acumulado de la defoliación sobre la tasa de crecimiento, ya que fue cuando las poblaciones bajo defoliación tuvieron la tasa de crecimiento mas baja. La C en todas las poblaciones fue menor que 1, lo que indica que ninguna de las poblaciones logró recuperar la tasa de crecimiento poblacional. Finalmente en el último año de evaluación, \bar{e} es aún menor en todas las poblaciones bajo defoliación en las dos especies, a excepción de la población de 33% que recuperó el crecimiento de una población no defoliada y una $C \sim 1$.

Es evidente que existe una variación en el crecimiento poblacional en las dos especies estudiadas de *Chamaedorea*. Esta variación puede ser debida a los efectos ambientales, ya que en ambas especies se nota un comportamiento similar. Este efecto ha sido documentado en diferentes especies de plantas. Por ejemplo se sabe que la fenología reproductiva y vegetativa de palmas como *Astrocaryum mexicanum*, *Chamaedorea tepejilote*, *Reinhardtia gracilis*, *Thrinax radiata* y *Cocothrinax readii* depende en gran parte de las condiciones climáticas y esto puede tener consecuencias sobre la dinámica de las poblaciones (Oyama 1990, Ibarra 1992, Mendoza 1994, Olmsted & Alvarez-Buylla 1995). Se ha encontrado también que la heterogeneidad espacial y temporal en las selvas húmedas, provocada por la activa formación de claros puede tener efectos sobre la reproducción, especialmente favoreciendo patrones asincrónicos (Martínez-Ramos *et al.* 1988, Oyama 1990) que se pueden ver reflejados en la demografía y dinámica poblacional de las plantas (Piñero *et al.* 1984, Stevansson *et al.* 1993, Horvitz &

Schemske 1995, Pierson & Turner 1998). Es por esto que los estudios con enfoque hacia el aprovechamiento de especies deben estar basados en un tiempo grande de estudio para conocer lo mas posible los efectos de la heterogeneidad ambiental, ya que de no advertirse estos efectos se podrían hacer recomendaciones erróneas. Por ejemplo, si se toman decisiones de extracción en base a un año con una λ grande, se podría llevar a la población a una declinación importante en el tamaño poblacional.

3.5.4 Efectos sobre la importancia relativa de los estadios

En las dos especies de *Chamaedorea* se encontró que la sobrevivencia ó permanencia (P_{ij}) es la tasa vital más importante para el crecimiento de las poblaciones control. En especial, la sobrevivencia de Adultos en *C. elegans* y de Adultos y Juveniles en *C. oblongata* llega a ocupar 50-60% de la elasticidad total. Este patrón es muy común en especies de ciclo de vida largo tales como arbustos, árboles y palmas (Silvertown *et al.* 1993, Golubov *et al.* 1999, Hoffman 2003) por ejemplo en *Thrinax radiata*, *Cocothrinax readii* (Olmsted & Alvarez-Buylla 1995), *Iriartea deltoidea* (Pinard 1993), *Reinhardtia gracilis* (Mendoza 1994), *Neodypsis decaryi* (Ratsirarson *et al.* 1996), *Bertholletia excelsa* (Zuidema & Boot 2000b), *Euterpe precatoria* (Zuidema & Boot 2000a), *Geonoma machrostachys* (Svenning & Macia 2002), *Rizophora mangle* (Hoffman 2003) se ha reportado que la sobrevivencia de los adultos llega a ser importante en un 45-60% y cuando se altera la sobrevivencia de uno ó dos de estos estadios (por ejemplo, simulando cosechas) las consecuencias sobre la tasa de crecimiento ($\ddot{\epsilon}$) son muy fuertes, ya que llegan a disminuir hasta en 15-40% el crecimiento poblacional dependiendo de la intensidad de la alteración (Pinard 1993, Ratsirarson *et al.* 1996, Svenning & Macia 2002). Como efecto de esta alteración, la elasticidad de los estadios mas importantes disminuye y aumenta la importancia de otros, generalmente estadios adultos no alterados que en condiciones de no extracción no tienen mucha importancia relativa (Hoffman 2003).

Similares resultados se encontraron en este estudio, ya que en las poblaciones defoliadas al primer año post-defoliación, la permanencia de algunos de los estadios de Adultos fue muy bajo, en comparación con la población control, y como consecuencia de la permanencia de otros estadios fue muy alta, especialmente Adultos de mayor tamaño,

como el A6 en *C. elegans* que en general, tuvo un valor de elasticidad 6-7 veces mayor que la población control. En total, la permanencia en las poblaciones defoliadas para el primer año post-defoliación representa alrededor de 80-85% del total en ambas especies.

En este mismo periodo la importancia relativa del crecimiento (G_{ij}) para la tasa de crecimiento (\ddot{e}) en la población control de las dos especies representó alrededor de un 30%, de la cual la mayor parte se concentró para *C. elegans* en los Adultos. Para *C. oblongata* todos los estadios (Plántulas, Juveniles, PreAdultos y Adultos) tuvieron similar importancia. Al igual que la permanencia (P_{ij}), el crecimiento (G_{ij}) también cambió en las poblaciones bajo defoliación. Para *C. elegans* se registró una disminución de 50-75% comparado con la población control y en *C. oblongata* solo en la población defoliada a 66% se vieron los efectos mas fuertes. Este patrón también ha sido encontrado en algunos estudios en los que se ha simulado la extracción de individuos, por ejemplo en *Rizophora mangle* la extracción simulada de individuos adultos intermedios (A1 y A2) disminuye la elasticidad en crecimiento en la mayoría de los estadios (Hoffman 2003). Similar resultados se han encontrado en *Bertholletia excelsa* especie en la que la extracción de adultos, provoca una disminución de la importancia relativa del crecimiento en la mayoría de los estadios, pero especialmente en adultos (Zuidema & Boot 2000b).

La importancia relativa de la fecundidad en el crecimiento de las poblaciones control de *Chamaedorea elegans* y *C. oblongata* fue muy baja, ya que presentaron una e_{ij} de alrededor de .05. En los estudios ya mencionados anteriormente con especies como *Neodypsis decaryi*, *Reinhardtia gracilis*, *Geonoma machrostachys*, *Bertholletia excelsa*, *Iriartea deltoidea* y *Euterpe predatoria* (Pinard 1993, Mendoza 1994, Ratsirarson *et al.* 1996, Zuidema & Boot 2000a, Zuidema & Boot 2000b, Svenning & Macia 2002) también se ha reportado que la fecundidad tiene una importancia relativa muy baja. Este patrón, al igual que baja elasticidad en crecimiento y alta elasticidad en permanencia, es característico de especies de ciclos de vida largos (Silvertown *et al.* 1993). La baja elasticidad en estas especies hace que la fecundidad puede ser modificada sin tener impactos (ó con impactos muy bajos) sobre \ddot{e} . Por ejemplo, en *Neodypsis decaryi*, se simuló la extracción de frutos afectando la fecundidad hasta en un 95% y esto no tuvo fuertes efectos sobre la tasa de crecimiento, sino hasta después de modificarse este fecundidad entre un 96 y 99% (Ratsirarson *et al.* 1996). Para *Bertholletia excelsa* especie

importante por la extracción de frutos, se ha calculado que en algunos lugares de la Amazonia Boliviana se extraen alrededor de un 93% de estos, sin que esta extracción tenga consecuencias sobre la población (Zuidema & Boot 2000b).

La importancia relativa de la fecundidad durante el primer año post-defoliación en las poblaciones bajo cosecha de hojas de *C. elegans*, fue en total, ligeramente menor que la de la población control, debido a que algunos estadios disminuyen su importancia relativa y otros la aumentan, lo que hace que en total no haya grandes diferencias. En *C. oblongata* se presentaron menores efectos post-defoliación sobre la elasticidad en la fecundidad, ya que desde el primer año no se presentaron grandes diferencias entre las poblaciones sometidas a defoliación y la población control.

En general, para el segundo año post-defoliación en ambas especies, las poblaciones bajo defoliación tuvieron una ligera recuperación de los valores de elasticidad. Es decir, fueron más similares a los de la población control en comparación con los del primer año, pero en la mayoría de los estadios esta recuperación no fue suficiente para alcanzar los valores de elasticidad de las poblaciones control. Especialmente, en *C. elegans* los valores relacionados con Permanencia (P_{ij}), aún fueron mayores que los de la población control, y en particular el estadio A6 en las poblaciones del 33% y 66% aún tuvo valores de Permanencia tres ó cuatro veces mayores. En *C. oblongata*, la recuperación de los valores de permanencia de las poblaciones defoliadas fue mayor, pero al igual que en *C. elegans* aún hubieron estadios con valores de elasticidad mas grandes que los de la población control.

Similar comportamiento presentaron los valores de crecimiento (G_{ij}) de las poblaciones bajo defoliación en ambas especies, ya que aunque aumentaron los valores de elasticidad, no llegaron a ser iguales a los de la población control. En ambas especies la población que menos elasticidad tuvo en crecimiento fue la sometida a 66%.

Finalmente, la fecundidad (F_{ij}) en todas las poblaciones de *C. elegans* bajo defoliación no se recuperó totalmente, pero si fue muy similar a la de la población control. Por el contrario, las poblaciones defoliadas de *C. oblongata* del 33% y 50% recuperaron totalmente la elasticidad, pero no la del 66%.

Para finalizar en lo relacionado a este aspecto podemos decir que las poblaciones defoliadas de ambas especies no recuperaron el patrón de elasticidad de una población no defoliada, aún a dos años después de la última defoliación.

3.5.5 El análisis de elasticidad en el manejo de *Chamaedorea elegans* y *C. oblongata*

En base a los análisis de elasticidad de la población control se determinó que la Permanencia (P_{ij}) es la tasa vital mas importante para el crecimiento de las poblaciones de ambas especies, mientras que el crecimiento (G_{ij}) y la fecundidad (F_{ij}) lo son en menor grado. Este patrón fue para las poblaciones no defoliadas ligeramente diferente entre años, pero se conserva cierta tendencia en la importancia de los estadios. En especial la permanencia (P_{ij}) se encuentra contenida en solo uno ó dos estadios de adultos en ambas especies, en tanto que estadios como plántulas y juveniles (JI en el caso de *C. oblongata*) tienen una baja importancia relativa para el crecimiento de la población (λ). Esto tiene fuertes implicaciones prácticas en cuestiones de manejo, ya que nos está indicando que la cosecha, ya sea de hojas ó individuos completos, no debe afectar en gran medida la Permanencia de los estadios adultos, ya que esto puede verse reflejado en una disminución de la tasa finita de crecimiento de la población (λ). Un resultado similar fue encontrado en un estudio de simulación realizado en *Neodypsis decaryi*, palma en la que un estadio de adulto es el mas importante para el crecimiento de la población y si se afecta su permanencia en un 50% (por extracción de individuos y/o incremento en la mortalidad por cosecha de hojas) la tasa finita de crecimiento (λ) disminuye hasta en 15%, mientras que una extracción hasta de 90% de plántulas ó juveniles no afecta significativamente λ (Ratsirarson *et al.* 1996). Esto sugeriría que de implementarse un programa de manejo basado en la extracción de individuos, los estadios como plántulas y juveniles (JI en caso de *C. oblongata*) tendrían un potencial de manejo mas importante que el de adultos. En caso de que el programa de manejo estuviera enfocado a la cosecha de hojas, el corte de estas, no debe afectar la mortalidad de los adultos.

Finalmente dado que la fecundidad tiene una baja importancia relativa para el crecimiento de las poblaciones de las dos especies, es posible llevar a cabo una extracción de frutos sin provocar efectos importantes sobre el crecimiento de la población

(λ), tal y como se ha descrito en otras poblaciones de plantas (Ratsirarson *et al.* 1996, Zuidema & Boot 2000b, Svenning & Macía 2002).

Las estrategias de manejo como las anteriores representan recomendaciones obtenidas de un modelo sencillo basado solamente en un patrón de elasticidad, pero en base a los resultados de este estudio y los obtenidos durante los eventos de defoliación (1997-2000), se podrían simular programas de manejo basados en análisis matriciales más sofisticados en el que se incluyan los efectos de una cosecha de hojas a diferentes intensidades, la cosecha de hojas sostenida en uno ó mas eventos de defoliación (hasta seis), con diferentes intervalos de tiempo entre cosecha (semestral y/o anual), el efecto de un periodo de descanso, proporciones de la población con y sin defoliación ó tomar en cuenta la mejor producción de hojas dependiendo del sexo y/o la categoría de tamaño. También sería muy importante explorar si en estas especies están libres de efectos de densodependencia, así como la simulación de los efectos de estocasticidad ambiental y demográfica.

Un aspecto que también sería importante determinar es el efecto de la variación de las tasas vitales en los patrones de elasticidad y en el crecimiento de la población (\ddot{e}), ya que una alta variación en algunas tasas vitales con baja elasticidad puede tener efectos mayores sobre el crecimiento de la población, que los efectos de una baja variación en tasas vitales con alta elasticidad. Es decir, este aspecto es muy importante para tomar en cuenta en las recomendaciones de manejo, ya que se puede sugerir cierta estrategia en base al valor mas alto de elasticidad que tendría efectos muy diferentes si esa tasa vital tomara su valor mas bajo.

A partir de estos modelos se podrían simular diferentes aspectos que se acerquen a escenarios más reales, para así poder hacer mejor recomendaciones para el uso racional de estas dos especies y lograr su conservación a largo plazo.

3.6. Conclusión

En las dos especies de *Chamaedorea* estudiadas en esta tesis la capacidad de recuperación demográfica es un proceso lento. En *C. elegans* algunos atributos tardan mas en recuperarse debido a que el número de cosechas llevadas a cabo (seis) afectó en mayor medida los atributos demográficos. Lo contrario sucede para *C. oblongata* que recuperó relativamente mas rápido (en un año) la mayoría de los atributos debido a que solo se aplicaron cuatro defoliaciones.

La remoción del área foliar en las poblaciones de *Chamaedorea elegans* y *C. oblongata* tuvo fuertes efectos sobre la mortalidad, el crecimiento y la fecundidad y a dos años después de haber detenido la defoliación la fecundidad en las dos especies y el crecimiento en las poblaciones de *C. oblongata* defoliadas a 50 y 66% no recuperaron la condición de la población control.

La recuperación en cada uno de estos parámetros se vio reflejada sobre la dinámica de las poblaciones y como consecuencia de esto, a dos años después de haber detenido la defoliación, las poblaciones defoliadas recuperaron importantemente la tasa finita de crecimiento, pero sin llegar a ser igual a la de la población control, a excepción de la población del 33% de *Chamaedorea oblongata* que presentó una tasa de crecimiento similar a la de la población control.

Como efecto de la defoliación la elasticidad ó importancia relativa de la permanencia (P_{ij}) de algunos estadios aumenta en las poblaciones bajo defoliación comparado con la población control y disminuye la elasticidad del crecimiento (G_{ij}) y en menor medida la elasticidad en fecundidad (F_{ij}). Este patrón a dos años después de la última defoliación no se recuperó totalmente, es decir, aún se presentaron diferencias en elasticidad entre las poblaciones defoliadas y la población control, a excepción de la fecundidad que en general se recuperó en las dos especies.

El tiempo que las poblaciones tardan en recuperarse depende de la intensidad con la que se llevó a cabo la defoliación, ya que es más difícil recuperar la tasa de crecimiento y el patrón de elasticidad en poblaciones defoliadas a altas intensidades, como el caso de las poblaciones de 66% en ambas especies que no recuperaron la mayoría de los atributos, pero defoliaciones a intensidades bajas (33%) recuperan fácilmente la mayoría de atributos.

Además para la recuperación va a ser importante el tiempo que se permita descansar (no defoliación) a las poblaciones, ya que como se vio algunos atributos no se recuperan ni en dos años después de la última defoliación, especialmente en intensidades de cosecha altas.

Los efectos y la recuperación de los atributos funcionales, entonces dependerán de la intensidad de cosecha, del número de eventos de defoliación al que se hayan sometido las poblaciones, del tiempo entre una y otra cosecha y del tiempo de descanso durante el cual las palmas no se sometan a defoliación. Es decir, las poblaciones de ambas especies defoliadas a 33% son capaces de recuperarse más fácilmente que las poblaciones de 50 y 66%. La mayoría de los atributos de la población del 33% se recuperaron desde el primer año, pero otros como la fecundidad necesitan hasta más de dos años. Las poblaciones defoliadas a 50% y 66% requieren de un periodo de dos años ó en algunos casos hasta más de este tiempo para recuperar la condición original de la mayoría de los atributos estudiados.

Es decir, que un manejo con pocos eventos de defoliación y a baja intensidad de cosecha de hojas, tendrá relativamente menos efectos ó por lo menos que serán más fáciles de recuperar. Estos resultados tienen fuertes implicaciones para el manejo de estas dos especies, ya que a partir de estos se podrán realizar simulaciones basadas en modelos matriciales en el que se incluyan intensidades de cosecha, eventos de defoliación periódicos con diferentes intervalos de tiempo y otros factores como proporciones de la población con y sin defoliación ó poblaciones con diferentes intensidades de cosecha. Estas simulaciones pueden ser muy importantes en la generación de programas de manejo que se acerquen a escenarios más reales mediante los cuales se puedan hacer sugerencias mas acertadas y que permitan un uso racional de estas dos especies.

Capítulo IV

Consideraciones finales



Las selvas tropicales son consideradas como los ecosistemas con mayor diversidad del planeta, pero también como uno de los que presentan más problemas para su conservación a largo plazo. Se ha considerado que el uso racional de algunos de los productos forestales no maderables puede ser una buena estrategia para lograr la conservación de las selvas tropicales, pero en la mayoría de los casos no se tienen los estudios ni la regulación necesarios para lograr un aprovechamiento sustentable de estos productos (Toledo *et al.* 1989b, O'Hara 1999).

Las “palmas xate” representan uno de los productos forestales más importantes en muchas regiones tropicales húmedas del país. Este producto se ha explotado desde la década de los 40's y en la mayoría de los casos esta explotación se ha llevado a cabo sin ninguna planeación lo que ha llevado a la desaparición del recurso en muchas localidades (Vásquez *et al.* 1992, Ramírez 1997, Martínez-Ramos & Oyama 1999, Ramos *et al.* 2001). Similar situación se presenta en la selva Lacandona, a pesar de que en esta región el nivel de cosecha de hojas parece ser menor (10-12%) (Ramos *et al.* 2001) que el considerado como de bajo impacto en este estudio (33%). Al parecer, en parte los factores responsables en la disminución de las poblaciones ha sido el gran número de eventos de defoliación sobre una misma población en un año, ya que se pueden defoliar hasta en tres ó cuatro ocasiones (Ramos *et al.* 2001, *obs. pers.*). Esto como se vió anteriormente (Capítulo II y III) provoca fuertes efectos sobre diferentes atributos funcionales y demográficos, lo que se traduce en la disminución y/o desaparición de las poblaciones.

También es posible que las técnicas con las que se lleva a cabo la cosecha de hojas no sean las más adecuadas, además de que no se tiene cuidado en el corte de las hojas, ya que en algunos casos se utilizan navajas con poco filo, que no cortan la hoja eficazmente y en el intento de cortar una hoja se arranca la planta completa (Ramos *et al.* 2001, *obs. pers.*). Otro factor que puede hacer que el actual manejo de la palma xate no sea sustentable es que en muchas ocasiones al hacer el corte de la última hoja nueva se daña el meristemo apical (Ramos *et al.* 2001, *obs. pers.*). Mediante estos dos procedimientos se aumenta la mortalidad y al parecer estos son algunos factores que han influido en la desaparición local de las especies. Aunque en realidad no se conoce efectivamente las causas que han determinado esta situación.

El escenario actual en torno de las “palmas xate” ha llamado la atención de instancias gubernamentales y de los mismos colectores de “palma xate”, y como consecuencia se han definido acciones y estrategias para la conservación de estas especies de palmas. Entre las más importantes se encuentran las relacionadas con el manejo del hábitat, restauración y/o regeneración de las poblaciones naturales, la promoción de plantaciones semi-naturales y el apoyo para la comercialización del producto (Ramírez 1997, INE 2000, SEMARNAT 2001). En la región Lacandona algunos de estas estrategias se han iniciado con el apoyo de instituciones de los gobiernos federales y estatales, por ejemplo en Frontera Corozal y en Lacanjá Chansayab ya se han establecido cultivos de *Chamaedorea elegans* y *C. oblongata*, pero en algunos casos no han sido muy exitosas debido a que se han introducido a nivel de plantaciones.

También se han decretado reglamentos que establecen los criterios, procedimientos y especificaciones para el aprovechamiento, transporte y almacenamiento de hojas de palma (NOM-006-RECNAT-1997). Desafortunadamente estas normas no están basadas en estudios biológicos ó ecológicos, sino al parecer solamente en indicadores empíricos que no reflejan situaciones reales. Por ejemplo, en la mencionada Norma se especifica que “la intensidad de la corta en cada planta deberá ser como máximo del 75% del total de las hojas existentes” y no se menciona el número de ocasiones en que las plantas pueden ser sometidas a defoliación. Como se vio anteriormente, este es un parámetro muy importante de considerar, ya que los efectos dependerán del número de eventos de defoliación (y muy probablemente de la periodicidad) que se lleven a cabo. Evidentemente, estos criterios se contraponen a los resultados generales de este proyecto, que indican que las intensidades óptimas de cosecha podrían ser de un 33% aplicado semestralmente durante dos años ó de 50% aplicado semestralmente durante un solo año, aunque idealmente la primera cifra es la más recomendada.

Los resultados de este estudio aunados a los del proyecto en general, podrán ser utilizados como base para generar modelos que evalúen y simulen los efectos de diferentes intensidades de cosecha aplicados a diferentes intervalos de tiempo, con distintos tiempos de descanso. Así mismo podrán ser simulados distintos porcentajes de la población sometidos a defoliación, diferentes estadios ó poblaciones con diferentes

intensidades de cosecha. Estos modelos deberán incluir los niveles funcional y demográfico para determinar un porcentaje óptimo de cosecha basado en ambos niveles. Esto es muy importante, ya que se puede determinar un porcentaje óptimo solo para el nivel demográfico pero que probablemente no lo sería a nivel funcional. Por ejemplo, a nivel demográfico la población defoliada a 66 % en el primer año presenta una tasa de crecimiento ($\bar{e} = 1.228 \pm .044$) que aparentemente no provocaría problemas a nivel demográfico, pero si probablemente a nivel funcional.

Estos resultados darán importantes herramientas para la planeación de programas de manejo para *Chamaedorea elegans* y *C. oblongata*. A primera vista, una de las recomendaciones podría ser el tomar en cuenta estos resultados en las disposiciones de la norma que regula el corte de hojas, recomendando la remoción del 33% durante cuatro cosechas semestrales (dos por año). Para el caso de cosechas al 50% solo durante dos cosechas y finalmente cosechas al 66% durante solo una cosecha. La cosecha al 100% debe ser evitada al máximo.

También será importante, que estos resultados sean conocidos y tomados en cuenta por las personas dedicadas a esta actividad y planear el corte de hojas de manera más sistemática y programada. Por todo esto, es necesario hacerles llegar estos conocimientos a partir de la implementación de cursos, manuales y/o talleres en donde se explique claramente los efectos de una cosecha intensiva y la necesidad de tiempos de descanso. Así mismo será necesario conocer más detalladamente el proceso de obtención de hojas que llevan a cabo las personas dedicadas a esta actividad, para poder generar programas de manejo exitosos. La necesidad de esta transmisión de conocimientos se basa en el hecho de que son precisamente estas personas las que implementarán las estrategias de manejo y si simplemente no las conocen, el fracaso de este tipo de programas es predecible.

Así mismo será importante la regulación de la compra-venta de este producto, ya que en muchas ocasiones los bajos precios pagados por las “cooperativas” y/o compradores hacen que las personas corten excesivas cantidades de hojas para obtener mejores ganancias.

4.1 Conclusiones generales

En este estudio se determinaron los efectos que la defoliación sostenida provoca a mediano plazo (dos años) sobre diferentes atributos funcionales y demográficos en poblaciones de *Chamaedorea elegans* y *C. oblongata* y se determinó el efecto de un periodo de no defoliación en la recuperación de dichos atributos. En especial se determinó que:

- La remoción del 33% de defoliación representa la intensidad a la cual las palmas defoliadas de ambas especies son capaces de recuperar la mayoría de los atributos funcionales y demográficos.
- El tiempo requerido para que poblaciones defoliadas recuperen la condición de los atributos de palmas no defoliadas depende de la intensidad de defoliación. Las poblaciones defoliadas a 33% recuperan la mayoría de los atributos en el primer año de descanso, a excepción de los atributos relacionados con la reproducción. Las poblaciones defoliadas al 50 y 66% recuperan la mayoría de los atributos hasta el segundo año ó incluso algunos necesitan mas tiempo para recuperarse totalmente.
- Los atributos funcionales relacionados con el área foliar son en general mas fáciles de recuperar que los atributos relacionados con la reproducción. Especialmente la producción de frutos no se recupera en ninguno de los tratamientos de defoliación de ambas especies.
- Las palmas masculinas defoliadas no tienen fuertes efectos sobre los atributos relacionados con la reproducción, ya que desde el primer año todos los tratamientos de defoliación no presentaron diferencias con respecto a palmas no defoliadas. Por el contrario, palmas femeninas aún dos años después de la última defoliación no recuperaron algunos atributos reproductivos

V. Literatura citada

- Ackerly, D. & Bazzaz, F. 1995. Leaf dynamics, self-shading and carbon gain in seedlings of a tropical pioneer tree. *Oecologia* 101: 289-298.
- Agrawal, A. 2001. Transgenerational consequences of plant responses to herbivory: An adaptative maternal effect. *The American Naturalist* 157 (5): 555-569.
- 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.
- Ashman, T.L. 1994. A dynamic perspective on the physiological cost of reproduction in plants. *The American Naturalist* 114: 300-316.
- 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.
- Balick, M. & Mendelsohn, R. 1992. Assessing the economical value of traditional medicines from tropical rain forest. *Conservation Biology* 6 (1): 128-130.
- Bawa, K. & Seidler, R. 1998. Natural forest management and conservation of biodiversity in tropical forests. *Conservation Biology* 12 (1): 46-55.
- Bazzaz, F. & Grace, J. 1997. Plant resource allocation. Academic Press.
- Begon, M. Harper, J. & Townsend, C. 1996. Ecology. Individuals, Populations and Communities. Blackwell Sciences. Oxford.
- Begon, M & Mortimer, M. 1981. Population Ecology. A unified study of animal and plants. Blackwell Scientific Publications. Oxford.
- Belski, M. & Siebert, S. 1999. Los productos forestales no maderables en el desarrollo y la conservación comunitarios. En: Primack, R., Bray, D., Galleti, H., & Ponciano, I. La Selva Maya. Conservación y Desarrollo. Siglo Veintiuno Editores. México, D.F. pp: 183-197.
- Bergelson, J., Juenger, T. & Stingers, P. 1996. Regrowth following herbivory in *Ipomopsis aggregata*: compensation but no overcompensation. *American Naturalist* 148: 744-755.
- Bowers, D. & Stamp, N. 1993. Effects of plant age, genotype and herbivory on *Plantago* performance and chemistry. *Ecology* 74 (6): 1778-1791.

- Castillo, G. & Narave, H. 1992. Contribución al conocimiento de la vegetación de las Reserva de la Biosfera Montes Azules, Selva Lacandona, Chiapas, México. En: Vásquez, A. & Ramos, M. (Eds). Reserva de la Biosfera Montes Azules, Selva Lacandona: Investigación para su Conservación. Centro de Estudios para la Conservación de los Recursos Naturales, A.C. Publ. Esp 1. Ecosfera. San Cristobal de las Casas, Chiapas. 51-85.
- Caswell, H. 1997. Matrix methods for population analysis. En: Tuljapurkar, S. & Caswell H. (Eds). Structured-population models in marine, terrestrial and freshwater systems. Chapman & Hall. New York. pp: 19-58.
- Caswell, H. 2000a. Matrix population models. Sinauer Sunderland. USA.
- Caswell, H. 2000b. Prospective and retrospective perturbation analyses: their roles in conservation biology. *Ecology* 81(3): 619-627.
- Córdova, B. 1985. Demografía de árboles tropicales. En: Gómez-Pompa, A. & del Amo, S. (Eds). Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas perennifolias en el estado de Veracruz, México, II. Alhambra Mexicana-INIREB. México. pp: 103-128.
- Crawley, M. 1983. Herbivory: The dynamics of animal-plant interactions. Blackwell Scientific Publications. Cambridge.
- Crawley, M. J. 1993. Glim for Ecologist. Blackwell Science. Cambridge.
- Cuarón, A. 1997. Land-cover changes and mammal conservation in Mesoamerica. Ph. D. University of Cambridge. Cambridge. pp. 327.
- Chazdon, R. 1991. Effects of leaf and ramet removal on growth and reproduction of *Geonoma congesta*, a clonal understory palm. *Journal of Ecology* 79 (4): 1137-1146.
- de Kroon, H., Plaisier, A., van Groenendal, J. & Caswell, H. 1986. Elasticity: the relative contribution of demographic parameters population growth rate. *Ecology* 67 (5): 1427-1431.
- de Kroon, H., van Groenendal, J. & Ehrlén, J. 2000. Elasticities: a review of methods and model limitations. *Ecology* 81(3): 607-618.
- de Vos, J. 1992. Una selva herida de muerte, historia reciente de la Selva Lacandona. En: Vásquez, A. & Ramos, M. (Eds). Reserva de la Biosfera Montes Azules, Selva Lacandona: Investigación para su Conservación. Centro de Estudios para la Conservación de los Recursos Naturales, A.C. Publ. Esp 1. Ecosfera. San Cristobal de las Casas, Chiapas. pp: 51-85.
- Dyer, G., Taylor, D. & Martínez-Ramos, M. Xate extraction in Frontera Corozal, Chiapas, México. In preparation.
- Ditchl, S. 1988. Cae una estrella. Desarrollo y destrucción de la Selva Lacandona. SEP. México.
- Ehrlén, J. 1995. Demography of the perennial herb *Lathyrus vernus*. I. Herbivory and individual performance. *Journal of Ecology* 83 (2): 287-295.

- Fransen, T. 1999. Modelling sustainability: *Chamaedorea* palm leaf harvesting in the Maya Biosphere Reserve. Ms. Sc. Thesis. University of Stanford. 71pp.
- 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.
- Gómez-Pompa, A. 1990. Una visión sobre el manejo del trópico húmedo de México. *Revista de Difusión Científica, Tecnológica y Humanística* 1(2): 3-10.
- González., S. C. 2002. Diagnóstico demográfico y económico de las poblaciones de *Chamaedorea* spp. en la región de Chajul, Chiapas. Tesis M. en C. Facultad de Biología-UMSNH. 77 pp: 76.
- Gotelli, N. 1998. A primer of Ecology. Sinauer Associates Inc. Sunderland, Massachusetts.
- Grant, A. & Benton, T. 2000. Elasticity analysis for density dependent populations in stochastic environments. *Ecology* 81 (3): 680-693.
- Grumbine, R.E. 1997. Reflections on "What is ecosystem management?". *Conservation Biology* 11(1):41-47.
- Guevara, S., Laborde J, Liesenfield, D., & O. Barrera. 1997. Potrerros y Ganaderia. En: *Historia Natural de Los Tuxtlas*. En: González E., Dirzo, R. & Vogt, R. (Eds). *Historia Natural de Los Tuxtlas*. IBUNAM-IEUNAM-CONABIO. México. pp: 43-58.
- Henderson, A., Galeano, G. & Bernal, R. 1995. *Field guide to the palms of the Americas*: Princeton University Press, Princeton.
- Heppel, S., Pfister, C. & de Kroon, H. 2000. Elasticity analysis in population biology: methods and applications. *Ecology* 81 (3): 605-607.
- Herms, D.A. & Mattson, W.J. 1992. The dilemma of plants to grow or to defend? *The Quarterly Review of Biology* 67: 283-335.
- Hilbert, W., Swift, D., Detling, J. & 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.
- Hoffman, L. 2003. *Mangrove ecology: From photosynthesis to forest dynamics*. Ph. D. Thesis. Stanford University.
- 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. *Functional Ecology* 13: 126-140.

- Horvitz, C. & Schemske D. 1995. Spatiotemporal variation in demographic transitions of a tropical understorey herb: projection matrix analysis. *Ecological Monographs* 65: 155-192.
- Instituto Nacional de Ecología-SEMARNAP. 2000. Programa de manejo de la reserva de la Biosfera Montes Azules, México, D.F.
- Ibarra-Manríquez, G & Martínez-Ramos, M. 2001. Landscape variation of liana communities in a Neotropical rain forest. *Plant Ecology* 10: 1-22.
- Lazcano, M., March I. & Vásquez, M. 1992. Importancia, situación actual y perspectivas de conservación en la Selva Lacandona. En: Vásquez, A. & Ramos, M. (Eds). *Reserva de la Biosfera Montes Azules, Selva Lacandona: Investigación para su Conservación*. Centro de Estudios para la Conservación de los Recursos Naturales, A.C. Publ. Esp 1. Ecosfera. San Cristobal de las Casas, Chiapas. pp: 393-436.
- Martínez, E., Ramos, C. & Chiang, F. 1994. Lista florística de la Lacandona, Chiapas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 54: 99-177.
- Martínez-Ramos, M. 1985. Claros, ciclos vitales de árboles tropicales y la regeneración natural de las selvas altas perennifolias. En: Gómez-Pompa, A. & del Amo, S. (Eds). *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas perennifolias en el estado de Veracruz, México, II*. Alhambra Mexicana-INIREB. México. pp: 191-239.
- Martínez-Ramos, M., Sarukhan, J. & Piñero, D. 1988. The demography of tropical trees in the context of forestal gap dynamics; the case of *Astrocaryum mexicanum* at Los Tuxlas tropical rain forest. En: Davy, A., Hutchings, M. & Watkinson, A.(Eds). *Plant Population Ecology. The 28th Symposium of the British Ecological Society*. Blackwell Scientific Publications. Oxford. pp 293-313.
- Martínez-Ramos, M. 1994. Regeneración natural y diversidad de especies arbóreas en selvas húmedas. *Bol. Soc. Bot. Mex.* 54: 179-224.
- Martínez-Ramos, M. & Oyama K. 1994. Investigaciones sobre recursos no maderables de México: biología evolutiva y conservación de plantas del género *Chamaedorea*. Reporte de investigación a CONABIO, México. <http://www.conabio.gob.mx/institucion/cgi-bin/proyectos.cgi>
- Martínez-Ramos, M. & Alvarez-Buylla, E. 1995. Ecología de poblaciones de plantas en una selva húmeda de México. *Bol. Soc. Bot. México.* 56: 121-153.
- 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*.
- 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.
- Mendez-Bahena, A. 1999. Sucesión secundaria de la selva húmeda y conservación de recursos naturales en Marqués de Comillas, Chiapas. Tesis M. en C. UMSNH. Morelia. pp 130.

- Mendoza, O. A. 1994. Demografía e integración clonal en *Reinhardtia gracilis* una palma tropical. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias-UNAM. México, D.F. 156 pp.
- Mendoza, A. & Franco, M. 1992. Integración clonal en una palma tropical. Bull. Inst. Etudes andines 21(2): 623-635.
- Mendoza, A., Piñero, D. & Sarukhán, J. 1987. Effects on experimental defoliation on growth, reproduction and survival of *Astrocaryum mexicanum*. Journal of Ecology 75: 545-554.
- Mendoza, E. & Dirzo, R. 1999. Deforestation in Lacandonia (Southeast Mexico): evidence for the declaration of the northernmost tropical hot-spot. Biodiversity and Conservation 8 (12): 1621-1641.
- Menges, E. 2000. Population viability analyses in plants: challenges and opportunities. TREE. 15 (2): 51-56.
- Mills, S., Doak, D. & Wisdom, M. 1998. Reliability of conservation actions based on elasticity analysis of matrix models. Conservation Biology 13 (4): 815-829.
- Miranda, F & Hernández-X, E. 1963. Los tipos de vegetación de México y su descripción. Bol. Soc. Bot. Méx. 28: 29-178.
- Miranda, F. 1952. La vegetación de Chiapas. Gobierno del Estado de Chiapas. Tuxtla gutierrez, Chiapas.
- Mittermeier, R.A. 1988. Primate diversity and the tropical forest. Case studies from Brazil and Madagascar and the importance of the megadiversity countries. In Wilson, E.O. (Ed.), Biodiversity. National Academy Press, Washington, DC, pp. 145-154.
- Mutikainen, P. & Delph, L. 1996. Effects of herbivory on male reproductive success in plants. Oikos 75 (3): 353-358.
- Nations, J., Primack, R. & Bray, D. 1999. La Selva Maya: un enfoque regional. En: Primack, R., Bray, D., Galetti, H., & Ponciano, I. (Eds). La Selva Maya. Conservación y Desarrollo. Siglo Veintiuno Editores. México, D.F. pp: 13-20.
- Nixon, K. 1998. El género *Quercus* en México. En: Diversidad Biológica de México. Orígenes y Distribución. Ramamoorthy, T., Bye, R., Lot, A. & Fa, J. (Eds). IBUNAM. Pp. 435-448.
- Norma Oficial Mexicana NOM-ECOL-059-1994 que determina las especies y subespecies de flora y fauna silvestres terrestres y acuáticas en peligro de extinción, amenazadas y las sujetas a protección especial y que establece especificaciones para su protección. Diario Oficial de la Federación. 16 de mayo de 1994.
- Ogbazghi, W. 2001. The distribution and regeneration of *Boswellia papyrifera* (Del.) Hochst. In Eritrea. Ph. D. Thesis. Wageningen university, Netherlands. 95 pp.
- O'Hara, J. 1999. Vigilancia de la recolección de productos forestales no maderables: Estudio de caso del huano (*Sabal mauritiformis*) en la zona de conservación y manejo del Río

- Bravo Belice. En: Primack, R., Bray, D., Galleti, H., & Ponciano, I. La selva maya. Conservación y desarrollo. Siglo Veintiuno Editores. México, D.F. pp: 235-248.
- Olmsted, I. & Alvarez-Buylla, E. 1995. Sustainable harvesting of tropical trees: demography an matrix models of two palm species in Mexico. *Ecological Applications* 5: 484-500.
- Oyama, K. 1987. Demografía y dinámica poblacional de *Chamaedorea tepejilote* Liebm. (Palmae) en la selva de los Tuxtlas, Veracruz, México. Tesis M. en C. Facultad de Ciencias-UNAM. México. pp. 222
- Oyama, K. 1990. Variation in growth and reproduction in the neotropical dioecious palm *Chamaedorea tepejilote* . *Journal of Ecology* 78(3): 648-663.
- Oyama, K. 1992. Conservation and exploitation of tropical resources: the case of *Chamaedorea* palms. *Evolutionary Trends in Plants* 6: 17-20.
- Oyama, K. & Mendoza, A. 1990. Effects of defoliation on growth, reproduction, and survival of a neotropical dioecius palm, *Chamaedorea tepejilote* . *Biotropica* 22: 119-123.
- Peters, C., Gentry, A. & Mendelsohn, R. 1989. Valuation of an Amazonian rainforest. *Nature* 339: 656-657.
- Pérez G., R. 1991. Lacandonia controvertida y amenazada. En: Robles, P. & Eccardi, F. Lacandonia el último refugio. Agrupación Sierra Madre-UNAM. México. pp: 126-138.
- 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* . *Plant Ecology* 145: 317-325.
- Pierson, E. & Turner, R. 1998. An 85-years study of saguaro (*Carnegiea gigantea*) demography. *Ecology* 79 (8): 2676-2693.
- Pinard, M. 1993. Impacts of stem harvesting on population of *Iriartea deltoidea* (Palmae) in an extractive reservein Acre, Brazil. *Biotropica* 25(1): 2-14.
- Piñero, D., Sarukhán, J. & González, E. 1977. Estudios demográficos en plantas: *Astrocaryum mexicanum* Liebm. I. Estructura de las Poblaciones. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 37: 60-118.
- Piñero, D., Martínez-Ramos, M. & Sarukhán, J. 1984. A population model of *Astrocaryum mexicanum* and a sensitivity analysis of its finite rate of increase. *Journal of Ecology* 72: 977-991.
- Quesada, M., Bollman, K. & Stephenson, A. 1995. Leaf damage decreases pollen production and hinders performance in *Cucúrbita texana*. *Ecology* 76 (2): 437-443.
- Ramamoorthy, T.P., Bye, R., Lot, A. & Fa, J. 1998. Diversidad Biológica de México. Orígenes y Distribución. IBUNAM. México, DF.

- Ramírez, F. 1997. Manejo de la palma camedor En: Paré, L. y Velásquez, E. (Eds) Gestión de recursos naturales y opciones agroecológicas para la Sierra de Santa Marta, Veracruz : 169-183. IIS-UNAM. México. pp: 78-92.
- Ramos, C., Dyer, G., López, L. Corzo, A. & Martínez-Ramos, M. 2002. Evaluación preliminar de los regímenes de cosecha de hojas de *Chamaedorea elegans*, *C. oblongata* y *C. ernestii-augustii* en poblaciones manejadas de la selva Lacandona, Chiapas, México. XV Congreso Mexicano de Botánica. 14-18 de Octubre Querétaro, Querétaro.
- Ratsirarson, J., Silander, J., & Richard, A. 1996. Conservation and management of a threatened Madagascar palm species, *Neodypsis decaryi*, Jumelle. Conservation Biology 10 (1): 40-52.
- Richards, P.W. 1996. The tropical rain forest. Cambridge University Press. Cambridge.
- Rodríguez-Velázquez, J. & Martínez-Ramos, M. 1998. Difeenciación regional de la comunidad de árboles de la Selva Lacandona en Chajul, Chiapas. VII Congreso Latinoamericano. 14-18 de octubre. México, D.F.
- Royal Statistical Society. 1985. Glim ver. 3.7. London.
- Rzedowski, J. 1998. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. In Ramamoorthy, T.P., Bye, R., Lot, A. & Fa, J. (Eds.). Diversidad Biológica de México. Orígenes y distribución. IBUNAM. México, DF, pp. 129-145.
- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Limusa. México, D. F.
- Sarukhán, J., Martínez-Ramos, M. & Piñero, D. 1984. The analysis of demographic variability at the individual level and its population consequences. En: Perspectives on Plant Population Ecology. Dirzo, R. & Sarukhán, J. (Eds). Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts. pp: 83-106.
- Sarukhán, J. 1991. Introducción: el último refugio. En: Robles, P. & Eccardi, F. Lacandonia el último refugio. Agrupación Sierra Madre-UNAM. México, DF, pp. 17-21.
- Schlichting, C.D. & Delesalle, A. 1997. Stressing the differences between male and female functions in hermaphroditic plants. Tree 12 (2): 51-52.
- 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.
- Siebe, C., Martínez-Ramos, M., Segura, G., Rodríguez, J. & Sánchez, S. 1995. Soil and vegetation patterns in the tropical rain forest at Chajul, southeast México. Proceedings of International Congress on Soils of Tropical Forest Ecosystems. Indondesias. pp: 40-58.
- Silvertown, J., Franco, M. Pisanty, I. & Mendoza, A. 1993. Comparative plant demography – relative importance of life cycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials. Journal of Ecology 81: 465-476.

- Sousa, M. & Delgado, A. 1998. Leguminosas mexicanas: fitogeografía, endemismo y orígenes. En: Diversidad Biológica de México. Orígenes y Distribución. Ramamoorthy, T., Bye, R., Lot, A. & Fa, J. (Eds). IBUNAM. pp. 449-500.
- Stevenson, B., Carlson, B., Carlson, P. & Nordell, O. 1993. Comparative long-term demography of three species of *Pinguicula*. *Journal of Ecology* 81: 635-645.
- Strauss, S., Connor, K., Rush, S. 1996. Foliar herbivory affects floral characters and plant attractiveness to pollinators: implications for male and female plant fitness. *American Naturalist* 147: 1098-1107.
- Strauss, S. & Agrawal, A. 1999. The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory. *Tree* 14 (5): 179-185.
- Suazo, I. 1998. Aspectos ecológicos de la especie invasora *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn (Polypodiaceae) en una selva húmeda de la región de Chajul, Chiapas, México. Tesis M. en C. UMSNH. Morelia. pp: 114.
- Svenning, J. 2001. On the role of microenvironmental heterogeneity in the ecology and diversification of neotropical rain forest palms (Arecaceae). *The Botanical Review* 67 (1): 1-53.
- Svenning, J. & Macía, M. 2002. Harvesting of *Geonoma machrostachys* Mart. leaves for thatch: an exploration of sustainability. *Forest Ecology of Management* 167: 251-262.
- Téllez, O. 1997. *Dioscorea composita* (barbasco). En: Historia Natural de Los Tuxtlas. En: González E., Dirzo, R. & Vogt, R. (Eds). Historia Natural de Los Tuxtlas. IBUNAM-IEUNAM-CONABIO. México, D.F. pp: 115-116.
- Toledo, V., Carabias, J., Toledo, C. & González, C. 1989a. La Producción Rural en México: Alternativas Ecológicas. Facultad de Ciencias-Fundación Universo Veintiuno. México, D.F.
- Toledo, V., Batis, A., Becerra, R., Martínez, E. & Ramos, C. 1989b. Selva útil: etnobotánica cuantitativa de los grupos indígenas del trópico húmedo de México. En: Toledo, V., Eccardi, F., Barrera, N. & Carrillo, C. (Eds). Introducción a la Ecología Humana. Friedrich Ebert Stiftung. México. pp: 78-96.
- Toledo, V. & Ordóñez, M. 1998. El panorama de la biodiversidad de México: una revisión de los hábitats terrestres. In Ramamoorthy, T.P., Bye, R., Lot, A. & Fa, J. (eds.), *Diversidad Biológica de México. Orígenes y distribución*. IBUNAM. México, DF. pp: 739-757.
- Vásquez, A. 1992. La Reserva de la Biosfera Montes Azules: Antecedentes. En: Vásquez, A. & Ramos, M. (Eds). Reserva de la Biosfera Montes Azules, Selva Lacandona: Investigación para su Conservación. Centro de Estudios para la Conservación de los Recursos Naturales, A.C. Publ. Esp 1. Ecosfera. San Cristobal de las Casas, Chiapas. Pp: 19-38.
- Vásquez, A., March, I. & Lazcano, M. 1992. Características socioeconómicas de la Selva Lacandona. En: Vásquez, A. & Ramos, M. (Eds). Reserva de la Biosfera Montes Azules, Selva Lacandona: Investigación para su Conservación. Centro de Estudios para la

- Conservación de los Recursos Naturales, A.C. Publ. Esp 1. Ecosfera. San Cristobal de las Casas, Chiapas.
- Velásquez, J. 1998. Productivity and sustainability of a vegetable ivory palm (*Phytelephas aequatorialis*, Arecaceae) under three management regimes in northwestern Ecuador. *Economic Botany* 52 (2): 168-182.
- White, J. 1985. Studies on plant demography. A festschrift for John L. Harper. Academic Press. London. pp 393.
- Zarco, E.V., 1999. Patrones biogeográficos y filogeográficos del género *Chamaedorea* (Palmae). Tesis Profesional. Facultad de Ciencias-UNAM. México. 145 pp.
- Zuidema, P. & Boot, R. 2000a. Demographic constraints to sustainable palm heart extraction from a subcanopy palm in Bolivia. In Zuidema, D. (Author). Demography of exploited tree species in the Bolivian Amazon. Ph. D. Thesis. University of Wageningen-Netherlands. pp: 53-80.
- Zuidema, P. & Boot, R. 2000b. Demography of the Brazil nut tree (*Bertholletia excelsa*) in the Bolivian Amazon: Impact of seed extraction on recruitment and population dynamics. In Zuidema, D. (Author). Demography of exploited tree species in the Bolivian Amazon. Ph. D. Thesis. University of Wageningen-Netherlands. pp: 23-52.
- Zuidema, P. & 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
- Zuidema, P. & Franco, M. 2001. Integrating vital rate variability into perturbation analysis: an evaluation for matrix population models of six plant species. *Journal of Ecology* 89: 995-1005.