



**UNIVERSIDAD MICHOACANA DE SAN NICOLÁS  
DE HIDALGO**

**Instituto de Investigaciones sobre los Recursos Naturales**

**DEFOLIACIÓN Y ÉXITO REPRODUCTIVO EN PLANTAS: EL CASO DE LA  
PALMA *Brahea aculeata* EN LA SELVA SECA DEL SUR DE SONORA**

**TESIS**

**QUE PRESENTA:**

**BÍOLOGA MARIA DE LOS ANGELES PÉREZ DECELIS**

**COMO REQUISITO PARA OBTENER EL TÍTULO DE:**

**Maestra en Ciencias en Ecología Integrativa**

**DIRECTOR DE TESIS**

**Doctor en Ecología Vegetal Leonel Arturo López Toledo**

**CO-DIRECTOR**

**Doctor en Ecología Evolutiva Eduardo Cuevas García**

**MORELIA, MICHOACÁN, MÉXICO MARZO DEL 2017.**



## CONTENIDO TESIS

<b>RESUMEN GENERAL</b> -----	1
ABSTRACT-----	2
<b>1. Introducción general</b> -----	3
1.1 Productos Forestales No Maderables-----	4
1.2 El caso de <i>Brahea aculeata</i> -----	5
<b>2. Objetivos</b> -----	7
2.1 Objetivo general-----	7
2.2 Objetivos particulares-----	7
<b>3. Materiales y Métodos</b> -----	7
3.1 Área de estudio-----	7
3.2 Suelo-----	8
3.3 Vegetación-----	9
3.4 Clima-----	10
<b>4. Métodos generales</b> -----	10
4.1 Diseño del experimento-----	10
<b>5. Estructura de la tesis</b> -----	12
<b>6. Bibliografía</b> -----	14
<b>CAPÍTULO 1: Defoliación crónica sobre el éxito reproductivo de una palma de bosque tropical seco en Sonora, México</b> -----	20
Resumen-----	21
Introducción general-----	23
Materiales y Métodos-----	26
Análisis de datos-----	30
Resultados-----	32
Discusión-----	41
Bibliografía-----	46



*"No es la especie más fuerte la  
que sobrevive, ni la más inteligente,  
sino la que se adapta mejor al cambio"*  
**Charles Darwin**

## **DEDICATORIA**

A Dios por iluminar mi camino  
Y haberme permitido llegar hasta este punto

*A mi madre Carmelita, por sus consejos,  
sus valores, por su amor y porque pese a cualquier problema  
sigue sonriéndole a la vida!*

*A mi padre y abuelo (†), porque se  
que desde el cielo me protegen.*

*A mi abuela Elenita, por no dejarnos  
nunca y demostrarnos que no hay barreras  
ni límites para estar con los que amamos.*

*A mis hermanos Verónica y José  
por sus consejos y estar siempre  
presente en mis triunfos y derrotas.*

*A mis princesas: Ximena, Itze, Nikté y Shareni  
por transmitirme su amor y paz.*

*A mi amiga y compañera de vida Lili, por permanecer a mi lado  
y no dejarme caer ante nada.*

*A la familia Aguirre-Zaleta, por apoyarnos en estos  
momentos que realmente han sido difíciles e incluirnos  
como parte de su familia.*

## **AGRADECIMIENTOS**

A la primera persona que quiero agradecer es a mi amigo y asesor el Dr Leonel (Lein), quien me devolvió la confianza para continuar preparándome, y además me enseñó que no hay imposibles y que cuando se quiere se puede!!....Gracias por dejarme formar parte de este proyecto tan maravilloso y sobre todo mil gracias por la confianza depositada en mi, eres un

increíble ser humano!!!. Y aunque no me hayas regalado de tu helado de chocolate favorito seguirás siendo mi asesor favorito!!.

A los miembros del comité tutorial, Dr. Leonel López Toledo, Dr. Eduardo Cuevas García, Dra. Clementina, Dr. Eduardo Mendoza y al Dr. Bryan A. Endress por sus comentarios, correcciones y valiosas sugerencias los cuales ayudaron a mejorar mi trabajo.

También quiero agradecer al Dr. Hugo Silíceo, por apoyarme con la redacción y orientarme para mejorar mi trabajo.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca otorgada para la realización de la maestría y por la beca mixta otorgada para la realización de una estancia en el extranjero.

Al Programa Integral de Fortalecimiento Institucional (PIFI) por el apoyo económico otorgado para cubrir parte de los gastos realizados durante mi estancia.

Al proyecto “Ecología, conservación y manejo de bosques Neotropicales” apoyado por El Zoológico de San Diego, California a cargo del Dr. Leonel López Toledo del Instituto de Investigaciones sobre los Recursos Naturales.

Al Programa de Maestría en Ciencias en Ecología Integrativa del Instituto de Investigaciones sobre los Recursos Naturales de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo.

A la Oregon State University, especialmente al departamento de Recursos Naturales y Agricultura del Este de Oregón, por la hospitalidad y apoyo brindado durante mi estancia en el extranjero.

A los Biólogos Kent y Cilla, a Maren Peterson y los pequeños Adam y Reid por su hospitalidad, por la comida ( deliciosa por cierto), por los ratos de juegos de mesa y obviamente por dedicar tiempo para que mis ojitos tuvieran la oportunidad de observar paisajes maravillosos!!.

A mi hermana, madre, amiga y consejera Verin!!, por siempre apoyarme y orientarme a tomar las mejores decisiones, y además por revisar también mi tesis e iluminarme con tus ideas. Te amo al igual que nuestra madre.

A la esposa de mi asesor “Mariana”, por la platica, la comida, el postre y café durante las largas horas de trabajo y estar siempre al pendiente de mi proceso dentro de la maestría.

A mis amigos de la Maestría y compañeros de laboratorio..... Pucsito ( mi carnalito), Fercho, Agus (Forest), Fanisita, y a mi amigo y chico Quezada, gracias por apoyarme durante este proceso de formación profesional, espero que la amistad que logramos formar perdure por mucho tiempo. Al Dr. Hugo, Saul, Chapis y Charlito por los ratos de chismes para amenizar el ambiente y compartir sus experiencias haciendo que la estancia dentro y fuera del laboratorio fuera agradable.

A la señorita Franceli, porque desde que la conozco no ha parado de demostrarme su apoyo en todos los ámbitos de mi vida, gracias por escucharme y alentarme cuando más lo necesito, eres un ángel al cual quiero y respeto mucho.

A mis amigos de toda la vida: Nere, Verito (greñitas), Sonia, Fatima, Lili, Irma, May, Oralia, Adriana, Wences, Rene, Miki, Omar y Erick por su amistad y apoyo incondicional, y aunque algunos no estén cerca siguen formando parte de mis triunfos.

A mi equipo de trabajo: Alejandro (cuate), Don Nicolás, Andresito, Leo (cholo), Mingo, Felix y Chayito por su invaluable apoyo en campo, las platicas durante las fogatas después de trabajar arduamente, las grandes caminatas para alcanzar la cima del impresionante cerro redondo.

## RESUMEN GENERAL

Las hojas de la palma *Brahea aculeata*, se utilizan para la construcción de techos de casas y la elaboración de artesanías sin ningún plan de manejo. Y debido a la explotación de este recurso, sus poblaciones están disminuyendo. En el presente estudio se evaluaron los efectos de diferentes tratamientos de cosecha sobre atributos foliares (AF) y reproductivos (AR) en individuos adultos, con el fin de conocer los efectos que causa la defoliación crónica de hojas, sobre el desempeño de la especie. Así de 2014 a 2016, se aplicaron dos esquemas de aprovechamiento semestral, simulando el manejo tradicional que se realiza dentro y fuera de la reserva. Registrando la longitud de la hoja, producción de hojas, producción de flores, frutos, germinación de semillas y crecimiento de plántulas. Las palmas con cosechas produjeron un menor número de flores (un 80% en segundo año) y frutos (90%), además de presentar un bajo porcentaje en la germinación de las semillas, así como un bajo crecimiento de plántulas. Sin embargo, presentaron hojas más grandes y mayor producción de nuevas hojas en comparación con los individuos control. Se detectaron *trade-off* entre la función reproductiva y el crecimiento. Los resultados obtenidos en el presente trabajo, revelaron efectos negativos que no fueron visibles con cosechas anuales. Cosechas frecuentes y a largo plazo en *B. aculeata* son insostenibles, ya que los recursos disponibles en la planta parecen estarse agotando, y esto se refleja en una disminución en la probabilidad de reproducción de la especie y además tales efectos se manifiestan en la progenie, por lo que urge establecer planes de manejo, que ayuden a la conservación de la especie.

**Palabras clave:** asignación de recursos, defoliación, trade-offs, *Brahea aculeata*, conservación.

## ABSTRACT

The leaves of the palm *Brahea aculeata*, is used for the construction of roofs of houses and the elaboration of crafts without any management plan. By this operation of this resource, its populations are diminishing. The present study, the effects of different harvest treatments on foliar (FA) and reproductive (RA) attributes were evaluated in adult individuals, in order to know the effects caused by chronic leaf defoliation, on the performance of the species. During 2014-2016, two schemes of use were applied, simulating the traditional management that takes place inside and outside the reserve. Harvest treatments were applied each semester, recording leaf length, leaf production, flower and fruit production, seed germination and seedling growth. Palms with crops produced fewer flowers (80% in second year) and fruits (90%), as well as a low percentage of seed germination, as well as low seedling growth. However, they presented larger leaves and higher yield of new leaves compared to control individuals. The exchange between reproductive function and growth was detected. The results obtained in the present study revealed negative effects that were not visible with annual crops. Frequent and long-term crops in *B. aculeata* unsustainable son, since the resources available in the plant seem to be depleting, and this is reflected in a decrease in the possibility of reproduction of the species and in addition the effects of law are manifested in the progeny, for which it is urgent to establish management plans, that help the conservation of the species.

**Key words:** resource allocation, defoliation, trade-offs, *Brahea aculeata*, conservation.

## 1. INTRODUCCIÓN GENERAL

México se encuentra entre los países megadiversos (Wri 2004). Es decir, se ubica dentro del conjunto de países que reunidos tienen la máxima diversidad biológica tanto en número de ecosistemas (terrestres y acuáticos), como en número de especies y riqueza genética (Mittermeier *et al.* 1997; Sarukhán y Dirzo 2001). México presenta entre el 10-12 % de las especies del mundo (CONABIO 2012). Esta diversidad y elevado número de especies es resultado la riqueza de endemismos y ecosistemas (Rzedowski 1978; Rzedowski 1991b).

De acuerdo a diversas estimaciones, específicamente la riqueza florística de México oscila entre 22 000 y 31 000 especies de las cuales se calcula que alrededor del 40% son endémicas (Rzedowski 1991a,b ; Toledo 1993; Villaseñor 2004).

A pesar de la riqueza faunística y florística con la que cuenta nuestro país, la pérdida de biodiversidad de nuestros ecosistemas naturales están siendo modificados rápidamente (MEA 2005). Se ha observado que durante los últimos años un alto número de comunidades biológicas que sirven de hábitat para diferentes especies, han sido rápidamente destruidas a causa de actividades antropogénicas (Primarck *et al.* 2006). Si este problema continúa, muchos ecosistemas, comunidades, poblaciones, especies y variedades terminarán extinguiéndose en los próximos años (Smith *et al.* 1993; Lawton y May 1995).

Uno de los principales promotores de la pérdida de diversidad biológica y extinción de las especies son la deforestación, fragmentación y destrucción de su hábitat, como parte del avance de la frontera agrícola, ganadera y el crecimiento urbano ( CONABIO 2012). Estas actividades provocan la pérdida de biodiversidad y los servicios ambientales, características que son muy difíciles de recuperar (Velázquez *et al.* 2003). Otro factor que ha puesto a muchas especies en riesgo puede ser su uso excesivo, especialmente de aquellas que representan especies con un valor económico. Por ejemplo, la cosecha de organismos enteros

o algunas de sus partes para abastecer el consumo humano ha llevado a serios problemas de persistencia a largo plazo a especies de ambientes tropicales (Zudeima 2007; Martínez-Ramos *et al.* 2009).

Por tal motivo, la sostenibilidad ecológica es fundamental en el uso de cualquier especie silvestre para evitar que el aprovechamiento conduzca a la extinción (Ticktin 2004; Galeano *et al.* 2010). Numerosos autores han realizado diferentes trabajos para abordar el tema de la evaluación del uso sostenible de plantas (Hall y Bawa 1993; Peters 1994; Olmsted y Alvarez-Buylla 1995; Peters 1996; Zuidema 2000; Cunningham 2001; Zuidema *et al.* 2007). Sin embargo, hace falta más estudios, específicamente aquellos a largo plazo que identifiquen o ayuden a encontrar puntos importantes de como disminuir este problema (Mendoza *et al.* 1987; Endress *et al.* 2004b).

### **1.1 Productos forestales no maderables.**

En México, existen entre 5000 y 7000 especies de plantas que tienen algún uso conocido (CONABIO 2006). La mayoría de estas especies son utilizadas como productos forestales no maderables (PFNM) en actividades de subsistencia y actividades culturales (Iqbal 1993; scdb 2001) y aproximadamente 150 productos son comercializados a nivel internacional, un ejemplo de ello es: la miel, la goma arábica, rotén, bambú, corcho, nueces, hongos, resinas, aceites esenciales, medicamentos y principios activos, entre otros (FAO 2008).

Los productos forestales no maderables (PFNM) según la Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación (FAO 1996), son bienes de origen biológico, diferentes a la madera, leña y carbón que son extraídas del bosque natural para el uso humano (UICN 1996). Los PFNM son de gran importancia, pues desempeñan papeles

fundamentales en comunidades rurales al contribuir a procesos de conservación de bosques tropicales (FAO 1996). Además representan también una fuente de ingreso al ser la base fundamental para el sustento de muchas familias, quienes extraen y utilizan estos recursos biológicos para sus necesidades de subsistencia o comercialización (Ticktin 2004; López *et al.* 2005).

Sin embargo, la extracción excesiva de los PFNM puede producir impactos negativos en la dinámica poblacional de plantas que son explotadas, lo que conlleva a cambios en la estructura y organización de la comunidad (Moegenburg y Levey 2002). Aunque, de manera general se ha mencionado que los efectos ecológicos, los impactos y las respuesta de aprovechamiento forestal se basan en la composición florística, la intensidad, las temporadas y modos de cosecha (Peters 1994; Arnold y Ruiz 2001).

El impacto de la cosecha depende de la forma de crecimiento y del tipo de recurso que se elimina; por ejemplo, una cosecha intensa y descontrolada puede reducir la abundancia de la especie a nivel poblacional (Conelly 1985; Peters 1990; Grenand y Grenand 1996; Stewart 2003). Por lo tanto, es importante conocer los efectos de una cosecha sostenida y de alta intensidad en aquellas especies que representan PFNM altamente explotados.

## **1.2 El caso de *Brahea aculeata***

*Brahea aculeata* es una especie de palma endémica, del bosque tropical seco del noroeste de México de los estados de Sonora, Sinaloa, Chihuahua y Durango. Esta palma representa un PFNM muy importante a nivel local, debido a que sus hojas son utilizadas para la construcción de techos de casas y la elaboración de artesanías (Lopez-Toledo *et al.* 2011). Especialmente en la reserva Sierra de Álamos-Río Cuchujaqui (RSA-RC) en el sur del

Estado de Sonora, la especie se ha aprovechado durante 50 años (Joyal 1996). En el área, esta especie representa el principal producto forestal no maderable del que muchos habitantes dependen económicamente, especialmente durante el invierno que representa la principal fuente de ingreso (Lopez-Toledo *et al.* 2011; Macedo-Santana 2015).

En el área de estudio RSA-RC, además del aprovechamiento de las hojas de *B. aculeata* se realizan prácticas de manejo ganadero, en la cual los propietarios llegan a introducir de 50 a 150 cabezas de ganado, modificando de manera indirecta el hábitat de esta especie (Macedo-Santana 2015).

Dentro de la RSA-RC se han descrito dos prácticas de cosecha que difieren en la intensidad de manejo. La primera cosecha es la que realizan los colectores locales (habitantes de la reserva) y la segunda es realizada por colectores foráneos (gente de otras ciudades, independientes de la reserva; López-Toledo *et al.* 2015). Los colectores locales cosechan la mayoría de las hojas, excepto las últimas dos más nuevas (localmente conocidas como cojoyos). Por el contrario, los colectores foráneos realizan un uso más agresivo, debido a que cosechan todas las hojas disponibles, incluyendo expandidas y meristemáticas (localmente conocidas como cojoyos), independientemente de su calidad y expansión de la hoja. Finalmente, también existen áreas sin cosecha de hojas, aunque esto varía en cada temporada de corte, dependiendo de la demanda del producto, las cuales son utilizadas como plantas control (Lopez-Toledo *et al.* 2011; Macedo-Santana 2015).

Debido a estas prácticas de manejo y a una explotación excesiva, junto con la conversión del hábitat y un área de distribución restringida, hacen que *Brahea aculeata* sea considerada como una especie amenazada (Quero 1998; Felger *et al.* 2001; SEMARNAT 2010).

## **2. OBJETIVOS**

### **2.1 Objetivo general**

Conocer los efectos que causa la defoliación crónica de hojas, sobre el desempeño de individuos adultos en atributos foliares y reproductivos, de la palma *brahea aculeata*. Esto con la finalidad de contribuir con información ecológica básica que contribuya en el desarrollo de futuras estrategias de manejo sustentable y conservación de esta especie.

### **2.2 Objetivos particulares**

- Evaluar el efecto de la pérdida de área foliar crónica en atributos foliares, mediante la producción y tamaño de hojas.
- Evaluar el efecto de la pérdida de área foliar crónica en atributos reproductivos, basados en la producción de flores, frutos, germinación y crecimiento de las plántulas.

## **3.- MATERIALES Y MÉTODOS**

### **3.1- Área de estudio**

El presente trabajo de investigación se llevó a cabo dentro de la Reserva sierra de Álamos Rio Cuchujaqui (RSA-RC), la cual es un área natural protegida de 92,890 ha, ubicada al noroeste de México, en el estado de Sonora. El área se localiza entre las coordenadas 27°12'30" - 26°53'09" de latitud Norte y 109°03'00" - 108°29'32" de longitud Oeste.

La RSA-RC, es una región con gran diversidad biológica, donde confluyen especies florísticas y faunísticas con límites de distribución más norteños y/o sureños. Asimismo representa, para el estado de Sonora, el área con mayor número de elementos tropicales con

distribución continua hacia el sur, así como el área con mejor estado de conservación (Haro 2009; Ceballos *et al.*2010).

En este lugar, la selva seca es el principal tipo de vegetación (Haro 2009). Este tipo de selvas se distribuye de los 300 msnm hasta 1100 msnm. , presenta ecotonos con el bosque de encinos. De los 1000 a los 1500 msnm se observan bosques de pino en plena Sierra Madre Occidental (Haro 2009).

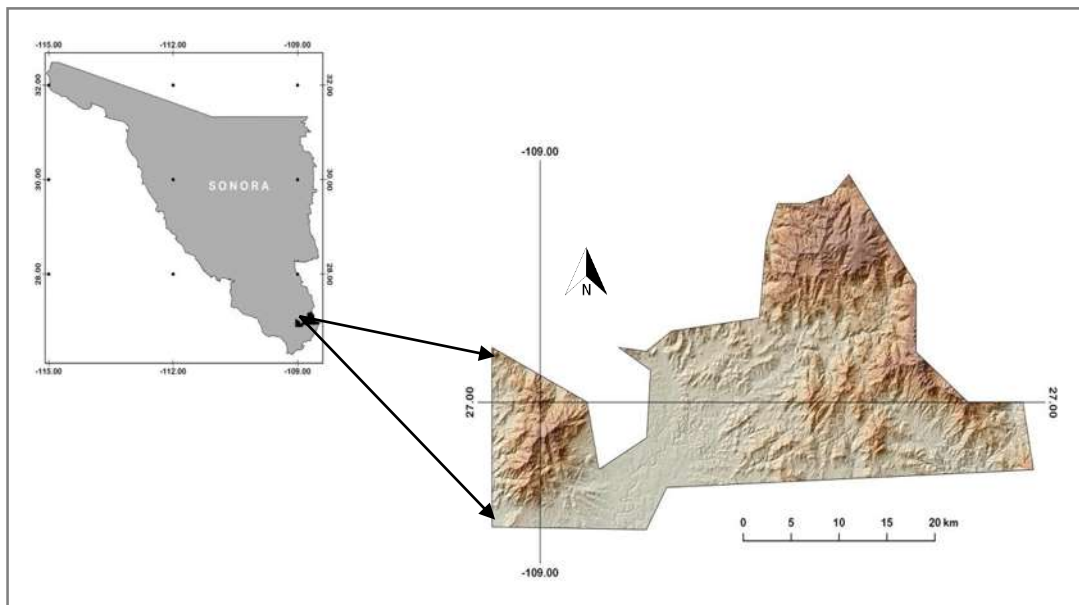


Figura 1.- Ubicación del Área de estudio, la cual se localiza dentro de la Reserva Sierra de Álamos Rio Cuchujaqui (RSA-RC), en Álamos, Sonora, México.

### 3.2 Suelo

Dentro del APFFSA-RC los tipos de suelos que predominan en su mayoría son Leptosol Lítico abarcando el 56% de la superficie total, este tipo de suelos se encuentran limitados en profundidad por una roca continua y dura dentro de los 10 cm de la superficie del suelo. Este tipo de suelos se encuentra siempre en áreas con pendiente y lugares que han sufrido intensos procesos de erosión (INEGI 2004). En estas condiciones, si el proceso degradativo del suelo continúa, estos Leptosoles pueden desaparecer dando lugar a afloramientos generalizados de

la roca subyacente, alcanzando un estado final de degradación prácticamente irreversible. Otro tipo de suelo que podemos encontrar es el Feozem háplico (Gentry 1942), estos son Suelos con un horizonte A mólico, no muy duro cuando se seca, con grado de saturación de más de 50% y con relativamente alto nivel de contenido de carbono orgánico; tiene una proporción muy baja de bases, por lo que carece de horizontes cálcico (acumulación de carbonato de calcio) y gípsico (acumulación de yeso) y no es calcáreos; posee un grado de saturación del 50% como mínimo en los 125 cm superiores del perfil; asimismo, carece de propiedades sálicas y gleicas (alta saturación con agua) al menos en los 100 cm superficiales, este tipo de suelo abarca una superficie de 44% (Clasificación FAO-Unesco 1989).

### **3.3 Vegetación**

Dentro de este tipo de selvas hasta el momento se han registrado cerca de 1 100 especies de plantas vasculares, distribuidas en 148 familias y 566 géneros lo cual representa el 67% de las 220 familias reconocidas para México (Rzedowski 1991b). Dentro de la APFFSA-RC el bosque seco (BS) es el principal tipo de vegetación, ubicado en la parte más baja de la región (300-1100 msnm). El BS se distribuye en la mayor parte del área y se caracteriza por presentar una alta proporción de elementos mesófilos e hidromórficos y en menor frecuencia arbustos espinosos y suculentas.

Algunas de las especies que componen la estructura del bosque se caracteriza por tener árboles bajos que no exceden los ocho metros de altura, como el palo Brasil (*Haematoxylon brasiletto*), el torote (*Bursera confusa*). Algunas especies como el pochote (*Ceiba acuminata*), *Bursera inopinata* y el tepehuaje (*Lysiloma watsonii*) alcanzan de 12 a 18 m de altura; los árboles de mayor talla como el sabino (*Taxodium mucronatum*), el cedro rojo (*Cedrela mexicana*) y algunas especies de higuierillas (*Ficus* sp.) se encuentran en las cañadas a lo largo de los arroyos. Entre las especies más representativas en estos micro-

hábitats están algunas lianas como *Arrabidaea litoralis* y *Marsdenia edulis*. También se desarrollan algunas epífitas como la orquídea (*Oncidium* sp.) y la bromeliácea (*Tillandsia recurvata*), la guásima (*Guazuma ulmiflora*), la uvalama (*Vitex mollis*) y la jarilla (*Jarilla chocola*). Como especies endémicas descritas hasta el momento podemos encontrar a *Ipomoea chilopsidis*, *Agave polianthiflora*, *Mimosa quirocobensis*, *Perityle gentryi* (Haro 2009). Además dentro de la APFFSA-RC podemos observar algunas especies de la familia *Arecaceae* (palmas), principalmente especies de tres géneros: *Brahea*, *Sabal* y *Washingtonia*, las cuales se distribuyen en diferentes hábitats (Haro 2009).

### **3.4 Clima**

En la mayor superficie se cuenta con un clima (BS1(h')w) Semiárido, cálido, con temperatura media anual mayor de 22°C, temperatura del mes más frío mayor de 18°C; lluvias de verano del 5% al 10.2% anual. La precipitación media anual está en el intervalo de los 600 a 700 mm. La estación seca comprende de 5 a 8 meses del año, presentándose lluvias invernales siendo los meses de noviembre a junio donde se presenta la mayor sequía. La temperatura promedió 21-22 °C, siendo 10 °C la más baja y la más alta de 41 °C (Haro 2009, López-Toledo et al. 2011).

## **4.- MÉTODOS GENERALES**

### **4.1 Diseño del experimento**

El presente trabajo representa la continuación de un proyecto a largo plazo, el cual inicio en el 2011, con el objetivo de evaluar el efecto del ramoneo y la cosecha de hojas y la interacción entre estos dos factores, especialmente sobre los atributos funcionales y patrones demográficos de *Brahea aculeata* (Macedo-Santana 2015). Para evaluar estos efectos se establecieron parcelas en una propiedad privada dentro de la Reserva Sierra de Alamos-Rio

Cuchijaqui, donde se realizaron censos anuales hasta el 2014. Dentro de las parcelas se simuló el manejo que se da dentro y fuera de la reserva, Cosecha foránea (CF): este tipo de cosecha es realizada por colectores que viven fuera de la reserva en el que su único interés es económico, ellos realizan un corte de todas las hojas, incluyendo hojas meristemáticas. 2) Cosecha local (CL): este tipo de cosecha es realizado por personas que habitan dentro de la reserva, estas personas realizan el corte de la mayoría de las hojas, dejando las dos hojas más nuevas, ellos utilizan este recurso para su subsistencia, por lo que creen que el daño es menor en comparación con el tipo de cosechas mencionado anteriormente. Y por último, podemos encontrar individuos sin cosecha que son utilizadas como palmas control ( C ), las cuales nos ayudan a comparar el efecto que causa la defoliación bajo este tipo de manejo.

De acuerdo a los resultados obtenidos, los efectos del ramoneo y la cosecha de hojas sobre los patrones demográficos de *B. aculeata* es positivo o nulo, al no observar efectos negativos fuertes sobre las variables estudiadas (tamaño de la hoja, tamaño del peciolo, número de hojas nuevas, número de hojas cosechadas) durante los tres años de estudio (2011-2014), sin embargo en el último año se observaron pequeños efectos por defoliación sobre la producción de frutos, aunque no fueron significativos.

Por tal motivo, se decidió continuar con el experimento de defoliación, pero ahora de manera semestral y sin considerar la presencia de ganado (debido a que el ramoneo no afecta de manera significativa los patrones demográficos de *B. aculeata*), con el fin de observar si al aumentar los eventos de cosecha estos individuos empiezan a disminuir algunos rasgos vegetativos ó reproductivos. Así para la presente tesis en febrero del 2014 se inició con el primer evento de defoliación y a partir de aquí se han realizado cada seis meses. Para llevar un control de lo que ocurre con estos individuos sometidos a diferentes tratamientos de cosechas, se seleccionaron de 10-20 individuos por tratamiento (cosecha foránea, cosecha

local y control) los cuales presentaron algún evento de reproducción un año anterior a dicho experimento.

Se seleccionaron individuos que oscilan entre 250cm y 350cm de altura. Para cada individuo, se registraron los siguientes atributos: i) foliares: largo del tallo de la hoja, largo de la lámina, producción de hojas nuevas y ii) reproductivos: producción de inflorescencias, flores y frutos, así como la proporción de frutos/flores, germinación de semillas y establecimiento de plántulas y para observar cambios en la expresión sexual de la especie se tomaron datos como: iii) tamaño y diámetro de la corola, además de observaciones directas y en microscopio, de las estructuras reproductivas. Los detalles del muestreo y análisis de este estudio se encuentran en el artículo en redacción.

Esta parte trata de describir de una manera más detallada la forma en la que se iniciaron los diferentes experimentos de cosecha, además justifica porque se decidió dar continuidad al trabajo, en el artículo serán descritos de una manera más detallada y particular los métodos que se utilizaron para evaluar los efectos de la defoliación sobre el éxito reproductivo de esta especie.

## **5.- Estructura de la tesis**

La presente tesis esta dividida en una introducción general y un solo capítulo, en el que se exploraron respuestas a defoliaciones crónicas sobre: i) atributos foliares (producción de hojas, hojas totales y longitud de la lámina), ii) atributos relacionados con el éxito reproductivo de la especie (producción de flores, producción de frutos y probabilidad de reproducción) y iii) atributos de la progenie (germinación y crecimiento). Además de explorar disyuntivas entre crecimiento(producción y tamaño de hojas) y reproducción (producción de flores y frutos), como una respuesta a distintos tratamientos de defoliación.

Finalmente se presenta una discusión y conclusión general que integra los resultados del capítulo y las implicaciones para el uso y conservación de la especie.

## 6. BIBLIOGRAFÍA

- Arnold, J.E.M., Ruiz, P.M. (2001). Can non-timber forest products match tropical forest conservation and development objectives?. *Ecological Economics*. **39**:437-447.
- Ceballos, G., Martínez, L., García, A., Espinoza, E., Bezaury-Creel & J., Dirzo, R. (2010). Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las selvas secas del Pacífico de México. Fondo de Cultura Económica y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México DF, México.
- CONABIO. (2006). *Capital natural y bienestar social*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.
- CONABIO. (2012). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.. *Estrategia Mexicana para la Conservación Vegetal, 2012-2030*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, D.F.
- Conelly, W.T. (1985). Copal and rattan collecting in the Philippines. *Economic Botany*. **39**:9-46.
- Cunningham, A. B. (2001). *Applied Ethnobotany: People, Wild Plant Use and Conservation*. Earthscan. Londres. pp.300.
- Endress, B.A., Gorchev, D.L. & Noble R.B. (2004). Non-timber forest product extraction: effects of harvest and browsing on an understory palm. *Ecological Applications*. **14**:1139-1153.
- FAO. (1996). Haan, C., H. Steinfeld & H. Blackburn. *Livestock and the environment: Finding a balance*. FAO: Agriculture and consumer protection. pp.115.
- FAO. (2008). *Productos forestales no maderables*. Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación [disponible en: [www.fao.org/forestry/site/6388/es](http://www.fao.org/forestry/site/6388/es)].

- Felger, R.S., Jhonson, M.B & Wilson, M.F. (2001). *The Trees of Sonora, México*. Oxford University Press, Arizona. pp 1-373.
- Galeano, G., Bernal, R., Isaza, C., García, Navarro, J., Vallejo, M.I & Torres, C. (2010). Evaluación de la sostenibilidad del manejo de palmas. *Ecología en Bolivia* **45**:5-101.
- Gentry, H.S. (1942). *Rio Mayo Plants*. Carnegie Institution of Washington Publication 527, Washington D.C.
- Grenand, P., Grenand, F. (1996). Living in abundance. The forest of the Wayampi (Amerindians from French Guiana). In: Ruiz Pe´ rez, M., Arnold, J.E.M. (Eds.), *Current Issues in Non-Timber Forest Products Research*, CIFOR-ODA, Bogor. pp 177-196.
- Hall, P. & Bawa K. (1993). Methods to Assess the Impact of Extractions of Non-Timber Tropical Forest Products on Plant Populations. *Economic Botany*. **47**: 234-247.
- Haro, J.M.E. (2009). Sierra Mayo-Yaqui, Sonora y Chihuahua. En Ceballos, G., L. Martínez, A. García, E. Espinoza, J. Bezaury & R. Dirzo (Eds). *Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las Selvas Secas del Pacífico de México*. CONABIO – UNAM, México D. F. pp 392-396.
- INEGI. (2004). *Guía para la interpretación de cartografía*. México. 28pp.
- Iqbal, M. (1993). *International Trade in Non-Wood Forest Products. An Overview*. Food and Agriculture Organization. Roma. <http://www.fao.org/docrep/E/5326e00.htm>
- Joyal, E. (1996a). The use *sabal uresana* (Aracaceae) and other palms in Sonora, México,
- López, C., Chanfón, S. & Segura G. (2005). *La riqueza de los bosques mexicanos más allá de la madera: Experiencias de comunidades rurales*. SEMARNAT, Cecadesu, CONAFOR, Procymaf II, CIFOR. México, D.

- López-Toledo, Horn, L. C & Endress B.A. (2011). Distribution and population patterns of the threatened palm *Brahea aculeata* in a tropical dry forest in Sonora, Mexico. *Forest Ecology and Management*. **261**:1901-910.
- Lopez-Toledo, Espinoza-Hidalgo, Horn, C. & Endress, B.A. (2015). Efectos del manejo tradicional de la palma *Brahea aculeata* en una selva del sur de Sonora, México. *Botanical Sciences*. **93**:461-471.
- Mace, G.M. (1995), “ Classification of threatened species and its role in conservation planning”, en J. Lawton y R.M. May, comps., *Extinction of Rates*, Oxford University Press, Oxford, pp. 197-213. Una aproximación objetiva y cuantitativa para determinar el grado de amenaza de las especies.
- Macedo-Santana, F. (2015). Respuestas funcionales y demográficas del manejo de *Brahea aculeata* en un bosque seco de Álamos, Sonora. Tesis de Maestría. Morelia, Michoacana, México. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo
- Martinez-Ramos, M., Anten, N.P.R & Ackerly, D.D. (2009). Defoliation and ENSO effects on vital rates of an understory tropical rain forest palm. *Journal of Ecology*.**97**:1050-1061.
- MEA (2005). *Ecosystems and human well-being: Synthesis*. Millennium ecosystem assessment, Island Press, Washington, D.C.
- Mendoza, A., Piñero, D. & Sarukhan, J. (1987). Effects of experimental defoliation on growth, reproduction and survival of *Astrocaryum mexicanum*. *Journal of Ecology*. **75**:545-554.
- Mittermeier, R.A., Goettsch-Mittermeier, C. & Robles, P. Gil. (1997). *Megadiversidad: los países biológicamente más ricos del mundo*. Cemex-Agrupación Sierra Madre, México.

- Moegenburg, S. M. & Levey, D. J. (2002). Prospects for Conserving Biodiversity in Amazonian Extractive Reserves. *Ecology Letters*. **5**: 320-324.
- Olmsted, I. & Alvarez-Buylla E.R. (1995). Sustainable harvesting of tropical trees: Demography and matrix models of two palm species in Mexico. *Ecological Applications*. **5**:484-500.
- Peters, C.M. (1990). Plenty of fruit but no free lunch. *Garden*. 14:8-13.
- Peters, C. M. (1994). Sustainable Harvest of Non- Timber Plant Resources in Tropical Moist Forest: An Ecological Primer. Biodiversity Support Program. Washington.pp 48  
<http://159.226.69.10/whoweare/sustanibility%20primer.pdf>
- Peters, C. M. (1996). The Ecology and Management of Non-Timber Forest Resources. World Bank. Washington. World Bank Technical Paper 322.pp 157.
- Primack, R., Rozzi, R., Feinsinger, P., Dirzo, R. & Massardo, F. (2006). Fundamentos de conservación Biológica. Fondo de cultura económica. pp 1-446.
- Quero, H.J. (1998). *Brahea aculeata*. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2014.3. <[www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org)>. Downloaded on 27 March 2015.
- Quero, H. (2000). El complejo *Brahea-Erythea* (Palmae: Coryphoideae). Informe final Comisión Nacional para el Uso y Conocimiento de la Biodiversidad (CONABIO). México City. México.
- Rzedowski, J. (1978). Vegetación de México. Limusa, México.
- Rzedowski, J. (1991a). El endemismo en la flora fanerogámica mexicana: una apreciación analítica preliminar. *Acta Botánica Mexicana*. **15**: 47-64.
- Rzedowski, J. (1991b). Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *Acta Botánica Mexicana*. **14**: 3-21.

- Sarukhán, J., & Dirzo, R. (2001). Biodiversity-rich countries, en S.A. Levin (ed.), *Encyclopedia of biodiversity*, vol. 1. Academic Press, San Diego, pp. 419-436.
- SEMARNAT. (2010). Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo.
- Smith, F.D.M., May M.R., Pellew, R., Johnson & Walter K.R. (1993). “How much do we know about the current extinction rate?”, *Trends in Ecology and Evolution*. **8**:375-378.
- scbd. (2001). Sustainable Management of Non-Timber Forest Resources. cbd Technical Series 6. Secretariat of the Convention on Biological Diversity. Montreal, pp 30. <http://www.cbd.int/doc/publications/cbd-ts-06.pdf>
- Stewart, K.M. (2003). The African cherry (*Prunus africana*): can lessons be learned from an over-exploited medicinal tree? *Journal of Ethnopharmacology*. **89**:3-13.
- Toledo, V.M. (1993). La riqueza florística de México: un análisis para conservacionistas en S. Guevara, P. Moreno-Casasola y J. Rzedowski (eds.), *Logros y perspectivas del conocimiento de los recursos vegetales de México en vísperas del siglo XXI*. Instituto de Ecología, A.C., Sociedad Botánica de México. pp 109-123.
- Ticktin, T. (2004). The ecological implications of harvesting NTFP. *J. Appl. Ecol.* **41**:11-21.
- UICN Forest Conservation Programme. (1996). Non timber forest products. Ecological and economical aspects of exploitation in Colombia, Ecuador and Bolivia. *Department of Plant Ecology and Evolutionary Biology*.
- Velázquez, A., Bocco, G. y Romero F. J. (2003). A landscape perspective on biodiversity conservation: the case of Central Mexico. *Mountain Research and Development*. **23**:240-246.

- Villaseñor, J.L. (2004). Los géneros de plantas vasculares de la flora de México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. **75**:105-135.
- Wri. (2004). World Resources Institute. Earth trends, environmental information, en [www.earthtrends.wri.org](http://www.earthtrends.wri.org) (consultado en noviembre de 2004). University of Utrecht.
- Zudeima, P.A. (2000). Demography of Exploited Tree Species in the Bolivian Amazon. Ph.D. Thesis University of Utrecht, Utrecht. The Netherlands.
- Zuidema, P.A., de Kroon, H. & Werger, M.J.A. (2007). Testing sustainability by prospective and retrospective demographic analyses: evaluation for palm leaf harvest. *Ecological Applications*. **17**:118-128.

**Defoliación crónica sobre el éxito reproductivo de una palma de bosque tropical seco  
en Sonora, México**

Chronic defoliation on reproductive success of a tropical dry forest palm in Sonora, Mexico

Running title: chronic leaf area loss on the reproductive success of a palm

Angeles Perez-Decelis<sup>1</sup>, Eduardo Cuevas-García<sup>1</sup>, Bryan A. Endress<sup>2</sup> & Leonel Lopez-  
Toledo<sup>1,3</sup>

Instituto de Investigaciones sobre los Recursos Naturales<sup>1,4</sup>, UMSNH , Facultad de  
Biología, Lab. Ecología y Evolución de Interacciones Planta-Polinizador, <sup>2</sup> Eastern Oregon  
Agriculture and Natural Resource Program, Oregon State University<sup>3</sup>

<sup>3</sup>Institute for Conservation Research-San Diego Zoo Global

Author for correspondence: Leonel Lopez-Toledo

Email address: ([leonellopeztoledo@gmail.com](mailto:leonellopeztoledo@gmail.com))

## **Resumen:**

1.- En los trópicos, las palmas representan uno de los productos forestales no maderables más importantes. Específicamente, porque sus hojas son ampliamente utilizadas para la fabricación de artesanías y techos de casas. *Brahea aculeata* es una palma micro-endémica del noroeste de México, la cual es una especie amenazada por su explotación intensiva, causando una disminución de sus poblaciones.

2.- En este estudio se evaluaron los efectos de diferentes tratamientos de cosecha de hojas sobre atributos foliares (AF) y reproductivos (AR) en individuos adultos, en el bosque seco tropical de Álamos, Sonora, en el norte de México.

3.- Durante el período 2014-2016, se aplicaron tres esquemas de aprovechamiento simulando el manejo tradicional para evaluar el efecto en los individuos y en la población: i) Cosecha alta (CA), implica un corte de todas las hojas incluyendo hojas meristemáticas, ii) Cosecha baja (CB), en el que se recogen todas las hojas, con la excepción de las dos más nuevas y iii) palmas control, sin ningún tratamiento de cosecha (C). La cosecha fue aplicada cada semestre. Se registro la longitud de la hoja, producción de hojas, producción de flores / frutos, germinación de semillas y crecimiento de plántulas.

4.- Las palmas cosechadas redujeron drásticamente su éxito reproductivo, reflejándose en un menor número de flores (un 80% en segundo año) y frutos (90%), además de presentar un porcentaje bajo o nulo en la germinación de las semillas y crecimiento de plántulas. En cuanto a los AF individuos con CA y CB presentaron hojas más grandes (10% más grande), mayor producción de nuevas hojas (40% en el primer año), en comparación con individuos control. En 2015 se registro una ligera disminución en todos los tratamientos ( CA,CB y C), sin embargo individuos cosechados mantuvieron los promedios más altos. La relación entre el tamaño y la producción de hojas y los atributos reproductivos (producción de flores y frutos)

fue positiva para el primer año, pero negativa para el segundo año, indicando un trade-off significativo entre la función reproductiva y el crecimiento.

5.- Síntesis: La cosecha de hojas en *B. aculeata* altera los patrones de asignación de recursos, causando una fuerte disminución en el éxito reproductivo de esta especie, ya que asignan menos recursos a la producción de semilla y su vigor, lo que se reflejó en una disminución en el número de semillas y su germinación. Nuestros resultados sugieren trade-offs entre la función vegetativa y la función reproductiva, que se acentúa por el efecto acumulativo de la cosecha crónica. Este tipo de estudios es esencial para comprender la dinámica poblacional de las especies bajo manejo y contribuir a sistemas de cosecha óptimas sostenibles que contribuyan a la conservación de *B. aculeata*.

**Key-words:** *Brahea aculeata* palm, non-timber forest products, leaf harvesting, foliar attributes, reproductive success, trade-offs.

## **Introducción General**

En los trópicos y subtropicos, las palmas constituyen uno de los grupos de plantas mas importantes dentro de los llamados productos forestales no maderables (PFNM, Balick y Mendelsohn 1992; Anderson *et al.* 1995; Henderson *et al.* 1995). La mayoría de estas especies son principalmente apreciadas por sus hojas, frutos, inflorescencias y troncos, que son utilizadas como material para construcción de techos de casas, alimenticios, medicinales o en la obtención de fibras y aceites (Joyal 1996a; Henderson *et al.* 1997). Sin embargo, la extracción excesiva de algunos de sus órganos, como las hojas puede provocar impactos negativos a nivel morfo funcional en los individuos, que pueden afectar el crecimiento y adecuación de las plantas, afectando la dinámica poblacional de las especies (Endress *et al.* 2006; Martínez-Ramos *et al.* 2009, Lopez-Toledo *et al.* 2012).

En general, se ha encontrado que muchas especies de palmas en sus poblaciones naturales son tolerantes a la defoliación (Zuidema y Werger 2000b). Sin embargo, estos efectos varían entre especies, además de la intensidad y la frecuencia con la que se realizan estos eventos de defoliación (Agrawal 2000; Martínez -Ballesté *et al.* 2008). De esta manera se pueden observar una gran diversidad de respuestas, y en términos morfofisiológicos se pueden identificar desde las que son positivas (sobre-compensación), negativas (sub-compensación) o similares a plantas sin pérdida de área foliar (compensación; Crawley 1983; Bazzas *et al.* 2000; Ackerly & Anten 2001a; Ackerly *et al.* 2003). Estos mecanismos de compensación implican una alteración en los procesos relacionados con la fotosíntesis y/o la re-asignación de recursos o bien a la movilización de las reservas almacenadas en raíces, tallos u otros órganos de almacenamiento para la producción de nuevas hojas, o en última instancia a la reducción de los recursos asignados a la reproducción (McNaughton 1983; Belsky *et al.* 1993; Cunningham 1997; Cunningham 2001; Anten y Ackerly 2001; Martínez-

Ramos & Ackerly 2003). De esta manera, partiendo del principio de que los recursos son limitados, la asignación de estos a una sola función, debería tener consecuencias negativas para otras funciones, provocando trade-offs entre atributos vegetativos y reproductivos (Obeso 2002; Bazzaz 2000).

Las palmas representa un grupo de plantas en el que se han estudiado los efectos de la defoliación, dado que muchas de estas especies se utilizan las hojas de manera muy intensiva. Estos estudios se han llevado a cabo tanto en palmas de ambientes secos como húmedos, tales como *Brahea dulcis*, *Sabal mexicana*, *Sabal yate*, *Chamaedorea*, *C. Oblongata* y *C. quezalteca* por mencionar algunas. En experimentos con un solo evento de defoliación, la mayoría de los estudios no reportan efectos negativos en ninguno de sus atributos foliares y reproductivos estudiados (Pulido 2007; Martínez-Ballesté *et al.* 2008; Martínez-Camilo *et al.* 2011). Por el contrario en palmas como *Astrocarium mexicanum*, *Neodypsis decary*, *Chamaedorea elegans*, *Chamaedorea ernesti-agustii*, el crecimiento, supervivencia y producción de flores y frutos fueron afectados al aumentar la frecuencia y el número de eventos de defoliación (Mendoza *et al.* 1987; Ratsirarson *et al.* 1996; Martínez-Ramos *et al.* 2009; Lopez-Toledo *et al.* 2012; Van Lent *et al.* 2014).

Como se menciona anteriormente, existen diversos trabajos que han abordado los efectos de la pérdida de área foliar sobre atributos foliares y el éxito reproductivo de las plantas. Sin embargo, hasta donde sabemos no existen estudios que hayan abordado estos efectos sobre el éxito de la progenie y los posibles *trade-offs* entre atributos vegetativos y reproductivos que podrían manifestarse a intensidades y frecuencias altas de cosecha de hojas. Estos estudios son necesarios, para contribuir con conocimiento novedoso sobre los efectos de la defoliación en los patrones de asignación de recursos en plantas de bosque seco, así como para explorar los efectos de la defoliación sobre componentes del éxito reproductivo

y la progenie que representan un componente demográfico muy importante en la dinámica poblacional (Bradford 2004). Así, en el presente estudio, se evaluaron los efectos de una defoliación crónica en individuos de *Brahea aculeata* defoliados previamente, durante tres años previo al inicio de este estudio y del cual los resultados han sido publicados anteriormente (López-Toledo et al. 2015; Macedo-Santana 2015). Específicamente, se estudiaron los efectos de la defoliación sobre atributos foliares (producción de hojas y tamaño de la lámina), el éxito reproductivo (producción de flores, frutos, probabilidad de reproducción) y el desempeño de la progenie (germinación y crecimiento). Para esto, se le dio continuidad a experimentos previos en los que se analizaron los efectos de esquemas de defoliación anual durante tres años sobre atributos foliares y reproductivos en el que se encontraron efectos nulos o positivos (Macedo-Santana 2015, Lopez-Toledo et al. 2015). Así, en nuestro estudio se espera que durante el primer año (cuarto año de cosecha) todavía se observen respuestas sobrecompensatorias, especialmente en atributos foliares, mientras que durante el segundo año (quinto año) debido a la defoliación crónica y a una reducción en los recursos de reserva, las palmas cosechadas mostrarán una reducción principalmente en atributos reproductivos y de la progenie, aunque también en atributos foliares. Además se espera que las disyuntivas entre atributos foliares y reproductivos a intensidades altas de cosecha de hojas podrían hacerse evidentes. Finalmente, debido a que las poblaciones de *Brahea aculeata* están disminuyendo drásticamente, entre otros factores por la cosecha excesiva de hojas (López-Toledo et al. 2011), se espera que este estudio, contribuya a proponer mejores prácticas de manejo que ayuden en la conservación de esta especie endémica.

## **Materiales y métodos**

### ***Especie de estudio***

*Brahea aculeata* (Brandege) H. E. Moore, (*Erythea aculeata* Brandege) es una palma, endémica del Noroeste de México, que abarca los estados de Sinaloa, Sonora, Chihuahua y Durango. Presenta troncos solitarios de 3-8 m de alto con hojas palmeadas y grandes inflorescencias de 100-150 cm de longitud, con flores hermafroditas (Felger & Joyal 1999; Quero 2000; Nadot *et al.* 2016). Su reproducción es sexual y el fruto es ligeramente globoso, con una sola semilla por fruto. Florece de marzo a mayo y los frutos maduran en marzo del año siguiente (Felger & Joyal 1999). Esta palma se encuentra en la Lista Roja de la UICN como “vulnerable” y en peligro de extinción en la lista roja mexicana (Felger *et al.* 2001; SEMARNAT 2002). En el área de estudio, las hojas son utilizadas intensamente para la fabricación de artesanías y la construcción de techos de casas, especialmente para la industria turística del Mar de Cortés (Lopez-Toledo *et al.* 2015).

### **Área de estudio**

El estudio se realizó en la Reserva Sierra de Álamos-Rio Cuchujaqui (RSA-RC) del estado de Sonora la cual cuenta con 92,890 ha protegidas. Las elevaciones varían de 300 a 1600 msnm, dando lugar a un gradiente de vegetación que va desde bosque tropical caducifolio a bosque de pino-encino (Haro 2009). La lluvia anual es altamente variable con una media de 650 mm (rango: 190-1120mm). La estación seca dura 8 meses (de noviembre a junio) y es muy pronunciada, recibiendo sólo el 25-35% de la precipitación total anual. La temperatura media anual es de 21.5 °C (con mínimas y máximas de 10-41°C, respectivamente). Específicamente este estudio se llevó a cabo en la cuenca alta del río Cuchujaqui entre las coordenadas 27°12'30''-26°53'09'' N y 109°03'00''-108°29'32'' O.

## **Diseño del experimento**

Dando continuidad a la investigación de Macedo-Santana et al (2015) iniciada en 2011, en el presente estudio se realizaron defoliaciones semestrales, simulando el manejo tradicional al que es sometida *B. aculeata*: 1) Cosecha alta (CA): es realizada por colectores que habitan fuera de la reserva, los cuales hacen un uso más agresivo al cosechar todas las hojas disponibles incluyendo hojas meristemáticas 2) Cosecha baja (CB): la realizan residentes de la reserva, haciendo un corte de todas las hojas expandidas de buena calidad, excluyendo las dos hojas más nuevas y dejando por lo menos una hoja meristemática 3) Control (C); son individuos a los cuales no se les corta ninguna hoja. En el presente trabajo se realizaron defoliaciones semestrales sobre 5-15 individuos adultos reproductivos por tratamiento, durante el periodo de 2014 a 2016. Estos individuos tuvieron alturas de 2.5 a 3.5m para eliminar el efecto del pastoreo y así evaluar el efecto de la defoliación crónica en atributos foliares y el éxito reproductivo de *Brahea aculeata*.

## ***Atributos foliares***

Para evaluar el efecto de la defoliación de la palma *B. aculeata* sobre sus atributos foliares (AF), se registró para cada individuo: i) la producción de hojas nuevas (hojas ind<sup>-1</sup> año<sup>-1</sup>), ii) el número de hojas vivas totales (hojas ind<sup>-1</sup> año<sup>-1</sup>) y iii) la longitud de la lámina (cm). Para identificar la producción de hojas nuevas, después de cada cosecha se marcó el peciolo de la hoja más nueva, el número de hojas vivas totales se estimó antes de realizar los tratamientos de cosechas. La longitud de la lámina se midió en la segunda hoja más nueva de cada individuo que representa una hoja completamente desarrollada.

### ***Éxito reproductivo***

Para evaluar el efecto de la defoliación sobre los atributos reproductivos (AR) de la palma *B. aculeata*, se registró para cada individuo: i) producción de flores ( $\text{fl ind}^{-1} \text{ año}^{-1}$ ), ii) producción de frutos ( $\text{fr ind}^{-1} \text{ año}^{-1}$ ), iii) probabilidad de reproducción estimada a partir del número de individuos que produjeron frutos por año ( $\text{ind}^{-1} \text{ año}^{-1}$ ). Así, en febrero de 2014 con el inicio del periodo de floración, se marcaron dos inflorescencias de cada individuo por tratamiento (CA, CB y C). Debido a la alta producción de flores y a su pequeño tamaño y fragilidad, se marcaron tres secciones de 10 cm a lo largo de la inflorescencia (proximal, media y distal), registrando el número de flores por raquila para posteriormente extrapolar el número de flores por inflorescencia. Las flores estuvieron expuestas para que fueran polinizadas de manera natural. Posteriormente a la formación de frutos, las infrutescencias fueron cubiertas completamente con malla de tul para estimar así el total de frutos producidos por cada individuo. Posteriormente, entre febrero y marzo de 2015 y 2016 una vez que los frutos estuvieron completamente maduros se realizó su colecta.

### ***Desempeño de la progenie***

Como una medida del efecto de la defoliación sobre el desempeño de la progenie, se registró para cada tratamiento : i) el porcentaje de germinación de semillas ( $\text{ind}^{-1} \text{ año}^{-1}$ ), ii) además del crecimiento de plántulas ( $\text{ind}^{-1} \text{ año}^{-1}$ ). Para esto, se realizaron experimentos de germinación con semillas producidas en 2015 y 2016. El experimento se realizó bajo condiciones controladas en un invernadero, utilizando un sustrato con una proporción 1:1 arena de río mezclada con polvillo y molida que representa un sustrato orgánico rico en carbono. Primeramente, las semillas fueron colocadas en agua para suavizar el fruto y remover el tegumento y facilitar el proceso de germinación. Así, para el 2015 se utilizaron

un total de 695 semillas para el control, 240 para el tratamiento CB y 106 para el tratamiento CA. Para el 2016 se utilizaron 558 semillas para los controles, 98 para CB y 16 para CA. Las semillas se colocaron en bolsas negras de plástico al azar y durante doce meses se monitoreo el proceso de germinación y el crecimiento de plántulas.

### ***Trade-offs***

Para explorar potenciales trade-offs entre los atributos foliares y el éxito reproductivo o el desempeño de la progenie de *B. aculeta*, se realizaron análisis de covarianza, usando como variables de respuesta los atributos reproductivos (número de flores y frutos) y como variables explicativas los atributos foliares (producción de hojas y tamaño de lámina) y el tiempo o años de seguimiento (2014- 2015), con el fin de conocer los sacrificios que la planta realiza ante la situación de estrés que presentan ( cosecha de hojas).

## **Análisis de datos**

Para evaluar el efecto de la pérdida de área foliar sobre atributos foliares y reproductivos se realizaron modelos lineares generalizados con medidas repetidas en los que las variables de respuesta fueron i) atributos foliares (la producción de hojas, hojas totales, la longitud de la lámina), ii) atributos relacionados con el éxito reproductivo de la especie (producción de flores, producción de frutos y probabilidad de reproducción) y iii) atributos de la progenie (germinación y crecimiento). Las variables explicativas fueron: i) tratamientos de defoliación (D) con tres niveles (control, CB y CA) y ii) el tiempo en años de estudio (Yr) con dos niveles (2014 y 2015). Asimismo, se evaluó la interacción entre estos dos factores (D:Yr). Ambos factores fueron considerados como factores fijos, mientras que el efecto de las medidas repetidas sobre los individuos se consideró como el factor aleatorio. Debido a que algunas variables de respuesta tienen una naturaleza continua y otras discreta, se utilizaron diferentes modelos para cada variable. Para las variables continuas se utilizaron modelos lineales mixtos (LMM) y para las variables discretas de atributos foliares (producción de hojas, hojas totales) y reproductivos (producción de flores y frutos) se utilizaron modelos lineares generalizados mixtos (GLMM) utilizando un error de distribución Poisson.

Para el caso de los *trade-offs* se utilizó un diseño de análisis de covarianza, usando como variables de respuesta los atributos reproductivos (número de flores y frutos). Las variables explicativas fueron los atributos foliares (producción de hojas y tamaño de lámina) y el tiempo o años de seguimiento (2014- 2015). Para estos análisis también se utilizaron GLMM para incluir el efecto de medidas repetidas como el factor aleatorio. Los factores fijos fueron los atributos reproductivos y los años. En todos los análisis, primero se realizaron modelos saturados con todos los factores e interacciones posibles. Posteriormente, estos modelos se simplificaron al eliminarse las interacciones y/o términos no significativos

(Crawley 2012). Cuando la variable continua fue significativa, se obtuvo un modelo de la forma  $y = mx + b$ , donde  $m$  es la pendiente y  $b$  la ordenada al origen. Se probaron diferencias entre las pendientes entre los tratamientos que resultaron significativos. Las líneas de regresión presentadas en los resultados fueron obtenidas de estos modelos. Todos los análisis se llevaron a cabo en el programa estadístico R 3.1.1, mientras que para los modelos mixtos se utilizó el paquete lme4 del programa R (R Development Core Team 2014; Douglas Bate *et al.* 2015).

## **Resultados**

### ***Atributos foliares***

Tanto los individuos sometidos a cosecha baja (CB) como alta (CA), mostraron un incremento significativo en la producción de hojas nuevas durante el primer año, con respecto a individuos control (Tabla 1). En 2014, palmas control presentaron la menor producción de hojas, en comparación con individuos con CB y CA que producen 1.5 y 1.6 veces mayor número de hojas, respectivamente (Fig. 1a). Por el contrario, en 2015 la producción de hojas disminuyó en todos los tratamientos con respecto al 2014 (Fig. 1a, Tabla 1). El análisis estadístico indicó diferencias significativas entre tratamientos de cosecha (D), entre los años (Yr) y la interacción de ambos factores (D:Yr, Tabla 1). El número total de hojas vivas por individuo de *B. aculeata* varió de 1 a 26 (Fig. 1b). Este atributo presentó el mismo patrón que el descrito anteriormente, es decir, durante el 2014 se observó mayor cantidad de hojas en los tratamientos de defoliación, y durante el 2015, estos redujeron el número de hojas en pie en un 45% y 35% respectivamente, con respecto al 2014. Y de acuerdo al análisis estadístico también en el número de hojas totales se detectaron diferencias significativas entre D, Yr y la interacción de ambos factores “D:Yr” (Fig. 1b, Tabla 1). Además de tener la mayor producción de hojas, las palmas donde se simularon tratamientos de cosecha (CA Y CB), presentaron los mayores promedios en la longitud de la lámina, durante los dos años de estudio, 2014 y 2015. Sin embargo, la única diferencia significativa se observó en la interacción de estos factores D:Yr (Fig.1c, Tabla 1).

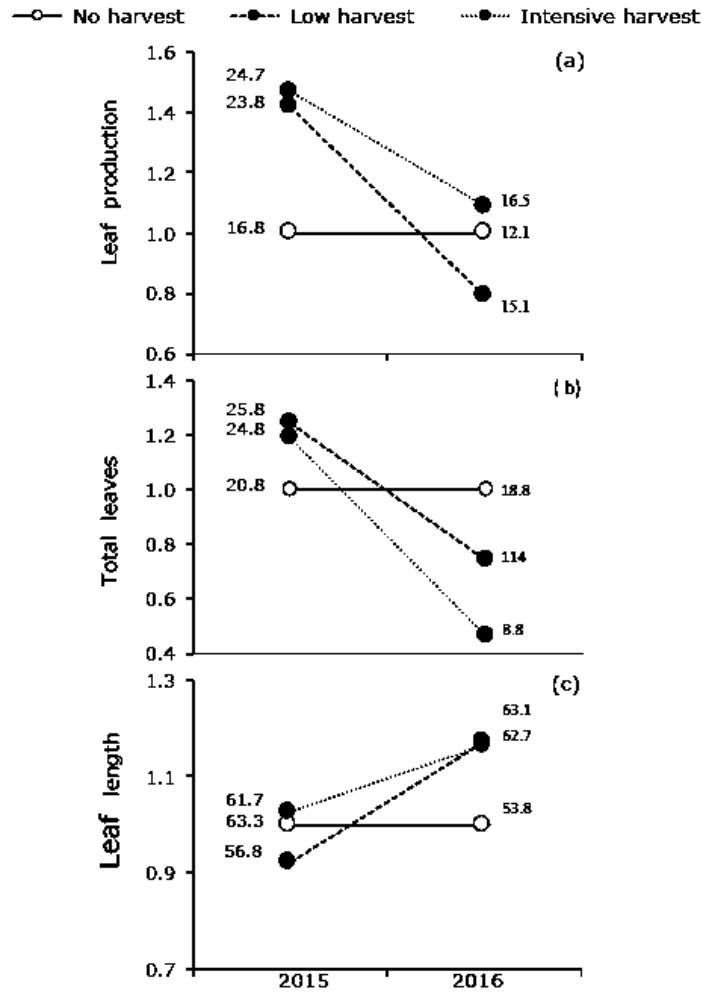


Figura 1.- Variación en el cambio de atributos foliares de la palma *Brahea aculeata*, bajo diferentes tratamientos experimentales de cosecha de hojas en la selva seca del sur de Álamos, Sonora. En el eje vertical se indica la proporción de cambio que presentaron individuos cosechados respecto al tratamiento control para cada año. Los círculos abiertos representan el tratamiento control utilizado como referencia. Los números al interior de la gráfica indican los promedios de los tratamientos y con los cuales se obtuvieron las proporciones de cambio. a) producción de hojas nuevas, b) hojas totales, c) longitud de la lámina.

### ***Éxito reproductivo***

Después de dos años (2014-2016) de defoliaciones bianuales, se observó que la probabilidad de reproducción de *B. aculeata* disminuye conforme aumenta la intensidad de la cosecha (Fig. 2). En 2014 se registró un menor número flores de en ambos tratamientos de cosecha (CB y CA) con respecto a los controles, los cuales produjeron el mayor número de flores por inflorescencia durante el primer año (Fig. 2a). No obstante, para el 2015 se observó una reducción en todos los tratamientos, donde los controles siguieron teniendo un promedio mayor que los individuos con CA y CB. Además, de acuerdo a los análisis estadísticos, se observaron diferencias significativas en el factor D, entre el factor Yr y en la interacción de ambos factores D:Yr (Tabla 1). El efecto negativo observado en la producción de flores en individuos cosechados, se mantuvo para la producción de frutos de *B. Aculeata* (Fig. 2b). En individuos con CA, se observa la menor producción de frutos ( $18.4 \pm 7.6$ ) en comparación con los controles (Fig. 2b). Además, el análisis estadístico indico diferencias significativas entre D, entre Yr y en la interacción entre estos dos factores D:Yr (Tabla 1).

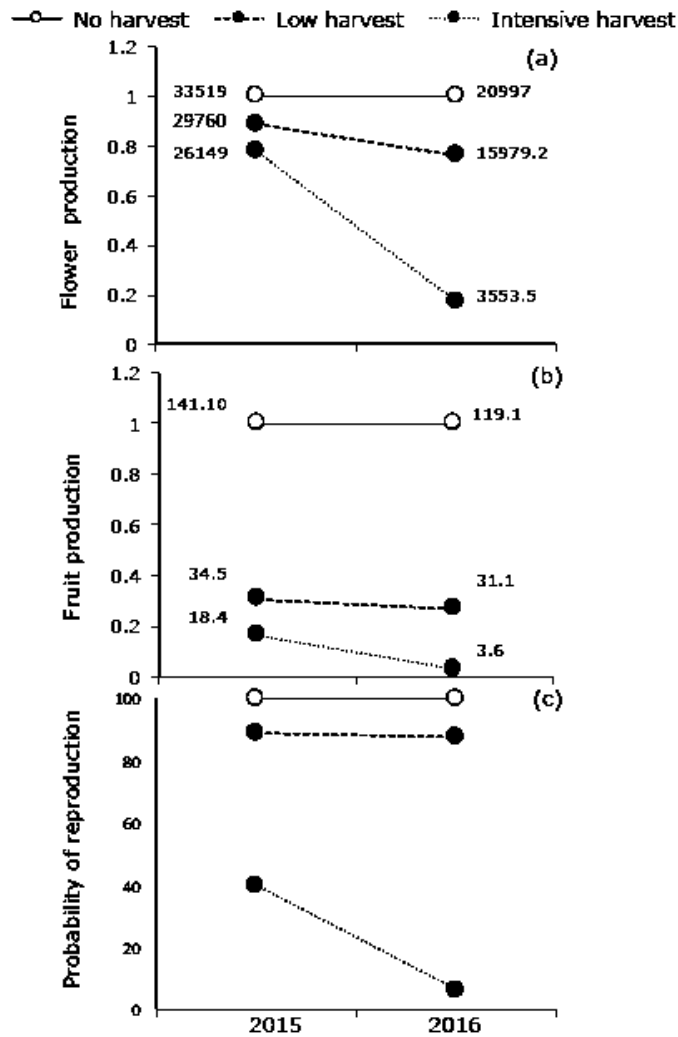


Figura 2.- Variación en el cambio de atributos reproductivos de la palma *Brahea aculeata* bajo diferentes tratamientos experimentales de cosecha de hojas en la selva seca del sur de Álamos, Sonora. En el eje vertical se indica la proporción de cambio que individuos cosechados presentaron respecto al tratamiento control para cada año. Los círculos abiertos representan el tratamiento control utilizado como referencia. Los números al interior de la gráfica indican los promedios de los tratamientos y con los cuales se obtuvieron las proporciones de cambio. a) producción de flores, b) producción de frutos, c) probabilidad de reproducción.

### Desempeño de la progenie

El desempeño de la progenie de palmas cosechadas, evaluado en la germinación y crecimiento difirió significativamente con respecto a los controles (Tabla 1). Se observaron valores por debajo del 5% en la germinación de semillas de plantas con CB y CA. Sin embargo, a pesar de que los controles tuvieron la mayor germinación, esta fue sumamente baja (Fig. 3a y Tabla 1). Por otra parte, el crecimiento de las hojas de las plántulas, también difirió significativamente entre D y Yr (Tabla 1). Siendo los controles los que mantienen los mayores promedios durante los 90 días de observación (Fig. 3b).

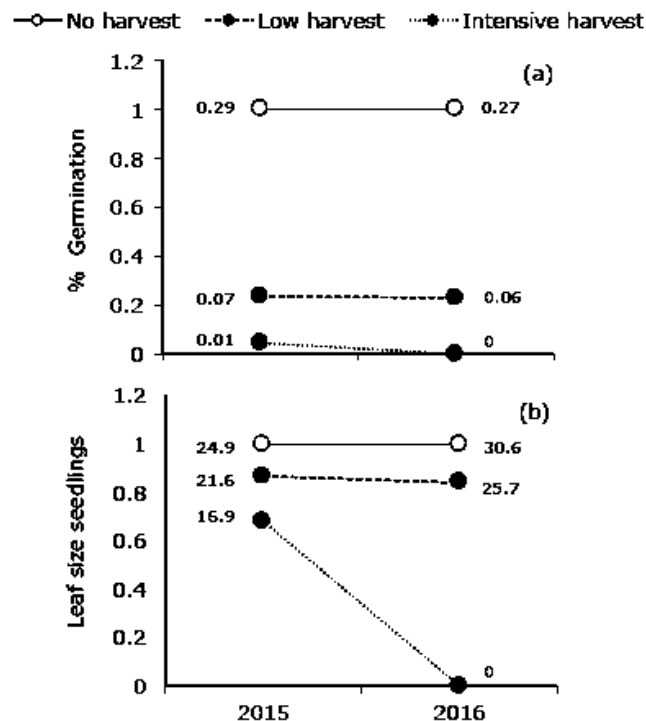


Figura 3.- Variación en el cambio del desempeño de la progenie de la palma *Brahea aculeata*, bajo diferentes tratamientos experimentales de cosecha de hojas en la selva seca del sur de

Álamos, Sonora. En el eje vertical se indica la proporción de cambio que individuos cosechados presentaron respecto al tratamiento control para cada año. Los círculos abiertos representan el tratamiento control utilizado como referencia. Los números al interior de la gráfica indican los promedios de los tratamientos y con los cuales se obtuvieron las proporciones de cambio. a) proporción de semillas germinadas por año y tratamiento, b) tamaño de hojas de plántulas por año y tratamiento registradas durante 90 días.

### ***Trade-offs* entre atributos foliares y reproductivos**

El análisis de covarianza entre atributos foliares y reproductivos indicó que la relación varió significativamente entre años (Tabla 2). Así, la relación entre la producción de flores y producción de hojas, durante el primer año del experimento (2014) fue significativamente positiva ( $m=0.018$ ; Fig. 4a). Especialmente, la mayoría de los individuos con cosechas altas alcanzaron una alta producción de flores. Sin embargo para 2015, esta relación se vuelve negativa ( $m=-0.032$ ; Fig. 4a), observando un trade-off, debido a una importante disminución en la producción de flores con el aumento de hojas nuevas (Fig. 4a; Tabla 2). Por otra parte, la relación entre producción de frutos y tamaño de la hoja también indicó un trade-off entre atributos foliares y reproductivos, que se hace evidente cuando hay una mayor intensidad en la pérdida de área foliar (Fig. 4b). Así, para 2014 se encontró una relación ligeramente positiva entre estos dos atributos ( $m=0.008$ ), que para el segundo año se vuelve significativamente negativa ( $m=-0.042$ ; Fig. 4b), indicando una menor cantidad de frutos producidos especialmente en individuos cosechados conforme aumenta el tamaño de la hoja.

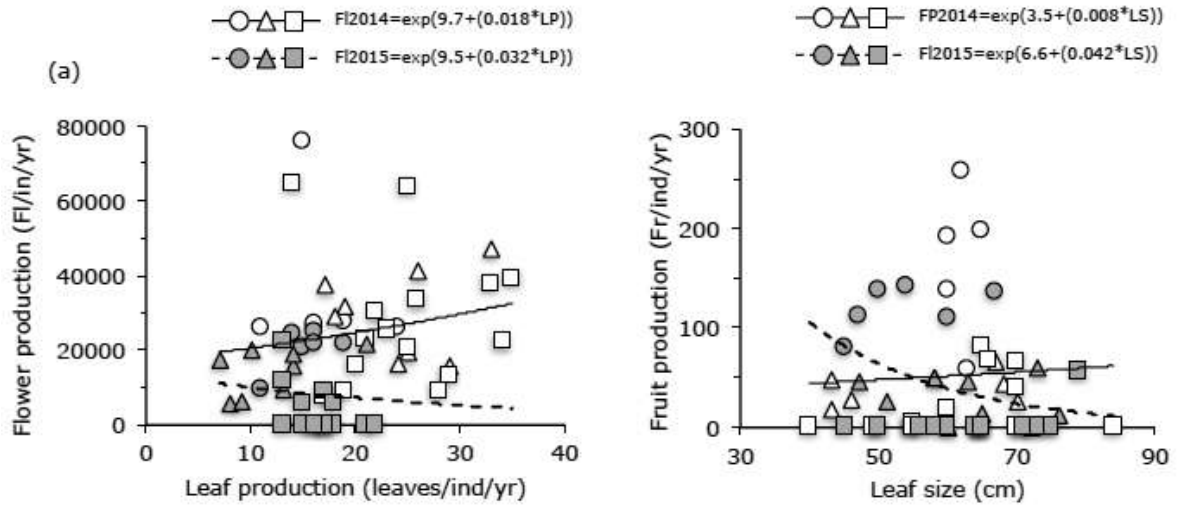


Figura 4.- Trade-offs entre atributos foliares y reproductivos de la palma *Brahea aculeata* bajo diferentes tratamientos experimentales de cosecha de hojas en la selva seca del sur de Álamos, Sonora. 4a) se muestra la relación entre la producción de hojas nuevas y la producción de flores por individuo por año. En la figura 4b) se muestra la relación entre el tamaño de la hoja y producción de frutos por individuo por año. Los círculos representan individuos control, triángulos cosecha baja y cuadros cosechas altas. La línea continua representa una correlación positiva para el año 2014 y la línea discontinua una correlación negativa para el año 2015.

Tabla 1.- Resultados de los análisis estadísticos utilizados para evaluar los efectos de la defoliación crónica sobre *Brahea aculeata* en la selva seca del sur de Álamos, Sonora . Se presentan, respectivamente, los estadísticos  $\chi^2$  para las variables analizadas con modelos lineales generalizados y análisis de varianza de medidas repetidas, para los tratamiento de cosecha (D), el tiempo en años de cosecha (Yr) y la interacción entre estos factores (D:Yr). Efectos significativos \*P<0.05, \*\*p<0.001, \*\*\*P<0.0001, ns= no significativo. El símbolo - - indica los factores, que no se incluyeron en el análisis.

<b>Factor</b>	Defoliación (D)	Tiempo (T)	D:Yr
	$\chi^2$ (gl)		
<b>Vegetativos</b>			
Hojas nuevas	8.5* (2)	47.6*** (1)	9.4**(2)
Hojas totales	ns	31.5***(1)	32.5***(2)
Longitud de lamina	Ns	Ns	6.8*(2)
<b>Éxito reproductivo</b>			
Flores	1866**(2)	25978***(1)	87366***(2)
Frutos	17.7***(2)	59.9***(1)	113.72***(2)
<b>Desempeño de la progenie</b>			
Germinación	12.4*** (2)	10.81**(2)	11.2***(2)
Crecimiento	18.5*** (2))	77.6*** (2)	8.7**(2)

Tabla 2.- Resultados de los análisis de covarianza utilizados para evaluar *trade-offs* entre atributos vegetativos (producción y tamaño de hojas) y reproductivos (número de flores y frutos) de *Brahea aculeata* en la selva seca del sur de Álamos, Sonora. Entre diferentes años del experimento de defoliación (Yr). Se presentan los estadísticos  $\chi^2$ , gl. y p. Los grados de libertad (gl) y efectos significativos \*P<0.05, \*\*p<0.001, \*\*\*P<0.0001, ns= no significativo.

Factor	Flower production			Factor	Fruit production		
	$\chi^2$	Gl	P		$\chi^2$	Gl	P
Leaf production (LP)	45.6	1	<0.001*	Leaf size (LS)	1.9	1	0.1 <sup>ns</sup>
Year (Yr)	13.6	1	<0.001*	Year (Yr)	24.3	2	<0.001*
LP:Yr	52.1	1	<0.001*	LS:Yr	180.3	1	<0.01*

## DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos en el presente estudio, indican que la pérdida de área foliar en individuos reproductivos de *Brahea aculeata* causa un desbalance en los patrones de asignación de recursos asignados a funciones esenciales de la planta, como supervivencia, crecimiento, mantenimiento y reproducción (Bazzaz *et al.* 2000; Staffan & Méndez 2005). En general, respecto a los individuos control, los valores de atributos foliares fueron mayores en individuos cosechados tanto a intensidad alta, como baja durante el primer año (2015). Este aumento en atributos foliares fue similar a lo que se ha reportado en la mayoría de los estudios enfocados a evaluar los efectos de defoliación en plantas y se ha interpretado ó se ha descrito un proceso de sobrecompensación (Ackerly *et al.* 200; Anten *et al.* 2003; Endress *et al.* 2004b; Coronel-Ortega & Pulido 2010; Lopez-Toledo *et al.* 2012; Macedo-Santana 2015; Martinez-Ballesté & Martorell 2015). Para el segundo año (2016) se observó una ligera disminución, especialmente en la cantidad de hojas totales, aunque el tamaño de la lámina y la producción de hojas fue todavía mayor que individuos control. De este modo, los atributos foliares de individuos reproductivos de *Brahea aculeata*, después de cinco años de defoliación mostraron resiliencia y siguen manteniendo una respuesta sobre-compensatoria (Lopez-Toledo *et al.* 2015; Macedo-Santana *et al.* 2015). Posiblemente, el mecanismo con el que estos individuos mitigan la pérdida de área foliar es asignando más recursos a funciones vegetativas de mantenimiento y crecimiento (Bazzaz *et al.* 2000; Lopez-Toledo *et al.* 2012). En este caso, se puede pensar que las plantas recuperan el área foliar como una estrategia de tolerancia, ya que este órgano es esencial para la captación de energía y la realización de funciones esenciales en la planta (Gurevitch *et al.* 2002; Reekie & Bazzaz 2005).

Sin embargo, es importante mencionar que al contrario de los atributos foliares (producción y tamaño de hojas), los individuos cosechados tuvieron un menor desempeño en términos reproductivos con valores menores en comparación con plantas no cosechadas, particularmente reduciendo la cantidad de flores y frutos. De esta manera, nuestros resultados sugieren que la defoliación crónica en individuos reproductivos de *Brahea aculeata*, reduce los almacenes de reserva y ajusta los patrones de asignación de recursos, sacrificando los recursos asignados a la reproducción, lo que podría afectar la dinámica poblacional de la especie a largo plazo (Belsky *et al.* 1993; McPherson & Williams 1998; Reekie & Bazzaz 2005). Este comportamiento observado en *B. aculeata* es similar a lo reportado en *Chamaedorea elegans*, donde individuos altamente cosechados asignan más recursos a estructuras vegetativas y crecimiento y menos a estructuras reproductivas (Anten *et al.* 2003). Además si esta cosecha continúa de manera permanente los efectos pueden ser duraderos y los individuos necesitan hasta tres o más años para recuperar los atributos reproductivos (Lopez-Toledo *et al.* 2012). Este patrón es descrito de manera general en palmas de bosque seco como *Brahea aculeata*, ya que debido al acceso a la luz tienen una mayor producción de hojas ( hasta 24) en comparación con palmas de ambientes húmedos (por ejemplo *Chamaedorea*) que solo llegan a producir hasta dos hojas por año, esto sólo ocurre cuando la radiación solar es alta, ya que la capacidad fotosintética y la tasa de crecimiento relativo en palmas responden positivamente a la defoliación ( Anten & Ackerly 2001a; Pamponet *et al.* 2013; Martínez-Balleté & Martorell 2015).

Por otra parte, debido a que la reproducción tiene un mayor costo en comparación con los costos vegetativos (Burd y Head 1992; Ashman 1994; Schoen y Ashman 1995), se espera que estos costos de reproducción tengan consecuencias negativas en la progenie (Obeso

Bazzaz 1997; Obeso 2002). Esto debido a que al no tener los recursos suficientes para la producción de inflorescencias o en general estructuras reproductivas, tenderían a disminuir recursos asignados a la fecundidad, luego al crecimiento y finalmente si la pérdida de tejido foliar continúa, esto podría llevar a la muerte de la planta (Bowers & Stamp 1993; Erlhen 1995; Pfab & Witkowski 1999, Lopez-Toledo et al. 2012). Especialmente porque las plantas tienen que asignar recursos a las estructuras reproductivas (costos directos) y a la progenie, para la germinación y su sobrevivencia inmediata después de la germinación, y son recursos con los que la planta ya no cuenta (costos indirectos; Ashman 1992; Bazzaz 1997).

### ***Desempeño de la progenie***

El efecto negativo de la defoliación observado en la producción de flores y frutos, también fue evidente en la germinación y crecimiento de plántulas descendientes de individuos cosechados y aunque también se presentó relativamente un bajo porcentaje de germinación para los controles, este fue hasta 20 veces mayor que plantas cosechadas. Estos resultados son similares a lo reportado en *Piper arieianum* y *Psychotria horizontalis* (Marquiz 1992; Sagers y Coley 1995). Sin embargo, es importante mencionar que este no es un patrón general para todas las plantas, ya que también se ha reportado que existen especies donde la pérdida de área foliar no produce ninguna reducción importante en la producción de flores, frutos o semillas (Lehtilä y Strauss 1999; Aiken y Roach 2015).

Los resultados observados en la progenie son relevantes, ya que al parecer los recursos en la planta se agotan y se asignan en menor proporción a la parte reproductiva. Es decir los efectos de pérdida de área foliar también son transgeneracionales, haciéndose evidentes en plantas madre que sufren defoliación y en los descendientes de estas (Quesada et al 1995; Agrawal 2001). De este modo podemos decir que defoliaciones altas y sostenidas

en *Brahea aculeata*, al igual que en otras especies de palmas, agotan los recursos disponibles en la planta, afectando primero la parte reproductiva, posteriormente si la cosecha continua los atributos a disminuir serán el crecimiento y supervivencia ( Pfab & Witkowski 1999; Lopez-toledo *et al.* 2012).

### ***Trade-offs* entre atributos foliares y reproductivos**

De acuerdo a los resultados obtenidos en atributos vegetativos y reproductivos en el segundo año de defoliación se hizo evidente el efecto acumulativo de la cosecha en *B. aculeata*, observándose *trade-offs* entre estos atributos. Se ha mencionado que estas disyuntivas sólo se hacen evidentes cuando los recursos en la planta son limitados (Lambers y Poorter 1992). Un claro ejemplo es observado en *Sagittaria pygmaea*, donde no se observan *trade-offs* entre la reproducción sexual y asexual a altas concentraciones de nutrientes, pero si cuando la cantidad de nutrientes es baja (Liu & Wang 2009). Este patrón puede explicarse mediante el principio de asignación de recursos, que menciona que en el momento en el que un individuo invierte más recursos a una sola función, provoca decrementos en energías asignadas a otras funciones esenciales para la planta (Levins 1968).

### **Implicaciones para el manejo y conservación**

Después de realizar experimentalmente una cosecha intensiva y sostenida durante cinco años, nuestros resultados comprueban que estudios a largo plazo son necesarios y urgentes para especies de palmas que son utilizadas como PFTM, ya que los efectos negativos se hacen evidentes al intensificar la frecuencia e intensidad de cosecha. De esta manera se podría sugerir que los eventos de cosecha en individuos reproductivos de *Brahea aculeata* no deben ser repetidas, ya que la planta no es capaz de adquirir la energía suficiente para mitigar los efectos negativos de la defoliación. Por otra parte, la abundancia de la especie ha disminuido

y este hecho puede también estar ligada al manejo crónico e intensivo que se ha realizado alrededor de 50 años en el área (López-Toledo *et al.* 2011). Así, es necesario explorar el tiempo de recuperación de la especie después del manejo, para poder recuperar los atributos reproductivos y de la progenie y con base en esta información se podrán hacer mejores recomendaciones para el uso y conservación de esta especie. La información obtenida en este estudio también puede ser importante para otras especies, especialmente de bosques secos, en las que existe muy poca información.

## Bibliografía

- Ackerly, D.D., Dudley, S.S., Sultan, S.E., Schmitt, J., Coleman, J.S., Randall-Linder, C., Sandquist, D.R., Geber, M.A., Evans, A.S., Dawson, T.E. & Lechowicz, M.J. (2000). The evolution of plant ecophysiological traits: recent advances and future directions. *Bio Science*, **50**, 957–995.
- Agrawal, A. (2000). "Common Resources and Institutional Sustainability", ponencia presentada en el Seminario Nacional Lead-México, Acción Colectiva y Recursos de Acceso Común. El Gobierno de los Bienes Comunes, México (mimeo.)
- Agrawal, A. (2001) Transgenerational consequences of plant responses to herbivory: An adaptative maternal effect. *The American Naturalist*, **157**, 555-569.
- Aikens, M.L. y Roach, D.A. (2015) Potential impacts of tolerance to herbivory on population dynamics of a monocarpic herb. *American Journal of Botany*, **102**, 1901-1911.
- Anderson, A. B., Magee, P., Gely A. & Jardim M.A. (1995) Forest Management Patterns in the Floodplain of the Amazon Estuary. *Conservation Biology* **9**, 47-61.
- Anten, N.P.R. & Ackerly, D.D. (2001). A new method of growth analysis for plants that experience periodic losses of leaf mass. *Functional Ecology* **15**, 804-811.
- Anten, N. & Ackerly, D. D. (2001a) Canopy-level photosynthetic compensation after defoliation in a tropical understorey palm. *Functional Ecology*, **15**, 252-262.
- 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**, 2905-2918.
- Bazzaz, F.A., D.D. Ackerly & Reekie, E.G. (2000). Reproductive allocation in plants. In M. Fenner (ed.) *Seeds: The ecology of regeneration in plant communities*, 2nd edition.

CAB International, pp 1-29.

Balick, M.J. & Mendelsohn, R. (1992). Assessing the Economic Value of Traditional Medicines from Tropical Rain Forests. *Conservation Biology*. **6**, 128-130.

Bazzaz, F.A. (1997). Allocation of resources in plants: State of the science and critical questions. In: Bazzaz, F.A. & J. Grace. Plant resource allocation. Edit. Academic press, New York. pp 1-30.

Belsky, A. J., Carson, W. P., Jensen, C.L. & Fox, C.A. (1993) Overcompensation by plants: herbivore optimization or red herring?. *Evolutionary Ecology*. **7**:109-121.

Bowers, D. & Stamp, N. (1993) Effects of plant age, genotype and herbivory on *Plantago* performance and chemistry. *Ecolog.*, **74**:1778-1791.

Burd, M. & Head, G. (1992) Phenological aspects of male and female function in hermaphroditic plants, *Am. Nat.* **140**, 305-324.

Coronel Ortega, M. & Pulido Silva, M.T. (2010) Uso artesanal, fenología y cosecha optima de la palma *Brahea dulcis* (Kunth) Mart. en el estado de Hidalgo, México. En: Moreno Fuentes, A., M.T. Pulido Silva, R. Mariaca Méndez, R. Valadez Azúa, P. Mejía Correa, T.V. Gutiérrez Santillán eds. 2010. Sistemas Biocognitivos tradicionales: paradigmas en la conservación biológica y el fortalecimiento cultural. Primera edición. México. Pp. 24-29.

Crawley MJ (1983) Herbivory: dynamics of plant-animal interactions. University of California Press, Berkeley, Calif.

- Cunningham, E. J. A. & Birkhead, T. R. (1997). Female roles in perspective. *Trends in Ecology and Evolution*. **12**:337-338.
- Cunningham, A. B. (2001) *Applied Ethnobotany: People, Wild Plant Use and Conservation*. Earthscan. Londres. pp. 300.
- Douglas Bates, Martin Maechler, Ben Bolker, Steve Walker (2015). Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software* **67**, 1-48.
- Erlhen, J. (1995) Demography of the perennial herb *Lathyrus vernus*. I. Herbivory and individual performance. *Journal of Ecology* **83**, 287-295.
- Endress, B.A., Gorchev, D.L. & Noble, R.B. (2004b) Non-timber forest product extraction: effects of harvest and browsing on an understory palm. *Ecological Applications*, **14**,1139-1153.
- Endress, B.A., Gorchoy, D.L. & Berry, E.J. (2006). Sustainability of a non-timber forest product: Effects of alternative leaf harvest practices over 6 years on yield and demography of the palm *Chamaedorea radicalis*. *Forest Ecology and Management* **234**: 181-191.
- Felger, R.S. & Joyal, E. (1999) The palms (Arecaceae) of Sonora, Mexico. *Aliso*, **18**, 1-18.
- Felger, R.S., Johnson, M.B., & Wilson, M.F. (2001). *Trees of Sonora, Mexico*. Oxford University Press, New York. pp.391.
- Gurevitch, J., Scheiner, S. y Gordon A. Fox. (2002). *The Ecology of Plants*, Sunderland, Sinauer Associates
- Henderson, A., Galeano, G. & Bernal, R. (1997) *Field Guide to the palms of the Americas*. Princeton University Press, Princeton.

- Horvitz, C.C. & Schemske D.W. (2002) Effects of plant size, leaf herbivory, local competition and fruit production on survival, growth and future reproduction of a neotropical herb. *Journal of Ecology*, **90**, 279–290.
- Henderson, A., Galeano, G. & Bernal, R. (1995) Field guide to the palms of the Americas: Princeton University Press, Princeton.
- Joyal, E. (1996a). The use *sabal uresana* (Aracaceae) and other palms in Sonora, México, *Economic Botany*, **50**, 429-445.
- Lambers, H., Stuard, F. & Pons, T. (2008) Plant Physiological Ecology. 2nd ed. Springer. New York. 604 pp.
- Lawton, J.H. & May, R.M. (1995) Extinction Rates, Oxford University Press, Oxford UK.pp. 147-163.
- Lehtilä, K. , & Syrjänen, K . (1995) Compensatory responses of two *Melampyrum* species after damage. *Functional Ecology* **9**, 511- 517.
- Liu, F., J. M. Chen & Wang, Q. F. (2009). Trade-offs between sexual and asexual reproduction in a monoecious species *Sagittaria pygmaea* (Alismataceae): the effect of different nutrient levels. *Plant Systematics and Evolution* 277: 61–65.
- Lopez-Toledo, L., Horn, C & Endress B.A. (2011). Distribution and population patterns of the threatened palm *Brahea aculeata* in a tropical dry forest in Sonora, Mexico. *Forest Ecology and Management*, **261**, 1901-1910.
- Lopez-Toledo, L., Anten, N.P., Endress, B.A., Ackerly, D.D. & Martínez-Ramos, M. (2012). Resilience to chronic defoliation in a dioecious understory tropical rain forest palm. *Journal of Ecology*, **100**:1245-1256.

- Lopez-Toledo, L., Portillo, C.Y., Pulido M.T & Endress, B.A. (2013) Seed dynamics of an endemic palm in a Northwestern Mexican tropical dry forest: implications for population spatial structure. *Plant Ecol*, **214**, 1115-1125.
- Lopez-Toledo, Espinoza-Hidalgo, C., Horn y Endress, B.A. (2015). Efectos del manejo tradicional de la palma *Brahea aculeate* en una selva del sur de Sonora, México. *Botanical Sciences* **93**:461-471.
- Martínez-Ballesté, A., Martorell, C. & Caballero, J. (2008). The effect of Maya traditional harvesting on the leaf production, and demographic parameters of *Sabal* palm in the Yucata´n Peninsula, Mexico. *Forest Ecology Manage.* pp.5.
- Martínez-Ballesté A, Martorell, C. (2015). Effects of Harvest on the Sustainability and Leaf Productivity of Populations of Two Palm Species in Maya Homegardens. . *PLoS One* **10**:e0120666.
- McNaughton, S.J. (1983) Compensatory plant growth as a response to herbivory. *Oikos*, **40**: 329-336.
- McPherson, K. & Williams, K. (1998) The role of carbohydrate reserves in growth, resilience and persistence of cabbage palm seedlings (*Sabal palmeto*). *Oecologia* **117**, 460-468.
- Mendoza, A., Piñero, D. & Sarukhan, J. (1987) Effects of experimental defoliation on growth, reproduction and survival of *Astrocaryum mexicanum*. *Journal of Ecology* **75**:545-554.
- Marquis R. (1992). A bite is a bite is a bite? Constraints on responses to folivory in *Piper arieianum* (Piperaceae). *Ecology*. **73**: 143-152.

- Martínez-Camilo, R., González-Espinosa, M.M.Á., Pérez-Farrera, P.F., Quintana-Ascencio & Ruíz-Montoya L. (2011) Evaluación del efecto del aprovechamiento foliar en *Chamaedorea quezalteca* Standl. & Steyerl. (Palmae), en La Reserva de la Biósfera el Triunfo, Chiapas, México. *Agrociencia*, **45**, 507-518.
- Macedo-Santana, F. (2015) Respuestas funcionales y demográficas del manejo de *Brahea aculeata* en un bosque seco de Álamos, Sonora. Tesis de Maestría. Morelia, Michoacana, Mexico. Universidad Michoacana de San Nicolas de Hidalgo.
- Martinez-Ramos, M., Anten, N.P.R & Ackerly, D.D. (2009). Defoliation and ENSO effects on vital rates of an understory tropical rain forest palm. *Journal of Ecology*.**97**:1050-1061.
- Nadot, S., Alapetite, E., Baker, W.J., Treagear, J.W & Barford, A.S. (2016) The palm family (Arecaceae): a microcosm of sexual system evolution. *Botanical journal of the Linnean Society* **182**, 376-388.
- Obeso, J.R. (2002) The cost of reproduction in plants. Tansley review no. 139. *New phytologist* **155**, 321-348.
- Oyama, K. & Mendoza A. (1990) Effects of Defoliation on Growth, Reproduction, and survival of a Neotropical Dioecious Palm, *Chamaedorea tepejilote*. *Biotropica*, **22**, 19-123.
- Pfab, M. & Witkowski, E. (1999) Contrasting effects of herbivory on plant size and reproductive performance in two populations of the critically endangered species, *Euphorbia clivicola* . *Plant Ecology*, **145**, 317-325.
- Pamponet TC, Gomes FP, Furtado-de-Almeida AA, Marcelo SM, Costa-Gomes LM, Muniz-Pedrosa A. (2013). Photosynthetic Characteristics and Fibre Production

Following Defoliation in *Attalea Funifera* Mart., Arecaceae, Growing Under Full Sun and Forest Understorey. *Exp Agric*, **49**,435-447.

Poorter, H., K.J. Niklas, P.B. Reich, J. Oleksyn, P. Poot & L. Mommer. (2012) Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control. *New Phytologist*, **193**, 30-50.

Pulido, M.T., Valverde, T & Caballero, J. (2007) Variation in the population dynamics of the palm *Sabal yapa* in a landscape shaped by shifting cultivation in the Yucatan Peninsula, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, **23**, 139-149.

Quero, H. (2000) El complejo *Brahea-Erythea* (Palmae: Coryphoideae). Informe final Comisión Nacional para el Uso y Conocimiento de la Biodiversidad (CONABIO). Mexico City. Mexico.

Quesada, M., Bollman, K. & Stephenson, A. (1995). Leaf damage decreases pollen production and hinders performance in *Cucúrbita texana*. *Ecology*, **76**, 437-443.

Ratsirarson, J., Silander, J., & Richard, A. (1996). Conservation and management of atthreatened Madagascar palm species, *Neodypsis decaryi*, Jumelle. *Conservation Biology* **10**: 40-52.

Shoen, D.J & Ashman, T.L. (1995) The evolution of floral longevity; resource allocation to maintenance versus construction of repeat parts in modular organism. *Evolution*, **49**, 131-139.

Stowe, K. A. , Marquis R. J. , Hochwender C. G & Simms E. L. (2000). The evolutionary ecology of tolerance to consumer damage. *Annual Review of Ecology and Systematics*. **31**:65-595.

- Staffan Karlsson, P. & Mendez, M. (2005). The resource economy of plant reproduction. In: Reekie, E. & F.A. Bazzaz Edts. Reproductive allocation in plants. 1<sup>a</sup> ed. Elsevier academic press. Oxford, UK. pp. 1-49.
- Strauss, S. Y. & Agrawa L. A. (1999) The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory. *Trends in Ecology & Evolution*, **14**, 179-185.
- Strauss, S. Y. & Zangerl A. R. (2002). Plant-insect interactions in terrestrial ecosystems. In C. M. Herrera and O. Pellmyr [eds.], Plant–animal interactions: An evolutionary approach, 77-106. Blackwell Science, Oxford, UK.
- Van, L.J., Hernandez-Barrios, J.C, Anten, R.N.P & Martínez-Ramos, M. (2014) Defoliation effects on seed dispersal and seedling recruitment in a tropical rain forest understory palm. *Journal of Ecology* **102**:709-720.