



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Centro de Investigaciones en Ecosistemas

**Trasplante de palmas xate (*Chamaedorea elegans*
y *Chamaedorea ernesti-augustii*) en bosques
sucesionales en Frontera Corozal, Chiapas.**

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Biología Ambiental

P R E S E N T A

Whaleeha Abril Gudiño González

DIRECTOR DE TESIS: Dr. Miguel Martínez Ramos.

MORELIA, MICH.

ABRIL, 2007

AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca recibida durante el periodo 2005 I-2006 II.

A mi tutor el Dr. Miguel Martínez Ramos por sus acertadas indicaciones, consejos y apoyo en todo momento.

A los Drs. José Sarukhán Kermes y Horacio Paz por ser parte de mi comité tutorial, por sus comentarios y correcciones de este trabajo.

A los Drs. Ana Mendoza y Diego Pérez miembros de mi comité evaluador por el tiempo dedicado en la revisión del manuscrito final.

Al Dr. Alejandro Casas titular del proyecto de fondo sectorial CONACyT-SEMARNAT-2002-C01-0544 “Recursos genéticos de México: manejo *in situ* y bioseguridad” y al proyecto “Manejo de bosque tropicales” por el financiamiento de todo mi trabajo de campo.

GRACIAS

A mis padres, José y Marisela por su apoyo incondicional todo este tiempo.

A la comunidad Chol de Frontera Corozal, en especial a la A.C. de Frontera Corozal, a Maribel encargada del museo, a la Sociedad de solidaridad social follajes lacandones por el préstamo de los sitios y por proporcionarme las palmas. Al Biol. Florencio Cruz por su ayuda para poder llevar a cabo este trabajo en la zona. A Domingo Jiménez por la guía y ayuda durante todos los censo.

A todos los que me ayudaron en el trabajo de campo: Ale González por su ayuda en la búsqueda de los sitios, Moisés por que su ayuda tomando las fotos hemisféricas fue parte esencial de este trabajo, mi hermano Toño, Sofy y Peter.

Ximena gracias por tus comentarios siempre útiles, por ayudarme en muchas de mis dudas y por leer este manuscrito. Arlett por su disposición a ayudarme en cualquier situación. Juan Carlos, Ale Corzo, Pacho, Ale González, Fernando, Dani, Susana, a todos, gracias por su compañía, amistad y muchos buenos momentos que me hicieron crecer como persona.

A la Dra. Laura Hoffman y al M en C. Jorge Rodríguez.

A los buenos amigos y compañeros de esta aventura Toñi, Sel gracias por la terapia diaria, Héctor gracias por leer este manuscrito y darme tus comentarios, Ivy y Nelly.

ÍNDICE

1. Resumen.....	5
2. Abstract.....	6
3. Introducción.....	7
4. Antecedentes.....	10
4.1 Comercialización de la palma xate.....	10
4.2 Aspectos biológicos.....	16
4.3 Factores ambientales en el sotobosque de selvas.....	19
5. Descripción de la especie.	
5.1 <i>Chamaedorea elegans</i>	22
5.2 <i>Chamaedorea ernesti-augustii</i>	23
6. Objetivo.	
6.1 Objetivo general.....	24
6.2 Objetivos particulares.....	24
7. Hipótesis.....	25
8. Material y Método.....	25
8.1. Área de estudio.....	25
8.2. Sistema de estudio.....	28
8.2.1 Sitios experimentales.....	29
8.2.2 Palmas experimentales.....	30
8.2.3. Trasplante de palmas experimentales.....	33
8.3. Caracterización de ambiente lumínico.....	33

9. Análisis estadísticos.....	34
10. Resultados.....	36
11. Discusión.....	52
12. Consideraciones finales.....	63
13. Conclusiones.....	65
14. Literatura citada.....	67

1. RESUMEN

Las rápidas tasas de deforestación y las presiones por el cambio de uso de suelo a la agricultura han convertido grandes áreas originalmente cubiertas por selvas húmedas en campos agropecuarios. Cuando estos campos son abandonados en un estado son colonizados por especies nativas de rápido crecimiento, iniciándose el proceso de sucesión secundaria. Darle un valor agregado a los bosques secundarios abre la posibilidad de mantener a las selvas remanentes, ya que puede generar beneficios económicos, además de ayudar en los esfuerzos de conservación de selvas maduras y de restauración de áreas degradadas. El enriquecimiento de bosques secundarios con especies vegetales de alto valor comercial, como es el caso de las palmas xate (género *chamaedorea*), es una opción viable, ya que las hojas de estas palmas tienen una alta demanda en la industria de la floricultura en México y otros países.

El presente estudio evaluó la dinámica foliar, la sobrevivencia y el crecimiento de palmas *Chamaedorea elegans* y *C. ernesti-augustii* trasplantadas a bosques secundarios de 3, 7 y 20 años y en bosques maduros. Se exploró la utilidad de estos bosques para el desarrollo de plantaciones productivas, buscando identificar los bosques que maximicen la producción de hojas y la supervivencia de las palmas. Análisis con fotografías hemisféricas muestran que la apertura del dosel y la luz disponible es mayor en bosques secundarios de 3 años que en bosque maduros. Los bosques secundarios de 20 años registraron la máxima producción de hojas y la mayor sobrevivencia en ambas especies. Sin embargo doce meses después del trasplante las palmas siguen bajo un periodo de aclimatación.

2. Abstract

The high deforestation rates and pressure of agriculture have modified large areas originally covered by tropical rainforests into farms. When these lands are abandoned, they are colonized for native species of fast growth, initiated the process of early secondary succession. Give an aggregate value to the secondary forests, opens the possibility to maintain to the remanent forest patched, generating financial gain would reduce the pressure on primary forest and increased the restoration of degraded areas. The enrichment of secondary forests with plant species of high commercial value, as the case of palms xate (Subgenera *Chamaedorea*), is a viable option, because the leaves of these palms have a high demand in the industry of flower growing in Mexico and other countries. The present study evaluated the dynamics leaves, the survival and the growth of palms of *Chamaedorea elegans* and *C. ernesti-augustii* transplanted to secondary forests of 3, 7 and 20 years, and old forests. The utility of these secondary forests for the development of productive plantations was explored, to identifying the forests that maximize the production of leaves and the survival of the palms. Analyses of hemispherical photographs revealed that canopy openness and light availability were significantly greater in 3 years sucesional forest than in primary forest *C. elegans* y *C. ernesti-augustii*, the maximum leaves production was registered in the secondary forests of 20 years. The results indicate that the optimum performance of the palms transplanted occurs in the forests sucesionales of 20 years. Nevertheless twelve months after the transplant the palms continue under a period of acclimation.

3. INTRODUCCIÓN

Durante la década de los 1990's la FAO reportó una pérdida en la cobertura de bosques tropicales de aproximadamente 15.2 millones de hectáreas anualmente, de las cuales, más del 90% habían sido convertidas a campos agropecuarios (FAO, 2001; ITTO, 2002; FRA, 2005). El sistema de roza, tumba y quema, es el más usado en la zona de la Selva Lacandona, permitiendo la rotación de campos agrícolas a pastizales y de pastizales a bosques secundarios jóvenes (Quintana-Ascencio, *et al.*, 1996; Aide, *et al.*, 1995; Uhl, *et al.*, 1988). Sin embargo estos campos rara vez son activos por más de diez años y en muchos casos son abandonados por causa de la degradación del suelo, invasión de especies exóticas ruderales o por la carencia de incentivos económicos (Aide, *et al.*, 1995; Dirzo y García, 1992; Everham III, *et al.* 1996). Los campos abandonados son rápidamente colonizados por especies nativas de rápido crecimiento, iniciando el proceso de sucesión secundaria (Finegan, 1984).

La estructura, composición y funciones ecosistémicas de los bosques secundarios, así como la rapidez y trayectoria de la sucesión depende de aspectos tales como la historia de uso del suelo, la disponibilidad de propágulos de las especies vegetales presentes en el campo abandonado y en la matriz circundante, así como de las historias de vida de las especies (Finegan, 1984, 1997; Bazzaz, 1991; Chazdon, *et al.*, 2005).

Los bosques secundarios aportan diferentes servicios como ecosistemas (Chazdon, 2003). Por un lado, la elevada tasa de crecimiento de las especies secundarias determina que estos bosques funcionen como importantes sumideros

de carbono (Peña-Claros, 2001). Su presencia en el paisaje forma barreras biológicas a la invasión de especies exóticas que pueden disminuir la calidad agrícola de los campos en uso (Ticktin, *et al.* 2002). Proveen una amplia variedad de productos forestales maderables (PFM) y no maderables (PFNM) de valor económico y/o cultural (Peña-Claros, 2001 y 2003; SWF, 2005); además, la explotación de estos productos puede ayudar a disminuir la presión de uso de los recursos naturales presentes en los bosques maduros (Peña-Claros, 2001 y 2003). Por otro lado, los bosques secundarios son reservorios de biodiversidad y proveen servicios de mantenimiento de suelo, recuperación de la productividad del suelo y protección de mantos acuíferos (Chazdon, 2003; Martínez-Ramos, *et al.* en prensa). Los bosques secundarios, en general, se localizan cerca de los asentamientos humanos, lo que hace que sea accesible el aprovechamiento de todos estos servicios (Brown y Lugo 1990).

Los bosques secundarios también pueden fungir como sistemas de producción de PFNM que no necesariamente son especies nativas. El ambiente de estos ecosistemas secundarios puede ser propicio a este fin si existen las condiciones, los recursos y los factores bióticos que favorecen el desarrollo de los organismos de interés (FAO, 2003; ITTO, 2002). De esta manera se le da un valor agregado a estos bosques. Un uso productivo amplio y diversificado de los bosques secundarios puede generar beneficios económicos y ayudar a los esfuerzos de conservación de bosques primarios y restauración de áreas degradadas (Aguilar y Rosas, 2002).

Un caso del enriquecimiento de bosques secundarios con especies vegetales de valor es el de las palmas “xate” o “camedor” (género *Chamaedorea*). Estas palmas crecen en el sotobosque de las selvas húmedas y bosques mesófilos de montaña ya que están generalmente ausentes en bosques secundarios jóvenes (Hodel, 1992; Svenning, 1998; Zarco, 1999). Este es el género más diverso de palmas y presentan una gran diversidad de características morfológicas y reproductivas. Existen iniciativas para desarrollar plantaciones de diferentes especies de xate en bosques secundarios debido a que estas palmas representan uno de los principales PFNM de bosques tropicales en Mesoamérica (Aguilar y Rosas, 2002; De Los Santos *et al.*, 2003a; Comisión Nacional Forestal 2007). Además de ser utilizado en la floricultura y la horticultura, el xate se usa en festividades religiosas y sus hojas se exportan como materia prima en cantidades de decenas de millones por año a Estados Unidos, Europa y Asia, generando un mercado económico importante (Hodel, 1992; Oyama, 1992; Zarco, 1999; CCA, 2003; De Los Santos *et al.*, 2003b).

Las palmas *Chamaedorea elegans* y *C. ernesti-augustii*, son de las especies de mayor valor comercial (Hodel, 1992) y han sido intensivamente estudiadas desde una perspectiva demográfica y fisiológica en condiciones naturales y de laboratorio (Anten y Ackerly, 2001; Anten, *et al.*, 2003). De ellas se comercializan las hojas, las semillas y plantas completas. Por ejemplo el follaje extraído de *C. elegans* está considerado dentro de los de mejor calidad, por lo que es enviado al mercado de exportación (Hodel, 1992; Aguilar y Rosas, 2002; CCA, 2003; De Los Santos *et al.*, 2003b).

Este trabajo pretende evaluar la factibilidad de establecer plantaciones de dos especies de palma xate en bosques secundarios, derivados del abandono de sistemas manejados, con diferente edad de abandono (3 a 20 años) y en bosques maduros. En particular, se estudia la aclimatación a distintos niveles de luz de palmas juveniles de *Chamaedorea elegans* y *C. ernesti-augustii* transplantadas durante el primer año de las plantaciones experimentales. Asimismo, se pretende detectar qué características del sotobosque pueden maximizar la supervivencia, crecimiento y productividad foliar de las palmas a través del gradiente sucesional.

4. ANTECEDENTES

4.1. Comercialización de la palma xate

Uso, historia y comercio

Del trópico húmedo de México se extraen las hojas, las semillas y plantas completas de palmas del género *Chamaedorea*. Estas palmas cubre un 37% del mercado internacional, siendo uno de los 250 PFNMs más importantes que se extraen de los bosques tropicales y bosques mesófilos de montaña de México. Junto con plantas como la pimienta, el chicozapote y la palma real, la palma xate se considera uno de los productos de los bosques tropicales con un alto potencial de desarrollo (Porrás, 2001; Semarnat, 2001; CONAP, 2002; CCA, 2003; De los Santos, *et al.*, 2003b).

Las palmas de *Chamaedorea*, conocidas comúnmente como “palma camedor” o “xate”, han sido aprovechadas en el país desde los años cuarenta (Saldivia y Cherbonnier, 1982; González-Pacheco, 1984). La mayoría de las especies de

Chamaedorea en México tienen una demanda permanente a nivel nacional, así como internacional (Current y Wilsey, 2001) y su comercialización tiene un mercado bien establecido y constante (Hodel, 1992; Porras, 2001; CONAP, 2002; CCA, 2003). Los principales destinos del producto son Estados Unidos, Canadá, la Unión Europea y Japón, mencionándose también Singapur y Hong Kong. (CONAP, 2002; CCA, 2003; Wilsey y Current, 2004). Como follaje ornamental (10 especies), semillas (5 especies), plantas vivas ornamentales (4 especies); a nivel local, como fuente de materias primas para artesanías (*Chamaedorea elatior*) y alimento (*C. tepejilote* y *C. woodsoniana*) (CONAP, 2002; De los Santos, *et al.*, 2003a y 2003b).

El xate es un producto que ha adquirido un lugar importante en el comercio mundial de floricultura, considerándose una de las palmas más apreciadas por su uso ornamental (Porras, 2001; CCA, 2003; De los Santos, *et al.*, 2003b). Sus hojas son utilizadas para elaboración de adornos religiosos, bodas y funerales, así como para exposición de alimentos en puestos públicos, mercados y tiendas de autoservicio. Adicionalmente, la palma se utiliza como ornato en parques, jardines, plazas cívicas, en interiores de oficinas y casas. El consumidor promedio, se interesa por mantener productos vivos decorativos, en los que la palma xate juega un papel cada vez mayor (Hodel, 1992; Current y Wilsey, 2001; CONAP, 2002; CCA, 2003).

Este aprecio comercial puede contribuir al mantenimiento del hábitat forestal donde se desarrollan estas palmas si es que se desarrollan formas de manejo racional del recurso (Aguilar, *et al.*, 2002; De Los Santos *et al.*, 2003a y 2003b). Entre los factores que ponen en riesgo este recurso se encuentra el cambio de uso

de suelo hacia actividades agropecuarias y una sobreexplotación de la cosecha de hojas, semillas y palmas completas, lo cuál está conduciendo a una disminución de las poblaciones naturales de varias especies de *Chamaedorea* (De Los Santos *et al.*, 2003a y 2003b).

Comercialización de hojas

El proceso de comercialización de las hojas de palma xate puede resumirse como sigue. El productor (personas que tienen plantaciones de xate) o recolector (cosechadores del recurso presente en poblaciones naturales) vende las hojas a un comprador local o acopiador (Current y Wilsey, 2001; Porras, 2001; CCA, 2003). Este, a su vez, vende las hojas a un comprador regional el cual transporta el producto a un centro de acopio de comercio regional. Finalmente, el comprador regional canaliza el producto a los mercados mayorista de México y el extranjero (CCA, 2003; De Los Santos *et al.*, 2003a).

De acuerdo con información de Semarnat (2001), la producción (extracción mas cultivo) por estado es muy variable, pero las mayores cantidades de cosecha se dan en Veracruz, Chiapas y Tamaulipas con más de 500 toneladas en los últimos años. Las cantidades autorizadas por la Semarnat para los estados productores han ido en aumento de aproximadamente 1500 toneladas en 1994 a casi 2000 en 1999 (Current y Wilsey, 2001; Porras, 2001). Los precios reportados han sido variables pero ascendentes, pasando, en promedio de, \$ 2,574 pesos por tonelada en 1994 a \$ 7300 para 1999, lo que ha significado una derrama económica

acumulada de alrededor de 20 millones de pesos para 1999 (Semarnat, 2001; CCA, 2003; De Los Santos, *et al.*, 2003b).

Los precios varían según la especie, región y demanda del producto por parte de los acopiadores locales y regionales. De manera general, los productores reciben entre 11.50 y 15 pesos por la gruesa que se forma con 120 hojas (Ramírez, 1999; CCA, 2003; Comunicación personal Sr. Miguel Jiménez 2005). Los intermediarios locales o de primer nivel acopian las hojas en las localidades en donde se producen o recolectan (CCA, 2003). Los centros de acopio regionales manejan un sobrepeso de 2 o 3 pesos, con la ventaja de que, una vez concertada la fecha para recoger el material por parte del comprador, los centros asumen todos los riesgos.

En el mercado nacional, los mayoristas manejan precios que van de 30 a 35 pesos la gruesa. El precio al consumidor final varía entre 10 y 15 pesos la docena. El precio en el mercado internacional es variable, desde 3 a 3.50 dólares por ramilletes de 25 tallos al mayoreo en Estados Unidos. Los márgenes de comercialización para cada uno de los agentes de la cadena comercial se incrementan. La cuota recibida por el colector-productor es de sólo 7% del precio final (CCA, 2003). Así, gran parte de las ganancias quedan en manos de los intermediarios y la menor ganancia es para los recolectores. Esta desigualdad puede ser motor del proceso de pérdida del recurso natural ya que los recolectores requieren aumentar la cosecha para fines de subsistencia (González-Pacheco, 1997, 1999; De los Santos, *et al.*, 2003a y 2003 b). Por ello, el aprovechamiento

sustentable del recurso demanda un arreglo económico favorable para los recolectores.

Comercialización de las semillas

Las semillas de palmas xate comparten la misma ruta comercial que las hojas, aunque su aprovechamiento es menor y no es común en todas las regiones. En la mayoría de los casos la semilla se envía a EU, aunque no existen registros detallados de los volúmenes exportados. De manera general, se sabe que proviene de la región de la Huasteca, principal productor de similla de México. En menor proporción la semilla es utilizada para el establecimiento de viveros y nuevas plantaciones. (Ramírez, 1999; CCA, 2003)

El valor comercial de las semillas varía estacionalmente, iniciado con un precio de alrededor de \$40-60/kg, en septiembre, y el precio disminuye en octubre, principal época de maduración llegando a sólo \$6/kg (CCA, 2003, Sr. Miguel comunicación personal, 2005). La comercialización de las semillas en los últimos años ha producido montos por alrededor de trece millones de pesos, entre 1995 y 1998, tan sólo en San Luís Potosí (CCA, 2003; De los Santos, *et al.*, 2003a y 2003 b).

El comercio de follaje y semillas de palmas xate en México representó en 1996 el 85% de la oferta mundial, y produjo ingresos superiores a los 30 millones de dólares por año, generando más de 10 mil empleos en las comunidades rurales del sureste del país, la mayoría de ellas actualmente en áreas protegidas (González-Pacheco, 1984; Hernández-Pallares, 1994; Ramírez, 1997).

La popularidad y gusto por estas palmas ha contribuido a su explotación intensiva y a la declinación en sus poblaciones, aunado a la destrucción del hábitat. Este fenómeno ha despertado preocupaciones respecto de persistencia de largo plazo de las poblaciones silvestres de *Chamaedorea* spp. González-Pacheco (1984) calculó que, en promedio, se cortaron anualmente 357.7 millones de hoja de palma camedor en el país entre 1971 y 1983, lo cual equivale a 980 mil hojas cortadas diariamente durante este periodo.

En la Sierra de Santa Marta, Veracruz, el follaje de *Chamaedorea hooperiana* y el de otras cinco especies (*Chamaedorea elegans*, *C. liebmanni*, *C. ernesti-augustii*, *C. morfoespecie ceniza* y *C. concolor*) son recolectadas por los indígenas y campesinos de la región, para venderlas en grandes cantidades. La cosecha de hojas en 1993 alcanzó una producción de casi tres millones de hojas, tan sólo con la participación de 65 recolectores (xateros) de los ejidos Miguel Hidalgo y Santa Marta (Velázquez y Ramírez, 1995).

En el caso del ejido Miguel Hidalgo, los xateros reportaron que para 1998 habían desaparecido las poblaciones de las palmas camedor que habitualmente explotaban desde 1968. Aunado a esto, las altas tasas de deforestación por la expansión de la agricultura, la ganadería y el cultivo de café en la zona, etc., han resultado en la eliminación de la mayoría de las poblaciones silvestres (Ramírez 2001). Ante esta situación el cultivo de estas especies, tanto en bosques maduros como en bosques sucesionales (acahuales) y cafetales, ha sido una estrategia que se ha puesto en práctica para conservar los remanentes del bosque y proveer de

ingresos a los campesinos de la Sierra de Santa Marta que extraen y cultivan la palma (Ramírez 1997, 1999).

No obstante, no existe información suficiente acerca de cómo la producción del recurso puede ser mantenida a largo plazo en las plantaciones en bosques y se carece de conocimiento ecológico para alcanzar este fin.

4.2. Aspectos biológicos y ecológicos de palmas xate

Supervivencia, crecimiento

El crecimiento vegetal es una consecuencia de la interacción de diferentes procesos fisiológicos, como son la respiración, relaciones hídricas y transporte de agua y minerales, entre otros, y se define como el incremento irreversible en el tamaño (Lambers *et al.*, 2002; Taiz y Zeiger, 2002). Dentro de las principales limitaciones para el establecimiento, supervivencia y crecimiento de las plántulas se encuentran la disponibilidad de recursos (agua, luz y nutrientes), la competencia entre individuos de la misma especie y con los de otras especies y agentes físicos como enterramiento, desecación, daño mecánico y daños de origen biótico (Cervantes, 1986; Nicotra, *et al.*, 1999; Kitajima y Fenner, 2000). La proporción de plántulas que se establecen exitosamente se relaciona positivamente con el número de sitios favorables disponibles en el sitio (Harper, 1977).

La distribución y abundancia de las plantas adultas en una población depende de un conjunto de factores que afectan el desarrollo de los individuos desde la etapa de semilla hasta la de adulto (Gross, 1984). Los altos índices de mortalidad que presentan las plantas en las etapas tempranas de su desarrollo pueden actuar

como un filtro selectivo hacia determinadas características que les permitirán un establecimiento exitoso y una alta probabilidad de reproducirse (Kitajima y Fenner, 2000, Begon, *et al.*, 1999).

Sin embargo, al limitarse los recursos de los que dependen las plantas, éstas pueden responder mediante mecanismos fisiológicos o ecológicos con los que enfrentan esta limitación. Las respuestas se reflejan con cambios en la supervivencia, el crecimiento, la reproducción y/o en la asignación de recursos a los diferentes órganos (Ruiz-Sánchez *et al.*, 2000). La capacidad de las especies para sobrevivir y establecerse en ambientes donde la disponibilidad de recursos no es constante depende de su plasticidad fenotípica, que se define como, el potencial de un genotipo para producir una gama de fenotipos en respuesta a cambios en las condiciones ambientales (De Witt, 1998). La plasticidad confiere capacidad de aclimatación a diferentes ambientes (Grime y Campbell, 1991).

Los estadios de plántula y planta joven son críticos en la dinámica de las poblaciones de la selva, ya que los individuos son particularmente vulnerable a factores de mortalidad o que reducen el crecimiento tales como limitación lumínica, sequía, baja fertilidad del suelo, temperaturas extremas y fuego, daños físicos, competencia, herbivoría y enfermedades producidas por hongos, bacterias o virus (Levitt, 1980; Kozlowski, 1991; Swaine, 1996). Por ejemplo, las deficiencias hídricas pueden alterar el transporte de solutos y muchos procesos bioquímicos, que pueden generar consecuencias negativas para el crecimiento. (Nonami *et al.*, 1997)

El estudio de las respuestas de las plantas al estrés es un aspecto fundamental de la fisiología ambiental o ecofisiología, la cual se propone conocer

cómo las plantas funcionan en sus ambientes naturales y cuáles son los patrones que determinan su distribución, supervivencia y crecimiento (Kramer y Boyer 1995, Lambers *et al.* 2002, Ackerly *et al.* 2002). En los últimos años ha aumentado considerablemente el número de estudios sobre la influencia de la disponibilidad de los recursos en la supervivencia y crecimiento de plantas tropicales. Estos estudios se han enfocado principalmente a la respuesta del crecimiento a la disponibilidad de nutrimentos, luz y agua (Huante *et al.*, 1995; Raaimakers y Lambers, 1996; Veneklaas y Poorter, 1998). Uno de los procesos fisiológicos más sensibles al déficit de agua es el crecimiento vegetativo, de manera que la sequía reduce la expansión y el área foliar. Cuando el déficit hídrico es severo, se acelera la senescencia de las hojas maduras (Hsiao 1973; Bradford y Hsiao 1982), por lo que, cuando una planta está sometida a condiciones ambientales extremas y/o falta de nutrientes, se dice que está sometida a estrés, si bien las diferentes especies o variedades difieren en sus requerimientos óptimos y por tanto, en su susceptibilidad a un determinado estrés (Hsiao, 1973; Levitt, 1980).

Las plantas compensan el efecto del estrés con mecanismos que operan a distintas escalas de tiempo como: 1) Aclimatación, que es la respuesta homeostática a cambios en una variable única y bien definida (aumento de luz, etc.). 2) Aclimatización, que es la respuesta homeostática a cambios complejos en múltiples parámetros ambientales, que generalmente ocurren cuando la planta es trasplantada. El conocimiento de los mecanismos de resistencia al estrés permite comprender los procesos evolutivos implicados en la adaptación de las plantas a un ambiente adverso y predecir, hasta cierto punto, la respuesta al aumento de

condiciones adversas (Kozlowski, *et al.*, 1991; Nilsen y Orcutt, 1996, Lamber, *et al.*, 2002).

4.3. Factores ambientales

Luz y Agua

La luz es la mayor limitante para el crecimiento y supervivencia de las plantas; todas las especies presentan un pico en la tasa fotosintética en la región correspondiente al rojo, así como un pico menor distintivo en la región del azul; ambos picos resultan de la absorción de luz por clorofilas y carotenoides (Salisbury, 1994).

Los estudios de sucesión ecológica se han centrado en la dinámica de claros y en la comparación de estos ambientes lumínicos con los existentes bajo el dosel en los bosques tropicales. Al abrirse un claro se presenta un aumento en la cantidad y calidad de energía solar, aumenta la fluctuación de temperatura, se modifica el régimen de humedad del suelo y la producción de hojarasca, dando como resultado una heterogeneidad espacio-temporal de micrositios, mientras mayor es el efecto de la perturbación mayor es el cambio en las condiciones ambientales (Everham III, 1996).

La luz es uno de los factores que muestran una mayor influencia en la respuesta fotosintética de las plantas, en la dinámica de las raíces y en el ciclo de nutrientes. Por ejemplo, varias especies de palmas del sotobosque (*Chamaedorea linearis*, *C. pinnatifrons*, *Prestoea acuminata*, *etc*) aumentan el establecimiento de plántulas, la producción de hojas, longitud y el área foliar cuando se presentan algún evento de perturbación en el bosque (Svenning, 2001, 2002; Anten *et al.*, 2003). Los disturbios tropicales pueden ser diferentes y por tanto, impactar de

manera diferente, creando distintos tipos de claros que impactan diversos factores abióticos y bióticos (Everham III, 1996).

Los estudios de ecosistemas forestales demuestran que la luz en el sotobosque juegan un papel importante en el crecimiento, supervivencia y en las historias de vida de las plántulas y árboles jóvenes. La luz es un recurso variable en tiempo y espacio. Se sugiere que esta variación genera gradientes en los que especies con diferentes demandas de energía lumínica coexisten en el sotobosque (Beckage, *et al.*, 2000; Montgomery y Chazdon, 2002; Beckage y Clark, 2003). La variabilidad temporal tiene muy distintas escalas, que va desde segundos, minutos, horas y hasta meses, además de la variación entre mañana y tarde, donde se producen distintos colores, asociados a distintas temperaturas (Pearcy, 1999).

La respiración en órganos fotosintéticos se realiza mediante dos procesos: el que ocurre en todas las partes de la planta, aun en la oscuridad, y un proceso mucho más rápido, que depende de modo estricto de la luz y que se conoce como fotorrespiración. Los dos procesos están separados espacialmente dentro de las células: la respiración normal ocurre en las mitocondrias mientras que la fotorrespiración implica la cooperación de cloroplastos, peroxisomas y mitocondrias (Ogren, 1984; Husic *et al.*, 1987; en Salisbury 1994).

Hay cuatro rasgos principales de la radiación lumínica que tienen relevancia ecológica y evolutiva: 1) la intensidad, 2) la calidad o espectro, 3) la direccionalidad, y 4) la distribución especio-temporal (Canham, *et al.*, 1990; Valladares, 2003). La radiación puede cuantificarse en μmoles de fotones por metro cuadrado, indicando el valor de la densidad de flujo fotónico (PPFD), particularmente dentro de las

longitudes de onda fotosintéticamente activas (por sus siglas en inglés PAR) que van desde los 400 a 700 nm, ó en unidades de energía, en wátios por metro cuadrado, útil considerando que la supervivencia, el crecimiento o la fotomorfogénesis de las plantas depende de balances de temperatura y evapotranspiración (Valladares, *et al.*, 2004).

La disponibilidad de agua es una condición esencial para la activación de procesos metabólicos (Dubreucq, *et al.*, 2000), ya que el déficit hídrico ocasiona que la fotosíntesis y la transpiración disminuyan debido a la reducción de la turgencia, al cierre estomático y al bloqueo en la difusión de CO₂ hacia el mesófilo (Ludlow y Muchow, 1990; Foley y Fennimore, 1998; Lambers, *et al.*, 2002, Taiz y Zeiger 2002), por lo que en plantas que se encuentran bajo estrés hídrico el efecto en la producción de hojas, en el crecimiento y en la supervivencia es severo (Taiz y Zeiger, 2002).

Sin embargo un mecanismo que contribuye en la resistencia a la sequía es, el ajuste osmótico, al cual Turner y Jones (1980) definieron como la habilidad de las plantas para acumular solutos activamente ante el déficit hídrico. Este mecanismo permite mantener un potencial alto de turgencia, a pesar del descenso en el potencial hídrico, lo que puede traer como consecuencia que la apertura del estoma, la expansión foliar, la transpiración y la fotosíntesis se mantengan funcionando por más tiempo (Lakso, 1979). El ajuste osmótico se atribuye a la síntesis y absorción de sustancias osmóticamente activas, tales como cationes inorgánicos, ácidos orgánicos, aminoácidos y azúcares (Wang y Stutte, 1992; Wang, *et al.*, 1995)

Los efectos de la luz y el agua sobre el funcionamiento de las plantas están estrechamente relacionados. Por ejemplo, el estrés hídrico limita la capacidad de la planta para emplear fotosintéticamente la luz que absorbe. Por lo tanto, este estrés altera la tolerancia a la sombra o la exposición plena al sol (Valladares y Pearcy, 1997; Sánchez-Gómez, *et al.*, 2004).

5. DESCRIPCIÓN DE LAS ESPECIES

5.1 *Chamaedorea elegans* Mart.

Se distribuye en Chiapas, Hidalgo, Oaxaca, Puebla, San Luís Potosí, Tabasco y Veracruz, así como en Guatemala y Belice (Holdel, 1992). Puede alcanzar hasta 2 m de altura máxima y un diámetro de tallo de 0.8 a 1.5 cm, el cual es verde con anillos amarillos, mostrando nodos e internodos prominentes. Muestra de 5 a 8 hojas pinadas, con vainas de 8-20 cm de longitud (Hodel, 1992).

Chamaedorea elegans es una planta dioica (sexos separados). Tanto las plantas femeninas como las masculinas, presentan inflorescencias interfoliarias, pedunculares de 15 a 90 cm de longitud. En las palmas masculinas, las inflorescencias presentan de 4 a 7 brácteas, que exceden el pedúnculo, acuminadas y bífidas, con nervadura apical estriada y un raquis de 15 a 20 cm de longitud. En las palmas femeninas, las inflorescencias poseen de 6 a 10 brácteas y son similares en los otros aspectos a las de los masculinos (Hodel, 1992)

Presenta flores estaminadas y postiladas. Las primeras son globosas de 3 x 4 mm, color amarillo, aromáticas, cáliz color verde, moderadamente lobulado, sépalos rodeando a los pétalos de 2.5 x 2 mm, corola abierta con 3 poros apicales;

estambres de 1.5-2 mm y anteras de 0.75-1 mm longitud. Las segundas son globosas con espirales remotos, color amarillo, con depresiones elípticas de 1-1.5 mm de longitud; cáliz verde, pétalos de 2-2.25 x 1.5-2 mm; pistilo de 2 x 1- 1.5 mm, estigma sésil con lóbulos separados. Ambas flores son similares en tamaño, color y forma y eso dificulta más distinguir entre sexos. (Hodel, 1992)

Los frutos son globosos, color negro de 4-7 mm de diámetro; semillas globosas de 3-6 mm diámetro (Hodel, 1992).

5.2. *Chamaedorea ernesti-augustii* H.A. Wendl.

Pueden alcanzar hasta 2 m de altura máxima, con un tallo delgado de 1 a 1.5 cm color de color con prominentes nudos e internados de 0.5 a 3 cm de longitud. La copa se compone de 5 a 8 hojas bífidas; raquis de 20 a 25 cm de longitud (Hodel, 1992).

Chamaedorea ernesti-augustii es una especie dioica. En ambos sexos las inflorescencias son interfoliares, algunas veces infrafoliares en las femeninas. En las palmas masculinas, con 30 cm de longitud, con 4 a 7 brácteas y raquis de 15 a 20 cm de longitud. En las palmas femeninas las inflorescencias son erectas, con cinco brácteas, un raquis de cerca de 3 cm de largo y con 3 a 4 raquílas; el pedúnculo mide alrededor de 70 cm de longitud, tiene un color verde en la floración y cambia a un color naranja durante la fructificación (Hodel, 1992).

Las flores masculinas de *C. ernesti-augustii* son globosas y miden 2.5 x 3 mm, tienen un color que varía entre el amarillo y el naranja con un cáliz color claro. Las flores femeninas son de forma globosa, color naranja cambiando a rojo ladrillo,

aromáticas de 2.5 a 3.5 x 2.5-3.5 mm. Los frutos son carnosos y aromáticos presentan un color que va del verde al verde-azul cuando están inmaduros y negro cuando están maduros. Las semillas presentan una forma elipsoide de 10 x 7 mm (Hodel, 1992).

6. OBJETIVOS

6.1. Objetivo general

Evaluar la factibilidad de transplantar y aumentar la productividad de hojas de palmas xate (*Chamaedorea elegans* y *C. ernesti-augustii*) en bosques secundarios de diferente edad sucesional y en bosque maduro.

6.2. Objetivo particulares

6.2.1. Analizar la dinámica de producción y pérdida de hojas de palmas transplantadas en bosques de diferente edad sucesional.

6.2.2. Evaluar la supervivencia y el crecimiento de palmas transplantadas en bosques de diferente edad sucesional.

6.2.3. Evaluar la variación en la calidad de las hojas producidas, en términos del tamaño foliar y del nivel de daño por ocasionado herbívoros, entre bosques de diferente edad sucesional.

6.2.4. Evaluar la relación entre diferentes variables del rendimiento de las palmas transplantadas y el gradiente de luz a nivel del sotobosque encontrado entre bosques de diferente edad sucesional.

7. HIPÓTESIS

La tasa de producción de hojas por palma mostrará un óptimo en los bosques sucesionales de 20 años ya que en los bosques secundarios jóvenes un elevado nivel de estrés (lumínico y/o hídrico) puede inhibir la ganancia de carbono y en los bosques maduros una baja cantidad de luz puede limitar esta ganancia.

8. MATERIAL Y MÉTODO

8.1. Área de estudio

El estudio se llevó a cabo en el ejido de Frontera corozal, ubicada al noreste de la Selva Lacandona, en el municipio de Ocosingo, Chiapas, a 16° 49' 16" Norte y a 90° 53' 25" oeste, a 100 m.s.n.m. (fig. 1). Limita al noreste con la reserva de la biosfera Montes Azules y al sur con Guatemala y el río Usumacinta (SEMARNAT).

El clima en la región es cálido-húmedo, con una precipitación media anual cercana a los 3000 mm, la estación seca abarca de febrero a abril con menos de 100 mm de lluvia por mes. La temperatura media anual es de 25 °C con oscilaciones entre el mes más cálido y el más frío no mayores a 6° C. (INEGI, 2004)

Esta región enfrenta la problemática de la expansión ganadera a tierras de cultivo, ya que estas tierras son usadas para la siembra de maíz por 1 o 2 años, para una posterior inducción a pastizales (Tejeda-Cruz, 2002), ejerciendo una mayor presión en los acahuales viejos. Sin embargo el rápido cambio de tierras de cultivo a pastizales para ganado aun no ha significado una conversión total de los acahuales en sistemas agropecuarios. A mediados del 2001, los comuneros mantenían, en promedio, 53% de la superficie de sus parcelas con bosques

maduros y 23% con acahuales, mientras que los pastizales únicamente ocupaban 11% (Tejeda-Cruz, 2002; Cuadro 1).

Cuadro 1. Composición de las unidades productivas de Frontera Corozal a mediados del año 2001. En las plantaciones de selva están incluidas las hectáreas de selvas por no aplica (NA) en la suma de porcentaje (Tejeda-Cruz, 2002).

Usos del suelo	Acahual (2001)	
	Ha	%
Selvas	32.8	53
Acahuales	14.6	23.7
Maíz	3.25	5.3
Frijol	1	1.6
Chile	0.5	0.8
Plantaciones de palma xate	0.25	NA
Plantaciones de árboles maderables	2.6	4.2
Pastizales	7	11.3
Total	61.7	100

Para evitar que áreas de bosques maduros disminuyeran, la comunidad de Frontera corozal, estableció un sistema de reservas forestales para uso domestico o reservas comunales (Naité, La Cruz, El Cartón). En estas reservas, está permitido el aprovechamiento de los PFM y PFNM por los comuneros y su familia únicamente. Sin embargo, no se han establecido límites en el aprovechamiento de los recursos, ni mecanismos de supervisión que establezcan sanciones o permitan resolver conflictos por el uso de los recursos (Tejeda-Cruz, 2002; fig. 2). De esta forma lo único que se evita es que se establezcan parcelas para el cultivo de milpa.

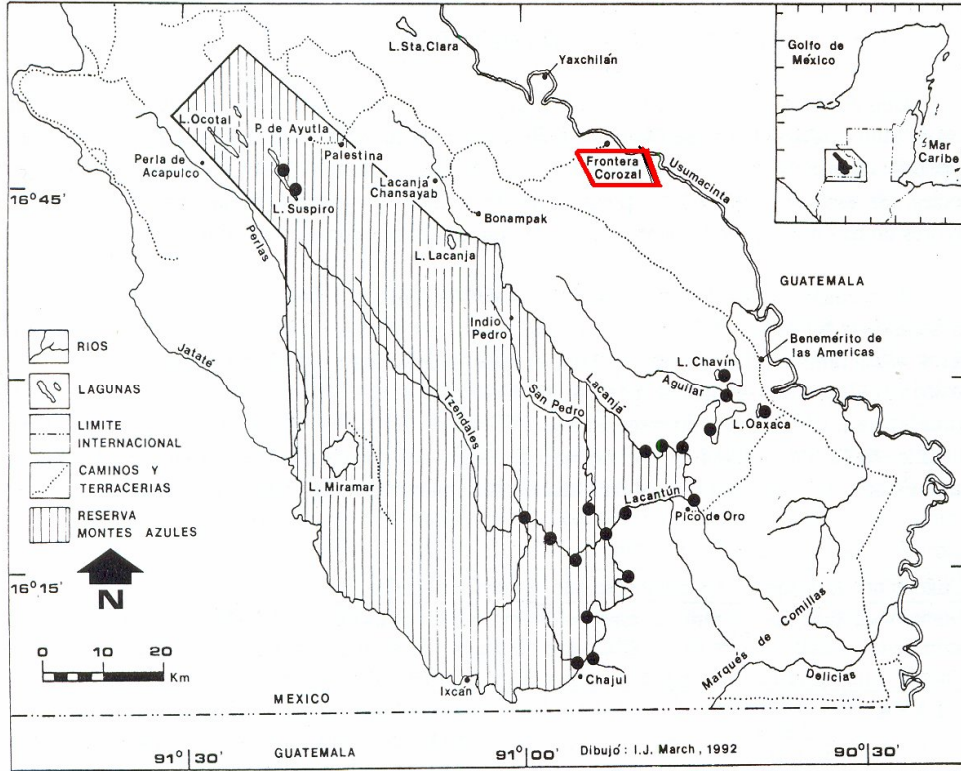


Figura 1. Mapa de la zona de estudio, Frontera Corozal, Chiapas.

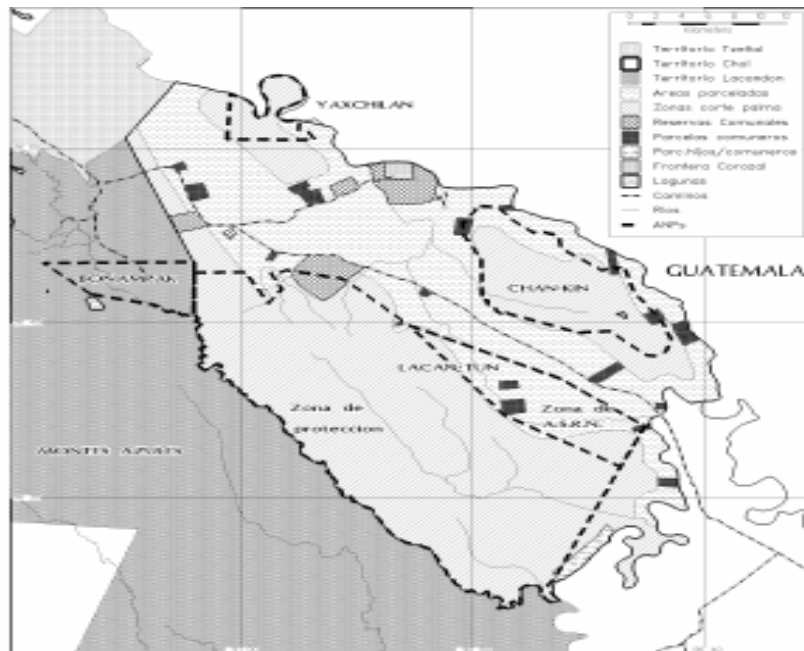


Figura 2. Empalme entre la organización territorial de Frontera Corozal a mediados del 2001 y las áreas naturales protegidas (ANPs) decretadas sobre el mismo territorio (Tejeda-Cruz, 2002).

8.2. Sistema de estudio.

7.2.1. Sitios experimentales

En el mes de octubre del 2004 se dio inicio al trabajo experimental. Se seleccionaron sitios de bosque secundario derivados del abandono de parcelas con manejo agrícola previo y sitios de bosque maduro sin perturbación humana (Cuadro 2). Se eligieron tres sitios por cada edad de abandono: 3, 8 y 20 años de edad y bosque maduro. Los tres sitios de cada categoría estuvieron ubicados a una distancia mínima de 8 km entre si.

Cuadro 2. Características de los sitios de estudio al inicio de los censos. Columna, edad de abandono: BM, bosque maduro. Uso previo: Cacaotal y extracción de madera. Método: RTQ= rosa, tumba y quema; EMMI= extracción de madera y manejo intensivo. Vegetación Circundante (VC): AJ= Acahual joven (<10 años); Acahual intermedio= AI (>20 años); Pastizal= P; Milpa= M; BM= bosque maduro.

Sitio	Edad (años)	Uso previo	Método	V. C.
Domingo	3	Cultivo de milpa (Maíz y frijol)	RTQ	AJ, AI, BM
Florencio	3	Cultivo de milpa (Maíz y chaya)	RTQ	P, AI, M, BM
Miguel	3	Cultivo de milpa (Maíz y frijol)	RTQ	AJ, M, P, BM
Don Miguel	7	Cultivo de milpa (Maíz y frijol)	RTQ	AI, M
Florencio	7	Cultivo de milpa (Maíz y frijol)	RTQ	P, AJ, AI, BM
Miguel	7	Cultivo de milpa (Maíz y chaya)	RTQ	P, AI, BM
Domingo	20	Cacaotal y extracción	EMMI	AJ, BM

Don Miguel	20	Cacaotal y extracción	EMMI	AJ, M
Fernando	20	Cacaotal y extracción	EMMI	P, M, AJ
Miguel	BM	Sin uso		AI, AJ, M
Florencio	BM	Sin uso		AI, AJ, M
Mateo	BM	Sin uso		AI, AJ, P

8.2.2. Palmas experimentales.

Las palmas de las dos especies de estudio provinieron de almácigos desarrollados por los productores de palma xate de la cooperativa “Sociedad de solidaridad social follajes Lacandones” de Frontera Corozal, Chiapas. La infraestructura de estos almácigos es muy simple, constituidos por cajas de madera de 25-30 cm de profundidad de al menos 2 m de largo por 0.5 m de ancho. Estas cajas se ubican a nivel del suelo, bajo un techo de hojas de palma guano (*Sabal* sp.). Se emplea suelo que se extrae de sitios de selva madura. Para el desarrollo de plántulas se usan semillas colectadas de poblaciones naturales locales.

Las semillas se escarifican al sumergirlas 10 minutos en agua hirviendo, lo cual (de acuerdo con los productores) favorece una rápida y homogénea germinación en un periodo de tres meses. Se mantiene un riego regular pero no se adicionan agroquímicos. Las palmas se dejan crecer por dos años antes de transplantarlas. Las palmas de *C. elegans* y *C. ernesti-augustii* empleadas en este estudio tenían esta edad al momento del inicio del experimento que se describirá a continuación.

8.2.3. Trasplante de palmas experimentales

En cada uno de los sitios de estudio se estableció una parcela de observación permanente de 20 m de ancho por 50 m de largo. Cada parcela se dividió en dos secciones de igual tamaño para establecer los tratamientos de manipulación del sotobosque (fig. 3). La sección del lado derecho permaneció como tratamiento con sotobosque (CS) y en la del lado izquierdo se removió con machete toda la vegetación con una altura menor que 1.50 m constituyendo el tratamiento sin sotobosque (SS).

En cada sección se trazaron dos líneas paralelas de 50 m de largo, con 5 m de distancia entre una y otra. A lo largo de cada línea, cada dos metros, se hicieron perforaciones de 4 cm de profundidad con la ayuda de una coa. Al azar, se plantaron en estas perforaciones 20 palmas juveniles de *Chamaedorea elegans* y 20 de *C. ernesti-augustii*, añadiendo suelo del mismo lugar a las perforaciones hasta que la planta quedara firmemente establecida. El trasplante se realizó en el mes de octubre de 2004, durante la época de lluvias. Las palmas experimentales fueron homogéneas en altura del tallo, el número de hojas y la edad al momento de transplante, en la medida de lo posible. Todas las palmas de cada especie provenían del mismo almacigo.

Una vez plantadas y a intervalos de 3.3 meses, a cada palma se le tomaron las siguientes medidas: 1) número de hojas en pie, 2) hojas producidas, 3) abscisión de las hojas 4) longitud del tallo, 5) longitud total (pedicelo y raquis) de la hoja nueva, 6) número de inflorescencias, 7) número de infrutescencias, 8) nivel de daño por herbívoros y 9) en caso de muerte, posible causa de mortalidad. El experimento

tuvo una duración 12 meses, abarcando de esta forma la época de secas y de lluvias, concluyendo los censos en enero del 2006.

Para medir el daño causado por herbívoros usé la categoría de daño propuesta por Dirzo y Domínguez (1995, Cuadro 3), la cual asigna una categoría de daño basadas en apreciaciones visuales de daño a cada una de las hojas de las plantas. A partir de las categorías de daño para cada hoja, calculé un Índice de Herbivoría (IH) para cada planta de la siguiente manera:

$$IH = \frac{\sum(n_i)i}{N}$$

Donde n_i es el número de hojas en la categoría i de daño, i es la categoría (entre 0 y 5), y N es el total de hojas de la palma.

Cuadro 3. Categorías de daño foliar utilizadas para calcular el nivel de daño por herbivoría por planta.

Categoría	Porcentaje de daño
0	0
1	1 a 6
2	6 a 12
3	12 a 25
4	25 a 50
5	50 a 100

Sotobosque

-

+

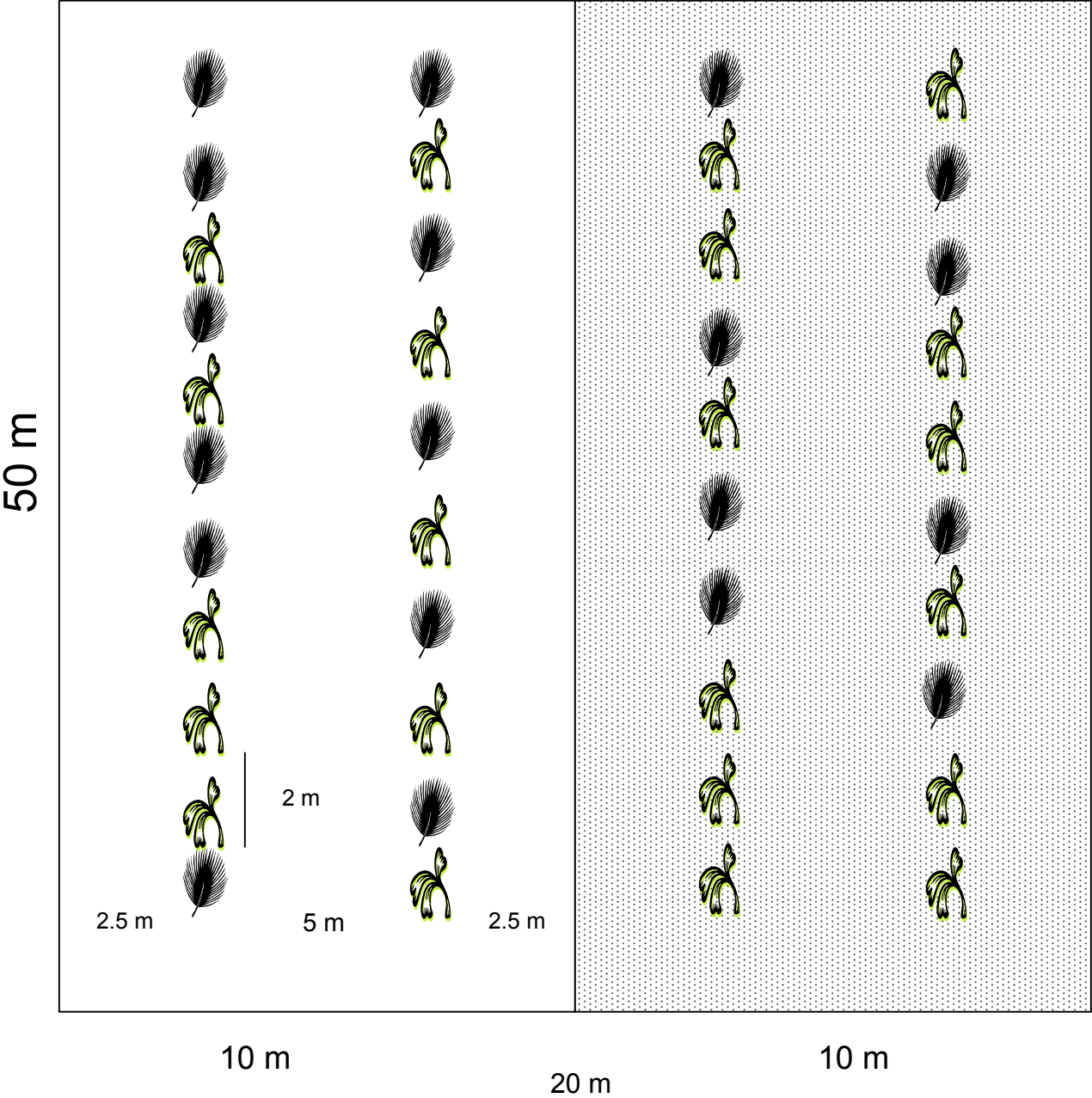




Figura 3. Diagrama de los tratamientos de sotobosque y donde se muestra el trasplante de las palmas juveniles en las parcelas (+) Con sotobosque y (-) Sin sotobosque. *Chamaedorea elegans*  y *C. ernesti-augustii* 

8.3 Caracterización del ambiente lumínico

En cada punto de trasplante, por medio de un densiometro y de fotografías hemisféricas, se cuantificó el porcentaje de apertura del dosel. En el caso del densiómetro, se tomaron lecturas del porcentaje de apertura del dosel en otoño (lluvias, mes de octubre de 2004) y en primavera (secas, mes de mayo de 2005) con el fin de contrastar el ambiente lumínico que afectó a las palmas en estas épocas contrastantes. Con el fin de eliminar posibles errores de paralaje (error que se produce por el ángulo de visión), en cada punto se hicieron cuatro lecturas con el densiómetro, orientándolo al norte, sur, este y oeste. De estas cuatro lecturas se obtuvo el promedio por punto.

Las fotografías hemisféricas se obtuvieron para la mitad de las palmas por tratamiento por sitio. Se empleó una cámara digital Nikon FM10 con una lente hemisférica u ojo de pescado (180°). Cada fotografía se tomó a 0.85 m sobre el suelo, por encima de la copa de las palmas experimentales, antes del amanecer o justo al atardecer (cuando existe luz difusa) para evitar distorsiones lumínicas. Se obtuvieron fotografías en invierno (secas, enero de 2005) y en verano (lluvias, agosto de 2005). En total se obtuvieron 960 fotografías. Para el análisis de las fotografías hemisféricas se usó el programa HemiView Canopy Análisis Software (versión 2.1 SR1, 1999). Este programa proporciona valores de la fracción abierta del dosel, estimando, para varias escalas de tiempo, la luz fotosintéticamente activa, la contribución de la radiación solar directa y difusa, proveyendo un índice de área foliar (LAI).

9. Análisis estadísticos

El efecto de la edad sucesional y de los tratamientos de sotobosque sobre las variables de respuesta de las palmas transplantadas se llevó a cabo a través de modelos lineales generalizados. Para obtener las tasa relativa de crecimiento del tallo y de la hoja se aplicó la siguiente formula a los datos obtenidos por censo ($TRC = \text{cm} \times \text{cm}^{-1} \times \text{mes}^{-1}$). Las variables con error normal (tasa relativa de crecimiento, longitud de hoja, promedio de hojas en pie por palma, ganancia y pérdida de hojas e índice de herbivoría) se analizó el efecto de los tratamiento con Análisis de Varianza Anidado, considerando el factor edad sucesional (ED) con cuatro niveles (3, 8, 20 años de abandono y bosque maduro) y el factor “tratamiento de sotobosque” anidado en ED con dos niveles (presencia y ausencia de sotobosque). Estos análisis se efectuaron con el programa Data Desk 6.1 for Windows (Ithaca N.Y. 1996). Para el caso de variables con error binomial (probabilidad de supervivencia y probabilidad de daño por herbívoros vertebrados) se empleó con un Análisis de Devianza Anidado una función de unión logística (con la misma conformación a la descrita para las variables de respuesta continuas). En todos los casos, se usaron análisis anidados para evaluar el efecto de los tratamientos de cobertura de sotobosque, los cuáles se establecieron dentro de cada sitio de estudio. Para estos análisis se empleó el programa GLIM 3.77 (Royal statistical Society, London, 1985). Finalmente, para evaluar cambios en las variables con error normal a través del tiempo, se emplearon análisis de varianza de

medidas repetidas usando el programa Systat 11(Systat software, Inc. 2004) para Windows .

Cuando se detectaron efectos significativos en las variables independientes se procedió a efectuar pruebas a *posteriori* (método Bonferroni) para discernir diferencias entre las edades sucesionales y los tratamientos de sotobosque empleando un nivel de significancia estadística de $P < 0.05$.

Dado que todas las variables indicadoras del ambiente lumínico (porcentaje de cielo abierto, índice de luz difusa, índice de luz directa e índice de luz total) estuvieron altamente correlacionadas considerando todos individuos de las dos especies, o considerando sólo los individuos de cada especie, en todos los sitios (ámbito de variación del coeficiente de Pearson: 0.91-0.99), se empleó el porcentaje de apertura del dosel como la variable lumínica en los análisis posteriores. Primero se evaluó los cambios del nivel de luz entre las edades y los tratamientos de sotobosque usando un ANOVA anidando. Segundo, se evaluó la correlación (índice de Pearson) entre la edad sucesional y la luz promedio por sitio, para los tratamientos de presencia y remoción del sotobosque por separado. Finalmente, se correlacionaron todas las variables de respuesta de las palmas trasplantadas (de supervivencia, crecimiento, dinámica foliar y daños por herbívoros), para cada tratamiento de sotobosque y combinando ambos tratamientos, con el ambiente lumínico y la edad sucesional. Para las correlaciones se uso el programa Data Desk 6.1 para Windows (Ithaca NY. 1996).

10. Resultados

10.1. Ambiente lumínico

El porcentaje de dosel abierto (PDA) a 0.8 m sobre las copas de las palmas no varió entre los tratamientos de sotobosque pero si entre las categorías de edad sucesional, tanto para *Chamaedorea elegans* ($F_{3,11} = 6.30$, $P = 0.02$) como para *C. ernesti-augustii* ($F_{3,11} = 11.09$, $P = 0.003$; fig. 4). Dado que el porcentaje de dosel abierto es un indicador de la cantidad total de luz disponible (CLD, medido en $\text{mol m}^{-2} \text{año}^{-1}$), como lo demuestra la fuerte correlación entre PDA y CLD ($r > 0.95$, $P < 0.001$, $n = 480$), se encontró que el nivel de luz disminuyó con la edad sucesional siendo similar entre los bosques secundarios de 20 años y los bosques maduros.

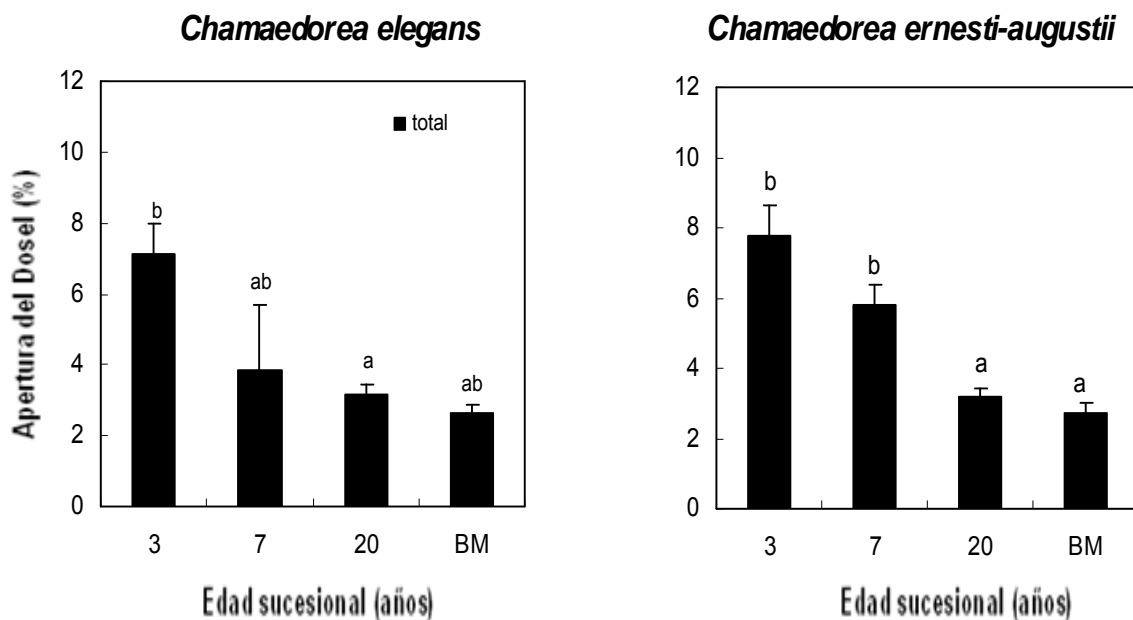


Figura 4. La apertura del dosel aumenta significativamente con la disminución en la edad sucesional, lo que produce un aumento en los niveles lumínicos. Para las de palmas de *Chamaedorea elegans* y *C. ernesti-augustii* en un gradiente de bosques sucesionales en la región de Frontera Corozal, Chiapas. Las letras diferentes indican diferencias significativas ($P < 0.05$).

10.2. Dinámica foliar

10.2.1. Hojas en pie

El número promedio de hojas en pie por palma a lo largo de los primeros 12 meses después del trasplante, no varió significativamente entre las edades sucesionales ($F_{3,19} = 0.29$, $P = 0.83$), ni entre los tratamientos de sotobosque ($F_{1,19} = 0.28$, $P = 0.60$) en *Chamaedorea elegans*. Tampoco se encontraron diferencias en esta variable entre las edades sucesionales ($F_{3,19} = 0.18$, $P = 0.90$), ni entre los tratamientos de sotobosque ($F_{1,19} = 0.71$, $P = 0.4$) para *Chamaedorea ernesti-augustii* (fig. 5a). El análisis de medidas repetidas mostró que en las dos especies el número de hojas en pie varió significativamente a través del tiempo tanto en *C. elegans* ($F_{4,76} = 70.95$, $P \leq 0.0001$; fig. 5b) como en *C. ernesti-augustii* ($F_{4,76} = 42.95$, $P \leq 0.0001$; fig. 5b). En ambos casos, después del trasplante, el número de hojas disminuyó durante los primeros seis (*C. elegans*) ó nueve (*C. ernesti-augustii*) meses. Después de este periodo, inició un proceso de recuperación del número de hojas (fig. 5b).

10.2.2. Hojas producidas

La fig. 6 muestra el número promedio de hojas producidas por palma durante un año para las dos especies de estudio en los diferentes estadios sucesionales, considerando sólo a los individuos vivos hasta el censo de noviembre de 2005. El análisis de ANOVA mostró que en ambas especies la producción de hojas no fue afectada significativamente por la edad sucesional, ni por el tratamiento de sotobosque (tablas 1 y 2).

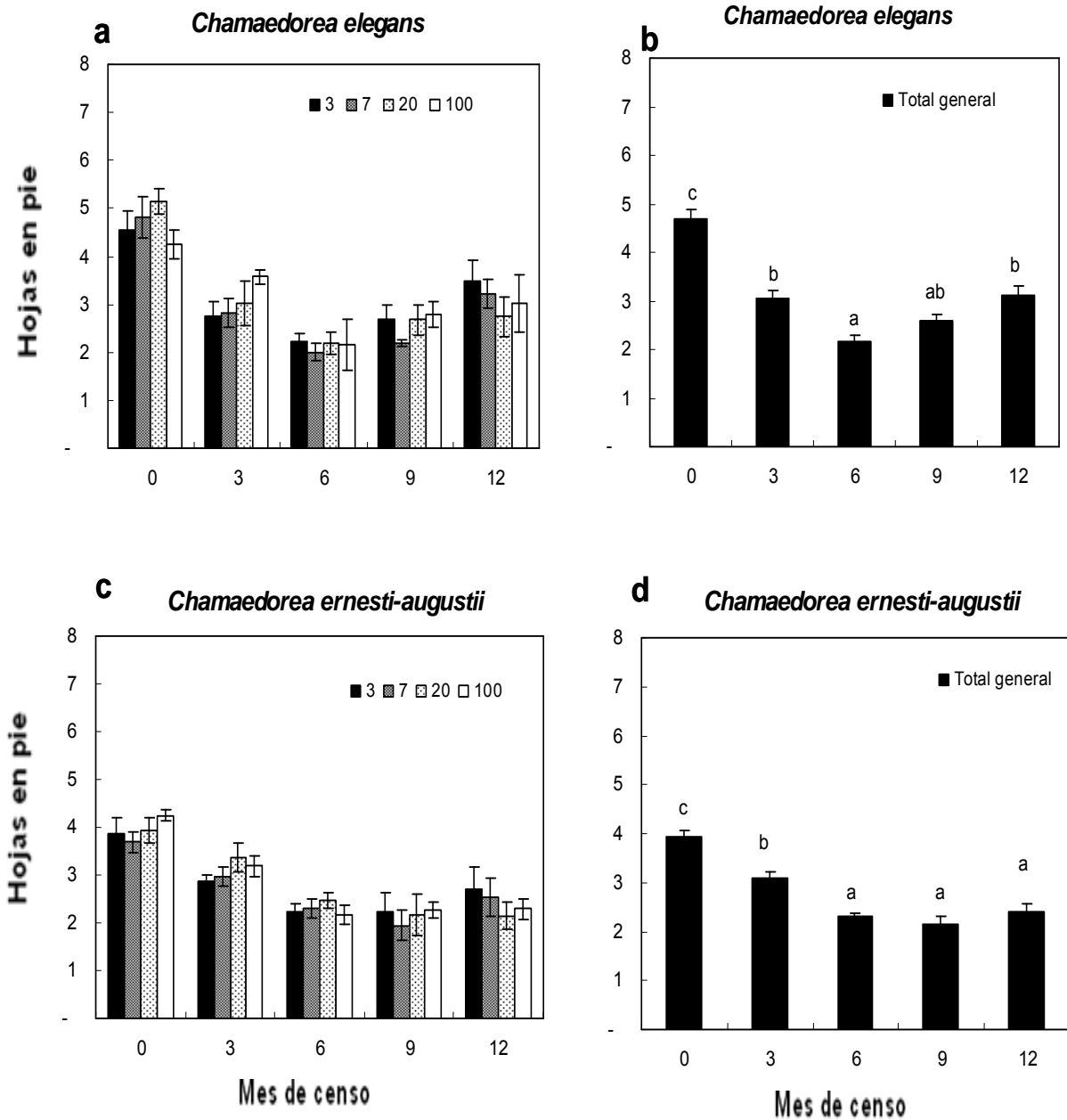


Figura 5. Cambio temporal del número promedio de hojas vivas en pie (NHP) por palma en *Chamaedorea elegans* y *C. ernesti-augustii* a lo largo de un gradiente de sitios sucesionales en la región de Frontera Corozal, Chiapas. En (a) y (c), se muestran para cada fecha de censo los valores de NHP para las cuatro edades sucesionales, combinando los tratamientos de sotobosque, para cada especie. En (b) y (d), se muestran los valores de NHP por fecha de censo combinando las edades sucesionales para cada especie. Las letras diferentes indican diferencias significativas ($P < 0.05$).

Al promediar los tratamientos de sotobosque, el efecto de edad sobre la producción de hojas tampoco fue significativo en las dos especies (fig. 6). En promedio para todos los sitios la prueba de *t*-student pareada, indica que la producción de hojas de *Chamaedorea elegans* (2.88 ± 0.19 e.e.) fue significativamente mayor ($t = 2.68$, $P \leq 0.01$) que la de *C. ernesti-augustii* (2.22 ± 0.16).

Tabla 1. Resultados del análisis de varianza anidado aplicado para evaluar los efectos individuales e in interactivos de la edad sucesional (edad, factor con cuatro niveles) y el tratamiento de sotobosque (factor con dos niveles) sobre la producción anual de hojas en *Chamaedorea elegans*.

Factor	<i>gl</i>	Medias cuadradas	<i>F</i>	<i>P</i>
Edad	3	0.30	0.87	0.52
Edad/Tratamiento	4	0.35	0.50	0.73
Error	16	0.69		

Tabla2. Resultados del análisis de varianza anidado aplicado para evaluar los efectos individuales e in interactivos de la edad sucesional (edad, factor con cuatro niveles) y el tratamiento de sotobosque (factor con dos niveles) sobre la producción anual de hojas en *Chamaedorea ernesti-augustii*.

Factor	<i>gl</i>	Medias cuadradas	<i>F</i>	<i>P</i>
Edad	3	0.15	0.89	0.51
Edad/tratamiento	4	0.17	0.37	0.82
Error	16	0.46		

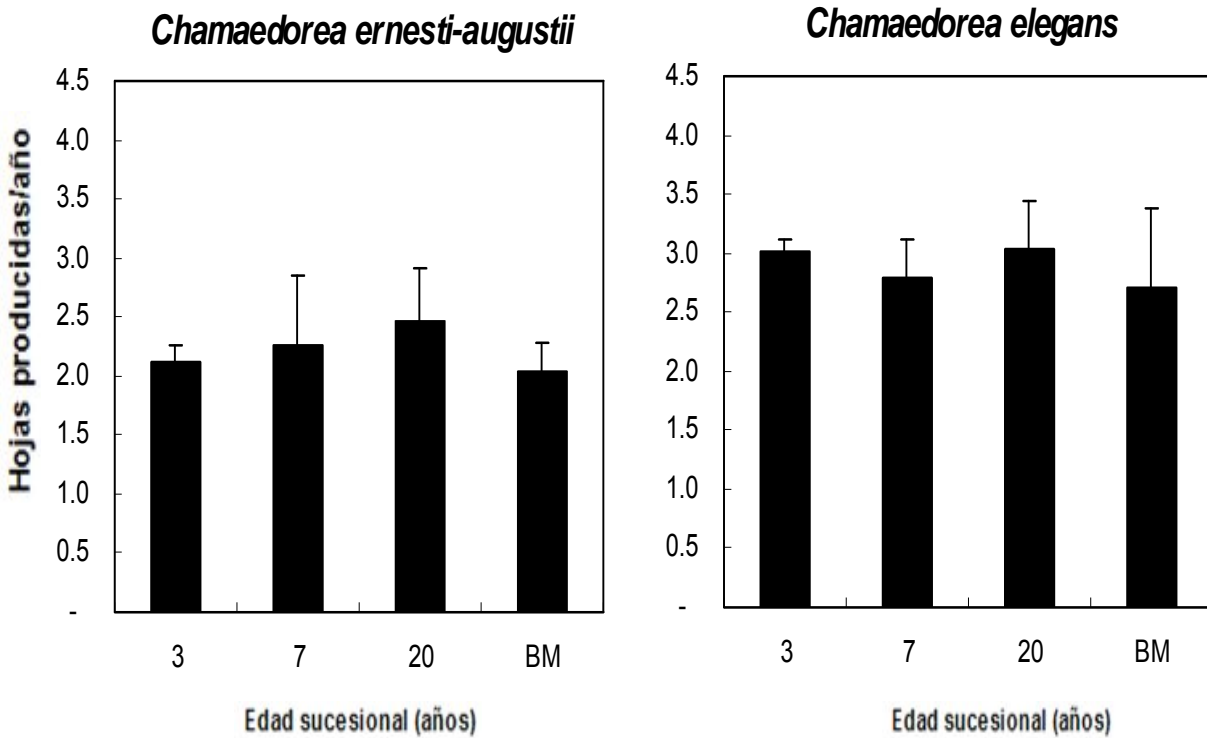


Figura 6. Hojas producidas en 1 años, en palmas *Chamaedorea elegans* y *C. ernesti-augustii* a lo largo de un gradiente de bosques sucesionales en la región de Frontera Corozal, Chiapas.

10.2.3. Longitud de la hoja nueva

La longitud de la hoja nueva por palma, a lo largo de los 12 meses de estudio, no varió entre las edades sucesionales en *Chamaedorea elegans* ($F_{3,19} = 2.93$, $P = 0.06$), y tampoco entre los tratamientos de sotobosque ($F_{1,19} = 2.22$, $P = 0.15$). En *C. ernesti-augustii* este atributo no varió significativamente entre las edades sucesionales ($F_{3,19} = 1.75$, $P = 0.19$) ni entre los tratamientos de sotobosque ($F_{1,19} = 1.26$, $P = 0.27$; fig. 8a).

El ANOVA con medidas repetidas mostró que la longitud de la hoja varió significativamente a través del tiempo: en *C. elegans* ($F_{4,76} = 5.82$, $P \leq 0.0001$; fig. 7a) y *C. ernesti-augustii* ($F_{4,76} = 5.32$, $P \leq 0.001$; fig. 7b). En ambas especies el tamaño de la hoja aumentó durante los primeros seis a nueve meses y posteriormente se notó una disminución, alcanzando un tamaño similar al original (fig. 7c y d).

10.2.4. Abscisión de hojas

La fig. 8 muestra la abscisión de hojas durante un periodo de 12 meses, para las dos especies de estudio en los diferentes estadios sucesionales y en los tratamientos de sotobosque. En *C. elegans* la abscisión de hojas fue mayor en los bosques secundarios de 20 años. Sin embargo, la abscisión de hojas no fue afectada significativamente por el tratamiento de sotobosque. Para *C. ernesti-augustii* la abscisión de hojas no fue afectada no significativamente por la edad sucesional ni por el tratamiento de sotobosque (Tablas 3 y 4). Al promediar los tratamientos de sotobosque, el efecto de la edad sobre la abscisión de hojas no fue significativo en las dos especies (fig. 8). En promedio para todos los sitios, la prueba de *t*-student pareada mostró que la abscisión de hojas de *C. elegans* (3.70 ± 0.13 e.e.) fue mayor ($t = 3.34$, $P < 0.003$) que la de *C. ernesti-augustii* (3.27 ± 0.12).

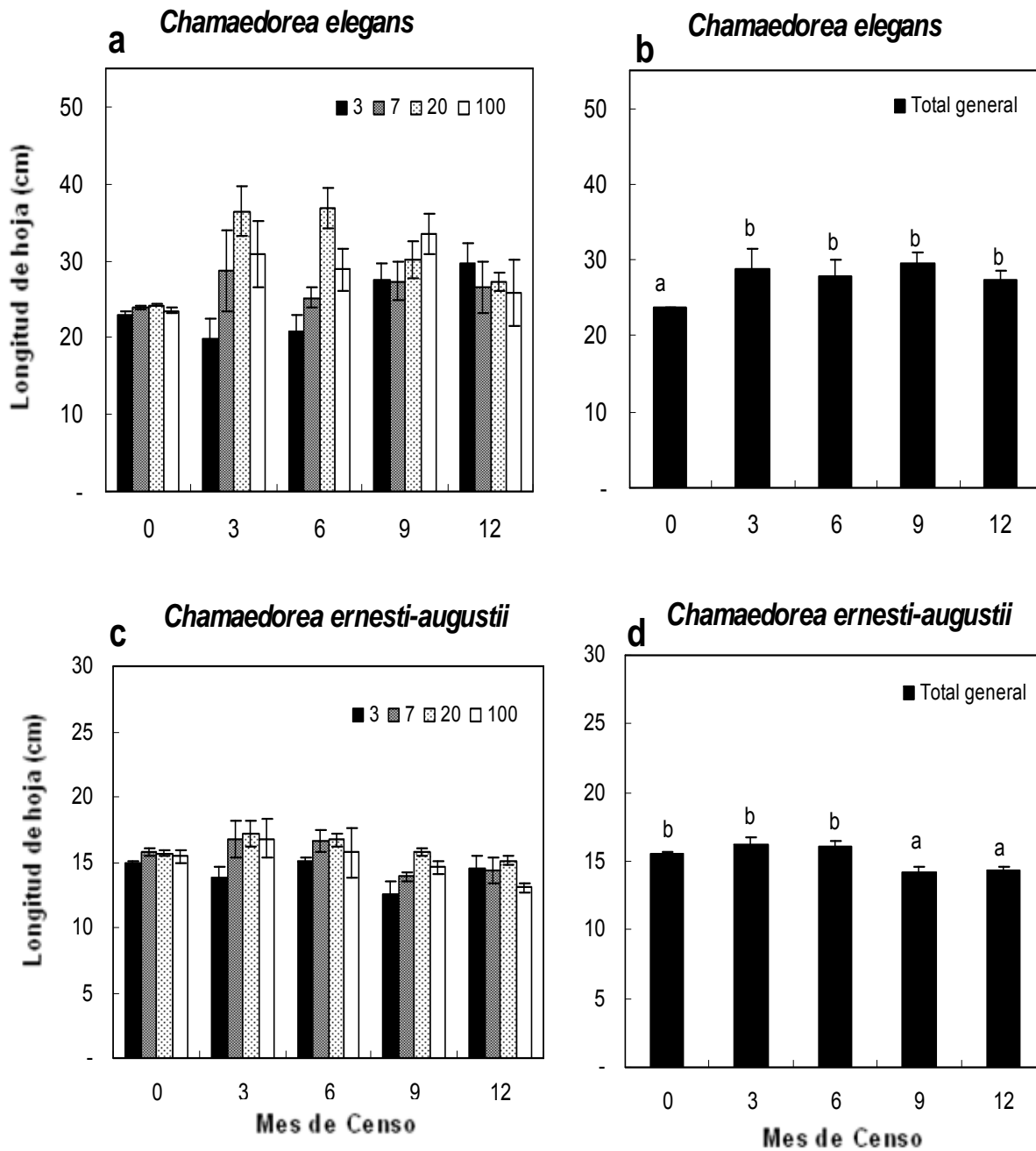


Figura. 7. Longitud de la hoja en centímetros, de *Chamaedorea elegans* y *C. ernesti-augustii* en un gradiente de bosques sucesionales en la región de Frontera Corozal, Chiapas. En la figura A, se muestra la longitud de la hoja que corresponde a los promedios combinados de los tratamientos de sotobosque. En la figura B, los valores corresponden a los promedios de las edades sucesionales. En todos los casos no existieron efectos significativos de la edad sucesional ni del tratamiento de sotobosque, pero si en la fecha de censo. Las letras diferentes indican diferencias significativas ($P < 0.05$).

Tabla 3. Resultados del análisis de varianza anidado aplicado para evaluar los efectos individuales e in interactivos de la edad sucesional (edad, factor con cuatro niveles) y el tratamiento de sotobosque (factor con dos niveles) sobre la abscisión anual de hojas en *Chamaedorea elegans*. Niveles de significancia $P \leq 0.05^*$ indica diferencias significativas.

Factor	<i>gl</i>	Medias cuadradas	<i>F</i>	<i>P</i>
Edad	3	2.32	12.94	0.02*
Edad/Tratamiento	4	0.17	0.40	0.81
Error	16	0.44		

Tabla 4. Resultados del análisis de varianza anidado aplicado para evaluar los efectos individuales e in interactivos de la edad sucesional (edad, factor con cuatro niveles) y el tratamiento de sotobosque (factor con dos niveles) sobre la abscisión anual de hojas en *Chamaedorea ernesti-augustii*.

Factor	<i>gl</i>	Medias cuadradas	<i>F</i>	<i>P</i>
Edad	3	1.49	5.56	0.06
Edad/Tratamiento	4	0.26	0.33	0.84
Error	16	0.79		

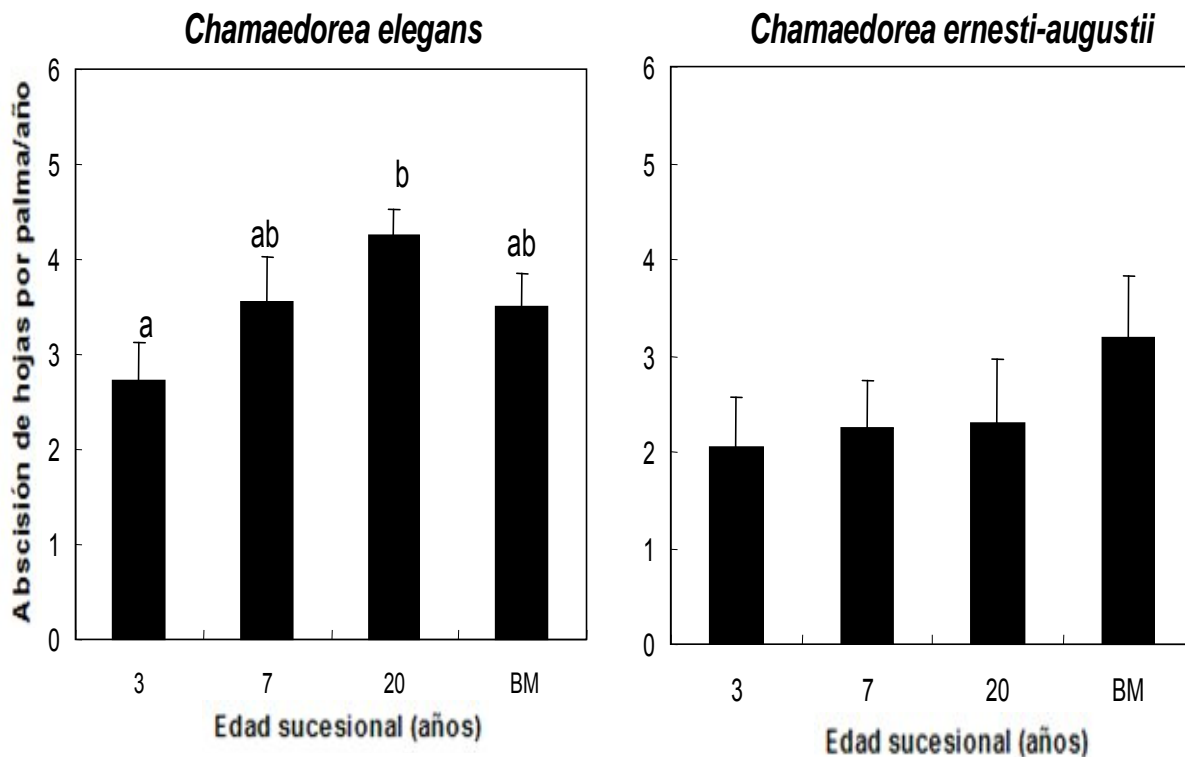


Figura 8. Abscisión de hojas en 1 años en palmas vivas de *Chamaedorea elegans* y *C. ernesti-augustii* en un gradiente de bosques sucesionales en la región de Frontera Corozal, Chiapas. Las letras diferentes indican diferencias significativas ($P < 0.05$).

10.3. Supervivencia.

Para *C. elegans*, la probabilidad de supervivencia a un año después del trasplante varió significativamente entre las edades sucesionales ($X^2 = 21.4$, $g.l. = 3$, $P \leq 0.005$) y entre los tratamientos de sotobosque dentro de las categorías de edad sucesional ($X^2 = 17.81$, $g.l. = 4$, $P \leq 0.005$). En presencia de sotobosque, la supervivencia fue significativamente mayor en los bosques secundarios de 20 años y fue significativamente menor tanto en los bosques de 3 años de sucesión (en presencia de sotobosque) como en los bosques maduros (en ausencia de sotobosque; fig. 9).

Las palmas de *C. ernesti-augustii* presentaron diferencias significativas entre las edades sucesionales ($X^2 = 22.5$, g.l. = 3, $P \leq 0.001$) pero no entre los tratamientos de sotobosque. Estas palmas exhibieron mayor supervivencia en los bosques secundarios de 20 años de sucesión y en el bosque maduro (fig. 9).

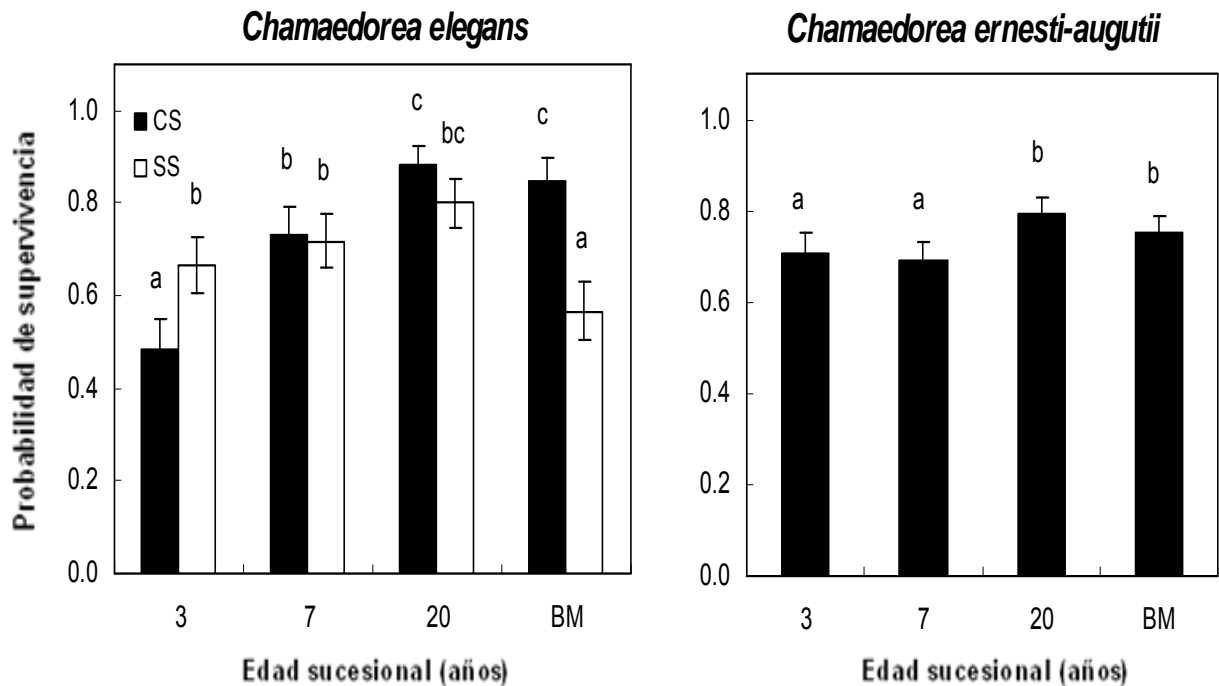


Figura 9. Probabilidad de supervivencia de las de palmas de *Chamaedorea elegans* y *C. ernesti-augustii* en un gradiente de bosques sucesionales en la región de Frontera Corozal, Chiapas. En distinta edad sucesional en ausencia (SS) y presencia (CS) de sotobosque. Las letras diferentes indican diferencias significativas ($P < 0.05$).

10.4. Tasa relativa de crecimiento del tallo (TRC_t)

La fig. 10 muestra la tasa relativa de crecimiento del tallo TRC_t para las dos especies de estudio en los diferentes estadios sucesionales y en los tratamientos de sotobosque, considerando sólo a los individuos vivos hasta el censo de noviembre de 2005.

El ANOVA muestra que en ambas especies la TRC_t no fue afectada significativamente por el tratamiento de sotobosque, pero si por la edad sucesional (Tablas 5 y 6), siendo los bosques sucesionales de 3 años de edad los que presentaron un menor crecimiento, mientras que las palmas exhibieron las mayores TRC_t en los bosques sucesionales de 7 y 20 años. En promedio para todos los sitios la prueba de *t*-student pareada, indica que la tasa relativa de crecimiento de *Chamaedorea elegans* (0.69 ± 0.004 e.e.) fue menor ($t = 0.14$, $P < 0.88$) que la de *C. ernesti-augustii* (0.70 ± 0.009).

Tabla 5. Resultados del análisis de varianza anidado aplicado para evaluar los efectos individuales e in interactivos de la edad sucesional (edad, factor con cuatro niveles) y el tratamiento de sotobosque (factor con dos niveles) sobre la tasa relativa de crecimiento del tallo (TRC_t) en *Chamaedorea elegans*.

Factor	<i>gl</i>	Medias cuadradas	<i>F</i>	<i>P</i>
Edad	3	0.001	3.40	0.13
Edad/Tratamiento	4	$337.5e^{-6}$	1.56	0.23
Error	16	$415.667e^{-6}$		

Tabla 6. Resultados del análisis de varianza anidado aplicado para evaluar los efectos individuales e in interactivos de la edad sucesional (edad, factor con cuatro niveles) y el tratamiento de sotobosque (factor con dos niveles) sobre la tasa relativa de crecimiento TRC en *Chamaedorea ernesti-augustii*. Niveles de significancia $P \leq 0.05^*$ indica diferencias significativas.

Factor	<i>gl</i>	Medias cuadradas	<i>F</i>	<i>P</i>
Edad	3	0.004	40.11	0.002*
Edad/Tratamiento	4	$1108.333e^{-6}$	0.13	0.96
Error	16	$833.333e^{-6}$		

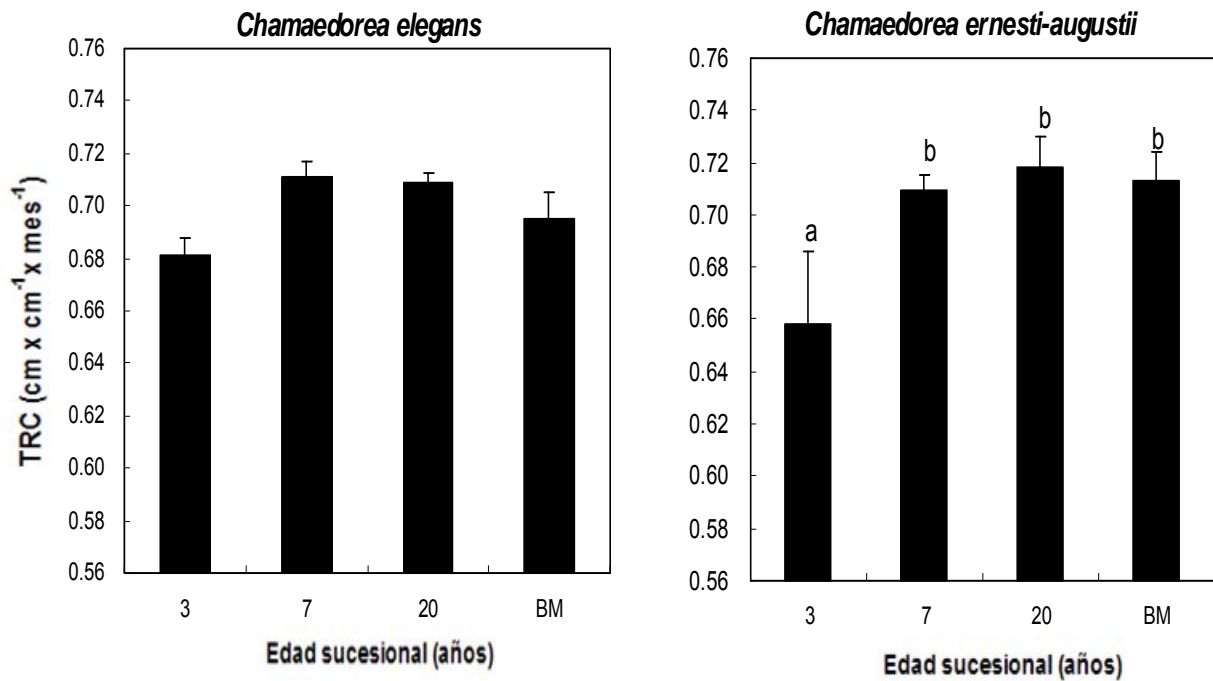


Figura 10. La tasa relativa de crecimiento de *Chamaedorea elegans* y *C. ernesti-augustii* en un gradiente de bosques sucesionales en la región de Frontera Corozal, Chiapas. En las figuras se muestran las TRC promedio. Las letras diferentes indican diferencias significativas ($P < 0.05$).

10.5. Daño por herbívoros

10.5.1. Porcentaje de herbivoría.

La fig. 11a y c muestran el índice de herbivoría promedio que presentaron las hojas de las dos especies durante un año, en los diferentes estadios sucesionales y en los tratamientos de sotobosque. En ambas especies, el porcentaje de herbivoría no fue significativo en la edad sucesional, ni en el tratamiento de remoción sotobosque (Tablas 9 y 10). Al promediar los tratamientos de sotobosque, el efecto de edad sobre el índice de herbivoría tampoco fue significativo en las dos especies (fig. 11b y d).

En promedio, para todos los sitios, el índice de herbivoría en *Chamaedorea elegans* (0.88 ± 0.10 e.e.) fue similar que ($t= 0.52$, $P= 0.603$) en *C. ernesti-augustii* (0.81 ± 0.09).

Tabla 9. Resultados del análisis de varianza anidado aplicado para evaluar los efectos individuales e in interactivos de la edad sucesional (edad, factor con cuatro niveles) y el tratamiento de sotobosque (factor con dos niveles) sobre el índice de herbivoría (IH) de *Chamaedorea elegans*.

Factor	<i>gl</i>	Medias cuadradas	<i>F</i>	<i>P</i>
Edad	3	0.13	4.08	0.10
Edad/Tratamiento	4	0.03	0.01	0.94
Error	16	0.17		

Tabla 10. Resultados del análisis de varianza anidado aplicado para evaluar los efectos individuales e in interactivos de la edad sucesional (edad, factor con cuatro niveles) y el tratamiento de sotobosque (factor con dos niveles) el índice de herbivoría (IH) en *Chamaedorea ernesti-augustii*.

Factor	<i>gl</i>	Medias cuadradas	<i>F</i>	<i>P</i>
Edad	3	0.16	4.08	0.10
Edad/Tratamiento	4	0.04	0.26	0.89
Error	16	0.15		

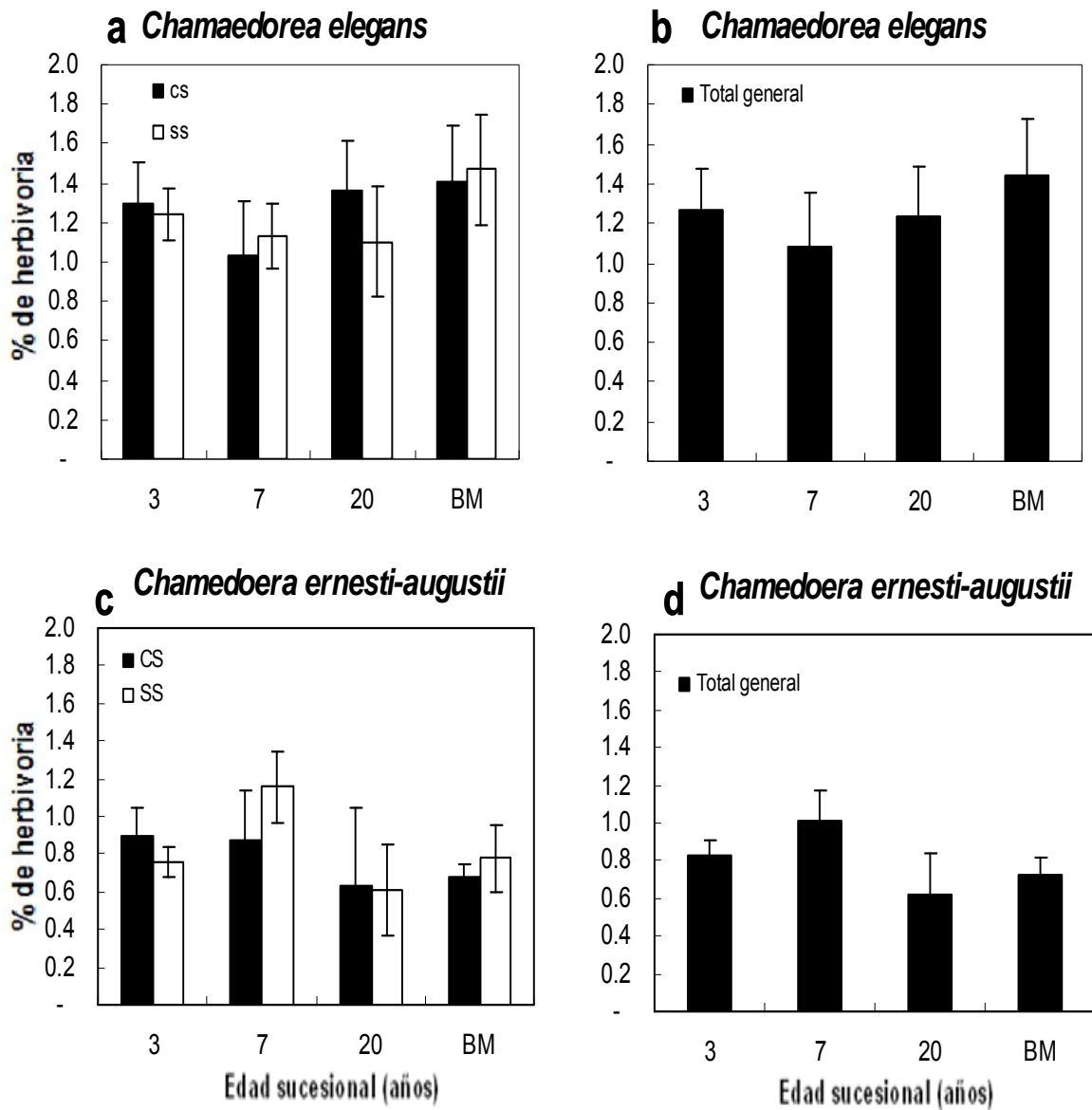


Figura 11. Porcentaje de herbivoría (IH) en las hojas de palmas de *Chamaedorea elegans* y *C. ernesti-augustii* en un gradiente de bosques sucesionales en la región de Frontera Corozal, Chiapas. En (a) y (c) se muestran el daño foliar en presencia y ausencia de sotobosque. En (b) y (d), se muestran los valores de daño que corresponden a los promedios IH combinando los tratamientos de sotobosque.

10.5.2. Daño por herbívoros vertebrados

En *C. elegans*, el porcentaje de palmas dañadas por pequeños mamíferos (“tuzas” del género *Thomomys*, “seretes” de la especie *Dasyprocta mexicana* y “guaqueques” *Aguti paca*) a un año del trasplante no mostró variaciones significativas entre las edades sucesionales, ni entre los tratamientos de sotobosque (fig. 12). En promedio, estos animales dañaron un 20% de las palmas supervivientes. El porcentaje de palmas dañadas de *C. ernesti-augustii* varió entre las edades sucesionales ($\chi^2 = 9.50$, g.l. = 3, $P < 0.025$) pero no entre los tratamientos de sotobosque. El mayor porcentaje de palmas dañadas se encontró en los bosques secundarios de 20 años de sucesión y en el bosque maduro y el menor porcentaje ocurrió en los bosques secundarios jóvenes de 3 años de edad sucesional (fig. 12).

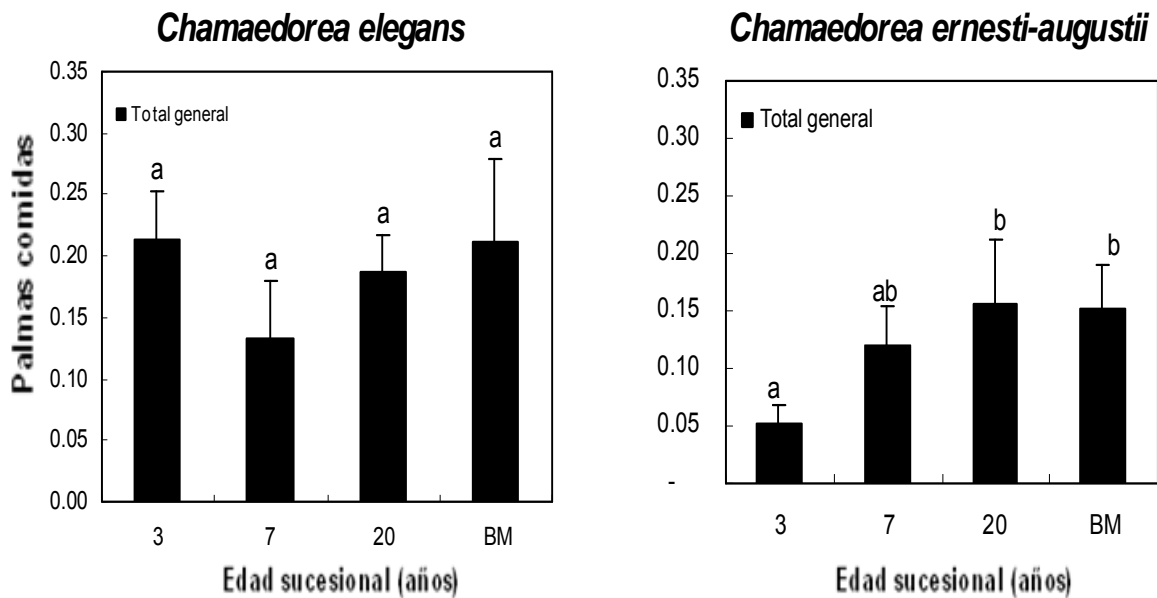


Fig. 12. Proporción de palmas dañadas por herbívoros vertebrados (en *Chamaedorea elegans* y *C. ernesti-augustii*) en bosques sucesionales de la región de Frontera Corozal, Chiapas. Los valores corresponden al promedio por edad sucesional combinando los tratamientos de sotobosque. Las letras diferentes indican diferencias significativas ($P < 0.05$).

10.6. Efectos del ambiente lumínico sobre el rendimiento de las palmas

La supervivencia, el crecimiento y las variables de la dinámica foliar no se correlacionaron con la edad sucesional con o sin remoción del sotobosque en el caso de *C. elegans*. La probabilidad de supervivencia fue la única variable de rendimiento de estas palmas que mostró una correlación negativa significativa con el ambiente lumínico (% de apertura del dosel) pero sólo en presencia del sotobosque ($r = -0.86$, $P = 0.0006$), sugiriendo que la supervivencia de estas palmas disminuye al aumentar la cantidad de luz. Bajo el tratamiento de remoción de sotobosque esta correlación no existió.

Para el caso de *Chamaedorea ernesti-augustii* la abscisión anual de hojas se correlacionó positivamente con la edad sucesional ($r = 0.67$, $P = 0.023$) y negativamente con el porcentaje de apertura del dosel ($r = -0.86$, $P = 0.0006$) bajo la presencia del sotobosque. Estas correlaciones no fueron significativas bajo el tratamiento de remoción de sotobosque ($P \geq 0.10$). La tasa relativa de crecimiento en longitud del tallo se correlacionó negativamente con el nivel lumínico ($r = -0.59$, $P < 0.05$), tanto en el tratamiento con remoción y presencia de sotobosque. Finalmente, la tasa relativa de crecimiento de hojas se correlacionó negativamente con la edad sucesional ($r \leq -0.58$, $P < 0.05$) y positivamente con el nivel lumínico ($r \geq 0.6$, $P < 0.04$) en ambos tratamientos de sotobosque.

11. Discusión.

En general, los resultados del presente estudio muestran que es posible desarrollar plantaciones de *Chamaedorea elegans* y *C. ernesti-augustii* en bosques secundarios jóvenes (3 a 20 años) y en sitios de bosque maduro. El rendimiento de las palmas de las especies, sin embargo fue diferencial entre los diferentes bosques y existe una etapa sucesional (bosques de 20 años de edad) en la que la supervivencia de las palmas fue máxima.

11.1. Ambiente lumínico

Con el progreso de la sucesión, los árboles incrementan su altura, y área basal, además de que aumentan también la diversidad y riqueza de especies vegetales. A lo largo de la sucesión aumenta el número de capas de follaje en el dosel y por ende el índice de área foliar (Brown y Lugo, 1990; Howorth y Pendry 2006). Estos cambios explican la rápida disminución del porcentaje de apertura del dosel observada entre los sitios de 3 a 20 años de abandono. En los bosques secundarios jóvenes las palmas tuvieron más de tres veces el nivel de luz que en el bosque maduro. El hecho de que no existieran diferencias significativas en la apertura del dosel entre los bosques secundarios de 20 años y los sitios de bosque maduro sugiere que el índice de área foliar y la estructura vertical de estos bosques secundarios es similar al del bosque maduro.

Asociados con los cambios de luz en el sotobosque durante la sucesión ocurren otros cambios ambientales que pueden ser importantes para el rendimiento de las palmas transplantadas. Por ejemplo, se ha encontrado que la disponibilidad

de nutrientes del suelo (especialmente P y N) disminuye significativamente en bosques tropicales secundarios de edades sucesionales jóvenes (Yan, *et al.*, 2006). La temperatura del aire y del suelo disminuyen con el aumento de la edad sucesional (Saldarriaga, 1994; Busing, 1995), mientras que la capa de hojarasca, la materia orgánica y la humedad relativa del suelo aumentan con la edad sucesional (Brown y Lugo, 1990, Li, *et al.*, 1999). En bosques secundarios viejos el dosel está dominado por especies de árboles de vegetación secundaria de ciclos de vida largos (Finegan, 1996), de modo que, con el tiempo, la estructura del bosque secundario es más semejante al bosque maduro, en factores bióticos y abióticos (Peña-Claros, 2003).

11.2. Dinámica foliar

11.2.1. Hojas en pie

El hecho de que el número de hojas en pie por palma de *C. elegans* y *C. ernesti-augustii* disminuyera durante los 12 meses después del trasplante, independientemente de la edad sucesional, sugiere un proceso de aclimatización. Este comportamiento de inhibición del crecimiento foliar es una de las primeras respuestas de aclimatación al estrés ambiental (Lu y Neuman, 1998). El trasplante de las palmas desarrolladas en vivero (con riego permanente) a los ambientes de los bosques sucesionales y del bosque maduro puede considerarse un evento de estrés temporal. Al reducirse el área foliar se disminuye la tasa de transpiración, lo que puede prolongar la supervivencia de las plantas reteniendo agua por más tiempo.

Según Larcher (2001) y Lambers et al. (2002), el estrés es un cambio ambiental que sufre una planta reduciendo las tasas de procesos fisiológicos tales como el de la fotosíntesis y el crecimiento. Las plantas responden con sistemas de compensación al estrés con los que pueden ajustarse a las nuevas circunstancias ambientales regresando, en general, a su estado inicial o bien a uno nuevo (fase de recuperación). La diferencia entre el estado original y el que presenta la planta después del estrés se denomina “respuesta al estrés”. En el caso de las palmas de estudio, la respuesta al estrés varió entre las especies, siendo del 54% (reducción de 4.7 a 2.2 hojas en pie) en *Chamaedorea elegans* y del 45% (reducción de 3.9 a 2.2 hojas) en *C. ernesti-augustii* al año del trasplante. Estos valores indican que el proceso de aclimatización y retorno a la condición inicial no se completó durante el primer año después del trasplante ya que la cantidad de hojas en pie, doce meses después del trasplante, fue significativamente menor que al inicial en ambas especies. El proceso de retorno parece ser más rápido en *C. elegans* que en *C. ernesti-augustii* ya que la primera recuperó 21% del número de hojas en pie original, mientras que la segunda recuperó menos del 7% (cf. fig. 5).

11.2.2. Longitud de hoja.

Las especies también difirieron en la respuesta al estrés en términos del tamaño de las hojas que se produjeron después del trasplante. Mientras que *C. elegans* produjo hojas más grandes, *C. ernesti-augustii* produjo hojas cada vez más pequeñas (cf. fig. 7). Además, la longitud de las hojas nuevas de *C. elegans* aumentó con la edad sucesional durante los primeros seis meses del trasplante

pero aquéllas de *C. ernesti-augustii* se mantuvieron prácticamente invariables (cf. fig. 7). Es posible que el tamaño pequeño de hojas de *C. elegans* en el sitio sucesional más joven refleje un problema de la fotoinhibición, el cual ocurre cuando la actividad fotosintética disminuye por exceso de radiación (Long, *et al.*, 1994; Adir, *et al.*, 2003). Además, factores de estrés como la sequía o las temperaturas extremas incrementan el efecto de la fotoinhibición (Cornic, 1994; Flexas y Medrano, 2002). Putz y De Steven (1984) encontraron en la isla de Barro Colorado que la longitud y el grosor de las hojas de individuos de *Chamaedorea wendlandiana* no varió con distintos niveles de luz dentro de una casa de sombra que mantenía altos niveles de humedad y una temperatura aproximadamente homogénea. Este caso ilustra que la variable luz por si sola no afecta la respuesta de las palmas sino que depende de su interacción con la humedad y temperatura del ambiente.

El estrés pudo acentuarse porque las palmas se transplantaron al final de la época de lluvia (octubre), lo que las llevó a pasar los primeros meses del trasplante durante la época de relativa sequía (febrero-abril). Esto explica que la menor cantidad de hojas en pie se registró al final de la época de sequía en ambas especies (cf. fig. 5). El estrés hídrico limita la capacidad de las plantas para fijar carbono. Por tanto, la producción de hojas se ve afectada por el estrés hídrico (Valladares y Pearcy, 1997; Niinemets y Valladares, 2004). En la Reserva de la Biosfera El Cielo, Tamaulipas, se encontró que la producción de hojas para *C. radicalis* está correlacionada positivamente con la precipitación (junio-octubre; Endress, *et al.*, 2004). El hecho de que el crecimiento del tallo en *C. ernesti-augustii*

se encontró negativamente correlacionado con la apertura del dosel sugiere que en sitios más abiertos (posiblemente con mayor demanda evapotranspirativa) la función de ganancia de carbono se vea afectada de manera negativa. Las plántulas de abetos trasplantadas en un gradiente de humedad de suelo sufrieron un mayor estrés (“transplant shock”) en ambientes más secos, sobre todo aquellas que tenían un bajo volumen de raíces (Hasse y Rose 1993). Las especies de *Chamaedorea* estudiadas tiene bajos volúmenes de raíces (observación personal) lo cuál podría hacerlas vulnerables al estrés producido por el trasplante. Se ha planteado que el éxito en el re-establecimiento de palmas trasplantadas depende de: una rápida regeneración de las raíces, de evitar daños y la desecación de las raíces durante el trasplante, además de mantener el suelo húmedo durante los primeros meses después del trasplante (Pittenger *et al.*, 2005).

11.2.3. Producción de hojas

La producción promedio de hojas, considerando a todos los sitios de estudio en conjunto fue de 2.7 hojas por año para *Chamaedorea elegans*, que es mayor al valor reportado por López-Toledo (2003) (para poblaciones naturales (2.11 por año) en la región de Chajul, Chiapas (en áreas cársticas). Para *C. ernesti-augustii* la producción fue de 2.3 hojas por año, que es similar al valor reportado por Bullock (1984) para palmas adultas de esta especie en la selva húmeda de Los Tuxtlas, Veracruz (con suelo de origen volcánico). Estas diferencias sugieren que *C. elegans* tiene mayor plasticidad en la producción de hojas que *C. ernesti-augustii* al cambiar las condiciones ambientales.

Considerando que las palmas trasplantadas de las dos especies estudiadas se encuentran en una fase de aclimatización durante el primer año del trasplante, la cosecha de hojas debería iniciarse después del primer año del trasplante. Los resultados obtenidos apoyan la práctica que se realiza en la localidad de estudio. Ahí la cosecha de hojas en plantaciones desarrolladas en sitios de bosque maduro, se inicia dos años después del trasplante (comunicación personal, Sr. Miguel Jiménez).

11.2.4. Abscisión de hojas

La reducción en la cantidad de hojas en pie resultó de una mayor abscisión que ganancia de hojas en ambas especies. En promedio, la producción y abscisión de hojas en *Chamaedorea elegans* fueron mayores que en *C. ernesti-augustii*, lo que indica que las especies difieren en sus mecanismos de regulación del área foliar. La primera especie tiene una dinámica de hojas más activa que la segunda. Estas dinámicas y sus diferencias entre especies, sin embargo, no variaron con la edad sucesional de los bosques ni con la remoción del sotobosque. Esto sugiere que ambas especies tienen una amplia capacidad de aclimatización. La plasticidad fenotípica confiere estabilidad funcional a pesar de cambios en las condiciones ambientales. Tal capacidad se observa en el rendimiento de algunas plantas de sombra en las que, a pesar de disponer de cantidades y calidades de luz muy diferentes, su ganancia de carbono es aproximadamente constante (Valladares y Pearcy, 1998).

11.3. Supervivencia.

Los resultados de este estudio muestran que es posible trasplantar exitosamente palmas de *Chamaedorea elegans* y *Chamaedorea ernesti-augustii* en bosques secundarios que abarca un amplio ámbito de edades sucesionales (3 a 20 años). En ambas especies la supervivencia, un año después del trasplante, fue del 50%, alcanzando en algunos sitios más del 85% (*C. elegans* en bosque de 20 años con sotobosque, cf. Fig. 9). Este resultado concuerda con lo reportado por Sánchez y Rosas (2002) para *C. elegans* en bosques secundarios de 4 a 5 años de edad, con una apertura de dosel del 12%, en la Sierra de Santa Marta, Veracruz. En ese caso las palmas criadas en almácigos por cerca de dos años obtuvieron un 90% de supervivencia tres años después del trasplante. Asimismo, el éxito del trasplante en los bosques secundarios puede ejemplificarse por el hecho de que la producción de hojas por palma de las dos especies de estudio fue similar en los bosques secundarios y el bosque maduro.

El tratamiento de remoción de sotobosque tuvo efectos diferenciales sobre la supervivencia de las palmas en los diferentes bosques de estudio. Mientras que la supervivencia de *Chamaedorea ernesti-augustii* no fue afectada por este tratamiento en ningún estadio sucesional, aquélla de *C. elegans* varió con este tratamiento dependiendo de la edad sucesional.

El hecho de que en presencia del sotobosque la supervivencia de palmas de esta especie fuese menor en los bosques sucesionales jóvenes (sobre todo de 3 años de edad) que en los de mayor edad, puede tener varias explicaciones. Primero, puede deberse a un efecto funcional relacionado con el estrés asociado a

elevados niveles de temperatura y baja humedad de los sitios con mayor apertura del dosel. De hecho, en ambas especies se encontró una correlación negativa entre la probabilidad de supervivencia al año de transplante y la apertura del dosel en presencia de sotobosque. Sin embargo, el hecho de que la remoción del sotobosque en los sitios con 3 años de edad sucesional la supervivencia fuese mayor que en presencia del sotobosque (cf. fig. 9) no apoya totalmente esta posibilidad. Esto lleva a una segunda hipótesis relacionada con la interferencia/competencia de las palmas transplantadas con la comunidad vegetal de sotobosque. En los bosques secundarios jóvenes la comunidad de árboles pequeños se encuentra en crecimiento rápido, favorecida por la mayor disponibilidad de luz (Breugel *et al.*, 2006; Chazdon *et al.*, 2005). Posiblemente, este elevado crecimiento demanda mayor consumo de agua y nutrientes del suelo lo cuál puede afectar el rendimiento de plantas de sotobosque como las palmas de estudio.

El cambio de la supervivencia en función de la disponibilidad de luz, mostradas en la fig. 13 (resultante de las correlaciones entre supervivencia y apertura del dosel en presencia y ausencia del sotobosque), apoya la idea anterior. Puede notarse que al aumentar el nivel de luz la ganancia en supervivencia debida a la ausencia del sotobosque se hizo mayor. Es interesante que a bajos niveles de luz, prevalecientes en el bosque maduro, la remoción de sotobosque tuviera un efecto negativo para la supervivencia de las palmas. En este caso puede plantearse que la frecuencia de la caída de objetos del dosel (ramillas, ramas, frutos grandes, troncos) aumenta en bosques sucesionales avanzados y maduros ya que los árboles pequeños, arbustos

y herbáceas del sotobosque interfieren con la caída de estos objetos disminuyendo la probabilidad de daños físicos para las palmas. Dado que el nivel de herbivoría por insectos y el porcentaje de palmas dañadas por herbívoros vertebrados no varió con la remoción del sotobosque puede pensarse que este factor no fue determinante para la supervivencia de las palmas asociada a la remoción del sotobosque, en ninguna de las edades sucesionales.

En *Chamaedorea elegans* la probabilidad de supervivencia fue máxima en los bosques secundarios de 20 años y bosques maduros bajo la presencia del sotobosque. Claramente, los bosques secundarios jóvenes, de 3 a 7 años de edad, imponen una limitación sobre la supervivencia. La probabilidad de supervivencia de *C. ernesti-augustii* fue máxima en bosques secundarios de 20 años sin importar el tratamiento de sotobosque.

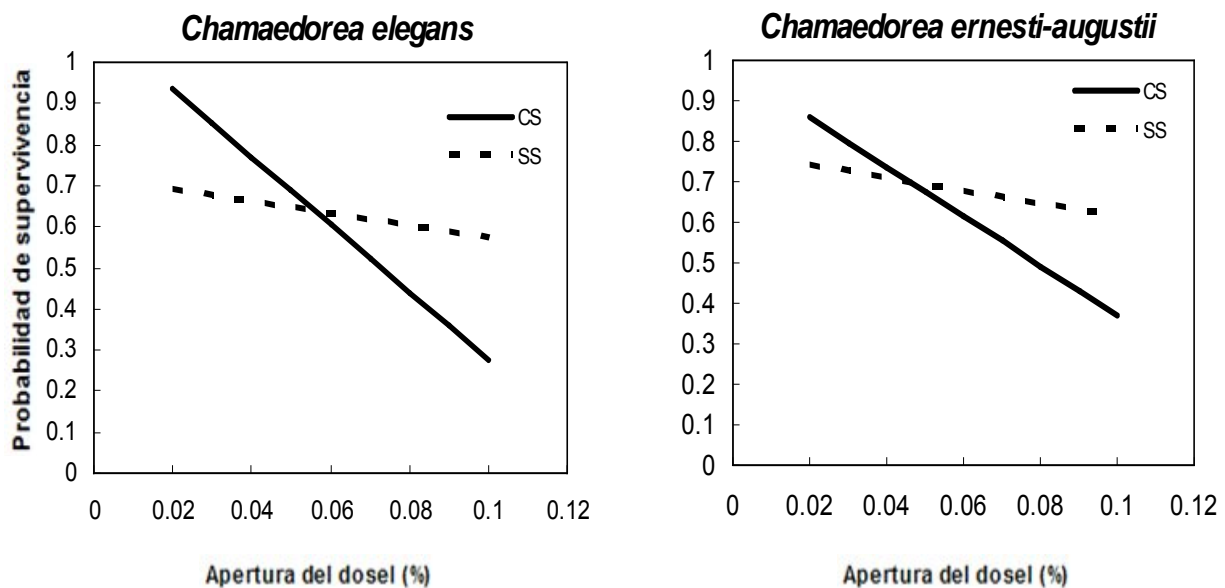


Figura 13. Relación entre la supervivencia y la apertura del dosel en presencia (CS) y ausencia (SS) del sotobosque para palmas de *Chamaedorea elegans* y *C. ernesti-augustii* trasplantadas a bosques de diferentes edades sucesionales.

11.4. Crecimiento

La tasa relativa de crecimiento del tallo (TRC_t) se vio afectada por la edad sucesional. Las palmas de ambas especies mostraron un menor crecimiento en la edad sucesional más joven (3 años). Smith y Houston (1989) proponen que la tolerancia al estrés (de temperatura, luz y agua) ocurre a cambio de una reducción en la capacidad de crecimiento. Las características anatómicas, morfológicas y fisiológicas de las plantas que confieren tolerancia a la sombra limitan la tolerancia a la sequía (y viceversa), es decir, las plantas tolerantes a la sombra se encuentran bajo un compromiso (“trade-off”) morfo-funcional entre ser eficientes con el uso de luz y ser dependientes de la disponibilidad de agua (Smith y Houston, 1989). Tal compromiso puede explicar el hecho de que las palmas crecieron a menor ritmo en los ambientes sucesionales jóvenes donde la demanda evapotranspirativa fue probablemente mayor. En general, un mayor nivel de estrés hídrico resulta en una menor productividad de biomasa (Larcher 2002). El estrés hídrico, sobre todo en época de sequía, aumenta con la apertura del dosel de un bosque y al menos para *Chamaedorea ernesti-augustii* existió una correlación negativa significativa entre la tasa de crecimiento del tallo y la apertura del dosel.

11.5. Herbívora

En las dos especies el nivel de herbivoría fue mínimo (< 1.5% del área foliar total por planta) en cualquiera de los bosques estudiados. Este resultado concuerda con el estudio de Gonzáles (2002) con *Chamaedorea elegans*, en el que describe que el nivel de daño por herbívoros y patógenos en promedio no es mayor al 2% de la

superficie foliar. Al parecer, estos niveles reducidos de herbivoría resultan de asignar más recursos a los mecanismos de defensa que al crecimiento o reproducción. Tal estrategia de asignación de recursos es común en plantas que crecen en ambientes limitados en recursos, tolerantes a la sombra (Bazzaz, 1986; Coley, 1983; Coley y Barone, 1996).

En contraste, se encontró que los pequeños mamíferos (“tuzas” del género *Thomomys*, “seretes” de la especie *Dasyprocta mexicana* y “guaqueques” *Aguti paca*) ejercen una fuerte presión sobre las palmas juveniles transplantadas. De las palmas supervivientes de ambas especies de estudio, después de un año, entre el 5 y el 20% mostraron daños de herbivoría evidentes. Estos animales se comen las raíces, hojas y los tallos, lo que ocasiona la muerte del individuo. Tales daños se observaron con mayor frecuencia durante la estación seca, siendo esta la época del año en la cual la producción de frutos es insuficiente para satisfacer la demanda alimenticia de mamíferos herbívoros. Sin embargo, en la isla de Barro Colorado Putz y Steven (1984) estudiaron a *Chamaedorea wendlandiana* y no encontraron individuos depredados por pequeños mamíferos, lo que les indicó que esta especie presenta metabolitos secundarios en los meristemas apicales que funcionan como defensas anti-herbívoras efectivas. Las tuzas son también herbívoros importantes en las palmas jóvenes de *Astrocaryum mexicanum* (Martínez-Ramos *et al.*, 1988).

De acuerdo con los resultados obtenidos, en el desarrollo de plantaciones de palmas de *Chamaedorea elegans* y *C. ernesti-augustii* en bosques secundarios y en el bosque maduro sería importante tomar en cuenta la pérdida de palmas transplantes y los daños foliares ocasionados por el ataque de mamíferos.

12. CONSIDERACIONES FINALES

Después de analizar y discutir los resultados obtenidos en el presente trabajo, podemos hacer algunas recomendaciones para el uso de bosques secundarios (“acahuales”) en el trasplante de palmas *Chamaedorea elegans* y *C. ernesti-augustii*.

Los bosques secundarios de 3 a 20 años de edad sucesional, así como el bosque maduro, ofrecen hábitats favorables para el desarrollo de plantaciones de *Chamaedorea elegans* y *C. ernesti-augustii*. Esta posibilidad depende de acciones de manejo como el “chapeo” (remoción) del sotobosque. Esta es una de las inversiones iniciales más costosas en términos monetarios y de mano de obra. Esta inversión debe evaluarse en función del rendimiento de las palmas. Como se mostró, esta práctica fue importante para la supervivencia de las palmas en los bosques sucesionales más jóvenes (de 3 años), nula en los bosques secundarios de 7 y 20 años de edad y negativa para la supervivencia en el bosque maduro. Por otro lado, el chapeo no afectó la producción de hojas de las palmas en ninguna de las edades sucesionales ni la calidad de la hoja en términos de su tamaño y del daño por insectos. Por lo tanto, la remoción del sotobosque es una acción, desde el punto de vista del su efecto sobre el rendimiento de las palmas, que no debe emplearse indiscriminadamente. En todo caso, es necesario evaluar los costos y beneficios de esta acción considerando que la remoción puede favorecer la plantación a través de aumentar la cantidad de plantas sembradas por unidad de terreno (entre menos sotobosque más espacio de siembra) y facilitar las actividades de trasplante, mantenimiento (barbecho, control de plagas) y cosecha.

Estos costos y beneficios pueden ejemplificarse con el caso de la plantación de *C. elegans* en un bosque secundario de 4-5 años de edad sucesional en la región de Santa Marta, Veracruz (Sánchez y Rosas 2002). Considerando el proceso de establecimiento de la plantación (compra de semilla, herramientas y materiales usados, pago de jornales para manejo de las semillas y las palmas en el almácigo y en el campo) se gastó a lo largo de tres años \$7,790 pesos por hectárea. De esta plantación se obtuvo una ganancia inicial de \$10,000 pesos por la cosecha de hojas durante el tercer año (dos años después del trasplante), resultando una ganancia neta inicial de \$2,000.00 por hectárea. A partir de esta cantidad, las ganancias futuras aumentarán debido a que sólo se requerirá de inversión en mantenimiento (\$640 pesos), es decir de una ganancia neta estimada en \$9,360 pesos por hectárea, la cuál es una ganancia importante para la economía local (Sánchez y Rosas 2002).

Por último, en la evaluación de los costos debe considerarse el efecto del chapeo sobre el potencial de regeneración del bosque en el que se desarrollan las plantaciones. Trauernicht y Ticktin (2006) encontraron que la luz difusa y la cantidad de plántulas de especies pioneras aumentan en plantaciones de *Chamaedorea hopperiana* en las que se eliminó la vegetación herbácea sotobosque. Aún no se tienen evaluaciones de los efectos sobre la regeneración cuando el chapeo incluye árboles juveniles.

13. Conclusiones

- Las palmas jóvenes (2 años de edad) criadas en almacigo de *Chamaedorea elegans* y *Chamaedorea ernesti-augustii* requieren de un periodo de aclimatización (recuperación de estrés) de al menos un año al ser transplantadas a bosques de diferente edad sucesional (3 a 20 años de abandono y bosque maduro). Después de 12 meses del trasplante, las palmas poseen un número de hojas (área foliar) menor que el inicial.
- La producción y abscisión de hojas no difiere entre los bosques secundarios y el bosque maduro.
- En *Chamaedorea elegans* la longitud de la hojas nuevas fue menor en los bosques de edades sucesionales jóvenes (3 años). En *C. ernesti-augustii* la longitud de la hoja no varió con la edad sucesional de los bosques.
- La probabilidad de supervivencia de las palmas transplantadas de las especies de estudio fue mayor en bosques sucesionales de 20 años y en bosque maduro.
- Los índices de herbivoría por insectos en las hojas (< 2%) fueron bajos y similares en todas las edades.
- El daño por mamíferos fue considerable en todas edades sucesionales. Este es un factor que debe regularse para el mantenimiento de la plantación
- La remoción de sotobosque tiene un efecto diferencial sobre la supervivencia de las palmas transplantadas, dependiendo de la edad sucesional (apertura del dosel). Para ambas especies, en los bosques cerrados la supervivencia

disminuyó al remover el dosel y lo contrario ocurrió en los bosques sucesionales más jóvenes.

- El ambiente lumínico es una variable determinante para la supervivencia establecimiento y producción de las palmas, pero no la única.
- *C. ernesti-augustii* es una especie más plástica, ya que se adapta con mayor facilidad a ambientes contrastantes.
- De acuerdo con el rendimiento observado en las palmas durante el primer año después del trasplante, se puede recomendar a los bosques de edad sucesional de 20 años como los más aptos para el cultivo de palmas de *Chamaedorea elegans* y *C. ernesti-augustii*.
- Se requiere información sobre el cómo las plantaciones, en bosques sucesionales y maduros, pueden mantenerse a largo plazo.

13. Literatura citada.

Ackerly, D., Knight, C., Weiss, S., Barton, K. y Starmer, K. 2002. Leaf size, specific leaf area and microhabitat distribution of chaparral woody plants: contrasting patterns in species level and community level analyses. *Oecologia*. 130:449-457.

Adir, N., Zer, H., Shochat, S. y Ohad, I. 2003. Photoinhibition a historical perspective. *Photosynthesis Research*. 76:343-370.

Aguilar, S.A. y Rosas, A. 2002. El cultivo de palma camedor (*Chamaedorea elegans*): alternativas económicas para el manejo de acahuals en la región de Pajapan, Veracruz.

Aide, T.M., Zimmerman, J.K., Herrera, L., Rosario, M., Serrano, M. 1995. Forest recovery in abandoned tropical pastures in Puerto Rico. *Forest Ecology and Management*. 77:77-86.

Alexiades, N.M. y Shanley, P. 2004. Productos forestales, medios de subsistencia y conservación: Estudios de casos sobre sistemas de manejo de productos forestales no maderables. En: *Productos forestales, medios de subsistencia y conservación: Estudios de casos sobre sistemas de manejo de productos forestales no maderables*. Vol. 3- America Latina. Alexiades, N.M. y Shanley (eds). CIFOR. Indonesia.

Anten, N.P.R., y Ackerly, D.D. 2001. Canopy-level photosynthetic compensation after defoliation in a tropical understory palm. *Functional Ecology*. 15: 152-162.

Anten, N. P. R., Martínez-Ramos, M., Ackerly, D. D. 2003. Defoliation and growth in an understory palm: quantifying the contributions of compensatory responses. *Ecology*. 84 (11): 2095-2918.

Bazzaz, F. 1981. *Plants in changing environments. Linking physiological, population and community ecology*. Cambridge University Press. USA.

Bazzaz, F. 1991. Habitat selection in plants. *The American Naturalist*. 137:116-130.

Beckage, B. y Clark, J.S. 2003. Seedling survival and growth of three forest tree species: the role of spatial heterogeneity. *Ecology*. 84:1849-1861.

Beckage, B., Clark, J.S., Clinton, B.N. y Haines, B.L. 2000. A long-term study of tree seedling recruitment in southern Appalachian forests: the effects of canopy gaps and shrub understories. *Canadian Journal of Forest Research*. 30:1617-1631.

Begon, M. Harper, J.L. y Townsend, C.R. 1999. *Ecology: individuals, population and communities*. Blackwell Scientific. New York.

Bradford, K.J. y Hsiao, T. C. 1982. Physiological response to moderate water stress. En Lange, P.S., Nobel, C.B., Osmond y Ziegler, H. (eds.). *Physiological Plant Ecology II*. Springer-Verlag, Berlin, Germany.

Brokaw, N.V.L. y Busing, R.T. 2000. Nich versus chance and tree diversity in forest gaps. *Trends in Ecology and Evolution*. 15:183-188.

Brown, S. y Lugo, A.E. 1999. Tropical secondary forests. *Journal of Tropical Ecology*. 6:1-32.

Breugel, M, Martínez-Ramos, M. y Bongers, F. 2006. Community dynamics during early secondary sucesión in Mexican tropical rain forest. *Journal of Tropical Ecology*. 22:663-674.

Bullock S. 1984. Biomass and nutrient allocation in a neotropical dioecious palm, *Oecologia*, vol. 63 num. 3.

Canham, C.D., Denslow, J.S., Platt, W.J., Runkle, J.R., Spies, T.A. y White, P.S. 1990. Light regimes beneath closed canopies and tree-fall gaps in temperate and tropical forests. *Canadian Journal of Forestry Research*. 20:620-631.

Canham, C.D., Finzi, A.C., Pacala, S.W. y Burbank, D.H. 1994. Causes and consequences of resource heterogeneity in forests- intraespecific variation in light transmission by canopy trees. *Canadian Journal of Forest Research-Journal Canadien De La Recherche Forestiere*. 24:337-349.

Clement, C.R., Clay, J. y Sampaio, P. 1999. Biodiversidad Amazônica: ejemplos e estratégias de utilização. Programa de Desenvolvimento Empresarial e Tecnológico, Manaus.

Chazdon, R.L. 2003. Tropical forest recovery: legacies of human impact natural disturbance. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. 6:51-71.

Chazdon, R.L., Redondo Brenes, A. y Vilchez Alvarado, B. 2005. Effects of climate and stand age on annual tree dynamics in tropical second-growth rain forests. *Ecology*. 86:1808-1815.

Coley, P.D. 1983. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. *Ecological Monographs*. 53 (2): 209-234.

Coley, P.D. y Barone, J.A. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27: 305-335.

Comisión para la Cooperación Ambiental (CCA) de América del Norte, 2003. En busca de un Mercado de América del Norte para la palma sustentable. CCA, Montreal Canadá.

CONAP. 2002. Xate (*Chamaedorea spp*) Situación del sistema de recolección y exportación y recomendaciones para un plan de trabajo. Insumo para una política de recursos forestales no maderables en áreas protegidas. Guatemala. FIPA/AID

Condit, R., Ashton, P.S., Baker, P., Bunyavejchewin, S., Gunatilleke, S., Gunatilleke, N., Hubbell, S.P., Foster, R.B., Itoh, A., LaFrankie, J.V., Lee, H.S., Losos, E., Manokaran, N., Sukumar, R. y Yamakura, T. 2000. Spatial patterns in the distribution of tropical tree species. *Science* 288: 1414-1418.

Cornic, G. 1994. Drought stress and high light effects on leaf photosynthesis. En Baker, N.R. y Bowyer, R. (eds.) *Photoinhibition of photosynthesis. From molecular mechanisms to the field.* Bios Scientific Publishers. Oxford.

Cunningham. A.B. 2000. *Applied ethnobotany: people, wild plant use and conservation.* Earthscan, London.

Curran, L.M. y Webb, C.O. 2000. Experimental tests of the spatiotemporal scale of seed predation in mast-fruiting Dipterocarpaceae. *Ecological Monographs* 70: 129-148.

Current, D. Y Wilsey, D. 2001. The Market for the *Chamaedorea* palms in north America and Europe: Opportunities for sustainable management and green marketing of the resource with improved benefits for local communities. The North American Commission for Environmental Cooperation.

Dirzo, R. y Garcia, C.M. 1992. Rates of deforestation in Los Tuxtlas, a neotropical area in southeast Mexico. *Conservation Biology*, 6(1): 84-90.

Dirzo, R y Dominguez. C.A. 1995. Plant-herbivore interactions in Mesoamerican tropical dry forest. En: Bullock, S.H., Mooney, A. y Medina, E.: *Seasonally dry tropical forest.* Cambridge University Press. Cambridge. Pp. 304-309.

DeWitt, J.T. 1998. Costs and limits of phenotypic plasticity: test with predator-induced morphology and life history in a freshwater snail. *Journal of Evolutionary Biology*. 11:465-480.

De Los Santos, E.J., González, A., Méndez, B.M. 2003a. Proyecto de comercialización de productos forestales no maderables: factores de éxito y fracaso. Palma camedor (*Chamaedorea spp*). Grupo Mesófilo A.C. FAO. UNEP.

De Los Santos, E.J., López, J.P., González, A. 2003b. Informe de mercado de la palma camedor (*Chamaedorea spp*). Grupo Mesófilo A.C. UNEP.WCMC.

Dubreucq, B., Berger, N., Vincent, E., Boisson, M. Caboche, M. y Lepiniec, L. 2000. The Arabidopsis AtEPR1 extensin-link gene is specifically expressed in endosperm during seed germination. *Plant Journal*. 23:643-652.

Endress, B.A, Gorchov, D.L. y Peterson, M.B. 2004. Harvest of the palm *Chamaedorea radicalis*, its effects on leaf production, and implications for sustainable management. *Conservation Biology*. 18(3):822-830.

Everham III, E.M., Myster, R.W. y van De Genachte, E. 1996. Effects of light, moisture, temperature, and litter on the regeneration of five tree species in the tropical montane wet forest of Puerto Rico. *American Journal of Botany* 83(8):1063-1068.

FAO. 2003. Sustainable forest management and the ecosystem approach: two concepts, one goal, by M.L. Wilkie, P. Holmgren & F. Castañeda. *Forest Management Working Paper FM 25*. Rome (available at www.fao.org/forestry/site/20707/en).

Finegan, B. 1984. Forest succession. *Nature*. 312:109-114.

Finegan, B. 1996. Pattern and process in neotropical secondary rain forest: The first 100 years of succession. *Trends in Ecology & Evolution*.

Flexas, J. y Medrano, H. 2002. Energy dissipation in C3 plants under drought. *Functional Plant Biology*. 19:1209-1215.

Foley, M.E. y Hong, T.D. 1994. Desiccation tolerance and potential longevity of developing seeds of rice (*Oryza sativa* L.). *Annals of Botany*. 73:501-506.

Forget, P.M., Kitajima, K. y Foster, R.B. 1999. Pre- and post-dispersal seed predation in *Tachigali versicolor* (Caesalpinaceae): effects of timing of fruiting and variation among trees. *Journal of Tropical Ecology* 15: 61-81.

González, S. M. C. 2002. Diagnóstico demográfico y económico de las poblaciones de *Chamaedorea spp.* En la región de Chapul, Chiapas. Tesis de Maestría. Universidad Michoacana De San Nicolás de Hidalgo. Morelia, Michoacán.

González-Pacheco, C. 1984. Un recurso natural en poder las transnacionales: la palma camedor. Documento interno. Instituto de Investigaciones Económicas. Universidad Nacional Autónoma de México. México. D.F.

Grime, J.P. Campbell, B.D. 1991. Growth rate, habitat productivity, and plant strategy as predictors of stress response. En: *Response of plants to multiple stresses*. Mooney, H.A., Winner, W.E., Pell, E.J. (Eds) Academic Press, San Diego, pp 143-161.

Gross, K. 1984. Effects of seed size and growth form on seedling establishment of six monocarpy perennial plants. *Journal of Ecology*. 72(2):369-387.

Guariguata, M.R. y Pinard, M.A. 1998. Ecological knowledge of regeneration from seed in neotropical forest trees: implications for natural forest management. *Forest Ecology and Management* 112: 87-99.

Gutiérrez, M.V., Jiménez, K. Soto, D., Alpizar, M., Chinchilla, C. 2002. El microclima en una casa de sombra: palmas y zamia como indicadores de aclimatación a la luz. *Rev. Agr. Trop.* 32:47-60

Haase, D. L y Robin, R. 1993. Soil moisture stress induces transplant shock in stored and unstored 2+0 douglas-fir seedling of varying root volume. *Forest Science.* 39(2):275-294.

Harper, J.L. 1977. *Population biology of plants.* Academic Press. New Cork.

Hernández-Palladares, L. 1994. Tecnología para la producción de palma camedor. Memoria de la séptima Reunión Científica del Sector Agropecuario y Forestal del Estado de Veracruz. INIFAP, México.

Hodel, R. D. 1992. *Chamaedorea Palms: The species and their cultivation.* Allen Press, Inc., Lawrence, K.S. University of California.

Holl, K. 1999. Factors limiting tropical rain forest regeneration in abandoned pasture: seed rain, seed germination, microclimate, and soil. *Biotropica* 31(2): 229-242.

Hooper, E., Condit, R. y Legendre, P. 2002. Responses of 20 native tree species to reforestation strategies for abandoned farmland in Panama. *Ecological Applications.* 12(6):1626-1641.

Howorth, R. y Pendry, C.A. 2006. Post-cultivation secondary succession in a Venezuela lower mountain rain forest. *Biodiversity and Conservation.* 15:693-715.

Hsiao, T.C. 1973. Plant responses to water stress. *Annual Review. Plant Physiology.* 24: 519-570.

Huante, P. Rincón, E., Acosta, I. 1995. Nutrient availability and growth rate of 34 woody species from a tropical deciduous forest in Mexico. *Functional Ecology.* 9: 849-858

Huntly, N. 1991. Herbivores and the dynamics of communities and ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematic* 22: 477-503.

Husic, D.W., Husic, H.D. y Tolbert, N.E. 1987. The oxidative photosynthetic carbon cycle or C₂ cycle. *Plant Sciences.* 5:45-100.

ITTO (International Tropical Timber Organization). 2002. ITTO guidelines for the restoration, management and rehabilitation of degraded and secondary forests. ITTO Policy Development Series No. 13. Yokohama, Japan.

Janzen, D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The American Naturalist* 104: 501-528.

Kitajima, K y Tener, M. 2000. Ecology of seedling regeneration. En *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*. Fenner, M (eds.). CAB International, Oxon, UK.

Kobe, R.K. 1999. Light gradient partitioning among tropical tree species through differential seedling mortality and growth. *Ecology*. 80:187-201.

Kohen, E., Santus, R. y Hirschberg. 1995. *Photobiology*. Academic Press, London.

Kozlowski, T.T., Kramer, P.J. y Pallardy, S.G. 1991. *The physiological ecology of woody plants*. Academic Press. Toronto.

Kramer, P.J. y Boyer, J.S. 1995. *Water relation of plants and soils*. Academic Press, San Diego.

Lambers, H., Chapin III y Pons, T. 2002. *Plant physiological ecology*. Springer-Verlag. New York.

Lakso, A.N. 1979. Seasonal changes in stomatal response to leaf water potential in apple. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 104:58-60.

Larcher, W. 2003. *Physiological plant ecology: ecophysiology and stress physiology of functional groups*. Ed. Springer. Germany.

Laska, M.S. 1997. Structure of understory shrub assemblages in adjacent secondary and old growth tropical wet forests, Costa Rica. *Biotropica*. 29(1): 29-37.

Lestón, J. y Monteith, J. L. 1975. *Micrometeorology and Ecology*. En *Vegetation and the atmosphere, Vol 1*. Monteith, J. L. (Eds.) Academic Press. England.

Li, X., Wilson, S.D. y Song, Y. 1999. Secondary succession in two subtropical forests. *Plant Ecology*. 143:13-21.

Levitt, J. 1980. *Responses of plants to environmental stresses*. Academic Press, New York.

López, T. L. A. 2003. *Recuperación funcional y demográfica post-defoliación en plantas. El caso de palmas xate (*Chamaedorea elegans* y *C. oblongata*)*. Tesis de Maestría. Instituto de Ecología. UNAM. México, D.F.

Long, S.P., Humphires, S. y Falkowski, P.G. 1994. Photoinhibition of photosynthesis in nature. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*. 45:633-662.

Lu, Z. y Neuman, P. 1998. Water-stressed maize, barley and rice seedlings show species diversity in mechanisms of leaf growth inhibition. *Journal of Experimental Botany*. 49:1945-1952.

Ludlow, M.M. y Muchow, R.C. 1990. A critical evaluation of traits for improving crop yield in water limited environments. *Advance in Agronomy*. 43:107-153.

Martínez-Ramos, M. 1994. Regeneración natural y diversidad de especies arbóreas de selvas húmedas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 54:174-224.

Martínez-Ramos, M. En prensa, Aspectos ecológicos de selva húmeda en la región Lacandona: perspectivas para su estudio y conservación. En: Manejo, Conservación y Restauración de Recursos Naturales en México: Perspectivas desde la Investigación Científica. Oyama, K. y Castillo, A. (Eds.) En proceso. Editorial Siglo XXI, México, DF.

Martínez-Ramos, M., Rodríguez, V. J., Benítez, M. J., Ceccon, E., López, T. A., Méndez-Bahena, A., Sauzo, O. I., En prensa. Regeneración de selvas en potreros abandonados en la región Lacandona, Chiapas.

Masera, O., Ordoñez, M., Dirzo, R. 1997. Carbon Emissions from Mexican forests: Current situation and long term scenarios. *Climatic Change*. 35. 265-295.

Mendoza, A. Piñero, D y Sarukhán, J. 1987. Effects of experimental defoliation on growth, reproduction and survival of *Astrocaryum mexicanu*. *Journal of Ecology*. 75:545-554.

Miranda, F. y Hernández-X, E. 1963. Los tipos de vegetación de México. *Boletín de la sociedad botánica de México*. 28:29-178.

Montgomery, R. A., Chazdon, R. L. 2002. Light Gradient Partitioning by Tropical Tree Seedlings in The Absence of Canopy Gaps. *Oecologia*. 131:165-174.

Nepstad, D. Y Schawartzman, S. 1992. Non-Timber forest products from tropical forests: Evaluation of conservation and development strategy. *Advances In Economic Botany* 9. New York Botanical Garden, Bronx, New York.

Nilsen, E.T. y Orcutt, D.M. 1996. *Physiology of plants under stress*. John Wiley & Sons, Inc, New York.

Nicotra, A.B. Chazdon, R.L. y Iriarte, S.V.B. 1999. Spatial heterogeneity of Light and woody seedling regeneration in tropical wet forests. *Ecology* 80(6):1980-1926.

Nonami, H., Yaun, W., Boyer, J. 1997. Decreased growth-induced water potential. *Plant Physiol*. 114:501-509.

Novotny, V., Basset, Y., Miller, S.E., Weiblen, G.D., Bremer, B., Cizek, L. y Drozd, P. 2002. Low host specificity of herbivorous insects in a tropical forest. *Nature* 416: 841-844.

Ogren, W.L. Photorespiration: Pathways, regulation, and modification. *Annual Review of Plant Physiology*. 35:415-442.

Oyama, K. 1992. Conservation and exploitation of tropical resource: 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 dioecious palm, *Chamaedorea tepejilote*. *Biotropica*. 22(2):119-123

Peña-Claros, M. 2001. Secondary forest succession. Processes affecting the regeneration of Bolivian tree species. Ph. D thesis. University, Utrecht. Department of plant ecology. PROMAB. Scientific Series 3.

Peña-Claros, M. 2003. Changes in forest structure and species composition during secondary forest succession in the Bolivian Amazon. *Biotropica*. 35(4): 450-461.

Pearcy, R.W. 1990. Sunflecks and photosynthesis in plant canopies. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*. 41:421-453.

Pearcy, R.W. 1999. Responses of plants to heterogeneous light environments. En: *Handbook of functional plant ecology*. Pugnaire, F.I. y Valladares, F. (Eds) Marcel Dekker, New York.

Peters, C.M., Gentry, A., Mendelsohn, R., 1989. Valuation of an Amazon rain forest. *Nature* 339, 656-657.

Plotkin, M. y Famolare, L 1992. Sustainable harvest and marketing of rain forest products. Island Press. Washington, D.C.

Poorter, L. y Arets, E. J.M.M. 2003. Light environment and tree strategies in a Bolivian tropical moist forest: an evaluation of the partitioning hypothesis. *Plant Ecology* 166: 295-306.

Porras, G.O. 2001. Cultivo y comercialización de palma camedor en la zona centro del estado de Veracruz. Proyecto Sierra de Santa Marta A.C.

Putz, F.E. y Steven, D. 1984. Mortality rates of some rainforest palms in Panama. *Principes*.

Quero, H. J. 1989. Flora genérica de arecaceas de México. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias. UNAM. México, D.F.

Quintana-Ascencio, P., González-Espinoza, M., Ramírez-Marcial, N., Domínguez-Vázquez, G. y Martínez-Ico, M. 1996. Soil seed banks and regeneration of tropical rain forest from milpa fields at the Selva Lacandona, Chiapas, Mexico. *Bitropica*. 28 (2):192-209.

Raaimakers, D y Lambers, H. 1996. Response to phosphorus supply of tropical tree seedling: a comparison between a pioneer species *Tapirira obtuse* and climax species *Lecythis corrugata*. *New Phytologist*. 132(1):97-102.

Ramírez, R.F. 1997. Cultivo y manejo de palmas del género *Chamaedorea* en la sierra de Santa Marta. En: Gestión de recursos naturales y opciones agroecológicas para la Sierra de Santa Marta, Veracruz. Avances de Investigación. Paré, L. y Velázquez, E.H. (Coords) Instituto de Investigaciones Sociales. Universidad Nacional Autónoma de México. D.F.

Ramírez, R.F. 1999. Cultivo y manejo de palmas camedor por indígenas de la Sierra de Santa Marta, Veracruz. En: Retos y oportunidades para el aprovechamiento sostenible de especies no maderables en México y Centroamérica.

Ramírez, R. F. 2001. La extracción de palmas camedoras en México un grave riesgo de pérdida de diversidad biológica. Proyecto Sierra de Santa Marta A.C.

Ruiz-Sánchez, M.C., Domingo, R., Torrecillas, A. y Pérez-Pastor, A. 2000. Water stress preconditioning to improve drought resistance in young apricot plants. *Plant Sci*. 152(2):245-251.

Sack, L. y Grubb, P.J. 2001. Why do species of woody seedlings change rank in relative growth rate between low and high irradiance? *Functional Ecology*. 15: 145-154.

Saldivia, G.T. y Cherbonnier, C. 1982. De la recolección silvestre al cultivo de la palma camedor perspectivas de aprovechamiento. En alternativas para el uso del suelo en áreas forestales del trópico húmedo. INIF. Publicación especial. 26: 49-63.

Salisbury, F.B. y Ross, C.W. 1994. Fisiología vegetal. Grupo Editorial Iberoamericana S.A. de C.V. México.

Sánchez-Gómez, D., Zavala, M.A., Valladares, F. 2004. Combined shade and drought effects on seedling survival of four pine-oak species: reconciling theories of irradiance and water effects on whole plant performance. *Functional Ecology*.

Silman, M.R., Terborgh, J.W. y Kiltie, R.A. 2003. Population regulation of a dominant-rain forest tree by a major seed-predator. *Ecology* 84: 431-438.

State of World's Forests. 2005. SWF. FAO.

Svenning, J.C. 1998. The effect of land-use on the local distribution of palm species in an Andean rain forest fragment in northwestern Ecuador. *Biodiversity and conservation*. 7:1529- 1537.

Svenning, J.C. 2001. Environmental heterogeneity, recruitment limitation and the mesoscale distribution of palms in a tropical montane rain forest. (Manquipucuna, Ecuador). *Journal of Tropical Ecology*. 17:97-113

Svenning, J.C. 2002. Crown illumination limits the population growth rate of a neotropical understorey palm (*Geoma macrostachys*, Aracaceae). *Plant Ecology*. 159:185-199.

Swaine, M.D. 1996. Rainfall and soil fertility as factors illuminating forest species distribution in Ghana. *Journal of Ecology*. 84(3):419-428.

Trauernicht, C. y Ticktin, T. 2006. Cultivation of non-timber forest products alters understory light availability in a humid tropical forest in México. *Biotropica* 38(3): 428-436.

Tejeda-Cruz, C. 2002. Apropiación social del territorio y política ambiental de la Selva Lacandona, Chiapas; el caso de Frontera Corozal, Comunidad Lacandona. Tesis de Maestría en Ciencias en Desarrollo Rural Regional. Dirección de Centros Regionales. Universidad Autónoma de Chapingo.

Ticktin, T. 2004 The ecological consequences of harvesting non-timber forest products. *Journal of Applied Biology*. 41:11-21.

Ticktin, T., Nantel, P., Ramirez, F. and Johns, T. 2002. Effects of Variation on Harvest Limits For Nontimber Forest Species in Mexico. *Conservation Biology* 16 (3): 691-705.

Turner, N.C. y Jones, M.M. 1980. Turgor maintenance by osmotic adjustment: a review and evaluation. En Turner, N.C. y Kramer, J.P. (Eds.) *Adaptation of plants to water and high temperature stress*. Wiley Interscience, New York.

Valladares, F., Aranda, I., Sánchez-Gómez, D. 2004. La luz como factor ecológico y evolutivo para las plantas y sus interacciones. En *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. Ministerio del medio ambiente. Valladares, F. (ed.), EGRAF, S.A. Madrid

Valladares, F., Dobarro, I., Sánchez-Gómez, D. y Pearcy, R.W. 2004. Photoinhibition and drought in Mediterranean woody saplings: scaling effects and interactions in sun and shade phenotypes. *Journal of Experimental Botany* (En prensa)

Valladares, F. y Pearcy, R.W. 1997. Interactions between water stress, sun-shade acclimation, heat tolerant and photoinhibition in the sclerophyll *Heteromeles arbutifolia*. *Plant, Cell and Environment* 20:25-36.

Valladares, F., Vilagrosa, A., Peñuelas, J., Romá, Ogaya, Camarero, J.J., Corchera, L., Sisó, S., Gil-pelegrín, E. 2004. Estrés hídrico: ecofisiología y escalas

de sequía. En *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. Ministerio del medio ambiente. Valladares, F. (ed.), EGRAF, S.A. Madrid.

Velásquez, E. y Ramírez, F. 1995. Usos económicos de la selva de montaña en una reserva de la biosfera. En: *Alternativas de manejo en laderas en Veracruz*. Boege, E., García, H. y Gerez, P. (eds). Fundación F. Ebert. SEMARNAP. México.

Veneklaas, E. J. y Poorter, L. 1998. Carbon partitioning strategies of tropical tree seedlings in contrasting light environments. En: *Inherent variation in plant growth. Physiological mechanisms and ecological consequences*. Lambers, H., Poorter, H. y Van Vuuren, M.M.I. (eds), Backhuys Publishers, Leiden.

Wang, Z. y Stutte, G.W. 1992. The role of carbohydrates in active osmotic adjustment in apple under water stress. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 117:816-823.

Wang, Z., Quebedeaux, B. y Stutte, G.W. 1995. Osmotic adjustment: Effect of water stress on carbohydrates in leaves, stems and roots of apple. *Aust. J. Plant Physiol.* 22:747-754.

Wilsey, D. y Current, D. 2004. Buscando un palma sustentable. Plan de trabajo, 2004-2005.

Wright, S.J. y Duber, H.C. 2001. Poachers and forest fragmentation alter seed dispersal, seed survival, and seedling recruitment in the palm *Attalea butyraceae*, with implications for tropical tree diversity. *Biotropica* 33: 583-595.

Wright, S.J., Ceballos, H., Domínguez, I., Gallardo, M.M., Moreno, M.C. y Ibañez, R. 2000. Poachers alter mammal abundance, seed dispersal, and seed predation in a neotropical forest. *Conservation Biology* 14: 227-239.

www.semarnat.gob.mx

www.inegi.gob.mx

Yan, E., Wang, X. y Huang. J.J. 2006. Shifts in plant nutrient use strategies under secondary forest succession. *Plant Soil.* 289:187-197.

Zarco, E. V. 1999. Patrones biogeográficos y filogeográficos del género *Chamaedorea* (palmae). Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM.