



## **El Colegio de la Frontera Sur**

# **EFFECTO DEL APROVECHAMIENTO FOLIAR EN *Chamaedorea quezalteca* (PALMAE) EN EL TRIUNFO, CHIAPAS, MÉXICO**

TESIS

presentada como requisito parcial para optar al grado de  
Maestro en Ciencias en Recursos Naturales y Desarrollo Rural

por

**Rubén Martínez Camilo**

2010

## RESUMEN

Las hojas de la palma *Chamaedorea quezalteca* son un recurso forestal no maderable importante para las comunidades de la Sierra Madre de Chiapas. Se presentan los resultados obtenidos de un experimento de defoliación artificial de un año de duración sobre las respuestas en producción foliar, mortalidad y reproducción. El estudio se realizó en tres sitios de la Reserva de la Biosfera El Triunfo, Chiapas, México. Se seleccionaron 600 individuos en tres categorías de tamaños definidas por el número de tallos (1-3, 4-6 y >7). Se aplicaron tres tratamientos de defoliación (30, 60 y 100%) y un testigo (0%). Se realizó un análisis de covarianza para un diseño factorial mixto con dos factores fijos (tratamiento y tamaño) y uno aleatorio (sitio) y la cobertura del bosque como covariable. Se registraron ocho individuos muertos y 20% de los individuos perdió uno o más tallos en todo el experimento. No se encontraron diferencias en la producción de estructuras reproductivas (inflorescencias, infrutescencias) entre el inicio del experimento y al cabo de un año, ni en la producción de frutos al cabo de un año entre tratamientos y el testigo. Se encontró una respuesta significativa de la producción de hojas al tamaño de la planta y a la intensidad de defoliación, pero esta respuesta dependió de la combinación de niveles de estas variables. La producción foliar aumentó conforme al incremento en la intensidad de cosecha (defoliación) y al incremento en las categorías de tamaños. Sólo se encontraron diferencias entre los tratamientos de defoliación dentro de la clase de tamaño 3. Sin embargo, debido a posibles efectos a largo plazo, será necesario incrementar los tiempos de observación para identificar los tratamientos que, después de un primer evento de crecimiento compensatorio, muestren efectos negativos que permitan sugerir intensidades de aprovechamiento sustentable a mediano y largo plazo.

**Palabras clave:** diseño experimental, manejo, producto forestal no maderable, respuesta compensatoria, Sierra Madre de Chiapas

## 1. INTRODUCCION

Las plantas pueden sufrir defoliación parcial o la pérdida de biomasa debido a diversos factores diversos, entre ellos la herbivoría, las enfermedades, la caída de árboles o ramas, el paso de animales, las tormentas o los impactos humanos, como la cosecha de hojas (Jameson, 1963; Chazdon, 1985; Anten y Ackerly, 2001b; Anten et al., 2003; Lambers et al., 2008). La extracción de hojas implica una pérdida repentina de la biomasa y del área foliar activa fotosintética que genera un cambio o alteración en el balance neto entre la ganancia de carbono a través de la fotosíntesis y su pérdida a través de la respiración (Martínez-Ramos y Oyama, 1998; Anten y Ackerly, 2001a).

Este desequilibrio tiene repercusiones sobre los individuos. Algunas son (1) en la reproducción, que se expresan en la producción de flores y frutos, (2) en el crecimiento, con efectos en el incremento del tamaño o la producción de nuevos tallos, o (3) en la supervivencia (Mendoza-Ochoa et al., 1987; Nakazono et al., 2004). Entre las consecuencias a nivel poblacional se pueden mencionar la reducción de la densidad poblacional, disminución de la fecundidad y un bajo crecimiento poblacional (Crawley, 1983; Pinard, 1993; Berry y Gorchoy, 2006). Recientemente, se ha hecho énfasis en el impacto que tiene la defoliación sobre el desempeño de las plantas, particularmente en especies que presentan algún tipo de aprovechamiento y son consideradas como productos forestales no maderables (PFNM), como es el caso de las palmas (Hartshorn, 1995; Ticktin y Johns, 2002; Freckleton et al., 2003; Bennett y Adams, 2004; Endress et al., 2004a,b; Hiremath, 2004; Nakazono et al., 2004; Valverde et al., 2006; Holm et al., 2008; Martínez-Ramos et al., 2009).

Considerando que la defoliación tiene impacto sobre la supervivencia y la reproducción de las plantas, es de esperarse que influya sobre la dinámica de las poblaciones. Para su estudio, la ecología y la genética de poblaciones juegan un papel importante, ya que proveen de herramientas que permiten analizar y cuantificar la supervivencia, la densidad o tamaño poblacional, la distribución de edades o tamaños, la fecundidad y la composición genética, entre otros) (Crawley, 1983; Sarukhán et al.,

1985; Ricklefs, 1990; Hartshorn, 1995; Martínez-Ramos y Alvarez-Buylla, 1995; Underwood, 1995; McPherson y DeStepano, 2003).

Para el diseño de modelos o determinación de niveles de aprovechamiento apropiado de los productos forestales no maderables es útil el diseño y el desarrollo de experimentos que simulen escenarios de defoliación o cosecha. Los experimentos pueden ayudar a obtener predicciones precisas sobre el comportamiento individual y poblacional de los organismos y así definir las mejores prácticas para un manejo sostenible (McPherson y DeStepano, 2003; Ticktin, 2004).

En el caso de las especies de palmas, se han efectuado estudios experimentales de cosecha, algunos enfocados al análisis de la respuesta individual, que han encontrado consecuencias negativas sobre la producción foliar y el desempeño individual en general (Anten y Ackerly, 2001a,b; Anten et al., 2003). En algunos casos no se han detectado efectos negativos de la cosecha sobre la producción foliar, la supervivencia y el crecimiento de las plantas (Chazdon, 1991; Bonesso-Sampaio et al., 2008). La gran mayoría de los estudios en palmas se han enfocado a una escala poblacional y analizan cómo la defoliación tiene consecuencias sobre el crecimiento individual, la viabilidad poblacional, la producción foliar y la supervivencia.

Generalmente se mencionan efectos negativos a largo plazo y efectos positivos en una primera temporada de crecimiento después de la defoliación (Oyama 1984, 1987, 1990; Mendoza-Ochoa et al., 1987; Oyama y Mendoza, 1990; Freckleton et al., 2003; Endress et al., 2004; Berry y Gorchoy, 2006; Valverde et al., 2006; Holm et al., 2008; Martínez-Ramos et al., 2009). Los resultados obtenidos de éstos estudios, si implican periodos de observación a mediano y largo plazo, pueden sugerir posibles estrategias de cosecha y aprovechamiento para asegurar un manejo sustentable de las especies (Freckleton et al., 2003; Ticktin, 2004; Endress et al., 2006; Zuidema et al., 2007).

Un aspecto importante al realizar experimentos para analizar las respuestas compensatorias ante tratamientos de cosecha es considerar el hábito de crecimiento de la especie bajo estudio. En especies de palmas, la mayoría de los estudios se han enfocado principalmente en especies de hábito solitario, como es el caso de *Chamaedorea elegans* (Anten y Ackerly, 2001a,b; Anten et al., 2003; Valverde et al., 2006; Martínez-Ramos et al., 2009), *C. tepejilote* (Oyama y Mendoza, 1990) y *C.*

*radicalis* (Endress et al., 2004a,b). Son más escasos los estudios realizados en palmas de hábito cespitoso o clonal, como es el caso de *Geonoma congesta* (Chazdon, 1991, 1992), *G. deversa* (Flores y Ashton, 2000) y *Desmoncus orthacanthos* (Siebert, 2000). El análisis de los procesos de respuestas compensatorias a la defoliación artificial en especies cespitosas han sido explorados y posiblemente sean diferentes las respuestas respecto a los individuos de especies unitarias o de un solo tallo.

La respuesta compensatoria en plantas se refiere a la capacidad de responder a un evento o factor que haya limitado el curso normal de crecimiento o producción de cualquier parte del organismo. El factor causante pueden ser situaciones de estrés, como la sequía, escasez de recursos, cambios de temperatura, entre otros factores de tipo ambiental (Retuerto, et al., 2003); o bien por un daño mecánico que implique la pérdida de partes fotosintéticas, por ejemplo la herbivoría o el corte de hojas (Anten et al., 2003). La respuesta compensatoria implica diferentes mecanismos (Strauss y Agrawal, 1999; Anten y Ackerly, 2001; Anten et al., 2003; Retuerto et al., 2003; Ruíz-R. et al, 2008) para responder al daño, algunos de ellos son: (1) incremento en la tasa de producción de biomasa, (2) incremento de la tasa fotosintética, (3) la disponibilidad o almacenamiento de reservas de carbono y nutrientes, y (4) habilidad para movilizar las reservas de carbono de las raíces a las zonas dañadas. La intensidad en la respuesta compensatoria depende de la contribución de cada uno de los mecanismos descritos anteriormente en la recuperación, de la intensidad y frecuencia del daño y del tiempo de recuperación (Järemo y Palmqvist, 2001; Anten et al., 2003).

En este trabajo estudié la respuesta a la defoliación artificial en la palma *Chamaedorea quezalteca* Standl. & Steyerl. (Palmae). Diseñé un experimento que evaluó diferentes niveles de defoliación en plantas de diferentes tamaños en tres poblaciones naturales de la Reserva de la Biósfera El Triunfo. Seleccioné a *C. quezalteca* por el gran valor económico que representa para la región, derivado del uso ornamental de sus hojas y de las plantas vivas, de la intensa extracción de hojas en poblaciones naturales y porque se encuentra en el bosque mesófilo de montaña, uno de los ecosistemas más amenazados y en constante reducción en México. Esta especie se reconoce como amenazada bajo las leyes mexicanas (Diario Oficial de la Federación, 2002). El objetivo principal de este trabajo fue analizar la respuesta compensatoria de

*C. quezalteca* ante diferentes niveles de defoliación artificial y observar las respuestas inmediatas dentro de un primer periodo anual, por lo cual me he planteado las siguientes preguntas: (i) ¿cómo afecta la defoliación artificial la subsecuente tasa de producción foliar? (ii) ¿cómo afecta la defoliación artificial la reproducción, concretamente la producción de inflorescencias, infrutescencias y frutos? (iii) ¿cómo afecta la defoliación artificial la supervivencia y mortalidad de tallos?. La hipótesis que planteo es que la respuesta se observará en un periodo inmediato a la defoliación (cosecha) y que éste se incrementará de acuerdo con la intensidad de la cosecha. La defoliación puede tener implicaciones negativas en la producción de estructuras reproductivas, por la disponibilidad y movilización de reservas para atender el daño causado.

## **2. MATERIALES Y METODO**

### **2.1. El género *Chamaedorea*: distribución, aprovechamiento e importancia**

El género *Chamaedorea* Willd. (Palmae) es endémico de América. Hodel (1992) menciona dos regiones principales donde se concentra el mayor número de especies. El primero incluye bosques ubicados sobre el Atlántico y vertientes del Pacífico en el Occidente y del Golfo de México en el Oriente de México. Una segunda concentración incluye las montañas de Costa Rica y Panamá. Se conocen entre 77-100 especies de *Chamaedorea* (Hodel, 1992; Mabberley 2008), de las cuales se reportan alrededor de 40 especies para México y 20-25 para Chiapas (Quero, 1989; Hodel, 1992). Para la Sierra Madre de Chiapas se han encontrado aproximadamente 15 especies (Pérez-Farrera et al., 2004). Con algunas excepciones, las especies de *Chamaedorea* son palmas del bosque primario denso o de bosques secundarios cerrados; no sobreviven o se establecen en áreas con disturbios intensos o en bosques secundarios abiertos (Hodel, 1992; Oyama, 1992). Son consideradas como elementos de la vegetación primaria y llegan a ser las formas dominantes del sotobosque asociadas con otras

especies de géneros de palmas, por ejemplo *Geonoma* y *Astrocaryum* (Gómez-Pompa *et al.*, 1972).

Las especies de *Chamaedorea* constituyen un producto forestal no maderable de alto valor comercial (Hodel, 1992; Oyama, 1992; Quero, 1994; Johnson, 1996; Challenger, 1998; Current y Wisley, 2001; Bridgewater *et al.*, 2006; Valverde *et al.*, 2006). Su interés económico deriva del uso ornamental de las hojas en arreglos florales o cómo plantas ornamentales en interiores y exteriores de las casas o jardines (Hodel, 1992; Oyama, 1992; Current y Wisley, 2001). El aprovechamiento de palmas “camedor” o palmas “xate” (como son conocidas algunas especies de *Chamaedorea*) se inició a finales de la década de 1940 en el estado de Veracruz y desde entonces se ha mantenido la demanda, principalmente con fines de exportación a Estados Unidos y Alemania. En Chiapas el aprovechamiento se inició en 1959, y desde entonces y hasta el decenio de 1990, el estado aportó aproximadamente 48% del aprovechamiento nacional (Saldivia y Cherbonnier, 1982). El grupo *Chamaedorea* es considerado como uno de los géneros de palmas y grupos vegetales más amenazados a nivel global, debido principalmente a la reducción de sus hábitats y a la explotación desmedida de algunas de las especies (Johnson, 1996; Hodel, 1992).

## **2.2. Descripción, hábito, distribución e importancia de *Chamaedorea quezalteca***

*Chamaedorea quezalteca* es una palma de hábito cespitoso a erecto, que en ocasiones forma colonias (o solitarias); las plantas son dioicas y llegan a medir hasta 7 m de altura. Los tallos son verdes, erectos o pocas veces decumbentes, con un diámetro de hasta 3.5 cm, con entrenudos blancos y conspicuos. Llega a producir anualmente de 3-5 hojas por tallo; las hojas son pinnadas y extendidas y alcanzan hasta 150 cm de largo. Las inflorescencias tienen posición intrafoliar o infrafoliar y miden hasta 55 cm de largo. Los frutos son globosos, anaranjados a negros cuando maduros. Las semillas son globosas, de aproximadamente 1.0 cm de diámetro (Hodel, 1992). Su hábitat incluye principalmente el bosque mesófilo de montaña y el bosque tropical perennifolio, aunque ocasionalmente pueden encontrarse poblaciones poco densas en bosques de

*Quercus* y de *Pinus-Quercus*. Crece en las cañadas y en proximidades de arroyos de las zonas montañosas (incluso posiblemente se encuentran ahí las condiciones más adecuadas para su establecimiento). *C. quezalteca* es una especie poco tolerante a la incidencia solar y (o) condiciones de disturbio severo. Algunas poblaciones de *C. quezalteca* que crecen en bosques mesófilos de montaña suele encontrarse con *C. pinnatifrons*, *C. nubium* y *C. ibarrae*, con las cuales crece de manera simpátrica.

Taxonómicamente presenta algunas dificultades. Especialistas como Henderson et al. (1995) citan a *C. quezalteca* como sinónimo de *C. costaricana*, la cual se distribuye solamente en Centroamérica (Hodel, 1992), principalmente en Costa Rica. *C. costaricana* es una especie muy parecida a *C. quezalteca*, por lo que las fronteras morfológicas entre uno y otro taxón son cercanas (ver Hodel, 1992). En este trabajo se describen las poblaciones en estudio bajo el nombre de *C. quezalteca*.

*C. quezalteca* se distribuye en Centroamérica (Guatemala, El Salvador y Honduras) y el sur de México (Chiapas y Oaxaca). En Chiapas se localiza en ambas vertientes de la Sierra Madre de Chiapas en una amplitud altitudinal de 900-2300 m. Por su distribución geográfica, *C. quezalteca* se encuentra de alguna manera protegida por encontrarse en cinco áreas naturales protegidas con protección oficial: cuatro de carácter federal (reservas de la biosfera El Triunfo, La Sepultura y El Tacaná y un área de protección de flora y fauna, La Fraylescana) y una de carácter estatal (Cordón Pico de Loro-Paxtal) (Fig. 1).

*C. quezalteca* es la palma más importante de toda la Sierra Madre de Chiapas por su aprovechamiento comercial derivado de la extracción de follaje. Sus hojas son usadas para arreglos florales y como ejemplares vivos para adorno. El aprovechamiento de esta palma en la región se inició en la década de 1950; a partir de esta época y hasta la década de 1990 toda la producción de hojas era extraída de poblaciones naturales, muchas de las cuales se encontraban en el área de amortiguamiento y dentro de la zona núcleo de la Reserva de la Biosfera El Triunfo (González-Pacheco, 1984; Comisión para la Cooperación Ambiental, 2002). La extracción ilegal disminuyó a raíz del establecimiento de la reserva, de la normatividad vigente que protege a esta especie y de esfuerzos particulares, gubernamentales y de organizaciones no gubernamentales, enfocados al establecimiento, operación y



mantenimiento de viveros, de canales de comercialización más directos y de procesos de certificación (cosecha sustentable y comercio justo) para esta palma (SEMARNAT, 1998; Comisión para la Cooperación Ambiental, 2002; Wilsey y Current, 2004).

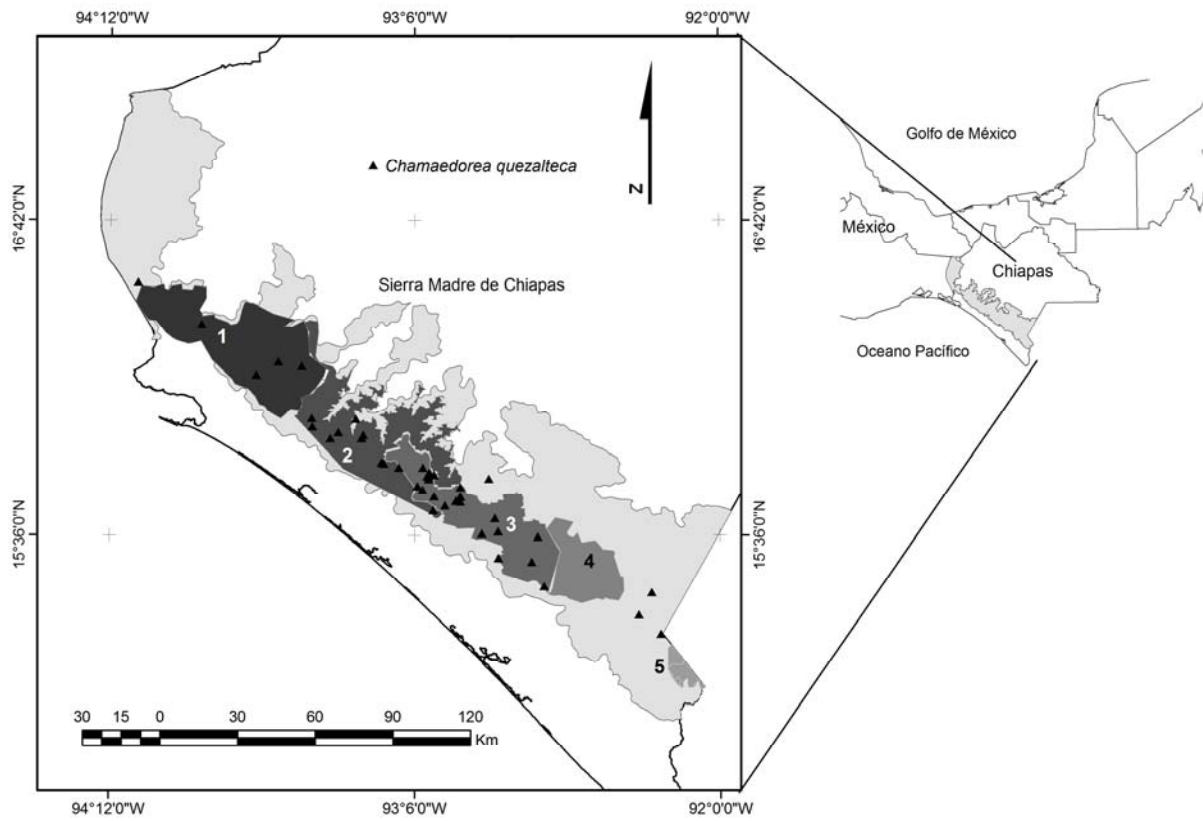


Figura 1. Registros de la distribución geográfica de *Chamaedorea quezalteca* en Chiapas, México. Los números representan a las áreas naturales protegidas: (1) La Sepultura, (2) La Fraylescana, (3) El Triunfo, (4) Pico de Loro-Paxtal y (5) volcán Tacaná.

### 2.3. Área y sitios de estudio

El estudio se realizó en la Reserva de la Biosfera El Triunfo (El Triunfo, en adelante) ubicada al sur de México, en la Sierra Madre de Chiapas. El Triunfo tiene una extensión de 119,177 hectáreas y se ubica entre las coordenadas 15° 09' 10'' y 15° 57' 02'' de latitud norte y 92° 34' 04'' y 93° 12' 42'' de longitud oeste (SEMARNAP, 1998). La reserva está dividida en cinco polígonos o zonas núcleos que son: El Triunfo, Ovando, Quetzal, El Venado y La Angostura, además de una zona de amortiguamiento (SEMARNAP, 1998; Arreola-Muñoz et al., 2004).

En general, El Triunfo comprende un paisaje montano de estructuras orográficas plegadas que corren en dirección NO-SE y sirve de parteaguas entre la vertiente del Pacífico y la Depresión Central de Chiapas (Arreola-Muñoz et al., 2004). Se localiza entre la unidad orogénica Sierra Madre de Chiapas y la región geomórfica Planicie Costera Ístmica-Chiapaneca. Las formaciones geológicas presentes en El Triunfo son del Precámbrico y Paleozoico (complejo basal), pero también se encuentran estratos del Mesozoico y del Cenozoico. Las rocas predominantes son graníticas y metamórficas (Müllerried, 1957).

El Triunfo tiene altitudes que van desde los 450 a los 3,000 m (Arreola-Muñoz et al., 2004). Cuenta con una amplia diversidad climática, la cual incluye tres tipos de climas regionales que incluyen el cálido-húmedo en las áreas bajas, el semicálido-húmedo en las partes medias y el templado húmedo en las partes altas (García, 2004; SERMANAP-CONABIO, 1995). El Triunfo tiene una gran variedad de ecosistemas terrestres, destacando por su extensión, importancia y diversidad biológica los denominados bosque mesófilos de montaña (Rzedowski, 1978; Breedlove 1981; González-Espinosa y Ramírez-Marcial, en prensa), del cual El Triunfo alberga y protege uno de los principales remanentes de este tipo de vegetación en México (Challenger, 1998).

El proceso de colonización en las áreas que hoy ocupa El Triunfo se inició en la década de 1920 con la repartición de tierras a campesinos y, posteriormente con la dotación de grandes extensiones de tierras a familias de extranjeros. Actualmente, la estructura actual de la tenencia de la tierra en El Triunfo se encuentra de la siguiente

manera (Arreola-Muñoz, 2004): predominan los terrenos ejidales con 56,572.54 ha, lo cual representa poco más de 47% del área geográfica de El Triunfo, le siguen las propiedades privadas con 29,350 ha (25%), la propiedad federal con 25,403 ha (21%) que corresponde a las zonas núcleos y los terrenos nacionales (en los cuales existen demandas de ampliación o restitución de tierras por ejidos) con 4,853 ha (4%). A principios del siglo XX la predominancia en el cambio de uso de suelo en la Sierra Madre de Chiapas, y en particular en El Triunfo, se derivó de la incorporación de tierras para la agricultura (principalmente maíz y café) y al establecimiento de las grandes fincas cafetaleras. El cultivo del café es la causa principal de la conversión de uso de suelo, actividad que se desarrolla desde los 600 m hasta los 1600 m de altitud (Arreola-Muñoz, 2004; Schroth et al., 2009).

Se seleccionaron tres sitios de estudio dentro de El Triunfo, uno en la zona núcleo 1 El Triunfo, y dos más en la zona de amortiguamiento, finca Santa Catarina y ejido Nueva Colombia (Fig. 2). Los sitios de Nueva Colombia y Santa Catarina se encuentran cerca de cultivos de café, pero en una altitud mayor a aquella en la cual esta actividad ya no es adecuada. Las distancias entre los sitios son: De El Triunfo a Nueva Colombia 8.76 km, de El Triunfo a Santa Catarina 6.63 km y de Nueva Colombia a Santa Catarina 14.06 km. Los criterios para seleccionar los sitios de estudio fueron: (1) que se tratara de sitios de bosque mesófilo de montaña (conocido también como bosque de niebla) en buen estado de conservación, (2) que los sitios tuvieran poblaciones conservadas de *C. quezalteca*, (3) que las poblaciones no hubieran sido sometidas a cosecha (aprovechadas) recientemente, lo cual se constató con entrevistas no estructuradas con personas que viven en la región (debe notarse que en El Triunfo y Nueva Colombia tuvieron un aprovechamiento de palmas en la década de 1970, pero no así en Santa Catarina), y (4) que los sitios de estudio tuvieran condiciones ambientales con la mayor similitud posible, principalmente en cuanto a sus pendientes y su amplitud altitudinal (El Triunfo de 1910-1980 m, Nueva Colombia de 1880-1960 m y Santa Catarina de 1650-1720 m).

Originalmente se pretendió seleccionar 240 individuos de *C. quezalteca* en cada sitio; sin embargo, solamente en El Triunfo y Nueva Colombia fue posible tener este número de individuos. Para el tercer sitio (Santa Catarina) sólo se pudieron seleccionar

y marcar 120 individuos en las condiciones similares a las de los otros dos sitios, ya que se presentaron condiciones topográficas con pendientes muy acentuadas y mayor pedregosidad; adicionalmente, la densidad de palmas con respecto a los otros dos sitios fue menor, lo cual dificultó aún más la selección de individuos.

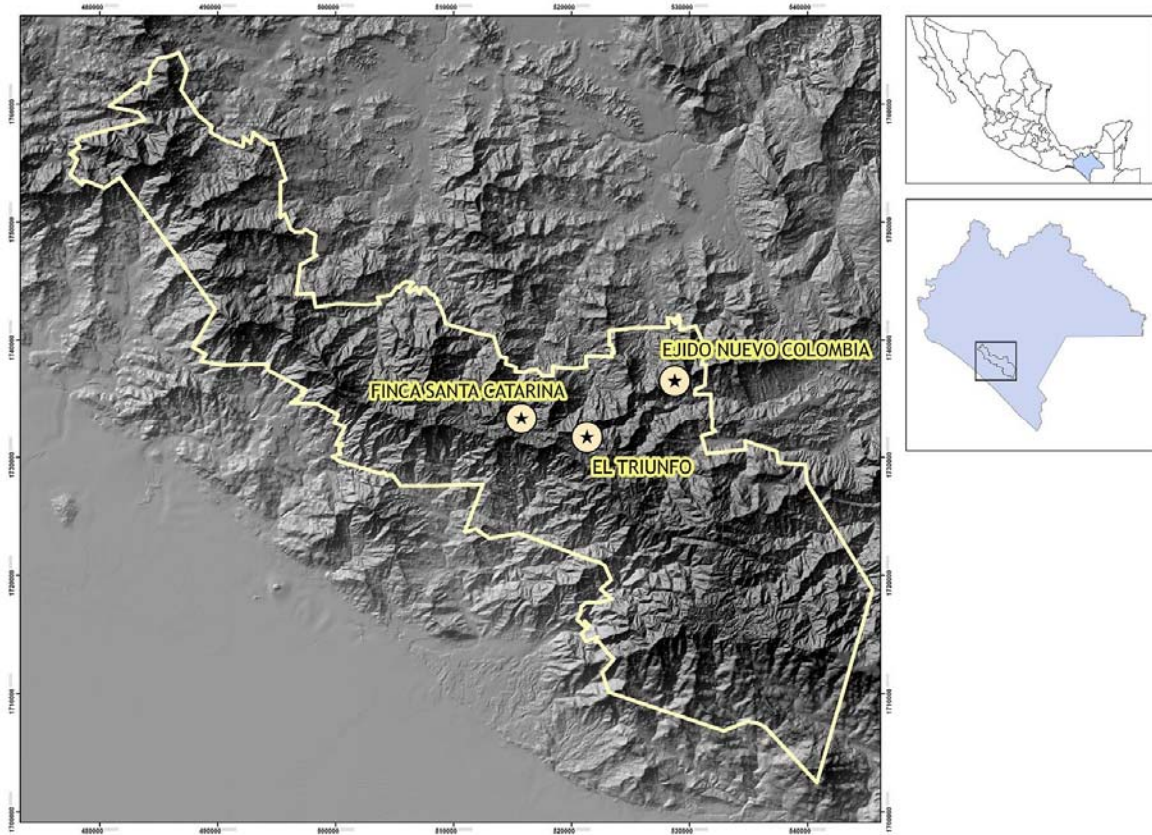


Figura 2. Sitios de estudio en la Reserva de la Biosfera El Triunfo, Chiapas, México.

## **2.4. Densidad y composición por categorías de tamaños**

La densidad por categoría de tamaños se estimó con el establecimiento y censo de dos parcelas de 20 x 30 m en cada sitio (600 m<sup>2</sup> cada una), separadas entre sí en por lo menos 100 m respecto al límite de cada una. Se registraron todos los individuos de *C. quezalteca* enraizados dentro de los límites de las parcelas para obtener las densidades por parcela y sitio. En cada individuo se obtuvo la longitud del tallo más grande (en cm, con ayuda de una cinta métrica) y se contó el número de tallos de cada uno. Para caracterizar la estructura de las poblaciones de cada uno de los sitios de muestreo se definieron categorías de tamaño con base en la longitud del tallo más grande: 0-100, 101-200, 201-300, 301-400, 401-500 y >500.

## **2.5. Diseño experimental y aplicación de tratamientos**

Se realizó un experimento para conocer la respuesta compensatoria en la producción de hojas de *Chamaedorea quecalteca* ante varios regímenes de defoliación, y sus efectos en la mortalidad y en la producción de estructuras reproductivas. Para la ubicación y selección de cada individuo de palma incluido en el experimento se trazaron transectos lineales (rutas lineales), establecidas de manera perpendicular a las pendientes de los cerros, paralelas entre ellas y separadas a cada 8 m de distancia entre sí. El largo de cada transecto o ruta varió en su extensión adecuándose a las condiciones del terreno y fue determinada por la presencia de cañadas y (o) pendientes más pronunciadas. Se trató en lo posible que las condiciones del terreno fueran lo más homogéneas posible a lo largo de los transectos, evitando establecer puntos de muestreo en áreas con pendientes más pronunciadas (>45°), con una mayor pedregosidad y ante la presencia de claros dentro del bosque por caída de árboles y (o) ramas. El número de transectos en cada sitio fue: El Triunfo 41 (con una longitud total de 2,432 m), Nueva Colombia 29 (3,160 m) y Santa Catarina 34 (1,928 m).

En cada transecto se ubicaron puntos a cada 8 m para la selección de individuos. Para establecer un punto de selección se delimitó un área circular con un diámetro de 6

m con la ayuda de una estaca y cuerda. Dentro del círculo se seleccionaba el individuo de palma requerido para el experimento de acuerdo al tratamiento y la categoría de tamaño. Se seleccionaron individuos en etapa adulta o juvenil y que a la vista mostraran estar en buen estado, es decir, que no presentaran daños por herbivoría, enfermedad, o daños mecánicos provocados por la caída de ramas, árboles o el paso de animales grandes. Si dentro de ese punto de selección no se encontraba el individuo requerido, se consideraba como un punto nulo y se avanzaba al siguiente punto de muestreo hasta encontrar la palma requerida. Una vez que se seleccionaba el individuo, se le marcaba y asignaba un número consecutivo y se procedía a aplicar el tratamiento de defoliación respectivo.

Las plantas incluidas en el experimento se categorizaron en tres niveles de tamaño de acuerdo al número de tallos en cada individuo: categoría de 1-3 tallos, categoría de 4-6 tallos y categoría >7 tallos. Se consideraron tres tratamientos de defoliación: 30, 60 y 100% de defoliación y el testigo (0%). La defoliación se realizó con la ayuda de una tijera de podar, realizando el corte de la misma manera en que lo realizan los cortadores de palmas de la región: cortando la hoja en la base del pecíolo, a aproximadamente unos 20 cm posterior al desenvaine del tallo. El corte de hojas se realizó siempre empezando por las hojas más recientes hasta llegar a las hojas más viejas.

A cada individuo seleccionado se le midió la longitud del tallo más grande, el diámetro a la altura del pecho (DAP) de todos los tallos que midieran más de 1.3 m, número de tallos, el número de hojas en pie, el número de hojas cortadas y se midió la distancia a la planta más cercana de la misma especie con el fin de analizar la competencia y cómo ésta puede afectar al individuo seleccionado por la disponibilidad de nutrimentos, agua y espacio, la cual se realizó con ayuda de una cinta métrica. El único dato ambiental que se consideró para cada individuo fue la cobertura del dosel, el cual se obtuvo a partir de una cámara fotográfica Sony DSC-F828. Para cada individuo se tomó una foto del dosel con una amplitud de lente de 50 mm. La foto se tomó de manera vertical al bosque y a una misma distancia aproximada del suelo (1.20 m). Para obtener una foto con la mayor verticalidad posible del dosel se utilizaron dos niveles pequeños. Para calcular el porcentaje de cobertura individual de la foto para cada



individuo de palma se utilizó una transparencia cuadriculada (con 425 cuadros). El porcentaje de apertura del dosel se consideró a partir de la proporción del número de cuadros cerrados con respecto al total (cobertura del dosel = (cuadros cerrados x 100)/cuadros totales). Se consideró un cuadro como cerrado cuando 50% o más de él se encontraba cubierto por vegetación. Se consideró preferible usar este método para evaluar la cobertura del dosel respecto a cada individuo, debido a que los instrumentos utilizados frecuentemente para caracterizar esta variable del bosque (por ejemplo, un densiómetro o fotos hemisféricas) tienen un mayor ángulo de apertura que incluye condiciones relativamente alejadas y posiblemente irrelevantes para cada individuo seleccionado (hasta más de 12 m). Al usar un ángulo más estrecho se evaluó la incidencia solar en el área que más afecta a cada palma; la utilización de una cámara con un lente ajustado reduce el ángulo de cobertura a la porción del dosel más vertical respecto al individuo.

## **2.6. Análisis**

### **2.6.1. Sitios de estudio y densidad de palmas**

Para comparar la cobertura del dosel de los tres sitios de estudio (Nueva Colombia, Santa Catarina y El Triunfo) se realizó un análisis de varianza (ANOVA) en el que sólo se consideró los datos tomados para cada individuo de cobertura del dosel. Se estimó la densidad relativa de *Chamaedorea quezalteca* por hectárea de cada sitio de estudio con el número absoluto de individuos contados en cada parcela y extrapolándolo a una hectárea.

### **2.6.2. Producción de hojas**

Para analizar la respuesta compensatoria de la producción de hojas posterior a la cosecha y durante un periodo anual se utilizó un modelo de ANOVA para un diseño

factorial mixto. El modelo factorial se utilizó para contrastar los sitios (factor aleatorio), el tamaño definido por el número de tallos (factor fijo) y los tratamientos de defoliación aplicados (factor fijo: 0, 30, 60 y 100%) con un total de 591 casos incluidos en los tres sitios, los cuales fueron considerados como repeticiones (Cuadro 1). Antes de definir el modelo factorial final se consideraron cinco covariables posibles con el propósito de evaluar y controlar estadísticamente el efecto atribuible a variables medidas pero no sometidas a control experimental; las covariables consideradas fueron: (a) la distancia a la planta más cercana, (b) la cobertura del dosel, (c) el DAP del individuo, (d) la longitud del tallo más largo en cada individuo y (e) el número de tallos de cada individuo. Un análisis de correlación bivariada entre estas variables mostró que las tres últimas (el DAP del individuo, longitud del tallo y número de tallos), estaban altamente correlacionadas entre ellas y con el factor Tamaño ( $r > 0.58$ ,  $P < 0.001$ ,  $N = 591$ , en todos los casos), por lo que sólo se usó ésta última para el análisis factorial final. También se eliminó la covariable Distancia a la planta más cercana por no tener un efecto significativo sobre el modelo, quedando únicamente la covariable Cobertura del Dosel. Dado que la variable de respuesta (número de hojas producidas) mostró varianzas altas y una distribución Poisson, se optó por transformar los datos a su raíz cuadrada para normalizarlos (Sokal y Rohlf, 1969; Underwood, 1997). El modelo final incluyó a la variable de respuesta (hojas producidas), el factor aleatorio (sitio), dos factores fijos (tamaño y tratamiento) y una covariable (cobertura del dosel). Se realizaron pruebas *post hoc* con la prueba de Tukey para comparar las medias de las combinaciones de factores que resultaron significativas y pruebas de *t* de Student para comparaciones apareadas entre las medias de los niveles de un factor dentro del otro, un procedimiento útil para contrastar efectos de interacciones (Sokal y Rohlf, 1969). Se utilizó un análisis de regresión lineal simple para observar la relación entre la producción total de hojas por individuo con el número de tallos de cada individuo. Para cada tallo de cada individuo del experimento de defoliación se obtuvo un valor de producción foliar, el cual se realizó dividiendo el número de hojas producidas entre el número de tallos de cada individuo al inicio del estudio; esto se realizó debido a que cada tallo produce más de una hoja. En este caso, el análisis realizado para comparar entre el testigo y los tratamientos de defoliación a nivel de tallos fue un análisis de

varianza (ANOVA) con un criterio de clasificación (factor Tratamiento), en el cual el factor Tamaño fue excluido para considerar sólo la producción por tallo y no por individuo.

### **2.6.3. Reproducción**

Se contaron las estructuras reproductivas encontradas en los individuos seleccionados al momento de aplicar los tratamientos para el experimento de defoliación y posterior a la cosecha (un periodo anual). Para comparar la producción de inflorescencias (masculinas y femeninas) y de infrutescencias producidas entre el periodo inicial del experimento y el primer periodo anual del experimento (12 meses después de la defoliación) se utilizó la prueba no paramétrica de McNemar (Siegel, 1956). Este procedimiento es aplicable cuando se analizan datos de tipo ordinal (número de inflorescencias o infrutescencias) obtenidos en muestras relacionadas (Siegel, 1956; Sokal y Rohlf, 1969), lo cual corresponde a los conteos de inflorescencias e infrutescencias sobre los mismos individuos al inicio del experimento y al cabo de un primer periodo. Adicionalmente, para cada infrutescencia se contó el número de frutos. La comparación de la producción de frutos se realizó de dos maneras: en el primer análisis se usó la prueba no paramétrica de Wilcoxon (Siegel, 1956) para comparar los promedios en la producción total de frutos entre el periodo inicial del experimento y final del primer periodo anual; el segundo análisis se efectuó con la prueba de Kruskal-Wallis (Siegel, 1956) para comparar los promedios en la producción de frutos por infrutescencia entre los diferentes tratamientos y el testigo al final del primer periodo anual.

### **2.6.4. Supervivencia y mortalidad de tallos**

La supervivencia de los individuos y la mortalidad de tallos entre los diferentes tratamientos y el testigo se evaluó con una prueba de independencia de  $G^2$  (Sokal y

Rohlf, 1969). Se consideró un tallo muerto si presentaba evidencias de pudrición, si estaba totalmente quebrado o presentaba evidencia de daños severos por herbivoría. En la evaluación de la mortalidad de los tallos se consideró el número de individuos que perdieron un tallo o dos tallos, y se agruparon en una sola categoría los que perdieron más de tres tallos; este procedimiento fue necesario dado el número tan bajo de registros de individuos que perdieron tres o más tallos, resultando en una tabla de contingencia de 4 x 3 (tratamientos y testigo vs individuos que perdieron uno o más tallos). Todos los análisis fueron realizados con el paquete estadístico SPSS v. 15.0 para Windows.

Cuadro 1. Número de plantas por sitio, categoría de tamaño y tratamiento que sobrevivieron al diseño experimental en *Chamaedorea quezalteca* en tres sitios de estudio en El Triunfo. Tamaño 1 = 1-3 tallos, Tamaño 2 = 4-6 tallos, Tamaño 3 = >7 tallos. Tratamiento 0 = testigo o control, Tratamiento 30 = con 30% de defoliación, Tratamiento 60 = con 60% de defoliación y Tratamiento 100 = con 100% de defoliación.

Sitio	Tamaño	Tratamiento de defoliación (%)				Subtotal
		Testigo	30	60	100	
El Triunfo	1	19	20	19	20	78
	2	18	20	20	20	78
	3	20	20	20	19	79
						Subtotal 235
Nueva Colombia	1	19	20	20	20	79
	2	20	20	20	20	80
	3	20	19	20	19	78
						Subtotal 237
Santa Catarina	1	10	10	10	9	39
	2	10	10	10	10	40
	3	10	10	10	10	40
						Subtotal 119
Total de casos						591

### 3. RESULTADOS

#### 3.1. Sitios de estudio y densidad de palmas

No se encontraron diferencias entre los sitios en su cobertura del dosel (ANOVA,  $F_{2,597} = 0.66$ ,  $P = 0.52$ ). El sitio con mayor densidad de individuos de *C. quezalteca* fue El Triunfo con 3,158 individuos por hectárea ( $\pm 842$  e.e.), seguido de Nueva Colombia con 2,400 ( $\pm 633.5$  e.e.) y Santa Catarina con 1,266 individuos ( $\pm 83$  e.e.). En todos los sitios se encontró una tendencia de las categorías de tamaños de *C. quezalteca* de tipo “J invertida”, lo cual hace referencia a la disminución en la frecuencia de individuos al aumentar el tamaño individual (Fig. 3).

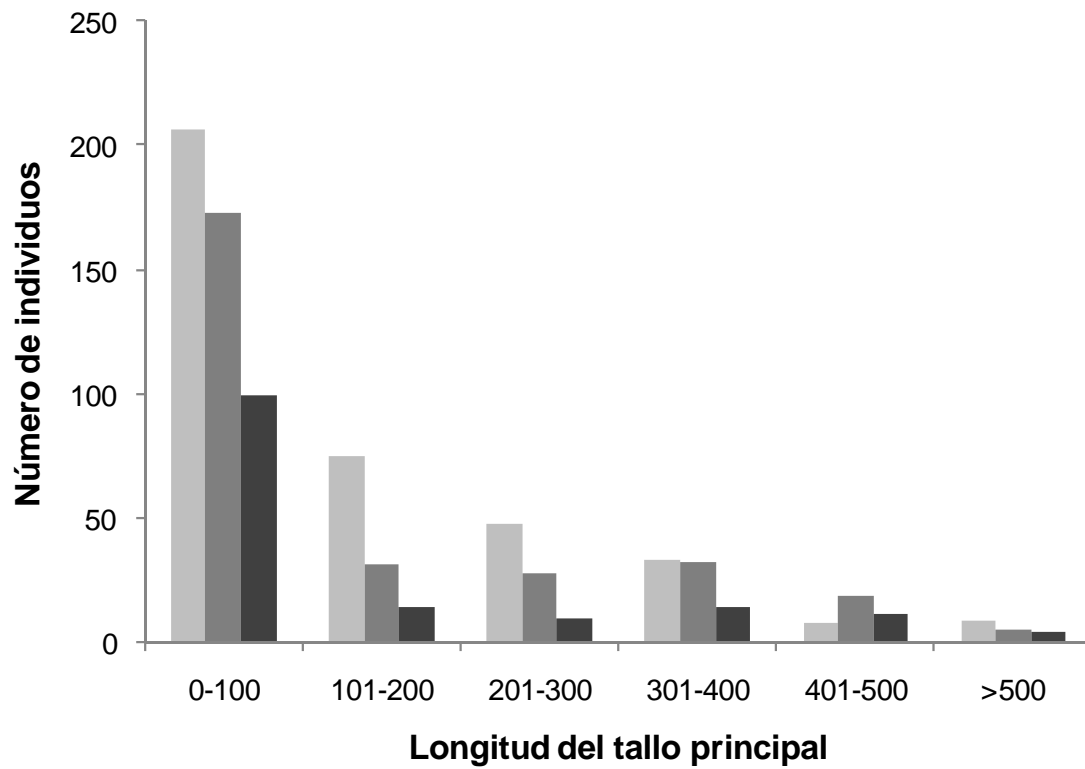


Figura 3. Distribución de las frecuencias de individuos de *Chamaedorea quezalteca* en tres sitios de estudio en la Reserva de la Biosfera El Triunfo, Chiapas, México. Las barras en gris claro corresponden a El Triunfo, las gris oscuro a Nueva Colombia y en negro a Santa Catarina.

### 3.2. Producción de hojas

La producción de hojas (respuesta compensatoria) en los tres tratamientos de defoliación aplicados fue mayor a la encontrada para el testigo. La producción de hojas covarió de manera significativa con la Cobertura del dosel ( $F_{1,554} = 4.54$ ,  $P = 0.034$ ). Se encontró que las interacciones Tamaño X Tratamiento de defoliación ( $F_{6,554} = 2.878$ ,  $P = 0.048$ ) y Tamaño X Sitio ( $F_{4,554} = 13.273$ ,  $P < 0.001$ ) fueron significativas, así como los efectos de los factores Tamaño ( $F_{2,554} = 71.093$ ,  $P < 0.001$ ) y Tratamiento ( $F_{3,554} = 30.472$ ,  $P < 0.001$ ) (Cuadro 2; Fig. 4). No resultaron significativos el factor Sitio ( $F_{2,554} = 0.756$ ,  $P = 0.190$ ) ni las interacciones Tratamiento de defoliación X Sitio ( $F_{6,554} = 0.189$ ,  $P = 0.974$ ) y Tamaño X Tratamiento de defoliación X Sitio ( $F_{12,554} = 0.802$ ,  $P = 0.648$ ). Las comparaciones *post hoc* (prueba de Tukey) con la variable hojas producidas indicaron diferencias entre todos los niveles del factor Tamaño ( $P < 0.001$ ) y en el Tratamiento entre los niveles testigo vs 60 ( $P < 0.001$ ), testigo vs 100 ( $P < 0.001$ ), 30 vs 60 ( $P < 0.020$ ) y 30 vs 100 ( $P < 0.008$ ). En las comparaciones apareadas utilizadas para detectar posibles diferencias entre las medias de los niveles de un factor dentro de otro factor (prueba de contraste de medias mediante la *t* de Student), considerando el factor Tratamiento dentro del factor Tamaño, sólo se encontraron diferencias entre los tratamientos y el testigo dentro de la clase de Tamaño 3 (>7 tallos): testigo y 60% ( $P = 0.003$ ), el testigo y 100% ( $P < 0.001$ ), y entre los tratamientos de 30 y 60% ( $P = 0.007$ ) y de 30 y 100% ( $P = 0.001$ ).

El número de hojas producidas por cada individuo se relacionó de manera positiva con el número de tallos ( $R^2 = 0.82$ ,  $P < 0.001$ ; Fig. 5). Para estimar el número de hojas producidas por tallo se dividió el número total de hojas producidas entre el número de tallos: el ANOVA con sólo los niveles de defoliación (Tratamiento) indicó diferencias entre ellos ( $F_{3,590} = 9.181$ ,  $P < 0.001$ ; Fig. 6); la prueba *post hoc* (prueba de Tukey) mostró diferencias entre el Testigo y 60% ( $P < 0.001$ ), el Testigo y 100% ( $P < 0.001$ ) y marginalmente entre el Testigo y 30% ( $P = 0.053$ ).



Cuadro 2. Modelo factorial mixto para evaluar los efectos de la defoliación experimental sobre la producción de hojas en individuos de diferente tamaño de *Chamaedorea quezalteca* al cabo de un año. Componentes: factor tamaño (fijo), factor tratamiento (fijo) y factor sitio (aleatorio), covariable Cobertura del Dosel.

Fuente	<i>g.l.</i>	<i>SC</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Cobertura del dosel	1	1.487	1.487	4.541	.034
Tamaño	2	467.860	233.930	71.093	.001
Tratamiento	3	6.802	2.027	30.472	.000
Sitio	2	18.039	9.019	2.756	.190
Tamaño x Tratamiento	6	4.606	0.768	2.878	.048
Tamaño x Sitio	4	13.951	3.488	13.273	.000
Tratamiento x Sitio	6	0.298	0.050	0.189	.974
Tamaño x Tratamiento x Sitio	12	3.153	0.263	0.802	.648
Total	554	181.430			

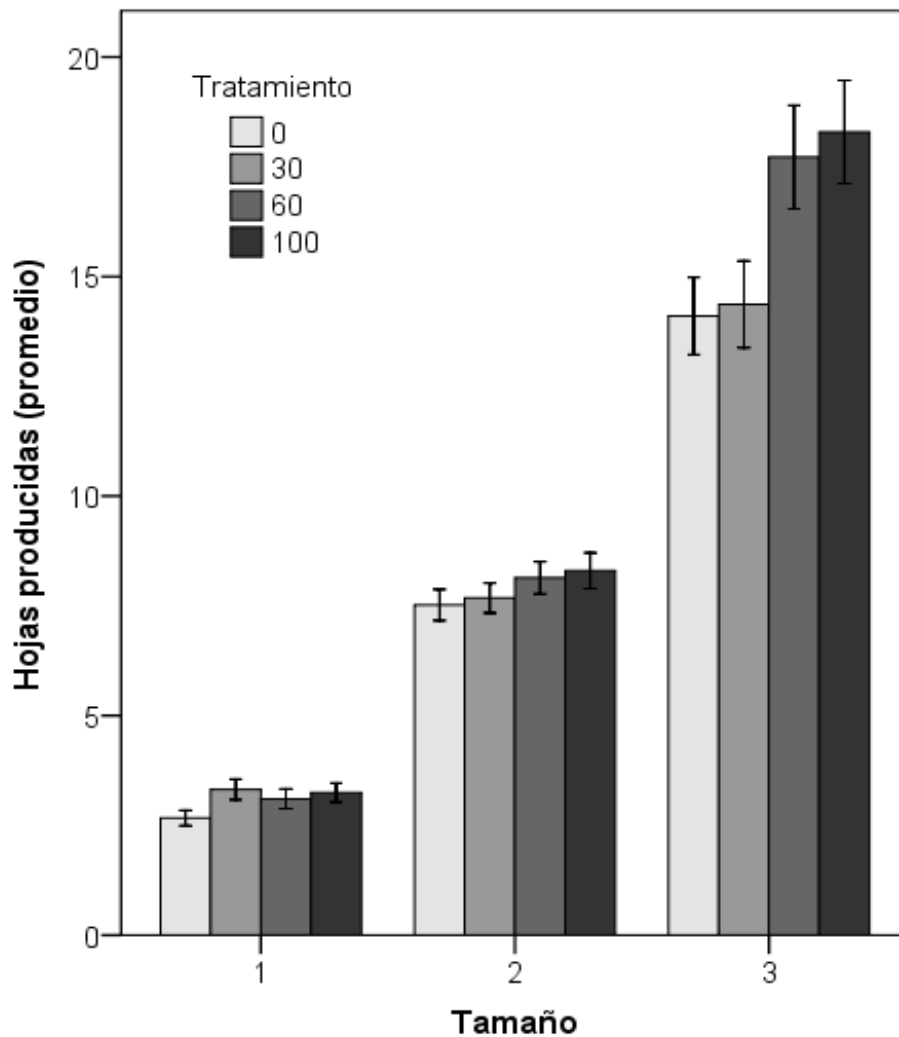


Figura 4. Promedio de la producción de hojas de plantas de *Chamaedorea quezalteca* de tres clases de tamaño bajo diferentes tratamientos de defoliación durante un periodo anual (julio de 2008 a julio de 2009). Tamaño 1 = 1-3 tallos, Tamaño 2 = 4-6 tallos, Tamaño 3 = >7 tallos. Tratamiento 0 = testigo o control, Tratamiento 30 = con 30% de defoliación, Tratamiento 60 = con 60% de defoliación y Tratamiento 100 = con 100% de defoliación. Las barras representan la media  $\pm$  1 error estándar.

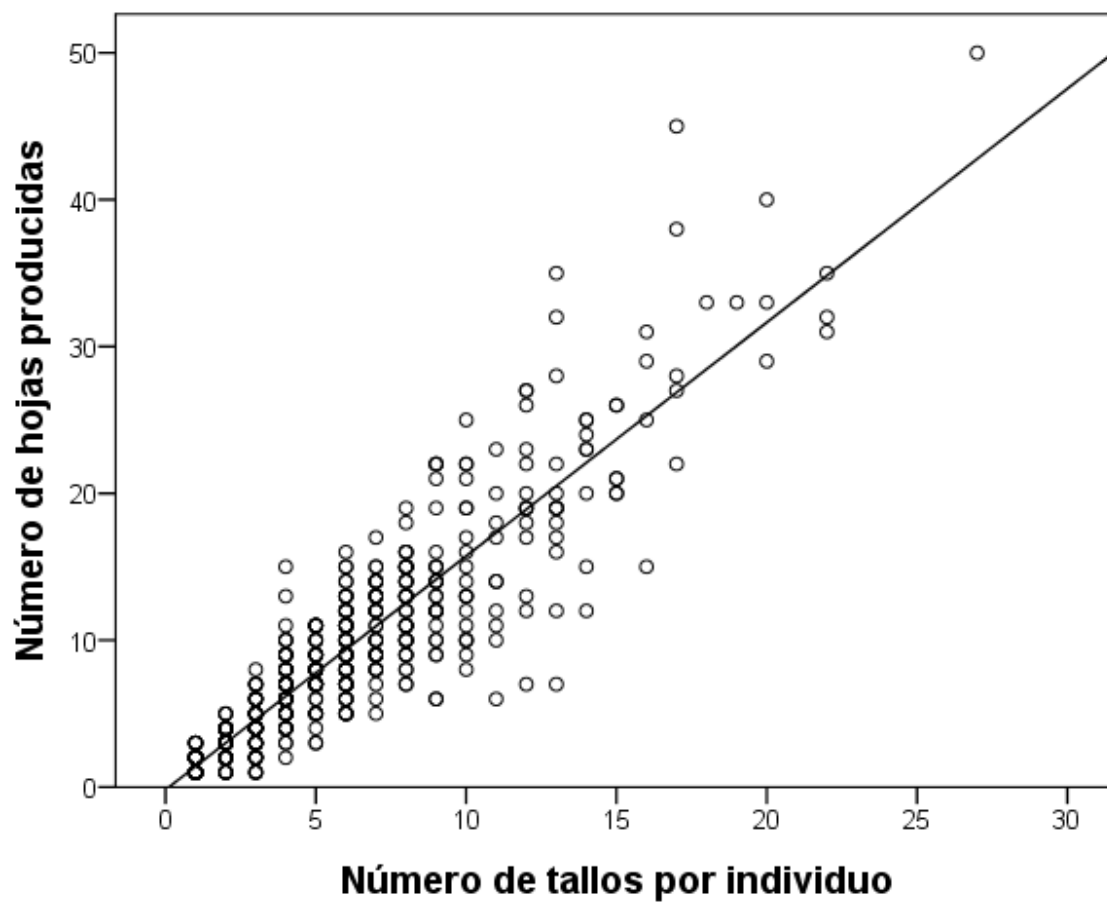


Figura 5. Regresión lineal entre el número de tallos de cada individuo y la producción de hojas ( $Y = 1.5913X - 0.1807$ ,  $R^2 = 0.818$ ,  $t = 51.51$ ,  $P > 0.001$ ).

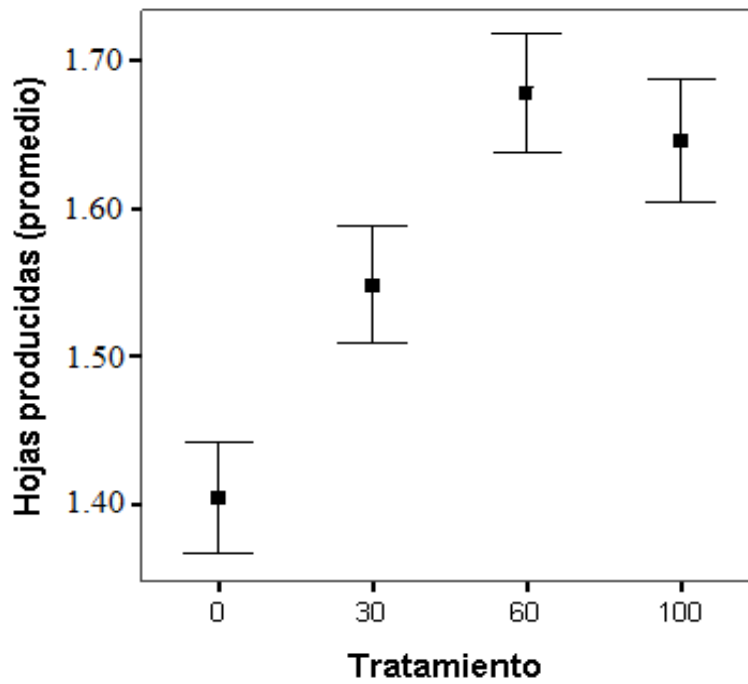


Figura 6. Producción de hojas por tallo en cada nivel de tratamiento (ANOVA:  $F_{3,590} = 9.181$ ,  $P < 0.001$ ). Las barras representan la media  $\pm$  1 error estándar.

### 3.3. Reproducción

De los 591 individuos de palmas que sobrevivieron al experimento de defoliación, sólo fue posible identificar el sexo en 147 individuos femeninos (24.9% del total de individuos) y 44 masculinos (7.4%); el resto de los individuos seleccionados no presentó estructuras reproductivas durante el periodo de estudio. En el inicio del experimento se encontraron 29 individuos con 45 inflorescencias (masculinas y femeninas) en los tres sitios de estudio. Al cabo de un año, el número de individuos con inflorescencias aumentó a 35, al igual que el número de inflorescencias (56). No se encontraron diferencias (prueba de McNemar:  $\chi^2 = 3.6$ , g.l. = 1,  $P = 0.11$ ) entre el número de inflorescencias totales producidas al inicio del experimento y al final del primer año del experimento (Cuadros 3 y 4).

De los 147 individuos femeninos observados al inicio del estudio (2008) se encontraron 43 individuos (7.16%) que produjeron un total de 77 infrutescencias; de éstos individuos que produjeron infrutescencias, solamente 10 repitieron la producción de frutos en el siguiente periodo anual representando 29% de la producción total de infrutescencias en el segundo periodo anual. Para el primer año, posterior a la cosecha (2009), se encontraron 55 individuos (9.16% del total de individuos seleccionados) que produjeron un total de 107 infrutescencias. No se encontraron diferencias (prueba de McNemar:  $\chi^2 = 2.32$ , g.l. = 1,  $P = 0.16$ ) entre la producción de infrutescencias entre los muestreos al inicio del experimento y al final del primer periodo anual (Cuadros 3 y 5).

No se encontraron diferencias en la producción promedio de frutos (Cuadro 6) entre el inicio del estudio (2008) y un año después (2009) (prueba de Wilcoxon:  $Z = 1672$ ,  $N = 86$ ,  $P < 0.39$ ), ni entre la producción promedio de frutos de los tratamientos y el testigo al cabo de un año de estudio (prueba de Kruskal-Wallis:  $\chi^2 = 3.82$ , g.l. = 3,  $P = 0.28$ ; Cuadro 6), ni entre los tamaños (prueba de prueba de Kruskal-Wallis:  $\chi^2 = 2.60$ , g.l. = 2,  $P = 0.27$ ; Cuadro 6)

Cuadro 3. Número de inflorescencias e infrutescencias encontradas al inicio del experimento y después de un periodo anual. ND = inflorescencias inmaduras a las que no fue posible asignar el sexo.

Sexo	Inicio		Un año	
	Núm. inflorescencias	Individuos	Núm. Infrutescencias	Individuos
Femenino	37	22	47	27
Masculino	6	5	6	5
ND	2	2	3	3
Total	45	29	56	35

Cuadro 4. Número de individuos que produjeron inflorescencias (masculinas y femeninas) al inicio del experimento y al primer año posterior a la cosecha (prueba de McNemar  $\chi^2 = 3.6$ , g.l. = 1,  $P = 0.06$ ,  $N = 591$ ).

Primer año \ Censo Inicial	Individuos que produjeron	Individuos que no produjeron
Individuos que produjeron	27	8
Individuos que no produjeron	2	554

Cuadro 5. Ocurrencia de individuos que produjeron infrutescencias en el periodo inicial del experimento y el primer año posterior a la cosecha (prueba de McNemar  $\chi^2 = 2.32$ , g.l. = 1,  $P = 0.128$ ,  $N = 547$ ).

Primer año \ Censo Inicial	Individuos que produjeron	Individuos que no produjeron
Individuos que produjeron	12	43
Individuos que no produjeron	30	462



Cuadro 6. Números mínimos y máximos, promedios y error estándar (e.e.) para los promedios de frutos x infrutescencia encontradas por año (2008 - 2009) y por factor Tratamiento (Testigo, 30, 60 y 100) y Tamaño (1, 2, 3) posterior al año de cosecha.

Año	<i>N</i>	Mínimo	Máximo	Media	e.e.
2008	77	9	236	53.58	4.35
2009	107	2	190	43.13	3.64
Testigo	24	6	112	44.83	6.85
30%	22	2	190	60.18	11.09
60%	41	4	140	37.32	5.07
100%	20	4	108	35.25	6.49
Tamaño 1	9	14	108	52.56	10.44
Tamaño 2	33	2	112	36.06	5.04
Tamaño 3	65	5	190	45.72	5.20

### 3.4. Mortalidad

De entre todos los individuos seleccionados para el estudio 8 murieron: 4 de la clase del Tamaño 1, 2 del Tamaño 2 y 2 del Tamaño 3. Por tratamiento de defoliación murieron 4 del Testigo, 1 de 30%, 2 de 60% y 1 de 100%. Sobrevivieron a la defoliación al cabo de un año 98.7% de los individuos. No se encontraron diferencias (prueba de  $G^2 = 2.81$ , g.l. = 3,  $P = 0.42$ ) en la mortalidad de palmas entre los tratamientos de defoliación y el testigo. Se encontró que del total de individuos seleccionados, 20% ( $N = 120$ ) perdieron uno o más tallos (1-7 tallos), aunque la mayor proporción de los individuos sólo perdió un tallo (Fig. 8). No se encontraron diferencias (prueba de  $G^2 = 4.44$ , g.l. = 6,  $P = 0.62$ ) en la frecuencia de individuos que perdieron tallos con respecto a los tratamientos aplicados (Cuadro 7).

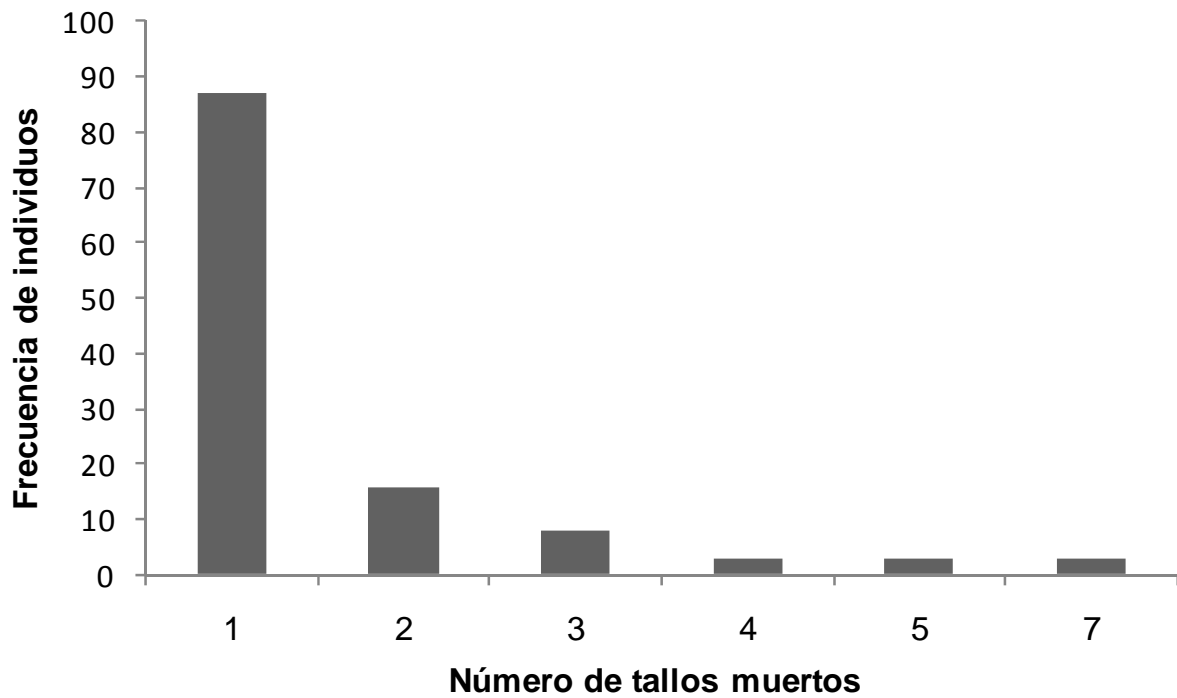


Figura 8. Frecuencia de individuos que perdieron uno o más tallos ( $N = 120$ ) durante el experimento de defoliación de *Chamaedorea quezalteca* en el Triunfo al final del primer periodo anual; 480 individuos seleccionados no perdieron ni un solo tallo.

Cuadro 7. Frecuencia de individuos que perdieron tallos durante el experimento de defoliación de *Chamaedorea quezalteca* en El Triunfo al final del primer periodo anual.

Tratamiento	Número de individuos que perdieron tallos		
	1 tallo	2 tallos	>3 tallos
Testigo	17	3	4
30%	28	3	2
60%	18	4	4
100%	24	6	7

## 4. DISCUSION

### 4.1. Sitios de estudio y densidad de palmas

En el presente estudio cada individuo se consideró como una unidad experimental independiente; de los 600 individuos marcados al inicio del experimento, sólo se consideraron los 591 que sobrevivieron al final del primer periodo anual para los análisis de defoliación. Aunque se puso cuidado en que las condiciones ambientales entre cada sitio fueran lo más similares posible se incluyó una gama de condiciones ambientales propias de un ecosistema tan complejo como el bosque mesofilo de montaña. Se considera que al incluir cada individuo como una unidad independiente y tres sitios de estudio dentro de El Triunfo se está abarcando adecuadamente la variación poblacional de *Chamaedorea quezalteca*.

Las tendencias encontradas en la estructura de tamaños por longitud del tallo más grande de *C. quezalteca* en los tres sitios de estudio se asemeja a la denominada de tipo "J invertida" o de tipo I por Bongers et al. (1988). Este tipo de estructura en plantas se caracteriza por la mayor frecuencia de individuos en estadios iniciales y una disminución en la frecuencia con el aumento del tamaño. Se considera que son poblaciones estables dado que se están llevando a cabo procesos normales de reproducción y reclutamiento de la población (Bongers et al., 1988; Martínez-Ramos y Álvarez-Buylla, 1995; Bonesso-Sampaio, 2008). Aunque no se tiene información sobre los aprovechamientos de hojas que fueron realizados en la década de 1970 para los sitios El Triunfo y Nueva Colombia (por ejemplo, los años que fueron cosechados y su intensidad), las densidades estimadas y el tipo de estructura por tamaños obtenidos para cada sitio señalan las condiciones estables actuales de las poblaciones en ambos sitios. Aunque es posible que ese periodo de cosecha haya tenido algún efecto negativo sobre los atributos demográficos (como la supervivencia, la producción de flores o frutos, entre otros), a 30 años del aprovechamiento se puede mencionar que éstas se han recuperado. La densidad y estructura de clases por tamaños para el sitio Santa Catarina puede estar definido por condiciones ambientales más difíciles, como pendientes más abruptas y presencia de mayor pedregosidad.

## 4.2. Producción foliar

Las respuestas en la producción de hojas aumentó de acuerdo con la intensidad de los tratamientos (cosecha) realizados en *Chamaedorea quezalteca*. Este proceso de compensación tiene que ver con la reparación inmediata de la planta respecto a la biomasa perdida, lo cual significa una menor captación de carbono derivado de la reducción de tejido foliar que lleva a cabo esta acción. De acuerdo con Lambers et al. (2008) las respuestas de las plantas se dan en dos aspectos: el primero implica una producción rápida de tejido foliar, y el segundo implica un incremento en la tasa fotosintética del resto de las hojas a través de varios mecanismos. Otro aspecto importante tiene que ver con la movilización de las reservas almacenadas (carbohidratos) para apoyar el proceso compensatorio; los carbohidratos se almacenan y son traslocados desde los tejidos de los tallos, en la base de ellos o en las raíces (Chazdon, 1991). La producción foliar se incrementó en aquellos individuos sometidos a tasas más fuertes de defoliación, probablemente por un mayor movimiento de las reservas almacenadas y una estimulación mayor de los procesos fotosintéticos que permitió recuperar la biomasa perdida e iniciar así un proceso de recuperación hacia el daño ocasionado. La compensación foliar y el incremento de acuerdo a los niveles de cosecha observado en este trabajo es congruente con otros estudios experimentales de defoliación en plantas, particularmente aquellos realizados con palmas, en los cuales un incremento en la cosecha intensifica la respuesta compensatoria en producción foliar (Oyama y Mendoza, 1990; Anten y Ackerly, 2001; Endress et al., 2004; Valverde et al., 2006).

Al comparar la capacidad de producción foliar por tallo, las tendencias indican algo diferente respecto de la productividad media por individuo: los tallos de los individuos del tratamiento de 60% de remoción de hojas son los que más hojas produjeron aunque no difieren significativamente de los que fueron completamente defoliados. Esta respuesta es congruente con el hecho de que a mayor intensidad de cosecha la respuesta compensatoria se incrementa. El tratamiento de 60% de remoción de hojas tuvo un mayor incremento en dicha productividad debido a que al dejar algunas hojas en pie como biomasa es posible continuar la actividad fotosintética y

apoyar el proceso de producción compensatoria de hojas. Considerando la productividad foliar a nivel de tallo, la respuesta inmediata de *C. quezalteca* en producción foliar es diferente al encontrado para otras especies de palmas. La fenología foliar en *C. quezalteca* implica la producción de una a dos hojas (raramente tres) por tallo en un periodo anual; los promedios encontrados en este trabajo son de 1.4 a 1.7 hojas por tallo. Estos datos son parecidos pero inferiores a los encontrados en plantas unitarias como *Chamaedorea radicalis* (Endress et al, 2004) y comparativamente menores a los encontrados en *C. bartlingiana* (Ataroff y Schwarzkopf, 1992), *C. elegans* (Valverde et al., 2006) y *Phytelephas seemannii* (Bernal, 1998). Considerando su hábito cespitoso, la producción foliar de *C. quezalteca* es menor a la de *Geonoma congesta* (Chazdon, 1991).

Los resultados obtenidos deben ser considerados con cautela ya que sólo implican una primera temporada anual de respuesta después de la defoliación experimental y es necesario incrementar el tiempo de observación. La respuesta compensatoria en algunos estudios es señalada como una producción foliar a la alza en el primer año (Chazdon, 1991; Endress et al., 2004a; McKean, 2003). En estudios que han sido realizados durante varios años esta respuesta compensatoria disminuye al incrementar el tiempo y la frecuencia de remoción de hojas (Martínez-Ramos et al., 2009), y en algunos casos se han encontrado máximos en la producción de hojas en tratamientos intermedios (McKean, 2003).

Por otra parte, el observar niveles de producción de hojas semejantes entre los tratamientos de defoliación de 60 y 100% de remoción de hojas no necesariamente implica proponer cualquiera de estos niveles de aprovechamiento en los sistemas de manejo para *C. quezalteca*. La calidad de una hoja de palma para fines ornamentales tiene que ver con el tamaño y la madurez de la hoja; las hojas viejas no tienen el mismo aspecto estético que el de una más reciente y es común que la cosecha se dirija hacia las hojas más recientes o menos viejas, lo cual implica una a dos hojas por tallo (similar a los tratamientos 30 y 60% de remoción). Por el momento, no es posible considerar uno u otro nivel de cosecha hasta no tener mayor evidencia del efecto de la cosecha en un lapso mayor. Algunos estudios en palmas (Endress et al., 2004a ; Valverde et al., 2006) proponen sistemas de cosecha mínimos para no tener efectos negativos a largo

plazo en las poblaciones, principalmente por haberse encontrado que la cosecha tiene un efecto negativo en aspectos reproductivos (producción de inflorescencias, infrutescencias y semillas).

Respecto a la única covariable que resultó significativa en el modelo factorial, la cobertura del dosel, ésta es importante ya que hace referencia a la cantidad de luz que pueda penetrar al sotobosque. La luz es considerada como uno de los factores ambientales que más influyen en el crecimiento de las plantas; su utilización en la fotosíntesis es el principal componente en los procesos de regeneración de las especies de plantas (Chazdon et al., 1996). Un incremento en la disponibilidad de luz puede contribuir a mitigar el efecto de la defoliación, coadyuvando al incremento de la tasa fotosintética y el crecimiento por unidad de área foliar (Anten y Ackerly, 2001). La disponibilidad de luz también se asocia al fenómeno denominado por Retuerto et al. (2003) como “fotosíntesis compensatoria”, el cual hace referencia a un proceso homeostático de las plantas como respuesta a la defoliación o a cualquier otra situación de estrés (por ejemplo, la herbivoría). Los individuos de palmas que se encontraron en áreas de mayor apertura del dosel pudieron haber tenido una mayor eficiencia en el proceso de recuperación de hojas respecto a los individuos con menor apertura del dosel; la consideración de la cobertura del dosel como una covariable contribuyó a controlar el error experimental ocasionado por esta variable, permitiendo la evaluación de las respuestas como si todas las plantas del experimento se hubieran ubicado en condiciones similares de cobertura.

Finalmente, otro tipo de consideraciones en las respuestas de las plantas a la defoliación son: (a) factores ambientales que pueden variar año con año; un ejemplo pueden ser las variaciones en las condiciones de lluvia y sequía definidas por fenómenos climáticos como El Niño (ver Martínez-Ramos et al., 2009) y La Niña; y (b) procesos de naturaleza homeostática, los cuales determinan o guían a la compensación del daño y al incremento de la resistencia (Retuerto et al., 2003). Ambos elementos pueden ser de interés, debido a que las respuestas en un momento de defoliación seguido de un periodo de recuperación estarán sujetas a fenómenos que no siempre pueden ser controlados y que pueden variar en una escala temporal amplia.



### 4.3. Mortalidad

El número de individuos muertos de *Chamaedorea quezalteca* durante el año que duró este estudio representó apenas 1.3% del total de individuos seleccionados. La mortalidad de los individuos no está significativamente relacionada con los tratamientos de defoliación aplicados y no fue diferente entre cada uno de los tamaños designados. Esto señala que las plantas de *C. quezalteca* poseen resistencia a los diferentes niveles de cosecha; la mitad de los casos de mortalidad en este estudio se encontraron en el tratamiento Testigo. Patrones de mortalidad similares se encontraron en otras palmas en las cuales la defoliación no afectó la supervivencia (Mendoza et al., 1987; Chazdon, 1991; Zuidema et al., 2007; Bonesso-Sampaio, 2008). La mortalidad de tallos encontrada en *C. quezalteca* está más asociada a eventos o fenómenos externos que a la defoliación realizada. En 62 casos de muerte de tallos no fue posible esclarecer de manera clara los motivos de mortalidad. Sin embargo, en los casos más recientes de tallos muertos aún se encontraron evidencias de las causas: 18 tallos fueron aplastados por la caída de árboles o ramas gruesas, en 13 tallos se encontró evidencia reciente de herbivoría (el tallo estaba dañado, posiblemente por tapir, jabalí o tuzas, 14 tallos más presentaban evidencia de infección por algún tipo de patógeno (las partes dañadas estaban huecas, podridas y de color negro), principalmente en la base de las hojas.

La supervivencia y mortalidad de tallos en *C. quezalteca* están más relacionados con eventos naturales como la caída de ramas o árboles, la herbivoría, o el daño de mamíferos grandes o infecciones. Estas mismas circunstancias se han encontrado en algunos estudios como causas de mortalidad en palmas (Oyama, 1987; Chazdon, 1991, 1992; Luna, 1999; Flores y Ashton, 2000; Tanner, 2001). En cambio, en otros estudios se han encontrado efectos negativos de la defoliación sobre la supervivencia, principalmente en los tratamientos de defoliación más intensos y con defoliación periódica (Endress et al., 2004b; Martínez-Ramos et al., 2009). La característica cespitosa de *C. quezalteca* parece ser un atributo biológico que confiere resistencia a las plantas ante eventos naturales de perturbación o a los provocados por daños físicos como la defoliación.

Por otro lado, al ser individuos de hábito colonial y de acuerdo al número de tallos, las palmas de *C. quezalteca* cubren una mayor área del suelo en comparación con otras palmas. Esto aumenta su área de exposición y con ello las probabilidades de ser dañadas, ya sea por la caída de ramas y (o) árboles (Tanner, 2001) o bien por el paso de animales grandes y herbivoría. Piqueras (1999) menciona que factores relacionados con la herbivoría no afectan de manera importante la supervivencia o el crecimiento de plantas coloniales; la intensidad del daño puede no ser significativa o no tener un efecto detectable cuando la supervivencia se incrementa positivamente con la talla, permitiendo que la planta sea más resistente ante perturbaciones externas, como la herbivoría.

En general, los procesos descritos anteriormente parecen ser frecuentes en la dinámica de supervivencia y mortalidad de tallos de *C. quezalteca*, ya que uno de cada cinco individuos perdió uno o más tallos en este experimento y las causas no estuvieron relacionadas directamente con los tratamientos de cosecha aplicados. De acuerdo con Lembicz (1998) la frecuencia en la mortalidad de tallos es constante y se incrementa con el paso del tiempo; esto está relacionado con la ocurrencia de eventos entre las estaciones, con el tipo de hábitat y con el hábito y tamaño de cada individuo.

#### **4.4. Aspectos reproductivos**

La remoción de hojas en individuos de *Chamaedorea quezalteca* no tuvo un efecto significativo al cabo de un primer periodo anual de cosecha sobre la producción de inflorescencias, infrutescencias y frutos. Esto debe ser considerado con cautela dado que se trata de sólo un año de observaciones. Se han encontrado consecuencias negativas en la producción de estructuras reproductivas en estudios de cosecha evaluados en dos o más años después de la defoliación para algunas especies de palmas (Mendoza et al., 1987; Zuidema et al., 2007; Martínez-Ramos et al., 2009). Las consecuencias de la defoliación en palmas coloniales sobre aspectos reproductivos no han sido evidentes en palmas como *Geonoma congesta* (Chazdon, 1991), pero si han afectado fuertemente en otras como *G. deversa* (Zuidema et al., 2007). Martínez-Ramos et al. (2009) menciona que las palmas sujetas a eventos únicos de defoliación

frecuentemente no presentan efectos negativos sobre aspectos reproductivos o éstos son pequeños en comparación con las plantas sujetas a defoliaciones repetidas. La fenología reproductiva de *C. quezalteca* implica periodos anuales de producción de flores y frutos, por lo que se puede decir que la exposición a un periodo anual de defoliación no tuvo consecuencias notorias; lo ideal será evaluar al cabo de un segundo periodo anual y aún otros más posterior a éste para conseguir una evaluación de los efectos en el mediano y largo plazos.

## 5. CONCLUSIONES

Las respuestas compensatorias de producción foliar en *Chamaedorea quezalteca* se incrementaron positivamente con los niveles de cosecha. La producción de hojas está relacionada positivamente con el incremento en el número de tallos de cada individuo. Al cabo de un año, los tratamientos aplicados no tuvieron un efecto significativo sobre la producción de estructuras reproductivas (inflorescencias, infrutescencias y frutos) ni sobre la supervivencia y mortalidad de tallos. La mortalidad de individuos de *C. quezalteca* se encontró más relacionada con factores tales como la caída de árboles, la herbivoría por fauna nativa o infecciones por patógenos que con los tratamientos de defoliación. Es necesario continuar las observaciones por un periodo de al menos dos años para obtener mayores evidencias de los posibles daños en aspectos reproductivos y sobre la supervivencia y determinar de manera más definitiva las tendencias en la producción de hojas. Igualmente, es conveniente incorporar nuevos elementos para distinguir entre las respuestas a nivel individual; por ejemplo, evaluar las respuestas diferenciales entre sexos, explorar posibles efectos negativos sobre la calidad de las hojas (a menudo relacionado con el tamaño) y sobre el reclutamiento asexual antes de poder emitir recomendaciones para un aprovechamiento sustentable de este recurso forestal no maderable.

## 6. LITERATURA CITADA

- Anten N.P.R. y Ackerly D.D. 2001a. Canopy-level photosynthetic compensation after defoliation in a tropical understorey palm. *Functional Ecology* 15 (2): 252-262.
- Anten N.P.R. y Ackerly D.D. 2001b. A new method of growth analysis for plants that experience periodic losses of leaf mass. *Functional Ecology* 15 (6): 804-811.
- Anten N.P.R., Martínez-Ramos M. y Ackerly D.D. 2003. Defoliation and growth in an understory palm: quantifying the contributions of compensatory responses. *Ecology* 84 (11): 2905-2918.
- Arreola-Muñoz A., Cuevas-García G., Becerril-Macal R., Noble-Camargo L. y Altamirano M.A. 2004. El medio físico y geográfico de la Reserva de la Biosfera El Triunfo, Chiapas. En: Pérez-Farrera M. A., Martínez-Meléndez N. y Hernández A. (Eds.). *El Triunfo, tras una década de conservación*. UNICACH, Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México, p 117-139.
- Arreola-Muñoz A. 2004. Marginación y cambio de uso del suelo en la Reserva de la Biosfera El Triunfo, Chiapas. En: Pérez-Farrera M. A., Martínez-Meléndez N. y Hernández A. (Eds.). *El Triunfo, tras una década de conservación*. UNICACH, Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México, p 265-295
- Bridgewater S., Pickles P., Garwood N., Penn M., Bateman R., Porter H., Wicks N. y Bol N. 2006. *Chamaedorea* (Xaté) in the Greater Maya mountains and the Chiquibul Forest Reserve, Belize: An economic assessment of a non-timber forest product. *Economic Botany* 60 (3): 265-283
- Bennett L. y Adams M. 2004. Assessment of ecological effects due to forest harvesting: approaches and statistical issues. *Journal of Applied Ecology* 41: 585-598
- Berry E. y Gorchov D. 2006. Female fecundity is dependent on substrate, rather than male abundance, in the wind-pollinated, dioecious understory palm *Chamaedorea radicalis*. *Biotropica* 39 (2): 186-194
- Bonesso-Sampaio M., Belloni-Schmidt I. y Benedetti-Figueiredo I. 2008. Harvesting effects and population ecology of the Buriti Palm (*Mauritia flexuosa* L. f., Arecaceae) in the Jalapão Region, Central Brazil. *Economic Botany* 62(2): 171–181.

- Bongers F., Pompa J., Meave J. y Carabias J. 1988. Structure and floristic composition of the lowland rain forest of Los Tuxtlas, México. *Vegetatio* 74: 55-80
- Breedlove D.E. 1981. Introduction to the flora of Chiapas, part1. California Academy of Sciences, San Francisco, U.S.A
- Challenger A. 1998. Utilización y Conservación de los Ecosistemas Terrestres de México: Pasado, Presente y Futuro. CONABIO-UNAM-SIERRA MADRE, A.C. México.
- Chazdon R.L. 1985. Leaf display, canopy structure and light interception of two understory palm species. *American Journal of Botany* 72: 1493-1502.
- Chazdon R.L. 1991. Effects of leaf and ramet removal on growth and reproduction of *Geonoma congesta*, a clonal understory palm. *The Journal of Ecology* 79 (4): 1137-1146
- Chazdon R.L. 1992. Patterns of growth and reproduction of *Geonoma congesta*, a clustered understory palm. *Biotropica* 24: 43-51
- Chazdon R.L., Pearcy R.W., Lee D.W. y Fetcher N. 1996. Photosynthetic responses of tropical forest plants to contrasting light environments. En: Mulkey S.S., Chazdon R.L. y Smith A.P. (Eds.). *Tropical forest plant ecophysiology*. Chapman & Hall Press. New York, EUA.
- Comisión para la Cooperación Ambiental (CCA) de América del Norte. 2002. En busca de un mercado de América del Norte para la palma sustentable. Disponible en <http://www.cec.org/files> (Revisado en Agosto, 2009).
- Crawley M.J. 1983. *Herbivory*. Blackwell Scientific Publications. Oxford.
- Current D. y Wisley D. 2001. The market for the *Chamaedorea* palms in North America and Europe: Opportunities for sustainable management and green marketing of the resources with improved benefits for local communities. Technical Report for The North American Environmental Cooperation.
- Diario Oficial de la Federación. 2002. Norma Oficial Mexicana. Nom-Ecol-2001. Para la protección ambiental – Especies de flora y fauna silvestre de México – Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio – Lista de especies en riesgo. México.
- Endress B., Gorchoff D.L., Peterson M. y Padrón-Serrano E. 2004a. Harvest of the

- palm *Chamaedorea radicalis*, its effects on leaf production, and implications for sustainable management. *Conservation Biology* 18: 822-830.
- Endress B.A., Gorchoy D.L. y Noble R.B. 2004b. Non-timber forest product extraction: effects of harvest and browsing on an understory palm. *Ecological applications* 14 (4): 1139-1153.
- González-Espinosa M. y N. Ramírez-Marcial. Comunidades vegetales terrestres de Chiapas. En: Estado actual del conocimiento sobre la diversidad biológica en Chiapas. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), México, D.F., México. En prensa.
- Flores C.F. y Ashton P.M. 2000. Harvesting impact and economic value of *Geonoma deversa*, *Arecaceae*, an understory palm used for roof thatching in the Peruvian Amazon. *54* (3): 267-277
- Freckleton R.P., Silva-Matos D.M., Bovi M. L. A. y Watkinson A. R. 2003. Predicting the impacts of harvesting using structured population models: the importance of density-dependence and timing of harvest for a tropical palm tree. *Journal of Applied Ecology* 40: 846-858
- García E. 2004. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. México, Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geografía. 91pp.
- Gómez-Pompa A., Vázquez-Yáñez C. y Guevara S. 1972. The tropical rain forest: a non renewable resource. *Science* 177: 762-765
- González-Pacheco C. 1984. Un recurso natural en poder de las transnacionales: la palma camedor. Documento interno. Instituto de Investigaciones Económicas. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Hartshorn G. 1995. Ecological basis for sustainable development in tropical forests. *Annual Review Ecological Systems* 26:155-75
- Henderson A., Galeano G. y Bernal R. 1995. Field guide to the palms of the Americas. Princeton University, Nueva Jersey.
- Hiremath A.J. 2004. The ecological consequences of managing forest for non-timber products. *Conservation & Society* 2: 212-216.
- Hodel D. R. 1992. *Chamaedorea* Palms. The species and their cultivation. University of California. Allen Press, Lawrence, Kansas. 306 p.

- Holm J.A., Miller C.J. y Cropper Jr., W. P. 2008. Population dynamics of the dioecious Amazonian palm *Mauritia flexuosa*: simulation analysis of sustainable harvesting. *Biotropica* 40 (5): 550–558
- Järemo J. y Palmqvist E. 2001. Plant compensatory growth: a conquering strategy in plant-herbivore interactions?. *Evolutionary Ecology* 15: 91-102
- Jameson D.A. 1963. Response of individual plants to harvesting. *Botanical Review* 29: 532-594.
- Johnson D. 1996. Palms. Their conservation and sustained utilization. Press 70, Salisbury, UK. 116 p.
- de Kroon H. y van Groenendael J. 1997. The ecology and evolution of clonal plants. Backhuys publishers. Holanda.
- Lambers H., Stuart F. y Pons T.L. 2008. Plant Physiological Ecology. Springer. Second edition. UK. 604 pp.
- Lembicz M. 1998. Pattern of life history for clonal plants. En Falinska (Ed). Plant population biology and vegetation processes. W. Szafer Institute of Botany. Polonia. Pags. 65-74
- Luna-Reyes R. 1999. Demografía y genética poblacional de *Chamaedorea elatior* en la selva de Los Tuxtlas, Veracruz. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma de México.
- Mabberley D.J. 2008. The plant-book: a portable dictionary of the vascular plants. Third edition. Cambridge University Press.
- Mandujano-Sánchez M.C. 2007. La clonalidad y sus efectos en la Biología de las Poblaciones. En Eguiarte L.E., Sousa V. y Aguirre X. (Comp). Ecología Molecular. SEMARNAT. Pags. 217-252.
- Martínez-Ramos M. y Álvarez-Buylla E. 1995. Ecología de poblaciones en plantas en una selva húmeda de México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 56: 121-153
- Martínez-Ramos M. y Oyama K. 1998. Investigaciones sobre recursos no maderables de México: biología evolutiva y conservación de plantas del género *Chamaedorea*. Informe Final. Conabio, México, D.F., 146 p.

- Martínez-Ramos M., Anten N.P.R. y Ackerly D.D. 2009. Defoliation and ENSO effects on vital rates of an understorey tropical rain forest palm. *Journal of Ecology* 97(5): 1050-1061
- McKean S.G. 2003. Toward sustainable use of palm leaves by a rural community in Kwazulu-Natal, South Africa. *Economic Botany* 57 (1): 65-72
- McPherson G. y DeStepano S. 2003. Applied ecology and natural resource management. Cambridge University Press. USA.
- Mendoza-Ochoa A., Piñero D. y Sarukhán J. 1987. Effects of experimental defoliation on growth, reproduction and survival of *Astrocaryum mexicanum*. *Journal of Ecology* 75: 545-554
- Mullerried F.K. 1957. La geología de Chiapas. Gobierno del Estado de Chiapas, Chiapas, México. 180 p.
- Nakazono E., Bruna E. y Mesquita R. 2004. Experimental harvesting of the non-timber forest product *Ischonosiphon polyphyllus* in Central Amazonia. *Forest Ecology and Management* 190: 219-225.
- Oyama K. 1984. Biología comparativa entre individuos masculinos y femeninos de *Chamaedorea tepejilote* (Palmae). Tesis Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM, México, D.F.
- Oyama K. 1987. Demografía y dinámica poblacional de *Chamaedorea tepejilote* Liebm. (Palmae) en la Selva de los Tuxtlas, Veracruz. (México). Tesis Maestría. Facultad de Ciencias, UNAM, México, D.F. 222 p.
- Oyama K. 1990. Variation in growth and reproduction in the neotropical palm *Chamaedorea tepejilote*. *Journal of Ecology* 78: 648-663.
- Oyama K. 1992. Conservation and exploitation of tropical resources: the case of *Chamaedorea* palm. *Evolutionary Trends in Plants* 6: 17-20.
- Oyama K. y Mendoza-Ochoa A. 1990. Effects of defoliation on growth, reproduction, and survival of a neotropical dioecious palm *Chamaedorea tepejilote*. *Biotropica* 22: 119-123.
- Pérez-Farrera M.A., de La Cruz-Rodríguez J. y Hernández-Jonapá R. 2004. Las palmas de la Sierra Madre de Chiapas. En: Pérez-Farrera M.A., Martínez-Meléndez N. y



- Hernández A. (Eds.), El Triunfo, tras una década de conservación. UNICACH, Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México, p 117-139.
- Pinard M. 1993. Impacts of stem harvesting on populations of *Iriartea deltoidea* (Palmae) in an extractive reserve in Acre, Brazil. *Biotropica* 25: 2-14
- Piqueras J. 1999. Herbivory and ramet performance in the clonal herb *Trientalis europaea* L. *Journal of Ecology* 87: 450-460
- Quero H.J. 1989. Flora genérica de Arecáceas de México. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma de México. 120 pp.
- Quero H.J. 1994. Las palmas de México: presente y futuro. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 55: 123-127.
- Ricklefs R.E. 1990. *Ecology*. 3ª ed. Freeman and Company. EUA. 898 p.
- Retuerto R., Rodríguez-Roiloa S., Fernández-Lema B. y Obeso J.R., 2003. Respuestas compensatorias de plantas en situaciones de estrés. *Ecosistemas* 2003/1 (URL: <http://www.aeet.org/ecosistemas/031/investigacion4.htm>)
- Ruíz-R. N., Ward D. y Saltz D. 2008. Leaf compensatory growth as a tolerance strategy to resist herbivory in *Pancratium sickenbergeri*. *Plant Ecology* 198: 19-26
- Rzedowski J. 1978. *Vegetación de México*. 1ª Ed. Limusa. México. 432 p.
- Saldivia G.T. y Cherbonnier. 1982. De la recolección silvestre al cultivo de la palma comedor, perspectivas de aprovechamiento. *Alternativas para el uso del suelo en áreas forestales del trópico húmedo*. Publicación Especial No. 26. INIF. 49-73
- Sarukhán J., Piñero D. y Martínez-Ramos M. 1985. Plant demography: a community-level interpretation. En: Harper J.L. (Ed). *Studies on plant demography*. Academic Press Inc. Florida, EUA, p. 17-31.
- Schroth G., Laderach P., Dempewolf J., Philpott S., Hagggar J., Eakin H., Castillejos T., García-Moreno J., Soto-Pinto L., Hernández R., Eitzinger A. y Ramírez-Villegas J. 2009. Towards a climate change adaptation strategy for coffee communities and ecosystems in the Sierra Madre de Chiapas, México. *Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change* 14: 605-625
- SEMARNAP. 1998. Programa de manejo de la reserva de la biosfera El Triunfo. 1ª Ed. México.

- SEMARNAP-CONABIO. 1995. Reservas de la biosfera y otras áreas naturales protegidas de México. 1ª ed. México. 159 p.
- Siebert S.F. 2000. Abundance and growth of *Desmoncus orthacanthos* Mart. (Palmae) in response to light and ramet harvesting in five forest sites in Belize. *Forest Ecology and Management* 137:83-90
- Siegel S. 1956. *Nonparametric Statistics for the behavioral sciences*. McGraw-Hill. U.S.A. 312 pp.
- Sokal R.R. y Rohlf F.J. 1969. *Biometry*. W.H. Freeman and Company. New York, U.S.A
- Strauss S.Y. y Agrawal A.A. 1999. The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory. *Trends in Ecology & Evolution* 14:179-185.
- Tanner J.E. 2001. The influence of clonality on demography: patterns in expected longevity and survivorship. *Ecology* 82 (7): 1971-1981
- Ticktin T. y Johns T. 2002. Chinanteco management of *Aechmea magdalanae*: implications for the use of TEK and TRM in management plants. *Economy Botany* 56 (2): 177-191
- Ticktin T. 2004. The ecological implications of harvesting non-timber forest products. *Journal of Applied Ecology* 41: 11-21
- Valverde T., Hernández-Apolinar M. y Mendoza-Amaro S. 2006. Effect of leaf harvesting on the demography of the tropical palm *Chamaedorea elegans* in South-Eastern Mexico. *Journal of Sustainable Forestry* 23 (1): 85-105
- Wilsey D. y Current D. 2004. Buscando una palma sustentable. Plan de Trabajo, 2004-2005. Disponible en: [http://www.cinram.umn.edu/ecopalms/palm/Proyecto\\_Palma.pdf](http://www.cinram.umn.edu/ecopalms/palm/Proyecto_Palma.pdf) (Revisado en Julio 2009).
- Underwood A.J. 1997. *Experiments in ecology: their logical design and interpretation using analysis of variance*. Cambridge University Press. United Kingdom. 504 pp.
- Underwood A.J. 1995. Ecological research (and research into) environmental management. *Ecological Applications* 5: 232-247
- Zuidema P., de Kroon H., Marinus J. y Werger A. 2007. Testing sustainability by prospective and retrospective demographic analyses: evaluation for palm leaf. *Ecological Applications* 17: 118-128