



UNIVERSIDAD MICHOACANA DE SAN NICOLÁS DE
HIDALGO
FACULTAD DE BIOLOGÍA

PROGRAMA INSTITUCIONAL DE MAESTRÍA EN CIENCIAS
BIOLÓGICAS

Respuestas funcionales y demográficas del manejo de *Brahea
aculeata* en un bosque seco de Álamos, Sonora

TESIS

PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (ECOLOGÍA Y
CONSERVACIÓN)

PRESENTA
FRANCELI MACEDO SANTANA

DIRECTOR DE TESIS
Doctor en Ciencias
Leonel A. López-Toledo

CO-DIRECTORA DE TESIS
Doctora en Ciencias
Ileri Suazo Ortuño



Morelia, Michoacán, México. Mayo 2015

Agradecimientos

Agradezco al **Concejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT)** por la beca otorgada para la realización de la maestría y por la beca mixta otorgada.

Agradezco 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 Institucional de Maestría en Ciencias Biológicas**, a la **Facultad de Biología** y al **Instituto de Investigaciones sobre los Recursos Naturales** de la **Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo** por brindarme los espacios y apoyos necesarios.

Al **Programa Integral de Fortalecimiento Institucional (PIFI)** por el apoyo económico otorgado para la realización de una estancia en el extranjero.

A **The University of Hawaii at Mānoa**, especialmente al departamento de **Botánica** por el apoyo brindado durante mi estancia en el extranjero.

Agradezco enormemente al **Dr. Leonel López Toledo** por todo el apoyo que me dio antes y durante el proceso de desarrollo de la maestría. Muchas gracias Leo por tu paciencia, dedicación, enseñanzas y por compartir tu conocimiento y proyecto, especialmente te agradezco el haber compartido el gusto por la demografía y por las palmas fue algo invaluable para mí.

Agradezco a los miembros del comité tutorial al **Dr. Leonel López Toledo**, **Dra. Ileri Suazo Ortuño**, **Dra. Lucero Sevillano García-Mayeya**, **Dra. María Teresa Piludo Silva** y al **Dr. Carlos Ernesto González Esquivel** por sus comentarios, correcciones y sugerencias los cuales sin lugar a duda ayudaron bastante a mejorar el trabajo.

También quisiera agradecer a la **Dra. Tamara Ticktin** por aceptarme en su laboratorio y por su apoyo con la realización de la segunda parte de los análisis.

Agradezco al **Dr. Orou Gaoue** por su ayuda con la elaboración de gráficas en “R” y por aceptarme en su clase. Además, por compartir todo el material de su clase aun después de mí regreso a México.

Al **Dr. Héctor Guillen Andrade** coordinador general del Programa Institucional de Maestría en Ciencias Biológicas de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, por las facilidades otorgadas con los diversos trámites durante la maestría.

A la **Dra. Yvonne Herrerías**, **Dr. Juan Manuel Ortega**, **Patricia Liliana Cerritos Barriga** y **Ana Luisa Sosa Ledesma**, por su apoyo con los trámites durante la maestría.

Agradezco a las personas que durante los 4 años del proyecto siempre estuvieron dispuestos ayudarme en campo: **Alejandro Saucedo**, **Don Nicolás**, **Leo (“Cholo”)** y **Felix** muchas gracias por su apoyo. También quisiera agradecer al **Dr. Bryan Endress** y **Christa Horn** por su ayuda en campo y con la base de datos.

Gracias!

Agradezco a las personas más importante y especiales para mí a mis padres (**Saturnino y Paula**) los dos pilares de mi familia y de mi vida “los adoro”.

A mis hermanos (**Vita, Cesain, Olga, Nacho y Edgar**) que con su ejemplo y apoyo he salido adelante “Muchas gracias por todo”. Además, hay 4 personitas y una que viene en camino que llegaron darnos muchas alegrías, sonrisas y a recordarnos lo que es volver hacer niños, gracias a mis lindos sobrinos (**Eli, Vale, Max, Alex y Sofi**), a sus papas (**Maricela, Samuel y Lupita**) y hermanos por regalarme la dicha de ser tía.

Gracias a **Leo y Mariana** por su amistad y sencillez que siempre han mostrado desde el momento que los conocí. **Mariana** muchas gracias por los cortes de cabello, por abrirme las puertas de tú casa para trabajar con Leo, especialmente gracias por tú amistad. **Leo** muchas gracias por esas charlas, aventuras, experiencias y demás cosas que compartimos en campo, en el lab en clase, etc. de las cuales no solo me divertía y reía si no también aprendía algo nuevo.

Agradezco a mi gran amiga, compañera y hermanita académica **Mayra Flores** con quien compartí todo el proceso de la maestría desde el inicio hasta el fin. Muchas gracias por siempre escuchar mis alegrías, tristezas, triunfos, frustraciones y demás cosas. Gracias a tú amistad y compañerismo este proceso fue menos pesado.

Cuando decidí estudiar la maestría fue mi apoyo y consejera para buscar un nuevo asesor. Cuando estaba asustada porque no sabía a qué me iba a enfrentar ella me escucho, motivo y recalco una y otra vez que yo podía con el nuevo reto, **Dra. Susana Maza (“Sú”)** muchas gracias por todo tú apoyo, por los consejos y por tú amistad.

A mis compañeros de generación con las cuales compartimos varios detalles de la maestría, especialmente a **Mayra, Lakshmi, Ale y Vale**.

Gracias a mis compañeros de laboratorio **Mayra, Lakshmi, Ale, Angeles, Carlos Soto, Dante, Kary, Margarita, Fernando, Leo, Lalo Mendoza y Saúl**. Muchas gracias chicos por compartir sus experiencias, consejos y hacer la estancia en el lab mucho más agradable.

Gracias a **Mayra** y **Ángeles** por su apoyo en campo, a **Fernando** por tú ayudan con la toma de fotografías y a **Ale Tauro** por tú apoyo para entender algunos detalles sobre la parte funcional del trabajo. Además, también quisiera agradecer a un buen amigo **Carlos Soto**, muchas gracias por esas charlas que compartimos y por el apoyo que siempre me brindaste.

A mis grandes amigos **Iván** y **Hugo**, gracias chicos por siempre escucharme, apoyarme y por esas porras que siempre me echaron.

Gracias a mi gran familia (**abuelito, tíos, tías, primos, sobrinos**) y demás familia que siempre me regalaban palabras de apoyo para continuar con mis estudios.

Finalmente quisiera dar las gracias a todas y cada una de las personas que de alguna manera me apoyaron durante el proceso y que se me ha olvidado mencionar.

Gracias a todos!

ÍNDICE

RESUMEN GENERAL	2
Summary.....	3
1. Introducción general	4
1.1. Los productos forestales no maderables	4
1.2. Atributos funcionales y patrones demográficos	5
1.3. El caso de la palma <i>Brahea aculeata</i>	7
2. Objetivos.....	9
3. Métodos generales	10
3.1. Área de estudio	10
3.2. Especie de estudio	11
3.3. Diseño experimental	12
3.4. Muestras	13
4. Literatura citada.....	15
CAPÍTULO 1: Respuestas funcionales de la palma <i>Brahea aculeata</i> a la pérdida de área foliar en un bosque seco de Álamos, Sonora	20
RESUMEN	21
Abstract.....	22
1. Introducción.....	23
1.1 Medición de la asignación de recursos	23
1.2 Factores que alteran la asignación de recursos	24
1. Objetivos.....	27
3. Materiales y Métodos	28
3.1 Especie de estudio	28
3.2 Diseño experimental	28
3.3 Análisis estadísticos.....	31
4. Resultados.....	33
4.1 Atributos de producción de hojas: enfoque dinámico	33
4.2 Atributos de área foliar: enfoque estático.....	41
5. Discusión	48
5.1 Atributos de producción de hojas: enfoque dinámico	48
5.2 Atributos de área foliar: enfoque estático.....	51

6. Conclusiones.....	54
7. Literatura citada.....	55
CAPÍTULO II: Efectos del ramoneo y la cosecha de hojas sobre los patrones demográficos de <i>Brahea aculeata</i> en un bosque seco del noroeste de México.....	60
RESUMEN	61
Abstract.....	62
1. Introducción.....	63
2. Objetivos.....	66
3. Materiales y Métodos	67
3.1 Especie de estudio	67
3.2 Diseño experimental.....	67
3.3 Análisis estadísticos.....	68
4. Resultados.....	70
4.1 Mortalidad	70
4.2 Crecimiento	71
4.3 Reproducción.....	73
5. Discusión	76
6. Conclusiones.....	80
7. Literatura citada.....	81
CAPÍTULO III: Discusión y conclusiones generales.....	85
1. El ramoneo y cosecha de hojas.....	85
2. Importancia de la interacción del ramoneo y la cosecha de hojas.....	87
3. Consideraciones finales	88
4. Literatura citada.....	89

ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1.-** Área de estudio, la cual se localiza dentro del Área de Protección de Flora y Fauna Sierra de Álamos-Río Cuchujaqui (APFFSA-RC), Sonora, México. 10
- Figura 2.-** Producción de hojas para las diferentes categorías de tamaño de individuos de *Brahea aculeata* sometidos a distintas intensidades de ramoneo y de cosecha de hojas en un bosque seco caducifolia en Álamos, Sonora. a) Plántulas, b) juveniles, c) adultos I y d) adultos II. En las gráficas a) y d) los círculos representan los valores observados y en diferentes tonalidades se representan los años de muestreo. Para las gráficas b), c) y d) las distintas superficies/líneas de tendencia representan los valores predichos por el modelo para cada año de muestreo. Nótese las diferencias en la escala del eje Y. 34
- Figura 3.-** Hojas vivas totales para las diferentes categorías de tamaño de los individuos de *Brahea aculeata* sometidos a distintas intensidades de ramoneo y de cosecha de hojas en un bosque seco en Álamos, Sonora. a) Plántulas, b) juveniles, c) adultos I y d) adultos II. En las gráficas a), c), d) los círculos representan los valores observados para los diferentes años de muestreo. Las superficies/líneas de tendencia representan los valores predichos por el modelo para los diferentes años de muestreo. 36
- Figura 4.-** Longitud de la lámina para individuos de diferentes categorías de tamaño de *Brahea aculeata* sometidos a distintas intensidades de ramoneo y cosecha de hojas en la bosque seco en Álamos, Sonora. a) Plántulas, b) juveniles, c) adultos I y d) adultos II. En a), los puntos representan los valores observados y en b) y c) las superficies, representan los valores predichos por el modelo para cada año de muestreo. En d) las letras representan diferencias significativas para años de muestreo. Nótese las diferencias en la escala del eje Y. 37
- Figura 5.-** Longitud del peciolo para individuos de diferentes categorías de tamaño de *Brahea aculeata* sometidos a distintas intensidades de ramoneo y de cosecha de hojas en un bosque seco en Álamos, Sonora. a) Plántulas, b) juveniles, c) adultos I y d) adultos II. En a), las distintas letras indican diferencias significativas entre los años; mientras que en b) y c) las superficies, representan los valores predichos por el modelo para los años de muestreo. En d) los círculos representan los valores observados, las diferentes tonalidades representan los años de muestreo y las diferentes líneas representan los valores predichos por el modelo para los años. Nótese las diferencias en la escala del eje Y. 39
- Figura 6.-** Área foliar de la hoja cosechada para las diferentes categoría de tamaño de *Brahea aculeata* en un bosque seco en Álamos, Sonora. a) Plántulas, b) juveniles, c) adultos I y d) adultos II. Los círculos en negro representan los valores observados y la línea continua representa los valores predichos por el modelo. 41
- Figura 7.-** Área foliar de las hojas nuevas para las diferentes categoría de tamaño de *Brahea aculeata* en un bosque seco en Álamos, Sonora. a) Plántulas, b) juveniles, c) adultos I y d) adultos II. Los círculos en negro representan los valores observados. Nótese las diferencias en la escala del eje Y. 42

Figura 8.- Área foliar específica de individuos de *Brahea aculeata* en un bosque seco en Álamos, Sonora. a) Plántulas, b) juveniles, c) adultos I y d) adultos II. En las cuatro gráficas los círculos en negro representan los valores observados, para las gráficas b) y c) la superficie en gris y en la gráfica d) la línea continua representan los valores predichos por el modelo. Nótese las diferencias en la escala del eje Y.44

Figura 9.- Biomasa de la lámina para las diferentes categoría de tamaño de *Brahea aculeata* en un bosque seco en Álamos, Sonora. a) Plántulas, b) juveniles, c) adultos I y d) adultos II. Los círculos en negro representan los valores observados y la línea continua representa los valores predichos por el modelo.45

Figura 10.- Biomasa del peciolo para las diferentes categoría de tamaño de *Brahea aculeata* en un bosque seco en Álamos, Sonora. a) Plántulas, b) juveniles, c) adultos I y d) adultos II. Los círculos en negro representan los valores observados y la línea continua representa los valores predichos por el modelo.46

Figura 11.- Tasa de mortalidad de individuos de *Brahea aculeata* sometidos a distintas intensidades de ramoneo y cosecha de hojas en la selva baja caducifolia de Álamos, Sonora. Letras diferentes indican diferencias significativas con una $P < 0.05$71

Figura 12.- Crecimiento del tallo de los individuos de *Brahea aculeata* sometidos a distintas intensidades de ramoneo y cosecha de hojas en la selva baja caducifolia en Álamos, Sonora. a) Efecto del tamaño, b) efecto del ramoneo y c) efecto de la cosecha. Los círculos representan los valores observados y en diferentes tonos representan los años de muestreo. Las líneas de tendencia representan los valores predichos por el modelo para cada año de muestreo. Note la escala logarítmica del eje vertical en las tres gráficas y para la gráfica a) en el eje de las “horizontal”.72

Figura 13.- Probabilidad de reproducción de los individuos de *Brahea aculeata* sometidos a distintas intensidades de ramoneo y cosecha de hojas en la selva baja caducifolia en Álamos, Sonora. Los círculos y las líneas de tendencia en diferentes tonalidades representan los valores predichos por el modelo para cada año de muestreo.74

Figura 14.- Producción de frutos de los individuos de *Brahea aculeata* sometidos a distintas intensidades de ramoneo y cosecha de hojas en la selva baja caducifolia en Álamos, Sonora. a) Efecto de la cosecha de hojas y b) largo del tallo. Los círculos representan los residuales parciales del modelo y las líneas representan los valores predichos por el modelo. En la gráfica a) las diferentes tonalidades en los círculos y en las líneas representan los distintos años de muestreo.75

ÍNDICE DE CUADROS Y ANEXOS

Cuadro 1.- Resultados de los modelos lineales mixtos (LMM) y modelos lineales generalizados mixtos (GLMER) usados para evaluar los efectos acumulativos del ramoneo y la cosecha de hojas sobre atributos de producción de hojas de *Brahea aculeata* en un bosque seco de Álamos, Sonora. Los factores de variación en los modelos fueron tiempo (T), proporción de ramoneo (R), proporción de cosecha de hojas (C) y la interacción entre los tres factores. Se usaron LMM para la longitud de la lámina y del peciolo y GLMER para la producción de hojas nuevas y hojas totales), además, se obtuvieron valores de F y de χ^2 , grados de libertad (gl) y los valores de P . *ns* indica que no hubo diferencias significativas mientras que el símbolo “-“ indica que el término fue removido del modelo debido a su no significancia.....40

Cuadro 2.- Resultados de los modelos lineales mixtos (LMM) utilizados para evaluar los efectos acumulativos del ramoneo y la cosecha de hojas sobre atributos de área foliar de *Brahea aculeata* en la selva baja caducifolia de Álamos, Sonora. Los factores de variación la proporción de ramoneo (R), proporción de cosecha de hojas (C) y la interacción entre los dos factores (R:C). Se obtuvieron valores de χ^2 , grados de libertad (gl) y los valores de P con base en una prueba de probabilidad de máxima versosimilitud. *ns* indica que no hubo un efecto significativo, mientras que el símbolo “-“ indica que el término fue removido del modelo debido a su no significancia.47

Cuadro 3.- Resultados de los modelos de los mínimos cuadrados generalizados (GLS) usados para evaluar los efectos acumulativos del ramoneo y la cosecha de hojas sobre el crecimiento de *Brahea aculeata* en la selva baja caducifolia de Álamos, Sonora. Los factores de variación utilizados en los modelos fueron el tiempo (T), proporción de ramoneo (R), proporción de cosecha de hojas (C), el largo del tallo (LT) y la interacción entre los cuatro factores. Se usó GLS para el crecimiento del tallo. Se obtuvieron valores de χ^2 , grados de libertad (gl) y los valores de P con base en una prueba de probabilidad de máxima versosimilitud. *ns* indica que no hubo un efecto significativo, mientras que el símbolo “-“ indica que el término fue removido del modelo debido a su no significancia.73

Cuadro 4.- Resultados de los modelos lineales generalizados mixtos usados para evaluar los efectos acumulativos del ramoneo y la cosecha de hojas sobre la probabilidad de reproducción y número de frutos de *Brahea aculeata* en la selva baja caducifolia de Álamos, Sonora. Los factores de variación utilizados en los modelos fueron el tiempo (T), proporción de ramoneo (R), proporción de cosecha de hojas (C), el largo del tallo (LT) y la interacción entre los cuatro factores. Se utilizó la función *glmmadmb* para el número de frutos y *glmer* para la probabilidad de reproducción. Se obtuvieron valores de χ^2 con sus respectivos grados de libertad (gl) y los valores de P con base en una prueba de probabilidad de máxima versosimilitud. *ns* indica que no hubo un efecto significativo, mientras que el símbolo “-“ indica que el término fue removido del modelo debido a su no significancia.75

Anexo 1.- Ecuaciones para el cálculo de los valores predichos por el modelo (LMM o GLMER) para las diferentes variables que fueron consideradas en el estudio dinámico. Las abreviaciones corresponden a (PH) producción de hojas, (HT) hojas totales, (LM) longitud de la lámina, (LP) longitud del peciolo, (R) proporción de ramoneo y (C) proporción de cosecha de hojas.92

Anexo 2.- Ecuaciones para calcular los valores predichos por el modelo (LMM o GLMER) para las diferentes variables que fueron consideradas para el estudio estático. Las abreviaciones indican el (AF) área foliar, (AFE) área foliar específica, (BL) biomasa de la lámina, (BP) biomasa del peciolo, (R) proporción de ramoneo y (C) proporción de cosecha de hojas.....93

Anexo 3.- Ecuaciones para calcular los valores predichos por el modelo (GLMER, GLS o glmmADMB) para las diferentes variables de repuestas consideradas en esta sección. Dentro de las formulas las letras significan lo siguiente: (M) Mortalidad, (CT) crecimiento del tallo, (PR) probabilidad de reproducción, (NM) número de frutos, (LT) largo del tallo, (R) proporción de ramoneo y (C) proporción de cosecha de hojas.94

**Respuestas funcionales y demográficas
del manejo de *Brahea aculeata* en un
bosque seco de Álamos, Sonora**



RESUMEN GENERAL

Las hojas de muchas especies de palma son cosechadas y utilizadas para la fabricación de artesanías y techos de casas. La ganadería llega a ser una actividad común y las hojas de muchas especies de plantas forman parte de la dieta del ganado. Estas dos actividades provocan la pérdida de área foliar, lo que puede afectar las respuestas funcionales y demográficas de los individuos. Mediante el conocimiento de la variación en los atributos funcionales (AF) y los patrones demográficos (PD) se puede obtener información que ayude a generar estrategias para el uso sustentable y conservación de las poblaciones. El objetivo de esta tesis fue evaluar el efecto del ramoneo y de la cosecha de hojas, así como la interacción entre estos dos factores sobre los AF y PD de la palma *Brahea aculeata*. El estudio se llevó a cabo en el Área de Protección de Flora y Fauna Sierra de Álamos-Río Cuchujaqui ubicada en el estado de Sonora. En 2011 se estableció un sistema experimental en poblaciones de *B. aculeata* sujetas a diferentes intensidades de cosecha y la presencia/ausencia de ganado. Durante un periodo de tres años (2011-2014) se realizaron censos anuales donde se registró información a nivel funcional sobre la producción de hojas, longitud de la lámina y del área foliar, área foliar específica, etc. A nivel demográfico se evaluó la supervivencia, crecimiento y reproducción. Los atributos analizados a nivel funcional presentaron un aumento tanto por el ramoneo como por la cosecha de hojas, sin embargo, este resultado difirió con el tamaño de los individuos y entre los diferentes periodos de tiempo. Para individuos donde hubo una coincidencia del ramoneo y la cosecha de hojas (10-250 cm) el efecto fue mucho más evidente en comparación con individuos que únicamente fueron afectados por uno de los dos factores. Para los dos primeros años se observó un aumento de la mayoría de los atributos, mientras para el tercer año se observó un ligero decremento. En cuanto a los patrones demográficos, fueron poco afectados por el ramoneo y la cosecha de hojas. La supervivencia no fue afectada por ningún de los dos factores. El crecimiento presentó un incremento con el ramoneo, mientras que con la cosecha de hojas disminuyó. Finalmente la reproducción únicamente fue afectada por la cosecha de hojas. Dado que el diseño utilizado en este experimento simuló el manejo más común en el área de estudio y con base en los resultados obtenidos se podría decir que la especie tolera cierto grado de defoliación y se podría considerar como un manejo no agresivo.

Palabras Clave: Defoliación, asignación de recursos, demografía, dinámica poblacional.

Summary

The leaves of many palms are harvested and used for weaving or the elaboration of thatching roofs. The livestock are very common and the palms leaves can be part of the diet of cattle. These two activities result in the loss of leaf area in individuals which could be modifying the functional traits and demographic patterns of individuals. Through the knowing of functional traits and demographic patterns can contribute to obtaining information to help develop strategies for sustainable use and conservation of populations. The goal this work was evaluate the effect of grazing, leaf harvest and interaction between these two factors on the functional traits and demographic patterns of *Brahea aculeata*. The study was conducted in the Sierra de Alamos-Rio Cuchujaqui Reserve which is located in the state of Sonora. In 2011 an experimental system is established in populations of *B. aculeata* subject to different harvesting intensities and presence/absence of cattle. Annual censuses were made from 2011-2014 where information was obtained about of functional traits: leaf production, length of the leaf and leaf area, specific leaf area, biomass of the leaf, etc. For the demographic patterns was evaluated the mortality, growth and reproduction. To functional level and for most of traits used in the dynamic approach the grazing and the harvesting of leaves showed a positive effect, this effect was different depending plant size and between years. In individuals between 10-250 cm the effect of grazing and harvesting of leaves is much more evident than the individuals only affected by one of two factors. During the first two years there was increase for most traits analyzed, while for the third year a slight decrease was observed. In case of demographic patterns were little effected for the grazing and harvesting of leaves. The survival of individuals was not affect for the defoliation. The growth was positively affected for grazing, especially for the first and third year, while the harvesting of leaves had a negative effect on individual growth during the three years. Finally the grazing didn't have effect on the reproduction of *B. aculeata*, the effect is occasioned for the harvesting of leaves. With the results obtained in this work and given that the design used simulated the most common management in the study area we could say the specie is sufficiently resilient and therefore we could be considered as no aggressive management and can continue using without significantly affecting individuals and populations.

Key-words: Defoliation, allocation of resources, demography, population dynamics.

1. Introducción general

Los ecosistemas naturales están siendo modificados rápidamente (MEA 2005). Varios autores coinciden que muchas de estas modificaciones se deben principalmente a la intervención del humano (Challenger & Dirzo 2009, Hooper et al. 2013). El humano recurre a la extracción de alimentos, agua, madera, fibras, combustibles entre otros servicios que el ecosistema provee, para satisfacer sus necesidades (Sánchez Colón 2009). La obtención de estos servicios conlleva a la degradación de muchos de los servicios ecosistémicos (MEA 2005). Los servicios de los ecosistemas dependen de las características funcionales de los organismos presentes, así como de su distribución y abundancia (Brown et al. 2001). Por lo tanto, la pérdida de una o varias especies puede afectar fuertemente la estabilidad de los ecosistemas (Brown et al. 2001, Hooper et al. 2013).

Uno de los ecosistemas que alberga una gran diversidad de especies son los bosques secos (Bezaury 2009, Trejo 2009). Al igual que otros ecosistemas, los bosques secos brindan una serie de servicios ambientales que benefician a la sociedad humana (Balvanera & Mass 2009, Jaramillo et al. 2009). En los últimos años se ha observado una constante destrucción de estos bosques. Como consecuencia, se han realizado diversos estudios en busca de estrategias de conservación y aprovechamiento de sus recursos (Bawa & Seidler 1998). Una forma de lograr este objetivo es promoviendo el manejo sustentable de los recursos. El manejo sustentable es aquel manejo de los recursos que permita que estos se puedan renovar por sí mismos y que el nivel de extracción o cosecha pueda ser mantenido a largo plazo (Townsend 2008).

1.1. Los productos forestales no maderables

Dada la gran diversidad de especies de plantas que albergan los bosques secos, muchas de estas especies son utilizadas por las personas para satisfacer algunas de sus necesidades, a estas especies se les conoce como productos forestales no maderables (PFNM; Bawa et al. 2004, Ticktin 2004, Wilsey & Radachowsky 2007). Los PFNM's son todos los productos biológicos, excluida la madera, derivados de los bosques que son utilizados por el hombre (López Camacho 2008, Tapia-Tapia & Reyes-Chilpa 2008). De los PFNM's se pueden extraer sus semillas, flores, frutos, hojas, raíces, corteza, resinas y otras partes de las plantas los cuales son procesados y comercializados con diferentes fines por el hombre (López Camacho 2008,

Ticktin 2004). Por lo tanto, los PFSM son una importante fuente de ingresos para muchas familias en diferentes comunidades alrededor del mundo (Bawa & Seidler 1998, Svenning & Macia 2002, Ticktin 2004).

Muchas de las especies que componen a la familia Arecaceae son un claro ejemplo de un PFSM, ya que estas especies son de gran importancia económica para el hombre (Balick & Beck 1990, Joyal 1996). Las palmas son explotadas comercialmente como plantas de ornato, sus frutos representan una fuente de alimento y especialmente sus hojas, son altamente utilizadas para la construcción de techos de casas o fabricación de artesanías (Joyal 1996, Svenning & Macia 2002). La extracción desmedida de los recursos puede tener fuertes impactos sobre las respuestas funcionales y demográficas de las especies, lo que hace necesario la generación de estudios que ayuden a conocer los efectos que causan las diferentes formas de manejo sobre las especies (Ticktin 2004, Stanley et al. 2012).

1.2. Atributos funcionales y patrones demográficos

Mediante el conocimiento de los atributos funcionales y patrones demográficos podemos conocer varias de las respuestas de las plantas ante diferentes formas de manejo (Seather & Bakke 2000, Violle et al. 2007). A través de los atributos funcionales, los cuales son características morfológicas, fisiológicas o de historia de vida que comparten las especies y que les permiten desempeñar funciones similares, podemos conocer como es la asignación de recursos entre las diferentes estructuras de los individuos y como estos van a responder ante posibles cambios en las condiciones climáticas o ante distintos disturbios (Poorter 1999, Violle et al. 2007, Martínez-Ramos 2008).

Por otro lado, el conocimiento de la variación en los patrones demográficos tales como supervivencia, crecimiento y reproducción nos va a proporcionar información necesaria para entender los factores que van a determinar el tamaño de las poblaciones y los cambios numéricos de las distintas fases del ciclo de vida de los organismos (Martínez-Ramos & Álvarez-Buylla 1995, Anten & Ackerly 2001). Dado que cada población posee componentes demográficos particulares que son relativamente importantes para su dinámica, una vez detectando estos componentes es posible establecer los procedimientos de extracción y manejo de recursos que se pueden llevar a cabo sin poner en riesgo a la población (Martínez-Ramos & Álvarez-Buylla 1995). Con el propósito de comprender como la extracción de los PFSM afecta las respuestas funcionales y demográficas de las especies se han hecho varios estudios

en diferentes especies de plantas (Oyama & Mendoza 1990, Olmsted & Álvarez-Buylla 1995, Svenning & Macia 2002, Endress et al. 2004, Arango et al. 2010).

En las palmas, se ha intentado determinar el efecto de la cosecha de hojas sobre las tasas vitales de las poblaciones. Estos estudios indican que el corte de hojas en diferentes intensidades ya sea en uno o pocos eventos de defoliación no afecta la supervivencia, crecimiento y reproducción de los individuos (Oyama & Mendoza 1990). Incluso los tratamientos bajo defoliación presentan mejor desempeño, al parecer debido a procesos de sobrecompensación que se han demostrado en estudios posteriores (Anten et al. 2003). Sin embargo, estudios recientes indican que la cosecha continua de hojas, por largos periodos de tiempo, afecta de manera importante los atributos funcionales y patrones demográficos de las poblaciones y estos efectos se intensifican cuando la cosecha de hojas es intensa (Martínez-Ramos et al. 2009).

Por otro lado, en algunas regiones tropicales el ramoneo causado ganado vacuno es una práctica común en áreas forestales. En muchas ocasiones se llegan a tener altas densidades de animales y el ganado puede pasar largos periodos de tiempo en la misma área, por lo que estos pueden afectar la estructura y funcionamiento de las poblaciones (FAO 1996, Marquardt 2009). Se cree que el ramoneo puede llevar a una disminución en la regeneración de los bosques como consecuencia del ramoneo y pisoteo provocado por el ganado sobre individuos jóvenes (Herrera et al. 1995). Especialmente durante la época de secas es cuando se puede presentar un mayor daño en los bosques debido principalmente a que el ganado se alimenta de aquellas especies poco deseables en otras épocas del año, dado al agotamiento de las especies altamente palatables (ej. leguminosas o pastos; Haeggström 1990, FAO 1996, Heckel et al. 2010). El daño ocasionado por el ramoneo puede ser más fuerte que el impuesto por la cosecha, especialmente en individuos pequeños, dado que el ganado puede ocasionar la muerte de los individuos por efecto del ramoneo al desenterrar a los individuos o por efecto del pisoteo (Endress et al. 2004, Marquardt et al. 2009). Por lo tanto, el ramoneo y pisoteo provocado por el ganado puede afectar dramáticamente las respuestas funcionales y demográficas de las especies (Farrington et al. 2008, López-Toledo et al. 2011).

Por lo tanto, si se considera que actividades tales como la cosecha de hojas y la herbivoría provocan un daño directo sobre las hojas, y dado que las hojas son los órganos encargados de captar y producir energía en las plantas, el impacto impuesto por dichas

actividades sobre los individuos puede ser muy fuerte y alterar las respuestas funcionales y demográficas de los individuos (de Las Rivas 2000, Farrington et al. 2008). Por ejemplo, la pérdida del área foliar podría restarles capacidad fotosintética, de crecimiento, entre otras funciones que realizan los individuos lo que se puede ver reflejado sobre las tasas vitales (supervivencia, crecimiento y reproducción) de los organismos (Poorter 1999, Anten & Ackerly 2001).

1.3. El caso de la palma *Brahea aculeata*

Área de Protección de Flora y Fauna Sierra de Álamos-Río Cuchujaqui (APFFSA-RC), es un área natural protegida ubicada al noroeste de México, en el estado de Sonora. El tipo de vegetación principal dentro del área es el bosque seco. Esta área alberga una gran diversidad biológica, donde confluyen especies florísticas y faunísticas con límites de distribución más norteños y/o sureños (Haro 2009). Dentro de la APFFSA-RC se encuentran seis especies de la familia Arecaceae, muchas de las cuales son utilizadas como un PFNM (Felger et al. 2001). Entre estas especies se encuentra *Brahea aculeata*, una especie de palma endémica de México y de gran importancia económica en la región, ya que sus hojas son cosechadas para la construcción de techos de casas y para la fabricación de artesanías (Joyal 1996). Esta cosecha se ha venido realizando desde al menos hace 50 años, por lo que existe un conocimiento tradicional y ecológico de los colectores de hojas (Joyal 1996, López-Toledo et al. 2011). En el área, el corte incluye hojas costapalmeadas, completamente expandidas, así como hojas recién emergidas (hojas meristemáticas localmente conocidas como “cojollos”). En la reserva se han descrito dos prácticas de cosecha que difieren en intensidad de manejo. Una es aquella que realizan los colectores locales (residentes de la reserva) y otra los colectores foráneos (provenientes de ciudades fuera de la reserva; López-Toledo et al. 2011). Los primeros generalmente realizan un corte durante el invierno de: i) todas las hojas expandidas de buena calidad, excepto las últimas dos más nuevas y ii) dos tercios de las hojas meristemáticas, como máximo. Por el contrario, los colectores foráneos realizan un uso más agresivo en el que cosechan todas las hojas disponibles, incluyendo expandidas y meristemáticas, independientemente de su calidad y expansión de la hoja. Esto puede incluir hojas que han sido previamente ramoneadas, con el fin de obtener las mayores ganancias. Finalmente, también existen áreas sin cosecha de hojas, aunque esto varía en cada temporada de corte, dependiendo de la demanda del producto (López-Toledo et al. 2011).

El ramoneo de ganado vacuno es otra actividad común dentro de la reserva y algunos propietarios llegan a introducir entre 50 a 150 cabezas de ganado en sus terrenos. En algunas áreas estos animales llegan a pasar de 2 a 6 meses dependiendo de la disponibilidad de alimento (López-Toledo et al. 2011). Dentro de la reserva, especialmente durante la época seca del año, la disponibilidad de alimento disminuye y la palma *Brahea aculeata* es de las pocas especies perennes en la región. Esto hace que el ganado complemente su alimentación con las hojas de esta especie, lo que al parecer causa daños a los individuos no mayores de 250 cm de altura, además de que pueden pisotear a las plántulas. Por el efecto mecánico de la mordida en las plántulas, puede provocar su mortalidad al desenterrarlas del suelo (López-Toledo et al. 2011).

El manejo tradicional de *Brahea aculeata* que se lleva a cabo en el noroeste de Sonora y específicamente en el área de estudio incluye tanto la cosecha de hojas como el ramoneo por parte del ganado. Estos dos factores provocan la pérdida de área foliar de manera independiente y/o conjunta lo que puede afectar los atributos funcionales de la especie, así como su demografía y dinámica de las poblaciones dependiendo de la intensidad de estos dos factores. Actualmente existe muy poca la información sobre los efectos que ocasionan los diferentes usos que se realizan sobre la palma *Brahea aculeata*. Dada la gran importancia económica de esta palma para la región, es importante la generación de estudios que nos permitan conocer las posibles respuestas de la especie ante los factores más importantes que pueden afectar su dinámica. Mediante el conocimiento de la variación en los atributos funcionales y patrones demográficos se puede contribuir con información que ayude a conocer la dinámica y crecimiento poblacional. De tal manera que con la información generada se pueda contribuir a realizar un manejo sustentable de la palma.

Con base en lo anterior, el presente trabajo pretende conocer los efectos que ocasiona el ramoneo, la cosecha de hojas y la interacción de estos dos factores sobre algunos atributos morfo-funcionales y sobre los patrones demográficos de *Brahea aculeata*. Con esto, se pretende contribuir con información básica y aplicada al desarrollo de estrategias adecuadas de manejo y conservación de la especie. Para abordar este objetivo esta tesis se desarrollará en tres capítulos, los cuales son descritos a continuación: En el Capítulo I se abordarán los efectos de la defoliación causada por la cosecha de hojas y el ramoneo ocasionado por el ganado,

sobre los atributos morfo-funcionales de *B. aculeata*. En el Capítulo II se explorará la respuesta de los patrones demográficos (supervivencia, crecimiento y reproducción) de *B. aculeata* después de varios eventos de defoliación. Finalmente en el Capítulo III se presentarán las conclusiones generales, así como las posibles recomendaciones para futuros estudios y para el manejo de esta importante especie.

2. Objetivos

Objetivo general

El presente trabajo fue parte de un proyecto a largo plazo que pretende contribuir con información ecológica básica para la conservación y el manejo de *Brahea aculeata* en la Reserva Sierra de Álamos. Específicamente en este proyecto se exploró el efecto de la cosecha de hojas, el ramoneo y la interacción entre estos dos factores sobre los atributos funcionales y patrones demográficos de *Brahea aculeata*.

Objetivos específicos

- Se evaluó el efecto del ramoneo y la cosecha de hojas sobre atributos funcionales relacionados con la producción de hojas y el área foliar de individuos de *Brahea aculeata*.
- Se evaluó el efecto del ramoneo y la cosecha de hojas sobre patrones demográficos (supervivencia, crecimiento y reproducción) de *Brahea aculeata*.

3. Métodos generales

3.1. Área de estudio

Localización

El estudio se llevó a cabo dentro del Área de Protección de Flora y Fauna Sierra de Álamos-Río Cuchujaqui (APFFSA-RC). Esta área se localiza en la región sureste del estado de Sonora. La zona se localiza entre las coordenadas 27°12'30''-26°53'09" de latitud Norte y 109°03'00''-108°29'32'' de longitud Oeste. Presenta en rango altitudinal que va de los 300 a los 1600 msnm y cuenta con una superficie de aproximadamente 92 889 hectáreas (Haro 2009).

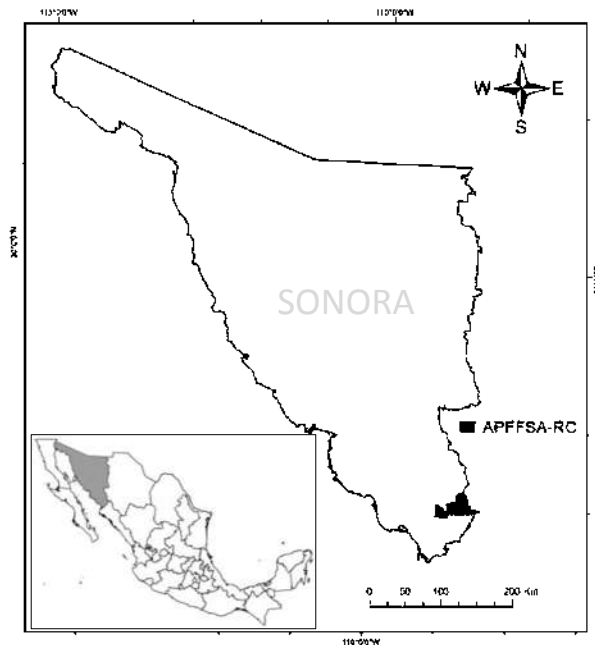


Figura 1.- Área de estudio, la cual se localiza dentro del Área de Protección de Flora y Fauna Sierra de Álamos-Río Cuchujaqui (APFFSA-RC), Sonora, México.

Vegetación

Dentro de la APFFSA-RC se presenta una importante riqueza biológica, con un total de aproximadamente 1200 especies de plantas en 566 géneros y 148 familias (Haro 2009). El principal tipo de vegetación en el área de estudio es el bosque seco, la cual se localiza en la parte más baja de la región (300-1100 msnm). Después de los 1000 msnm podemos encontrar bosque de encino, dando paso al bosque de pino al llegar a los 1500 msnm (Haro 2009). El bosque seco (BS) se distribuye en la mayor parte del área y se caracteriza por presentar una alta proporción de elementos mesófilos y en menor frecuencia arbustos espinosos y

suculentas. Algunas especies de árboles característicos de la zona son el torote (*Bursera confusa*) y el palo Brasil (*Haematoxylon brasiletto*), que no exceden de los ocho metros de altura. Algunas otras especies como el pochote (*Ceiba acuminata*), el torote (*Bursera inopinata*) y el tepehuaje (*Lysiloma watsonii*) que alcanzan de 12 a 18 m de altura; árboles de mayor talla como el sabino (*Taxodium mucronatum*), el cedro rojo (*Cedrela mexicana*) y algunas especies de higuerillas (*Ficus sp.*), las cuales se encuentran en las cañadas a lo largo de los arroyos. Dentro de la APFFSA-RC podemos encontrar algunas especies de palma, principalmente se encuentran especies de tres géneros: *Brahea*, *Sabal* y *Washingtonia*, las cuales se distribuyen en varios hábitats (Haro 2009).

Clima

La estación meteorológica más cercana indica que la lluvia anual en el área es altamente variable con un promedio anual de 650 mm siendo 190 mm la más baja y 1120 mm la más alta (López-Toledo et al. 2011). Durante los años de muestreo se registró una precipitación que varió desde los 502 hasta 541 mm la cual es menor al promedio anual registrado. El año con menor lluvia fue 2012 en el que se registró una precipitación de 502mm, mientras que la mayor precipitación se registró para el tercer año (2013; 541 mm). En la región la estación seca es muy pronunciada, alrededor de 8 meses, 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 es de 41 °C (Haro 2009, López-Toledo et al. 2011).

3.2. Especie de estudio

Brahea aculeata (Brandege) H. E. Moore, (*Erythea aculeata* Brandege) es una palma con troncos solitarios de 2-10 m de alto y de 10-25 cm de diámetro. Hojas de 15-25, de hasta 180 cm de largo; pecíolo comúnmente tan largo como las hojas de 39-116 cm de largo y 1-2 cm de ancho hacia el ápice, armando con fuertes dientes amarillos de hasta 6 mm de largo, en plantas jóvenes en ocasiones son muy pequeños o ausentes; hástula pequeña; lámina de hasta 90 cm de largo y de 80-115 cm de ancho, verde arriba y verde glauco a azulado en el envés (Quero 2000).

Las inflorescencias son del mismo largo o mayor que el largo de las hojas, las ramas y raquillas son densamente tomentosas; raquillas 6-12 cm largo. Las flores son solitarias o en grupos de 2-3 juntas, cuando menos un botón, blanquecinas, fragantes; cáliz con sépalos de

alrededor de 1 mm de largo, corola con pétalos de más de 1 mm de largo; pistilo trilobulado con el ovario ligeramente separados en la base (Felger & Joyal 1999, Quero 2000). Los frutos son ligeramente globosos, de 22-30 mm de diámetro, superficie lisa de color marrón amarillento y algo moteado. Las semillas de 15-20 mm de diámetro redonda. Su floración se registra en los meses de marzo a mayo, los frutos maduran en marzo del año siguiente (Felger & Joyal 1999).

Esta es una palma endémica de México, que se localiza en el noroeste del país en los estados de Sonora, Sinaloa, Chihuahua y Durango. Se distribuye en valles, colinas, montañas y fondos de cañones y laderas. Habita en bosques secos y en bosques de encinos, en ocasiones se extiende a zonas de mayor elevación, en bosques de pino-encino. Tiene una amplia distribución altitudinal que va de 320 a 1500 msnm (Felger & Joyal 1999). De acuerdo con la lista roja de especies amenazadas de la IUCN 2013.1 *Brahea aculeata* se encuentra catalogada como “vulnerable”, mientras la NOM-059 la cataloga como una especie “amenazada” (Quero 1998).

3.3. Diseño experimental

Para evaluar el efecto del ramoneo y la cosecha de hojas sobre *Brahea aculeata* se establecieron dos parcelas permanentes de 75 m de largo por 25 m de ancho (0.1875 ha). Estas parcelas se encuentran localizadas en una propiedad privada dentro de la Reserva Sierra de Álamos. El principal uso de dicha propiedad en los últimos 50 años ha sido ganadero, además del aprovechamiento de hojas de *Brahea aculeata*. Las dos parcelas se encuentran en un área de “reserva de forraje” para el ganado, con una extensión aproximada de 100 has. Esta superficie incluye fragmentos de bosque, áreas agrícolas y pastizales inducidos de diferentes tamaños. En éste área se introduce el ganado especialmente en la época de mayor estiaje (mayo-julio) con una densidad de 0.5-1.3 cabezas/ha dependiendo de la disponibilidad de forraje en las áreas aledañas.

Las parcelas de estudio se encuentran dentro de fragmentos de bosque separadas por aproximadamente 1 km de distancia, en donde *Brahea aculeata* tiene una alta abundancia de individuos. Las parcelas se asignaron al azar a dos tratamientos: 1) ramoneo y 2) sin ramoneo.

La primera es un área en la que se permite el ramoneo del ganado sin ninguna restricción, mientras que la segunda se encuentra cercada para evitar el acceso del ganado. Cada parcela fue subdividida en tres subparcelas de 25x25 m (625 m²) en donde se aplican los tres

tratamientos de cosecha de la región: 1) sin cosecha de hojas, 2) cosecha por colectores locales (cosecha baja) y 3) cosecha por colectores foráneos (cosecha intensa). Estos tratamientos se asignaron al azar y de manera anidada a cada una de las subparcelas.

De esta manera se cuenta con dos factores de estudio: i) ramoneo con dos niveles (R: con y sin ramoneo) y ii) cosecha de hojas con tres niveles (C: sin cosecha, cosecha baja y cosecha intensa). La combinación de estos dos factores da como resultado 6 tratamientos que representan un gradiente que va desde el no manejo, hasta un manejo muy agresivo: i) sin ramoneo-sin cosecha, ii) sin ramoneo-cosecha baja, iii) sin ramoneo-cosecha intensa, iv) ramoneo-sin cosecha, v) ramoneo-cosecha baja y vi) ramoneo-cosecha intensa. Una vez aplicados estos tratamientos se obtuvo la proporción de hojas ramoneadas y proporción de hojas cosechadas para cada individuo. Estas proporciones fueron utilizadas en el análisis como variables explicativas continuas. Debido a que el ramoneo daña en promedio un 40% de una hoja, es posible que en el tratamiento más agresivo, pueda existir un 100% de hojas ramoneadas y un 100% de hojas cosechadas. En cada subparcela, todos los individuos de *Brahea aculeata* (1-800 cm de altura), se mapearon con un GPS Trimble (GEO Explorer 2008/3000 Series) y se etiquetaron.

3.4. Muestras

El primer censo se realizó en enero 2011, y posteriormente se realizaron censos anuales hasta enero 2014. A todas las palmas de los diferentes tratamientos se les tomaron diferentes medidas y/o conteos:

En cada censo se marcó la segunda hoja más nueva, de tal manera que en el siguiente censo se pudiera identificar las hojas nuevas producidas por individuo. Solo se consideraron como hojas nuevas aquellas hojas que estaban totalmente desarrolladas, de lo contrario se consideraron como hojas meristemáticas. De la segunda hoja más nueva, se obtuvieron dos medidas: la longitud del peciolo y de la lámina. El peciolo se midió desde la base del peciolo hasta la hástula (prominencia triangular que aparece en el haz de las hojas palmeadas, en la confluencia del peciolo con la lámina). La longitud de la lámina se midió a partir de la hástula hasta la punta de la lámina, exclusivamente de la segunda hoja más nueva, la cual representa una hoja completamente desarrollada. Además, por individuo se contó el número de hojas vivas totales, muertas, cosechadas, ramoneadas y número de hojas meristemáticas, así como el

número de inflorescencias y/o infrutescencias y de frutos presentes en todas las infrutescencias de cada individuo.

Para evaluar los daños por ramoneo y cosecha de hojas además se registró lo siguiente:

Ramoneo: Para estimar el daño por el ramoneo en cada censo se registró el número de hojas ramoneadas por individuo. Es importante mencionar que para que una hoja fuera considerada como ramoneada, era suficiente que presentara evidencia de al menos una pequeña mordida de vaca.

Cosecha de hojas: Para la cosecha de hojas, todos los individuos de los tratamientos de cosecha baja e intensa, fueron sometidos a la remoción de hojas completamente expandidas y meristemáticas. La remoción de hojas se realizó mediante un corte hecho con tijeras en la base del peciolo de las hojas, posteriormente se registró el número de hojas cosechadas para cada individuo. Es importante mencionar que el tratamiento más agresivo (que simula el manejo de colectores foráneos), las hojas ramoneadas también fueron cosechadas por lo tanto es posible que el total de las hojas cosechadas presenten algún porcentaje de ramoneo.

4. Literatura citada

- Anten, N.P.R. & D.D. Ackerly. 2001. A new method of growth analysis for plants that experience periodic losses of leaf mass. *Functional Ecology* 15(6):804-811.
- Anten, N.P.R., M. Martínez-Ramos, & D.D. Ackerly. 2003. Defoliation and growth in an understory palm: quantifying the contributions of compensatory responses. *Ecology*, 84(11): 2905–2918.
- Asner, G.P., J.M. Scurlock & J.A. Hicke. 2003. Global synthesis of leaf area index observations: implications for ecological and remote sensing studies. *Global Ecology and Biogeography* 12(3): 191–205.
- Arango, D.A., A.J. Duque & E. Muñoz. 2010. Dinámica poblacional de la palma *Euterpe oleracea* (Arecaceae) en bosques inundables del Chocó, Pacífico colombiano. *Revista de Biología Tropical* 58(1):465-481.
- Balick, M.J. & H.S. Beck. 1990. *Useful Palms of the world: A synoptic bibliography*. Columbia University Press, New York, 724 pp.
- Balvanera, P. & M. Maass. 2009. Los servicios ecosistémicos que proveen las selvas secas. 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*. Primera edición. Editorial: Fondo De Cultura Económica, CONABIO, WWF-MÉXICO, CONANP, UNAM, ECOCIENCIA S.C. pp 243-261.
- Bawa, K. S. & R. Seidler. 1998. Natural forest management and conservation of biodiversity in tropical forest. *Conservation Biology* 12(1):46-55.
- Bawa, K.S., J.W. Kress, M.N. Nadkarni & S. Lele. 2004. Beyond paradise: meeting the challenges in Tropical biology in the 21st century. *Biotropica*, 36(4):437-446.
- Bezaury, J. 2009. Las Selvas Secas del Pacífico Mexicano en el contexto mundial. En x 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*. Primera edición. Editorial: Fondo De Cultura Económica, CONABIO, WWF-MÉXICO, CONANP, UNAM, ECOCIENCIA S.C. pp 21-40.
- Brown, J.H., S.K. Morgan-Ernest, J.M. Parody & J.P. Haskell. 2001. Regulation of diversity: Maintenance of species richness in changing environments. *Oecologia* 126(3):321-332.

- Challenger, A. & R. Dirzo. 2009. Factores de cambio y estado de la biodiversidad, en *Capital natural de México*, vol. II: Estado de conservación y tendencias de cambio. CONABIO, México, pp. 37-73.
- Endress, B.A., D.L. Gorchev & R.B. Noble. 2004. Non-timber forest product extraction: effects of harvest and browsing on an understory palm. *Ecological Applications* 14(4):1139-1153.
- FAO. 1996. Haan, C., H. Steinfeld & H. Blackburn. *Livestock and the environment: Finding a balance*. FAO: Agriculture and consumer protection 115 pp.
- Farrington, S.J., R.M. Muzika, D. Drees, & T.M. Knight. 2008. Interactive effects of harvest and deer herbivory on the population dynamics of American Ginseng. *Conservation Biology*, 23(3):719–728.
- Felger, R., M.B. Johnson & M.F. Wilson. 2001. *The trees of Sonora, Mexico*. Oxford University Press, USA. Arizona.
- Felger, R.S. & E. Joyal. 1999. The palms (Arecaceae) of Sonora, Mexico. *Aliso*, 18(1): 1-18.
- Fraterrigo, J.M. & J.A. Rusak. 2008. Disturbance-driven changes in the variability of ecological patterns and processes. *Ecology Letters*, 11(7):756–770.
- Haeggström C.A. 1990. The influence of sheep and cattle grazing on wooded meadows in Åland, SW Finland. *Acta Botanica Fennica* 141: 1–28.
- Haro, J.M. 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*. Primera edición. Editorial: Fondo De Cultura Económica, CONABIO, WWF-MÉXICO, CONANP, UNAM, ECOCIENCIA S.C. 41-61 pp.
- 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*. Primera edición. Editorial: Fondo De Cultura Económica, CONABIO, WWF-MÉXICO, CONANP, UNAM, ECOCIENCIA S.C. pp 226-242.
- Heckel, C.D., N.A Bourg, W.J. McShea & S. Kalisz. 2010. Nonconsumptive effects of a generalist ungulate herbivore drive decline of unpalatable forest herbs. *Ecology*, 91, 319–326.

- Herrera, J. 1995. Acorn predation and seedling production in a low-density population of cork oak (*Quercus suber* L.) *Forest Ecology and Management* 76(3): 197–201.
- Hooper, D.U. F.S. Chapin, J.J. Ewel, A. Hector, P. Inchausti, S. Lavorel, J. H. Lawton, D.M. Lodge, M. Loreau, S. Naeem, B. Schmid, H. Setälä, A.J. Symstad, J. Vandermeer, & D.A. Wardle. 2013. Heffects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, 75(1):3–35.
- Jaramillo, V.J., F. García-Oliva & A. Martínez-Yrizar. 2009. Los bosque seco y las perturbaciones antrópicas en un contexto funcional. 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*. Primera edición. Editorial: Fondo De Cultura Económica, CONABIO, WWF-MÉXICO, CONANP, UNAM, ECOCIENCIA S.C. pp 226-242.
- Joyal, E. 1996. The use of *Sabal uresana* (Arecaceae) and other palms in Sonora, Mexico. *Economic Botany* 50:429-445.
- López Camacho, R. 2008. Non-timber forest products: importance and impact of its harvesting. *Colombia Forestal*. 11(1):215-231.
- López Toledo, L., C. Horn & B.A. Endress. 2011. Distribution and population patterns of the threatened palm *Brahea aculeata* in a tropical dry forest in Sonora, Mexico. *Forest Ecology and Management* 261(11):1901-1910.
- Marquardt, S., A. Marquez, H. Bouillot, S.G. Beck, A.C. Mayer, M. Kreuzer & H. Alzérreca. 2009. Intensity of browsing on trees and shrubs under experimental variation of cattle stocking densities in southern Bolivia. *Forest Ecology and Management* 258(7):1422–1428.
- Martínez Ramos, M. & E. Álvarez-Buylla. 1995. Ecología de poblaciones de plantas en una selva húmeda de México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 56:121-153.
- Martínez Ramos, M. N. P.R. Anten & D. D. Ackerly. 2009. Defoliation and ENSO effects on vital rates of an understorey tropical rain forest palm. *Journal of Ecology* 97(5):1050-1061.
- Martínez-Ramos, M. 2008. Grupos funcionales, en *Capital natural de México*, vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad. Conabio, México, pp. 365-412.

- MEA 2005. Ecosystems and human well-being: Synthesis. Millennium ecosystem assessment, Island Press, Washington, D.C.
- Olmsted, I. & E.R. Alvarez-Buylla. 1995. Sustainable harvesting of tropical trees: Demography and matrix models of two palm species in Mexico. *Ecological Applications* 5(2):484-500.
- Oyama, K. & A. Mendoza. 1990. Effects of defoliation on growth, reproduction, and survival of a neotropical dioecious palm, *Chamaedorea tepejilote*. *Biotropica* 22(2):119-123.
- Poorter, L. 1999. Growth responses of 15 rain-forest tree species to a light gradient: the relative importance of morphological and physiological traits. *Functional Ecology*, 12(3): 396-304.
- 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.
- Quero, H.J. 1998. *Brahea aculeata*. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2014.3. <www.iucnredlist.org>. Downloaded on 27 March 2015.
- Sánchez Colón, S., A. Flores Martínez, I.A. Cruz-Leyva & A. Velázquez. 2009. Estado y transformación de los ecosistemas terrestres por causas humanas, en Capital natural de México, vol. II: Estado de conservación y tendencias de cambio. CONABIO, México, pp. 75-129.
- Seather, B.E. & O. Bakke. 2000. Avian life history variation and contribution of demographic traits to the population growth rate. *Ecology*, 81(3): 642–653.
- Stanley, D., R. Voeks & L. Short. 2012. Is non-timber forest product harvest sustainable in the less developed world? A systematic review of the recent economic and ecological literature. *Ethnobiology and Conservation* 1:1-9.
- Svenning J.C. & M.J. Macia. 2002. Harvesting of *Geonoma macrostachys* Mart. Leaves for thatch: an exploration of sustainability. *Forest Ecology and Management* 167:251-262.
- Tapia-Tapia, E.C. & R. Reyes- Chilpa. 2008. Productos forestales no maderables en México: aspectos económicos para el desarrollo sustentable. *Madera y Bosques*, 14(3):95-112.
- Ticktin, T. 2004. The ecological implications of harvesting non-timber forest products. *Journal of Applied Ecology* 41(1):11–21.

- Townsend, C.R. 2008. *Ecological Applications: toward a sustainable world*. First published. Blackwell publishing, 347 pp.
- Trejo I. 2009. Las selvas secas del Pacífico mexicano. En Ceballos, G., L. Martínez, A. García, E. Espinoza, J. Bezaury y R. Dirzo (Eds.). *Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las Selvas Secas del Pacífico de México*. Primera edición. Editorial: Fondo De Cultura Económica, CONABIO, WWF-MÉXICO, CONANP, UNAM, ECOCIENCIA S.C. 41-61 pp.
- Violle, C., M.L. Navas, D. Vile, E. Kazakou, C. Fortunel, I. Hummel & E. Garnier. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116(5): 882-892.
- Wilsey, D.S. & J. Radachowsky. 2007. Keeping NTFPs in the forest: can certification provide an alternative to intensive cultivation? *Ethnobotany Research and Applications*, 5:45-58.

CAPÍTULO 1: Respuestas funcionales de la palma *Brahea aculeata* a la pérdida de área foliar en un bosque seco de Álamos, Sonora



RESUMEN

A través de los atributos funcionales de las plantas podemos conocer la asignación de recursos en los individuos y como estos responden ante la pérdida de área foliar. Las hojas representan los órganos más importantes para la captación y producción de energía, por lo que mediante el estudio de atributos foliares podemos conocer algunas funciones que son esenciales para la captación de energía lumínica, producción de fotosintatos y conservación del agua en las plantas. El objetivo del presente capítulo fue determinar el efecto de la pérdida de área foliar provocada por el ramoneo y cosecha de hojas sobre atributos morfo-funcionales de la palma *Brahea aculeata*. En 2011 se establecieron dos parcelas permanentes donde se etiquetaron todos los individuos de la especie y se realizaron censos anuales hasta 2014. Los análisis tuvieron un enfoque dinámico donde se analizó la producción de hojas, hojas totales, longitud de la lámina y longitud del peciolo a lo largo del tiempo de estudio (2011-2014) y un enfoque estático donde se analizó el área foliar, área foliar nueva, área foliar específica, biomasa de la lámina y del peciolo obtenidos durante el último año de muestreo. En ambos enfoques se utilizaron modelos lineales mixtos (LMM) y modelos lineales generalizados mixtos (GLMER). Los resultados indican que el ramoneo y la cosecha de hojas si afectaron las respuestas morfo-funcionales (enfoque dinámico) de *B. aculeata*. Este efecto difirió entre el tamaño de los individuos y a lo largo del tiempo. Durante los primeros dos años se observó un aumento de la mayoría de los atributos, mientras para el tercer año se observa un ligero decremento. Los análisis de las variables de área foliar (enfoque estático) indicaron que el ramoneo y la cosecha de hojas no tienen un efecto evidente y solo se detectaron efectos negativos en individuos >250 cm de largo y principalmente por la cosecha de hojas. Los resultados antes mencionados nos podrían estar indicando una respuesta sobre-compensatoria de los individuos de *B. aculeata* especialmente durante los primeros dos años de estudio, mientras que las reducciones observadas para el último año nos podría estar indicando un agotamiento de las reservas asignadas a la producción de hojas y otros atributos analizados en este capítulo.

Palabras claves: Asignación de recursos, atributos funcionales, respuestas sobre-compensatorias.

Abstract

Through plant functional traits the allocation of resource patterns and how they respond to leaf area loss can be explored. Leaves represent the most important organs for the uptake of light energy, photosynthate production and water loss control in plants. The goal in this chapter was to determine the effect of leaf area loss caused by grazing and leaf-harvesting on morpho-functional traits of the endemic palm *Brahea aculeata*. Two permanent plots were established in 2011 where all the individuals of the species were tagged and subjected to grazing and/or leaf-harvesting. Functional traits were followed to each of the 1450 individuals contained in these plots from 2011 to 2014. Functional traits were analyzed through two complimentary approaches: i) dynamic, which included morpho-functional traits such as leaf production, total leaves, leaf and petiole length during the whole study period (2011-2014) and ii) static, which included leaf area traits: leaf area, specific leaf area, leaf area new, leaf and petiole biomass obtained during the last year of sampling (2014). Both approaches were analyzed through the use of linear mixed models (LMM) or generalized linear mixed modelling (GLMM). Grazing and leaf-harvesting modified the morpho-functional traits (dynamic approach) of *B. aculeata*, although plant size and years explained the observed variation. During the first two years a positive effect was observed for the most analyzed traits, while for the third year a light decrease was observed. However, defoliated individuals had higher values than the non-defoliated. Analysis on variables related to leaf area (static approach) indicated that grazing and harvesting had only minor effects. The result found in this chapter may be indicating compensatory responses to defoliation especially during first two years of the study, while that reduction observed for third year may be indicating a depletion of reserves allocated to leaf production and other traits.

Key-words: Resource allocation, functional traits, compensatory responses.

1. Introducción

Para que una planta complete su ciclo de vida, está debe de funcionar como un sistema en equilibrio en términos de captación y uso de los recursos (Bazzaz et al. 2000, Poorter et al. 2012). La obtención de recursos desde el medio ambiente y los fabricados por la planta son asignados a varias partes y funciones de la misma, principalmente a la supervivencia, a el crecimiento, a la reproducción y a diversos mecanismos de defensa (Bazzaz et al. 1987, Kozlowski 1992). Para que las plantas realicen estas funciones necesitan de un conjunto de recursos tales como agua, luz, carbono, nitrógeno, fósforo, entre otros (Bazzaz et al. 1987, Matyssek et al. 2012). Dichos recursos van a formar parte de las diferentes estructuras de la planta, tales como hojas, tallos, frutos y/o raíces, estructuras que son esenciales para su desarrollo, establecimiento y dispersión (Chapin III et al. 1987, Craine 2005, Poorter et al. 2012). A pesar de que la gran mayoría de las plantas utilizan los mismos recursos, difieren en cómo los obtienen y en la forma que son aprovechados por los individuos (Bazzaz et al. 1997, Martínez-Ramos 2008). Por lo tanto, la variación en la disponibilidad de los recursos en determinado ambiente o ante diferentes disturbios va a provocar que las plantas respondan de manera distinta a tales cambios (Poorter 1999, Matyssek et al. 2012). En ocasiones las plantas pueden responder aumentando la eficiencia con la que usan los recursos limitados, mejorando la eficiencia de la ganancia de carbono mediante cambios en la asignación de biomasa o incrementando la superficie de absorción mediante el aumento en la producción de hojas o crecimiento de las raíces (Poorter & Bongers 2006).

1.1 Medición de la asignación de recursos

La asignación de recursos en plantas puede medirse mediante la evaluación de atributos funcionales, que son rasgos o caracteres morfológicos, fisiológicos o de historia de vida de las especies. Estos varían dependiendo de su estado ontogénico, de su historia de vida y de las respuestas fenotípicas de las especies al ambiente (Martín-López et al. 2007, Violle et al. 2007, Martínez-Ramos 2008). Cada uno de los atributos funcionales brinda información acerca del desempeño de las especies, las funciones que realizan y la respuesta a posibles cambios en condiciones climáticas, dinámica de nutrientes, actividad de herbívoros, etc. (Poorter 1999, Asner et al. 2003, Martínez-Ramos 2008).

Específicamente, los atributos de las hojas representan atributos funcionales que son esenciales en la captación de energía lumínica y producción de fotosintatos, así como en la conservación/perdida de agua en las plantas (Wright et al. 2004, Flores-Vindas 1999, de Las Rivas 2000). A través de algunos de los atributos foliares como: el área foliar, área foliar específica, biomasa, la producción de hojas, etc., podemos conocer las respuestas de las plantas ante diferentes tipos de disturbios a los cuales pueden estar sujetos los individuos durante su desarrollo (de Las Rivas 2000, Martínez-Ramos 2008, Tauro 2013). Por ejemplo, el conocimiento en la producción de hojas nos puede estar indicando si la superficie de absorción de luz y CO₂ está disminuyendo o aumentando o bien mediante el área foliar específica podemos conocer el área de intercepción de luz por unidad de masa, así como la cantidad de tejido fotosintético de las hojas (Poorter et al. 2008).

1.2 Factores que alteran la asignación de recursos

Muchas especies de plantas son utilizadas en diferentes actividades antropogénicas, principalmente de extracción, las cuales provocan la pérdida de área foliar para los individuos. Actividades tales como la cosecha de hojas o el ramoneo por ganado pueden ocasionar importantes pérdidas de área foliar, actividades que son muy comunes en muchas regiones tropicales (Trlica & Rittenhouse 1993, Matysseck et al. 2005). La pérdida de área foliar en los individuos puede ocasionar fuertes efectos en las plantas, los cuales pueden ocurrir tanto a nivel morfológico como fisiológico. Ante tal pérdida las plantas generalmente responden mediante un reajuste en la asignación de recursos a sus diferentes funciones y estructuras (Bazzaz 1997, Anten & Ackerly 2001). Según la intensidad, la frecuencia y la habilidad de las plantas para responder a tal pérdida, las consecuencias sobre el crecimiento, reproducción y supervivencia de los individuos va a ser distinta (Anten & Ackerly 2001, Endress et al. 2006).

Estudios previos sobre la cosecha de hojas han encontrado que dependiendo del grado de defoliación o herbivoría las plantas pueden presentar varias respuestas (Anten & Ackerly 2001, Poorter & Bongers 2006, Hernández-Barrios et al. 2012, López-Toledo et al. 2012). Por ejemplo, en ocasiones cuando se realizan cosechas por pocos periodos de tiempo, los individuos pueden responder de manera positiva, aumentando su crecimiento y reproducción, y la supervivencia es poco afectada (Oyama & Mendoza 1990, Trlica & Rittenhouse 1993). Por el contrario, plantas que son cosechadas a altas intensidades y por largos periodos de

tiempo pueden presentar efectos negativos sobre algunos de los rasgos de las hojas, crecimiento y reproducción de los individuos (Anten et al. 2003, Hernández-Barrios 2012, López-Toledo et al 2012). De la misma manera, estudios de los efectos de la herbivoría sobre las plantas han encontrado diferentes respuestas. Por ejemplo, en algunos estudios se ha descrito que la herbivoría puede resultar en un efecto negativo sobre el crecimiento de las plantas alterando los procesos de producción de flores, polinización y producción de semillas viables (Mothershead y Marquis 2000, Baraza y Valiente 2012). Sin embargo, en algunas especies la respuesta a la pérdida de área foliar por herbívoros es positiva con un aumento del crecimiento y la producción de flores, frutos y/o semillas respecto a plantas no consumidas (Alados et al. 1997).

Las plantas también pueden responder a la pérdida de área foliar mediante un ajuste en el proceso de la fotosíntesis y la respiración o mediante la movilización de reservas almacenadas en la raíz hacia otros órganos para producir nuevas hojas (Anten & Ackerly 2001, Anten et al. 2003). El impacto ocasionado por la pérdida de área foliar sobre los individuos también puede variar según el estado ontogenético de las plantas (Poorter 1999, Boege & Dirzo 2004). Por ejemplo, en la especie *Khaya senegalensis* se encontró que el efecto de la cosecha de hojas sobre la concentración de nutrientes depende del tamaño de los individuos, ya que altas cosecha de hojas reduce la concentración de nutrientes en individuos pequeños más que en individuos grandes (Gaoue et al. 2011).

Varios autores mencionan que dependiendo de la intensidad de defoliación o herbivoría las plantas van a responder de manera diferente (Anten & Ackerly 2001, Hernández-Barrios et al. 2012, López-Toledo et al. 2012). Una de estas respuestas puede favorecer el crecimiento de los individuos presentando lo que se le conoce como respuesta sobre-compensatoria (Bazzaz et al. 2000, Anten & Ackerly 2001, Boege 2005). La sobre-compensación es aquella respuesta de los individuos que no solo les permite mantenerse sino incluso aumentar su adecuación después de la pérdida de área foliar (Paige y Whitham, 1987). Por ejemplo, en la palma *Chamaedorea tepejilote*, se encontró que la remoción parcial de las hojas (menor-igual al 50 %) incrementa significativamente la producción de hojas y la reproducción en los individuos (Oyama & Mendoza 1990). Por otro lado se ha reportado que algunas especies de plantas responden de manera negativa a la defoliación (respuesta subcompensatoria), especialmente a intensidades altas y después de varios eventos de

defoliación, como es el caso de la palma *Chamaedorea elegans* (López-Toledo et al. 2012). En esta palma se observó que después de tres años consecutivos de ser sometida a diferentes intensidades de cosechas bianuales se reducen algunos rasgos de las hojas, la supervivencia, el crecimiento y la reproducción, especialmente en individuos femeninos y a altas intensidades de defoliación (66 %; López-Toledo et al. 2012). Durante defoliaciones prolongadas, la capacidad de compensación de las plantas puede reducirse o en ocasiones perderse, dado que las reservas llegan a ser agotadas, lo que conllevaría a una reducción en el crecimiento y supervivencia de los individuos (Staffan-Karlsson & Méndez 2005, López-Toledo et al. 2012).

El conocimiento de las respuestas de las plantas por la pérdida de área foliar puede aportar información importante para la implementación de planes de manejo de aquellas especies que son altamente utilizadas como productos forestales no maderables. En el noroeste de México, la palma *Brahea aculeata* representa un importante recurso forestal no maderable (López-Toledo et al. 2011). El manejo de esta especie implica la pérdida de área foliar, ya sea por la cosecha de sus hojas o por el ramoneo provocado por ganado. Por lo tanto, esta especie puede ser utilizada como un modelo de estudio para analizar los efectos antes mencionados sobre sus atributos morfo-funcionales. De esta manera, el objetivo de este capítulo es evaluar el efecto que provoca la pérdida de área foliar sobre el desempeño de *Brahea aculeata*. Específicamente se exploró el efecto de diferentes intensidades de pérdida de área foliar, ya sea por el ramoneo o cosecha de hojas durante varios eventos de defoliación, sobre algunos atributos morfo-funcionales (producción de hojas, longitud de la lámina y peciolo, área foliar, área foliar específica y biomasa de la lámina y peciolo). Se espera una respuesta diferencial en los individuos según la intensidad del ramoneo y la cosecha de hojas. Además, debido a las diferencias en tamaño de las plantas, se espera que el daño sea más evidente en individuos que sean sometidos tanto al ramoneo como a la cosecha de hojas. Finalmente, se espera que las plantas sometidas a pérdidas de área foliar tendrán capacidad de sobrecompensar, sin embargo, esta disminuirá gradualmente después de varios eventos de defoliación.

1. Objetivos

Objetivo general

El objetivo general del presente capítulo fue determinar el efecto que ocasiona la pérdida de área foliar provocada por el ramoneo y la cosecha de hojas sobre atributos morfo-funcionales de la palma *Brahea aculeata*. Lo anterior con la finalidad de contribuir con información necesaria para generar estrategias de conservación y aprovechamiento de la palma.

Objetivos específicos

- Se evaluó el efecto del ramoneo y la cosecha de hojas sobre la dinámica de algunos atributos morfológicos relacionados con la producción de hojas en *Brahea aculeata* en un periodo de cuatro años.
- Se determinar el efecto acumulativo del ramoneo y la cosecha de hojas sobre algunos atributos funcionales relacionados con el área foliar al final de cuatro años de estudio.

3. Materiales y Métodos

3.1 Especie de estudio

Brahea aculeata es una palma localmente conocida como “Palmilla” con tallos de entre 2-10 m de alto y con un máximo de 25 cm de diámetro. Los individuos llegan a presentar entre 10 a 30 hojas de entre 95-180 cm de largo y peciolo de hasta 116 cm de largo. Tiene inflorescencias con flores blancas que generalmente florecen entre marzo y mayo. Es una especie endémica de México localizada en la unión de los estados de Sonora, Sinaloa, Chihuahua y Durango (Felger & Joyal 1999).

Dentro del Área de Protección de Flora y Fauna Sierra de Álamos-Río Cuchujaqui (APFFSA-RC) localizada en la región sureste del estado de Sonora, la cosecha de hojas y el ramoneo en *Brahea aculeata* es una actividad muy común. Las hojas son cosechadas y usadas para la fabricación de artesanías y para la construcción de techos de casas (Joyal 1996). Dentro de esta área se han registrado dos tipos de manejo: por un lado está el que realizan las personas que viven dentro de la reserva, quienes cosechan todas las hojas de buena calidad y generalmente dejan dos hojas como mínimo en el individuo. Mientras que por el otro lado está la cosecha que realizan las personas que viven fuera de la reserva, quienes generalmente cosechan todas las hojas independientemente de su calidad e incluso en ocasiones al momento de realizar el corte pueden cortar algunas inflorescencias que presenten los individuos. Además, en la época de seca las hojas de *B. aculeata* forma parte de la alimentación del ganado.

3.2 Diseño experimental

Para determinar el efecto del ramoneo y la cosecha de hojas sobre los atributos morfo-funcionales de *Brahea aculeata* se realizaron censos sobre los individuos etiquetados dentro de las parcelas permanentes establecidas en 2011 en las cuales se llevaron a cabo dos tratamientos de ramoneo por ganado: 1) ramoneo y 2) sin ramoneo. En la primera se permite el ramoneo del ganado sin ninguna restricción, mientras que la segunda se encuentra cercada para evitar el acceso del ganado. Cada parcela fue subdividida en tres subparcelas de 25x25 m en donde en bloques se aplican los tres tratamientos de cosecha que se realizan en la región: 1) sin cosecha de hojas, 2) cosecha por colectores locales (cosecha baja) y 3) cosecha por colectores foráneos (cosecha intensa) los cuales fueron asignados al azar y de manera anidada

a cada una de las parcela de ramoneo. De esta manera se cuenta con dos factores de estudio: i) ramoneo con dos niveles (con y sin ramoneo) y ii) cosecha de hojas con tres niveles (sin cosecha, cosecha baja y cosecha intensa). La combinación de estos dos factores da como resultado 6 tratamientos diferentes los cuales representan un gradiente que va desde el no manejo, hasta un manejo muy agresivo (sin ramoneo-sin cosecha, sin ramoneo-cosecha baja, sin ramoneo-cosecha alta, con ramoneo-sin cosecha, con ramoneo-cosecha baja, con ramoneo-cosecha alta). Con la aplicación de estos tratamientos se obtuvo la proporción de hojas ramoneadas y proporción de hojas cosechadas para cada individuo las cuales fueron utilizadas en el análisis como variables explicativas continuas. Debido a que el ramoneo daña en promedio un 40% (rango: 10-60%) de una hoja, es posible que en los tratamientos de ramoneo-cosecha intensa y ramoneo-cosecha baja, las hojas que presentan daños por ramoneo puedan ser cosechadas. Por esto, es posible que exista un 100% de hojas ramoneadas y un 100% de hojas cosechadas (para mayores detalles ver la sección de Métodos Generales).

Las respuestas de los atributos morfo-funcionales al ramoneo y cosecha de hojas fueron estudiadas con base en dos enfoques: i) un enfoque dinámico para variables de respuesta de tipo morfológico relacionados con la producción de hojas y analizados durante los cuatro años de muestreo (2011-2014) y ii) un enfoque estático para atributos funcionales relacionados con el área foliar analizados durante el último año de muestreo (2014). Además, para realizar los análisis estadísticos se establecieron categorías de tamaño para lo cual se consideró al largo del tallo, el diámetro y con información sobre la reproducción inferida en los censos a través de las infrutescencias ó sus restos que permanecen en la planta hasta por dos años. Con estos criterios se obtuvieron 4 categorías: a) *plántulas*: individuos de 0-10.0 cm de largo del tallo y con un diámetro menor de 5 cm, b) *juveniles*: largo de tallo de 10.1-100.0 cm, diámetro ≥ 5 cm y que además que no presentarán evidencia de reproducción, c) *adultos I*: individuos reproductivos de 100.1-250.0 cm de tallo y d) *adultos II*: individuos reproductivos con un tallo mayor a 250.1 cm de largo. Debido al tamaño, estos individuos son sometidos de manera diferente al ramoneo y la cosecha de hojas, por ejemplo las *plántulas* pierden área foliar principalmente por ramoneo, los *juveniles* y *adultos I* son sometidos tanto al ramoneo como a la cosecha y los *adultos II* pierden hojas únicamente por la cosecha de hojas.

Atributos de producción de hojas: enfoque dinámico

Para cada individuo dentro de las parcelas permanentes se registraron: i) el número de hojas nuevas producidas (“producción de hojas”), ii) hojas vivas totales (“hojas totales”), iii) hojas con evidencia de ramoneo, iv) número de hojas cosechadas, v) longitud de la lámina y vi) longitud del peciolo. Estos dos últimos atributos fueron medidos en la segunda hoja más nueva, que representa una hoja nueva completamente desarrollada. Estos censos se realizaron durante cuatro años consecutivos (2011-2014).

Atributos de área foliar: enfoque estático

Para el estudio estático durante el último censo (2014) y de manera aleatoria, se seleccionaron 125 individuos distribuidos en las 4 diferentes categorías de tamaño. Para cada uno de los 125 individuos seleccionados se cosechó la segunda hoja más nueva, de la cual se obtuvieron las siguientes medidas: área foliar (AF), área foliar nueva (AFN), área foliar específica (AFE), biomasa de la lámina (BL), biomasa del peciolo (BP).

Las hojas cosechadas de los 125 individuos se dividieron en dos secciones: peciolo y lámina, cada una de las partes fueron sometidas a un proceso de secado en horno (Horno General Protocol OGS/OMS) por 72 horas a una temperatura de 70 °C. Posteriormente, se obtuvo el peso seco de la lámina (BL) y del peciolo (BP), mediante el uso de una balanza analítica (SARTORIUS - TE 3102S). Para el caso de las láminas, además se obtuvo su área foliar con base en una fotografía la cual posteriormente fue procesada con el programa *SigmaScan Pro 5*. Ésta representa únicamente el área foliar (AF) de la segunda hoja más nueva. Posteriormente, para estimar el área foliar nueva se utilizó un indicador obtenido a través del área foliar de la segunda hoja más nueva multiplicado por el número de hojas producidas durante el último año de muestreo ($AFN=AF*\text{Número de hojas nuevas}$). Por otra parte, se obtuvo el área foliar específica que es un indicador de la cantidad de tejido fotosintético por unidad de área y que a su vez nos podría estar reflejando el grosor de la hoja (Poorter et al. 2008, Tauro 2013). Esta se obtuvo a partir del área foliar dividida por la biomasa de la lámina de la segunda hoja más nueva ($AFE=AF/BL$).

3.3 Análisis estadísticos

Se realizaron dos análisis estadísticos por separado que corresponden a los diferentes enfoques: en el enfoque dinámico se analizaron aquellos atributos morfológicos relacionados con la producción de hojas. Estos incluyeron: i) producción de hojas (PH), ii) hojas totales (HT), iii) longitud de la lámina (LL), iv) longitud del peciolo (LP). En estos análisis se exploró el efecto de: a) Tiempo (T con hasta cuatro niveles: 2011, 2012, 2013 y 2014), b) Ramoneo (R expresada como proporción de hojas ramoneadas del total de hojas), c) Cosecha (C: expresada como proporción de hojas cosechadas del total de hojas disponibles) y las diferentes interacciones dobles y triples entre estos tres factores (T:R, T:C, R:C, T:R:C). Los análisis se realizaron por separado para cada una de las cuatro categorías de tamaño, donde se utilizaron modelos lineales mixtos (LMM) y modelos lineales generalizados mixtos (GLMER). El tiempo (T), la proporción de ramoneo (R), la proporción cosecha (C) y las interacciones entre estas tres variables fueron tomadas como factores fijos. Mientras que como factores aleatorios se tomó el anidamiento entre el ramoneo/cosecha y las medidas repetidas de los individuos.

En el enfoque estático se incluyeron atributos funcionales relacionados con el área foliar. Este análisis fue únicamente con datos del último censo (2014). Estos fueron: i) área foliar (AF), ii) área foliar nueva (AFN), iii) área foliar específica (AFE), iv) biomasa de la lámina (BL), y v) biomasa del peciolo (BP). De la misma manera que el análisis mencionado anteriormente, en estos análisis también se exploró el efecto de la proporción de ramoneo (R), de la cosecha (C) y de la interacción entre estos dos factores sobre las diferentes variables de respuesta (R:C). Los análisis fueron realizados para cada una de las cuatro categorías de tamaño para lo cual se utilizaron modelos lineales mixtos (LMM) y modelos lineales generalizados mixtos (GLMER).

En ambos enfoques de análisis se utilizaron LMM para aquellas variables que fueran continuas y en el caso de variables de conteo se utilizaron GLMER. Para el caso de los análisis de los LMM cuando las variables de respuestas fueron no normales, estas se transformaron ($\log X$ o $\log X + 1$) para cumplir con los criterios de normalidad y homocedasticidad (Crawley 2012). Para los análisis de GLMER se indicó el error de distribución, que para el caso de las variables de conteo es un error Poisson. Los análisis estadísticos se llevaron a cabo mediante el uso del paquete *lme4 versión 1.0-4* (Pinheiro & Bates 2000) en el Programa R ver. 3.1.1 (R Development Core Team 2014). Para esto, primeramente se construyeron modelos saturados

conteniendo todos los términos e interacciones de los factores fijos. La simplificación del modelo estuvo basada en remover secuencialmente los términos fijos (factores/interacciones) no significativos y detectando cambios en la devianza residual en cada paso (Crawley et al 2012, Pinheiro & Bates 2001). El modelo presentado para cada análisis consiste únicamente de términos significativos. Para probar el efecto de la remoción de factores/interacciones y para evaluar la significancia de los términos en el modelo se utilizó la función *anova ()* que realiza una prueba de máxima verosimilitud (*maximum likelihood ratio test*) en la que se compara el ajuste de un *modelo1* que contiene el término de interés, respecto a un *modelo2* sin dicho término, medido como la devianza es decir -2 veces la proporción del logaritmo de la verosimilitud. Esta prueba implica por tanto una medida relativa de la bondad de ajuste perdida o ganada en el modelo al incluir el término. Los estadísticos (χ^2 , grados de libertad y valores de p) reportados son los obtenidos mediante esta prueba (Pinheiro & Bates 2000, Faraway 2005, Crawley 2012, Galecki & Burzykowski 2013).

4. Resultados

Se encontró que el ramoneo y la cosecha de hojas afectaron las respuestas morfo-funcionales de los individuos de *Brahea aculeata*. Este efecto difirió entre las categorías de tamaño y a lo largo del tiempo de estudio. Los atributos morfo-funcionales evaluados a lo largo de cuatro años (producción de hojas, hojas totales, la longitud de la lámina y del peciolo) variaron a través del tiempo con un aumento durante los primeros dos años de estudio y una disminución para el último año, que en algunos casos fue muy notable. El aumento que se observó en la mayoría de los atributos fue similar para la mayoría de las categorías de tamaños, con excepción de los adultos I (100-250 cm de longitud del tallo) en los que se detectó un efecto negativo del ramoneo.

Para el caso de las variables del área foliar (área foliar, área foliar nueva, área foliar específica, biomasa de lámina y del peciolo) analizadas en 2014, el efecto acumulado de la pérdida de área foliar no fue tan evidente y sólo se detectaron efectos negativos en los adultos de mayor tamaño (>100 cm de longitud del tallo), principalmente por la cosecha de hojas. Los resultados para cada variable se presentan en la siguiente sección, presentando primero la dinámica de los atributos de producción de hojas y posteriormente los atributos de área foliar analizados durante 2014.

4.1 Atributos de producción de hojas: enfoque dinámico

Producción de hojas nuevas

Los individuos de *Brahea aculeata* tuvieron una producción de hojas que varió entre 0 y 35 hojas por individuo por año. Las plántulas presentaron la menor producción de hojas (promedio \pm EE: 2.59 ± 0.08 hojas/ind/año), mientras que la mayor producción se observó para los adultos II (promedio \pm EE: 12.82 ± 0.29 hojas/ind/año). En el caso de las plántulas, se observó una disminución en la producción debido al ramoneo. Sin embargo, ésta no fue significativa y tampoco se detectaron diferencias entre los años (Fig. 2a; Cuadro 1). Para los juveniles y adultos I se encontró un efecto significativo en la producción de hojas atribuido tanto al ramoneo (R), como a la cosecha (C), así como por la interacción entre estos dos factores (R:C Cuadro 1, Fig. 2b,c). Para el caso de los juveniles, el efecto (indicado por la pendiente) de ambos factores fue positivo, siendo más evidente en individuos sometidos a un ramoneo intenso (Fig. 2b; Anexo 1). Sin embargo, estas respuestas varían de acuerdo al año de

muestreo ya que según el modelo durante el segundo año (2012-2013) se observó la mayor producción de hojas (promedio \pm EE: 5.9 ± 0.05), seguido por el primero (2011-2012) y al final por el último año (2013-2014; 5.2 ± 0.02). El manejo más agresivo que incluiría 100% de hojas ramoneadas y 100% de hojas cosechadas resultaría en una alta producción de hojas durante el primer y segundo año (15-22 hojas), pero con una disminución drástica para el tercer año en un 2.5-3.5 veces menor producción (Fig. 2b). Finalmente, para los adultos II la cosecha también representa un efecto positivo sobre la producción de hojas, que aumenta ligeramente a lo largo del tiempo.

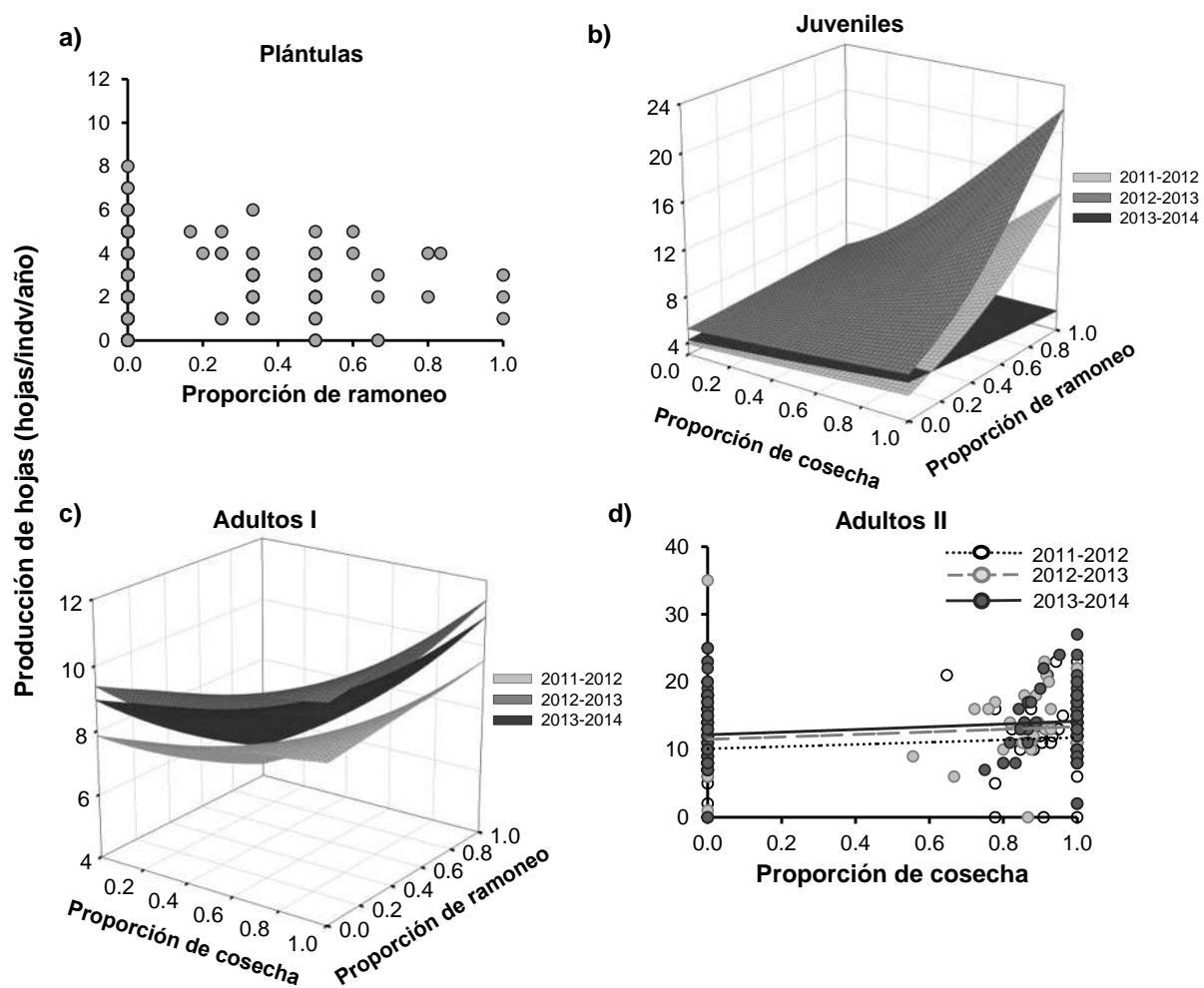


Figura 2.- Producción de hojas para las diferentes categorías de tamaño de individuos de *Brahea aculeata* sometidos a distintas intensidades de ramoneo y de cosecha de hojas en un bosque seco caducifolia en Álamos, Sonora. a) Plántulas, b) juveniles, c) adultos I y d) adultos II. En las gráficas a) y d) los círculos representan los valores observados y en diferentes tonalidades se representan los años de muestreo. Para las gráficas b), c) y d) las distintas superficies/líneas de tendencia representan los valores predichos por el modelo para cada año de muestreo. Nótese las diferencias en la escala del eje Y.

Hojas vivas totales

El número total de hojas en pie que presentaron los individuos de *Brahea aculeata* varió entre 1-38 hojas por individuo. En promedio las plántulas y los juveniles presentaron el menor número de hojas (promedio \pm EE: 2.83 ± 0.08 y 5.54 ± 0.08 respectivamente), seguidos por los adultos I y II, quienes tuvieron el mayor número de hojas (promedio \pm EE: 12.51 ± 0.17 y 17.67 ± 0.35). Para las plántulas y adultos I se observó un efecto significativo del ramoneo sobre el número total de hojas (Fig. 3a,c). En el caso de las plántulas el efecto fue debido a la interacción tiempo:ramoneo, mientras que para adultos I el efecto fue por el tiempo y ramoneo, de manera independiente y no la interacción T:R (Cuadro 1). En plántulas, para el primer y tercer año el modelo indica una relación positiva del número de hojas y la proporción de ramoneo. Esto fue más evidente para el 2013-2014, mientras que para el segundo año el efecto fue negativo (Figura 3a, Anexo I). En adultos I, el modelo indicó una relación negativa, es decir se evidenció menor número hojas totales al aumentar la proporción de ramoneo para los tres años de muestreo, siendo el primer año donde se observó el menor número de hojas (2011-2012; promedio \pm EE: 10.31 ± 0.02), seguido por el tercer año (2013-2014) y finalmente para el segundo año se observó el mayor número de hojas (promedio \pm EE: 12.97 ± 0.02). Para los juveniles se encontró un efecto significativo positivo de la cosecha de hojas y de la interacción ramoneo-cosecha de hojas, la cual varió entre los años de muestreo (Cuadro 1). Para el primer año fue donde se observó el menor número de hojas (promedio \pm EE: 5.4 ± 0.01), mientras que el segundo año presentó el mayor (promedio \pm EE: 6.3 ± 0.02 ; Fig. 3b). Finalmente, para los adultos II la cosecha de hojas tuvo un efecto negativo (indicado por el valor de la pendiente) sobre el número de hojas (Fig. 3d; Anexo 1).

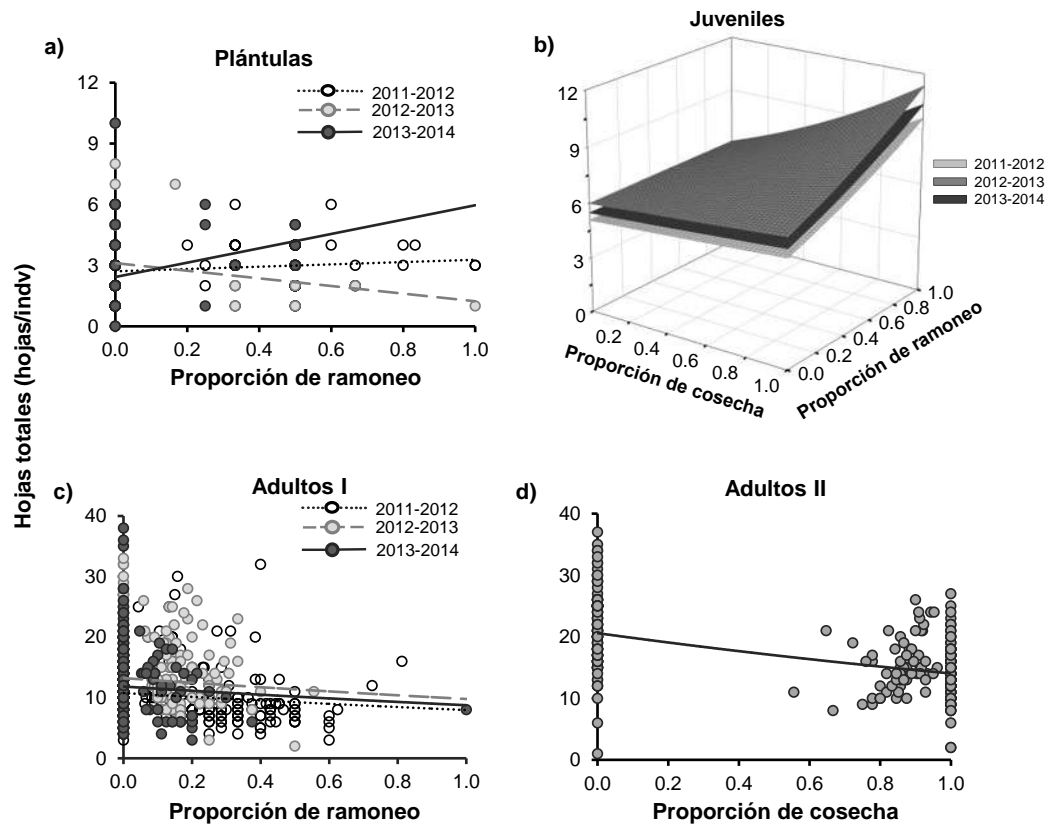


Figura 3.- Hojas vivas totales para las diferentes categorías de tamaño de los individuos de *Brahea aculeata* sometidos a distintas intensidades de ramoneo y de cosecha de hojas en un bosque seco en Álamos, Sonora. a) Plántulas, b) juveniles, c) adultos I y d) adultos II. En las gráficas a), c), d) los círculos representan los valores observados para los diferentes años de muestreo. Las superficies/líneas de tendencia representan los valores predichos por el modelo para los diferentes años de muestreo.

Longitud de la lámina

Los individuos de *Brahea aculeata* tuvieron una amplia variación en la longitud de la lámina (5-92 cm). Las láminas más pequeñas se encontraron en plántulas y juveniles (promedio \pm EE: 41.10 ± 0.72 y 48.29 ± 0.28 cm respectivamente), mientras que las más grandes se presentaron en los adultos II (promedio \pm EE: 60.61 ± 0.54 cm). En plántulas no se observó efecto de ningún factor, mientras que para juveniles se observó un efecto tanto del ramoneo (R), como por la cosecha de hojas (C), así como por la interacción entre estos dos factores (R:C, Cuadro 1, Fig. 4b). Según las predicciones del modelo durante el segundo año se produjeron láminas más grandes (2012-2013; promedio \pm EE: 51 ± 0.07), seguidas por el primer año (2011-2012) y las hojas más pequeñas se encontraron en el último año de muestreo (2013-2014; 49.2 ± 0.04). En los tres años se detectó un efecto positivo de la intensidad de daño (por ramoneo y cosecha) sobre el tamaño de la láminas (Fig. 4b). En cuanto a los adultos I se encontró un

efecto significativo del ramoneo y por la interacción tiempo:ramoneo (T:R; Cuadro 1). El efecto del ramoneo fue negativo (indicado por el valor de la pendiente; Anexo1) y este varió entre los años de muestreo ya que para el segundo año (2012-2013) se presentaron las láminas más grandes (promedio \pm EE: 57.8 ± 0.06 cm), seguidas del tercer año (2013-2014) y el primer año de muestreo (2011-2012; promedio \pm EE: 53.8 ± 0.07 cm; Fig. 4c). Por último, para los adultos II únicamente se detectaron diferencias significativas entre los años de muestreo (Cuadro 1). Las hojas más pequeñas se registraron durante el primer año (2011-2012: promedio \pm EE: 57.8 ± 1.4 ; Fig. 4d) y las más grandes se encontraron durante el segundo año (63.07 ± 2.5 ; Fig. 4d).

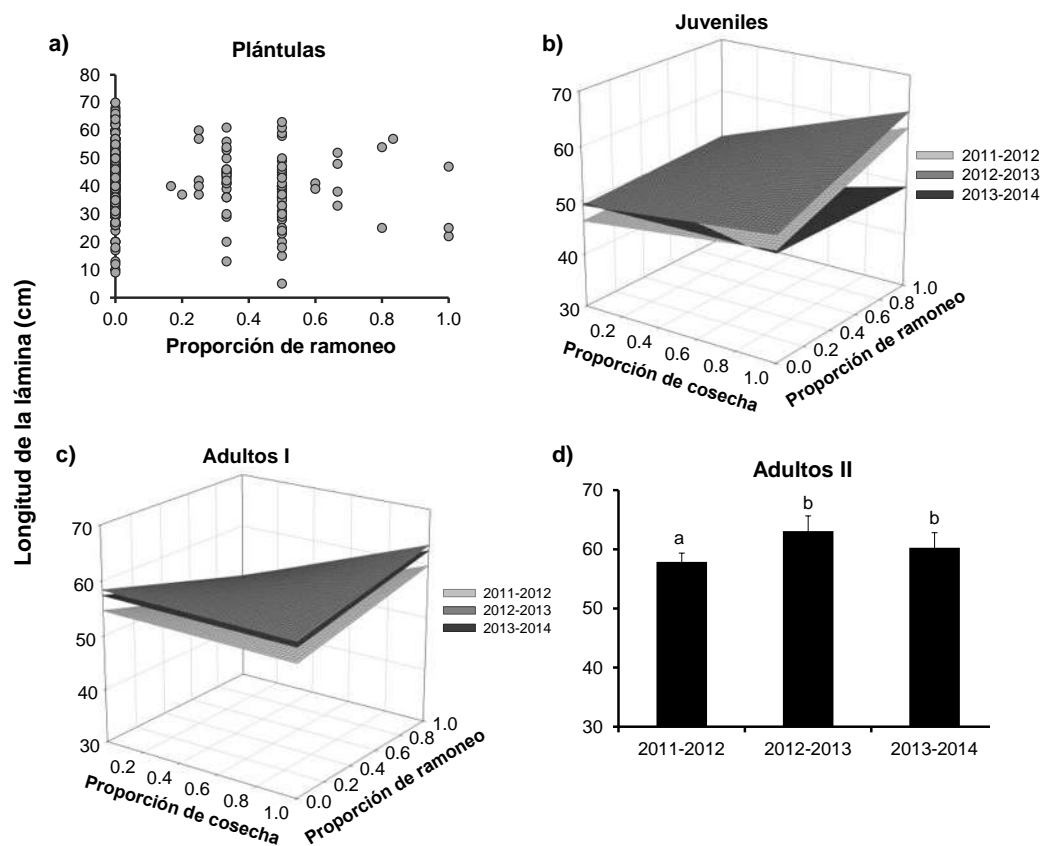


Figura 4.- Longitud de la lámina para individuos de diferentes categorías de tamaño de *Brahea aculeata* sometidos a distintas intensidades de ramoneo y cosecha de hojas en la bosque seco en Álamos, Sonora. a) Plántulas, b) juveniles, c) adultos I y d) adultos II. En a), los puntos representan los valores observados y en b) y c) las superficies, representan los valores predichos por el modelo para cada año de muestreo. En d) las letras representan diferencias significativas para años de muestreo. Nótese las diferencias en la escala del eje Y.

Longitud del peciolo

La longitud del peciolo varió entre 2-109 cm de largo, siendo las plántulas los individuos que presentaron los peciolos de menor tamaño (promedio \pm EE: 23.6 \pm 1.1 cm) y los más grandes se encontraron en los adultos II con un promedio de 55.14 \pm 0.93 cm de largo. Para las plántulas únicamente hubo diferencias entre los años de muestreo (T; Cuadro 1), siendo los peciolos más pequeños en el primer año, mientras que los más grandes fueron para el segundo año (Fig. 5a). En el caso de los juveniles se observó un efecto significativo positivo por la cosecha de hojas y por la interacción tiempo:ramoneo (T:R Cuadro 1). Según el modelo, las mayores intensidad de cosecha de hojas (100 %) se reflejan sobre peciolos más grandes (57 cm de largo), resultado que fue similar entre los años de muestreo (Fig. 5b). Por otro lado, la interacción entre el tiempo y el ramoneo tuvieron un efecto positivo (indicado por el valor de la pendiente; Anexo 1) sobre la longitud del peciolo, el cual fue mayor para el segundo año (2012-2013; promedio \pm EE: 52.10 \pm 0.04 cm), mientras que para el tercer año (2013-2014) el efecto fue negativo (Cuadro 1). Para adultos I el efecto que ocasionó el ramoneo fue negativo, por lo tanto aquellos individuos con un intenso ramoneo (100 %) presentaron los peciolos más pequeños (Fig. 5c, Anexo 1). Se observó que el primer año los peciolos fueron más cortos (promedio \pm EE: 35.2 \pm 0.16), seguidos por el tercer año y finalmente por el segundo año (2013-2014) donde se observaron los peciolos más grandes (promedio \pm EE: 48.6 \pm 0.08; Fig. 5c). Finalmente para adultos II la cosecha de hojas tuvo un efecto negativo sobre el tamaño de los peciolos. Esta relación difirió entre los años de muestreo (T; Fig. 5d).

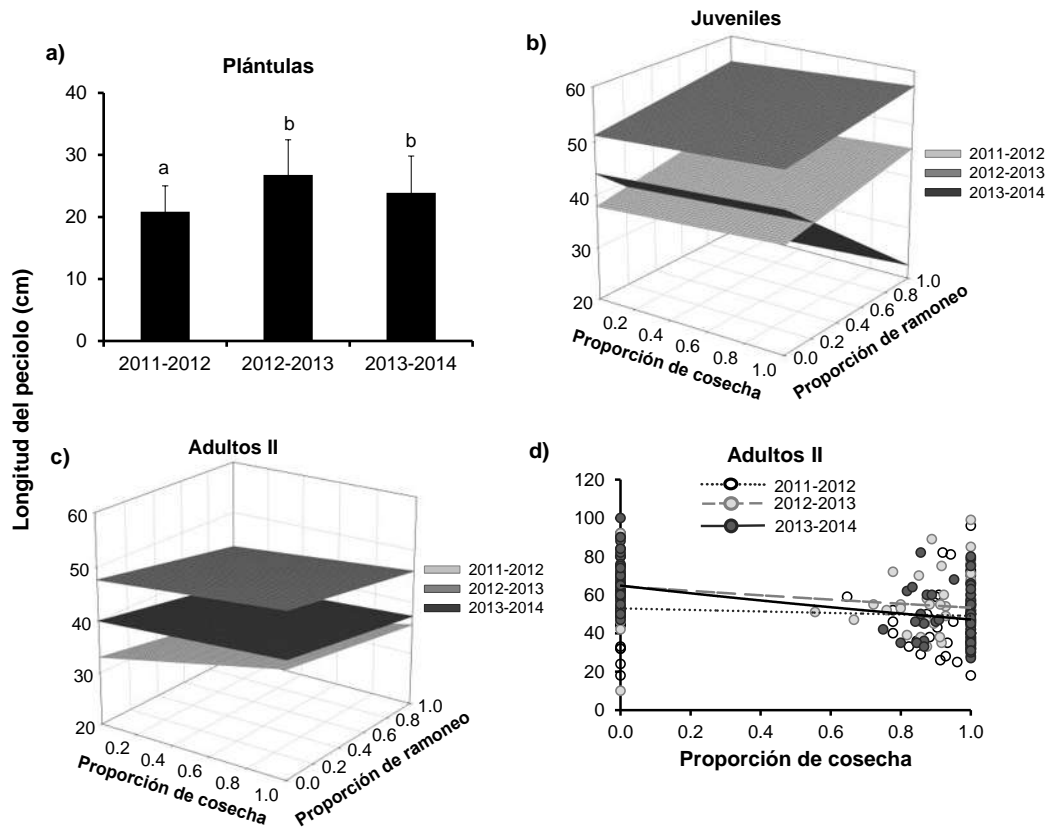


Figura 5.- Longitud del peciolo para individuos de diferentes categorías de tamaño de *Brahea aculeata* sometidos a distintas intensidades de ramoneo y de cosecha de hojas en un bosque seco en Álamos, Sonora. a) Plántulas, b) juveniles, c) adultos I y d) adultos II. En a), las distintas letras indican diferencias significativas entre los años; mientras que en b) y c) las superficies, representan los valores predichos por el modelo para los años de muestreo. En d) los círculos representan los valores observados, las diferentes tonalidades representan los años de muestreo y las diferentes líneas representan los valores predichos por el modelo para los años. Nótese las diferencias en la escala del eje Y.

Cuadro 1.- Resultados de los modelos lineales mixtos (LMM) y modelos lineales generalizados mixtos (GLMER) usados para evaluar los efectos acumulativos del ramoneo y la cosecha de hojas sobre atributos de producción de hojas de *Brahea aculeata* en un bosque seco de Álamos, Sonora. Los factores de variación en los modelos fueron tiempo (T), proporción de ramoneo (R), proporción de cosecha de hojas (C) y la interacción entre los tres factores. Se usaron LMM para la longitud de la lámina y del peciolo y GLMER para la producción de hojas nuevas y hojas totales), además, se obtuvieron valores de F y de χ^2 , grados de libertad (gl) y los valores de P . *ns* indica que no hubo diferencias significativas mientras que el símbolo “-” indica que el término fue removido del modelo debido a su no significancia.

		Variables de respuesta							
Categoría de tamaño	Factores	Producción de hojas		Hojas totales		Longitud de la lámina		Longitud del peciolo	
		F/χ^2 (gl)	P	F/χ^2 (gl)	P	F/χ^2 (gl)	P	F/χ^2 (gl)	P
<i>Plántulas</i>	Tiempo (T)	-	-	1.3 _(2,289)	<i>ns</i>	-	-	15.2 ₍₂₎	<0.001
	Ramoneo (R)	-	-	1.1 _(1,289)	<i>ns</i>	-	-	-	-
	T:R	-	-	4.02 _(2,289)	0.01	-	-	-	-
<i>Juveniles</i>	Tiempo (T)	41.8 _(2,1987)	<0.001	34.06 ₍₂₎	<0.001	28.1 _(2,1982)	<0.001	139.5 _(2,1988)	<0.001
	Ramoneo (R)	6.9 _(1,1987)	0.008	0.001 ₍₁₎	<i>ns</i>	1.2 _(1,1982)	<i>ns</i>	0.7 _(1,1988)	<i>ns</i>
	Cosecha (C)	97.5 _(1,1987)	<0.001	13.2 ₍₁₎	<0.001	21.3 _(1,1982)	<0.001	5.1 _(1,1988)	0.02
	T:R	0.7 _(2,1985)	<i>ns</i>	-	-	3.5 _(2,1982)	<0.02	9.6 _(2,1988)	<0.001
	T:C	3.8 _(2,1987)	0.02	-	-	17.8 _(2,1982)	<0.001	-	-
	R:C	6.8 _(1,1987)	0.008	6.3 ₍₁₎	0.01	6.3 _(1,1982)	0.01	-	-
	T:R:C	5.4 _(2,1985)	0.004	-	-	-	-	-	-
<i>Adultos I</i>	Tiempo (T)	40.5 ₍₂₎	<0.001	47.4 _(2,910)	<0.001	68.9 ₍₂₎	<0.001	175.09 _(2,891)	<0.001
	Ramoneo (R)	12.5 ₍₁₎	<0.001	9.2 _(1,910)	0.002	11.2 ₍₁₎	<0.001	6.2 _(1,891)	0.01
	Cosecha (C)	5.4 ₍₁₎	0.01	-	-	0.7 ₍₁₎	<i>ns</i>	2.3 _(1,891)	<i>ns</i>
	T:R	-	-	-	-	-	-	-	-
	T:C	-	-	-	-	-	-	4.5 _(2,891)	0.01
	R:C	3.9 ₍₁₎	0.04	-	-	6.3 ₍₁₎	0.01	-	-
	T:R:C	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Adultos II</i>	Tiempo (T)	19.9 ₍₂₎	<0.001	-	-	22.8 ₍₂₎	<0.001	9.04 _(2,283)	<0.001
	Cosecha (C)	4.5 ₍₁₎	0.03	20.09 ₍₁₎	<0.001	-	-	13.6 _(1,283)	<0.001
	T:C	-	-	-	-	-	-	6.7 _(2,283)	0.001

4.2 Atributos de área foliar: enfoque estático

Área foliar

El área foliar producida de los individuos de *Brahea aculeata* varió dentro de un rango de 0.08 hasta 3.7 m². El área foliar más baja se registró en plántulas (promedio \pm EE de 0.57 \pm 0.08 m²), mientras que los adultos II produjeron en general hojas 3.5 veces más grandes (promedio \pm EE de 2.0 \pm 0.1 m²). Sin embargo, con excepción de los adultos II, no se detectó ningún cambio en la cantidad de área foliar en función del ramoneo o la cosecha de hojas (Cuadro 2, Fig. 6). Específicamente, la proporción de ramoneo y su interacción con la proporción de cosecha de hojas no tuvieron efectos sobre ninguna de las cuatro categorías (Cuadro 1). Para el caso de los adultos II, se encontró un efecto negativo de la proporción de cosecha sobre el tamaño de la hoja (Cuadro 2, Fig. 6d) con una pendiente de -0.68 m² /proporción de cosecha.

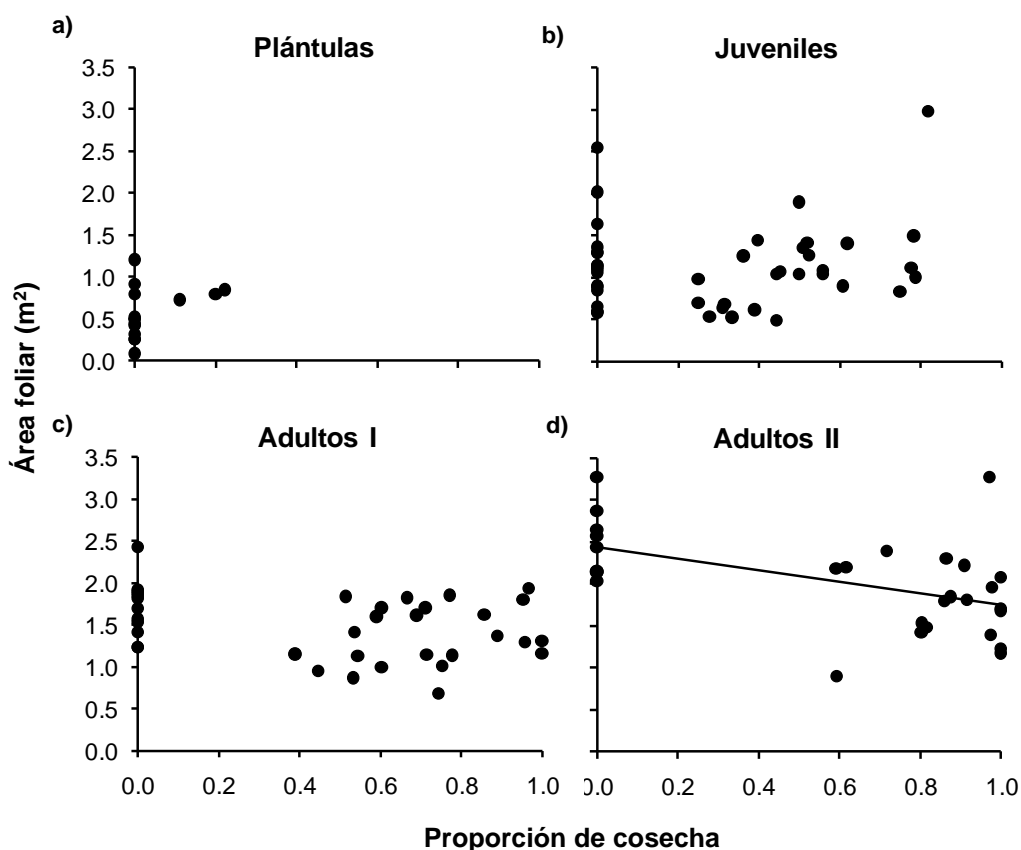


Figura 6.- Área foliar de la hoja cosechada para las diferentes categoría de tamaño de *Brahea aculeata* en un bosque seco en Álamos, Sonora. a) Plántulas, b) juveniles, c) adultos I y d) adultos II. Los círculos en negro representan los valores observados y la línea continua representa los valores predichos por el modelo.

Área foliar nueva

Los individuos de *Brahea aculeata* presentaron un alto rango de variación en cuanto al área foliar de las hojas nuevas producidas durante el último año de muestreo que va desde 0.24 hasta 58.91 m². En promedio las plántulas presentaron la menor área foliar nueva (2.5 ± 0.63 m²), seguidas de los juveniles y adultos I con un valor promedio \pm EE de 6.3 ± 08 y de 15.6 ± 1.4 m² respectivamente. Finalmente los adultos II fueron los que presentaron en promedio la mayor área foliar nueva (25.06 ± 2.6 m²). A pesar de esta variación, no se encontró un efecto significativo de la proporción de ramoneo, de la cosecha y de la interacción entre estos dos factores para las cuatro categorías de tamaño analizadas (Cuadro 2, Fig. 7).

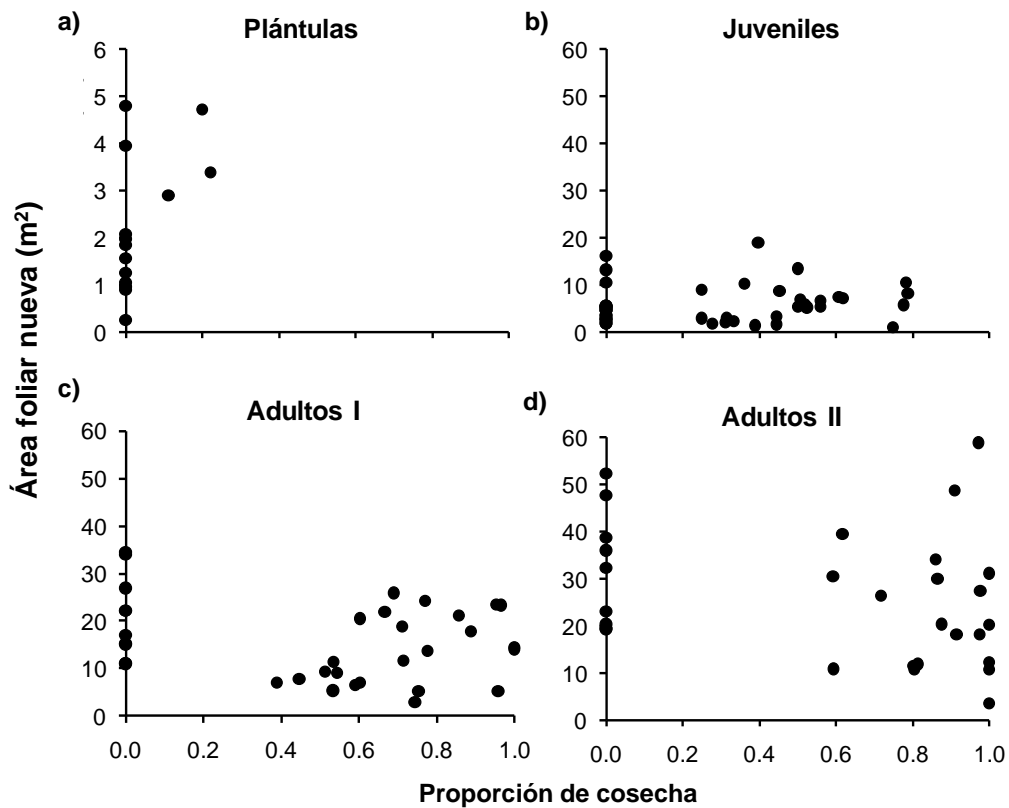


Figura 7.- Área foliar de las hojas nuevas para las diferentes categoría de tamaño de *Brahea aculeata* en un bosque seco en Álamos, Sonora. a) Plántulas, b) juveniles, c) adultos I y d) adultos II. Los círculos en negro representan los valores observados. Nótese las diferencias en la escala del eje Y.

Área foliar específica

En términos generales el área foliar específica para los individuos de *Brahea aculeata* varía entre 0.02 hasta 0.16 m²/gr, siendo las plántulas los individuos que presentaron la mayor área foliar específica (promedio \pm EE de 0.06 \pm 0.007 m²/gr). En el caso de los juveniles y adultos I presentaron una área foliar específica muy similar (promedio \pm EE: 0.05 \pm 0.001 y 0.05 \pm 0.003 m²/gr respectivamente), mientras que en los adultos II se observó la menor área foliar específica (promedio \pm EE: 0.04 \pm 0.001 m²/gr). Estadísticamente se encontró que tanto la proporción de ramoneo, como la proporción de cosecha tienen un efecto negativo sobre el área foliar específica de individuos de *Brahea aculeata* (Anexo 1, Fig. 8). Sin embargo, éste resultado difiere entre categorías de tamaño y en la forma en que estos factores interactuaron. Por ejemplo, en plántulas la proporción de ramoneo no afectó el área foliar específica (Fig. 8a), mientras que para juveniles y adultos I se detectó un efecto de la proporción de cosecha y de la interacción ramoneo:cosecha (Anexo 1, Fig. 8b,c). Para adultos II la proporción de cosecha tuvo un efecto significativo negativo con una pendiente de -0.005 m²/proporción de cosecha (Fig. 8d).

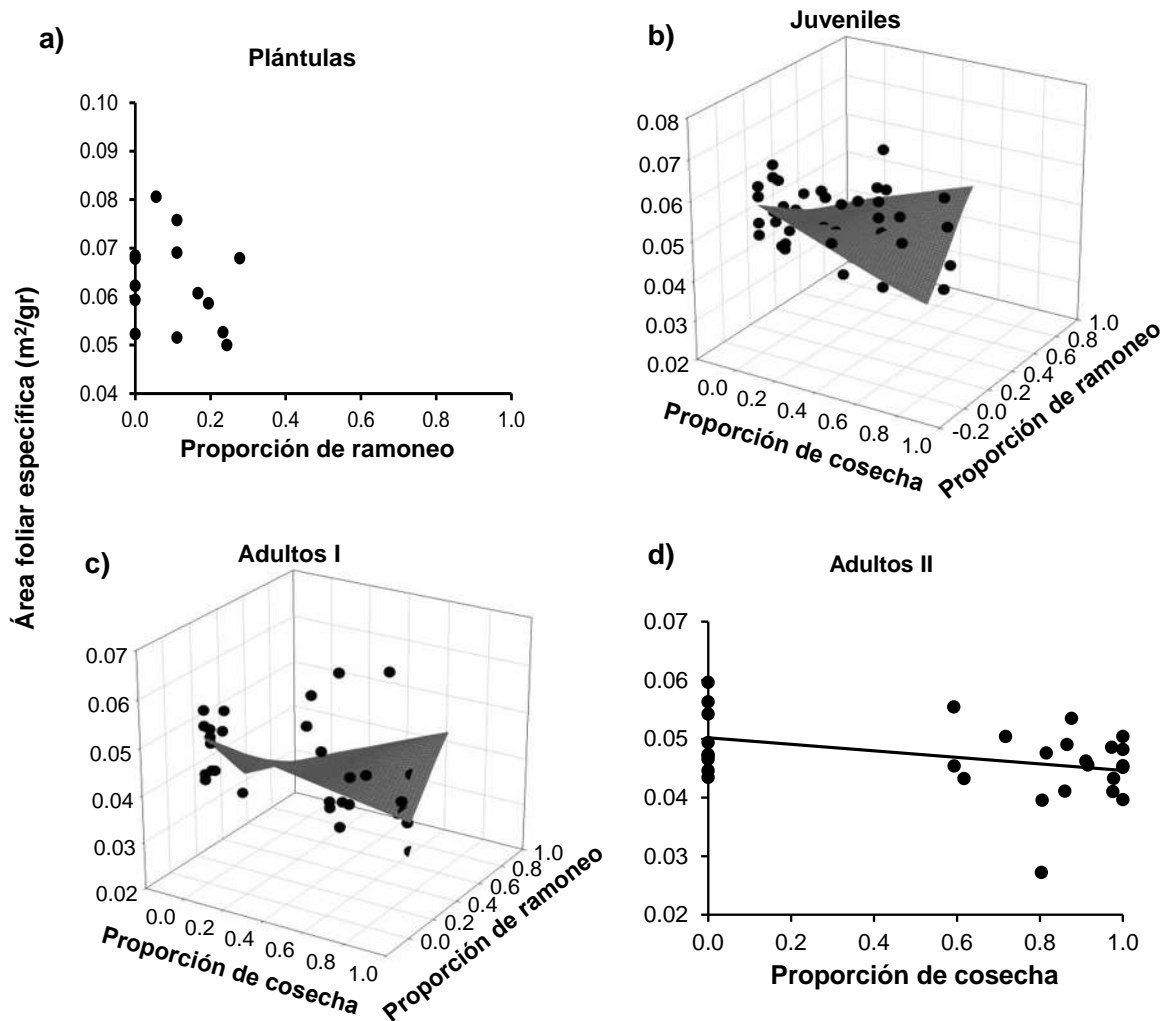


Figura 8.- Área foliar específica de individuos de *Brahea aculeata* en un bosque seco en Álamos, Sonora. a) Plántulas, b) juveniles, c) adultos I y d) adultos II. En las cuatro gráficas los círculos en negro representan los valores observados, para las gráficas b) y c) la superficie en gris y en la gráfica d) la línea continua representan los valores predichos por el modelo. Nótese las diferencias en la escala del eje Y.

Biomasa de la lámina

La biomasa de la lámina de los individuos de *Brahea aculeata* presentaron un rango de variación de 0.5 a 72 gr. Las plántulas fueron las que presentaron las láminas menos pesadas ya que tuvieron en promedio \pm EE de 9.5 ± 1.6 gr, seguidas de los juveniles y adultos I con 22.38 ± 1.8 y 32.51 ± 2.1 gr respectivamente, mientras que los adultos II presentaron las láminas de mayor peso con un promedio de 42.9 ± 1.9 gr. Los análisis estadísticos, en términos generales, no mostraron un efecto significativo de la proporción de ramoneo y la interacción de este factor con la proporción de cosecha (Cuadro2). En cambio la proporción de cosecha si presentó un efecto significativo, pero este fue únicamente para

los adultos II, donde se observó que la biomasa de la lámina disminuye en 9.2 gr por cada aumento en la proporción de cosecha (Fig. 9).

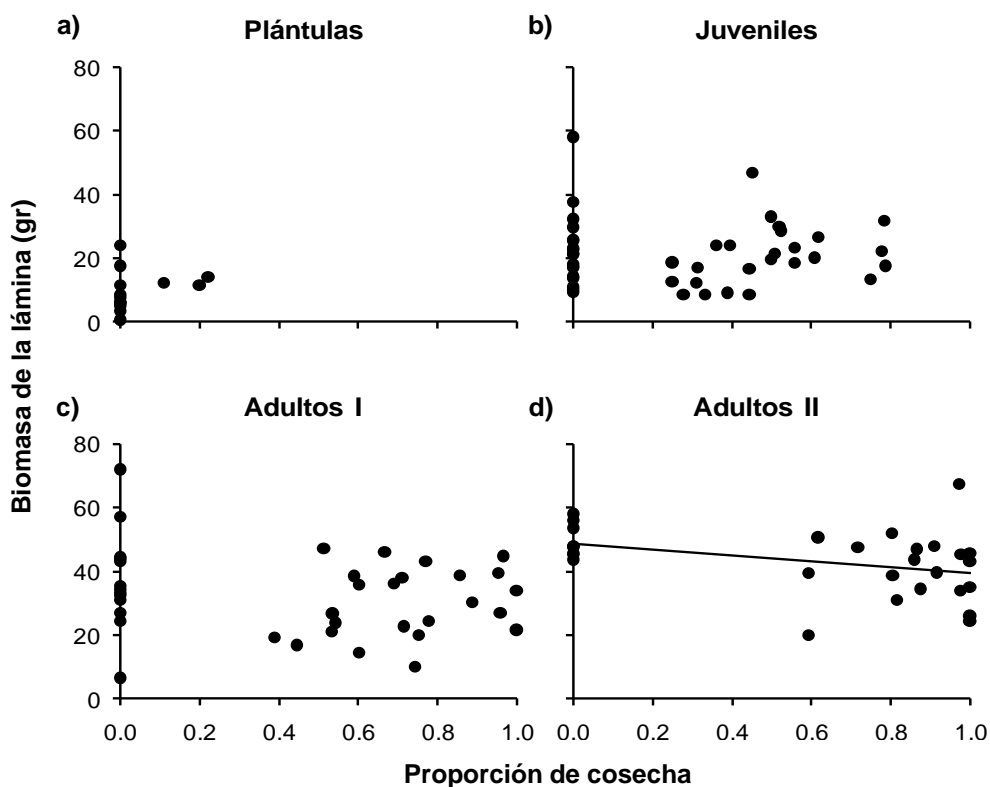


Figura 9.- Biomasa de la lámina para las diferentes categorías de tamaño de *Brahea aculeata* en un bosque seco en Álamos, Sonora. a) Plántulas, b) juveniles, c) adultos I y d) adultos II. Los círculos en negro representan los valores observados y la línea continua representa los valores predichos por el modelo.

Biomasa del peciolo

La biomasa del peciolo va entre 0.05 y 24.7 gr, siendo las plántulas las que presentaron peciolo más ligeros (promedio \pm EE de 2.8 ± 0.4 gr), seguida de los juveniles y adultos I (promedio \pm EE de 6.4 ± 0.6 y de 8.3 ± 0.7 gr respectivamente). Los adultos II fueron los individuos que presentaron peciolo de mayor peso (promedio \pm EE de 10.8 ± 0.8 gr).

Se encontró un efecto negativo sobre la biomasa del peciolo, efecto ocasionado principalmente por la proporción de cosecha (Cuadro 2). El efecto de la proporción de cosecha difirió entre las categorías de tamaño; mientras que para las plántulas y juveniles no se observó un efecto significativo, para los adultos I y II el efecto sobre la biomasa del peciolo fue significativo (Cuadro 2, Fig. 10c,d). Los adultos I se observó una pendiente de

3.63 gr/proporción de cosecha, mientras que para los adultos II su pendiente fue de 0.58 gr/proporción de cosecha (Fig. 10c,d).

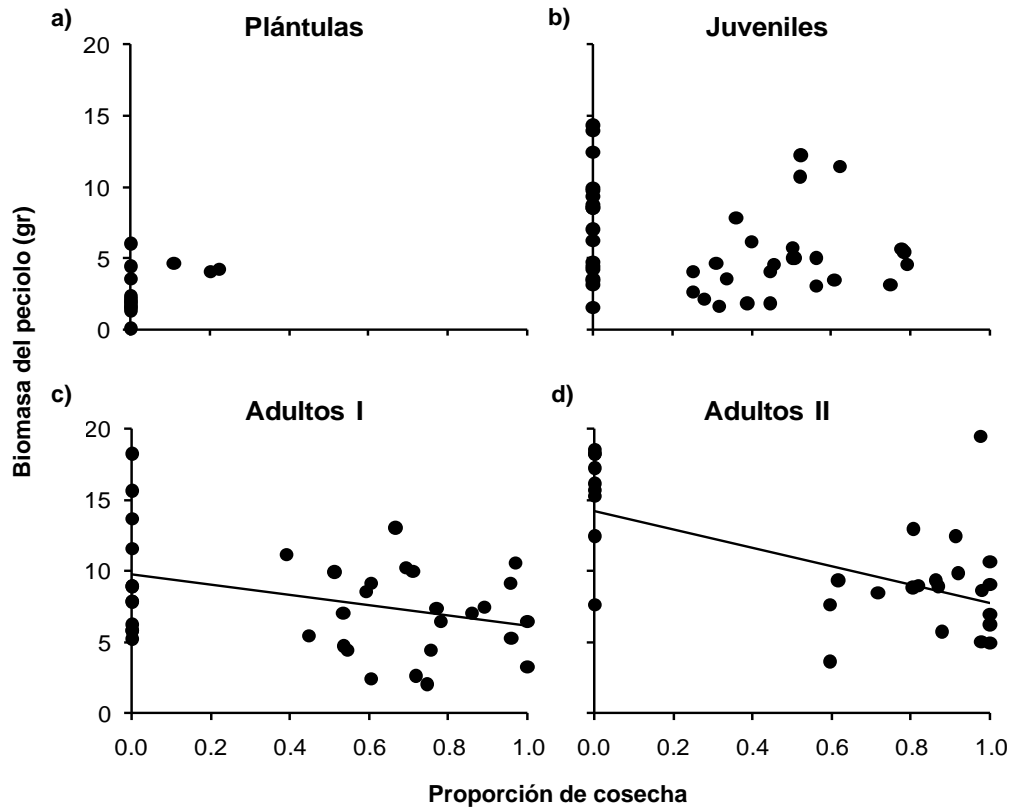


Figura 10.- Biomasa del peciolo para las diferentes categoría de tamaño de *Brahea aculeata* en un bosque seco en Álamos, Sonora. a) Plántulas, b) juveniles, c) adultos I y d) adultos II. Los círculos en negro representan los valores observados y la línea continua representa los valores predichos por el modelo.

Cuadro 2.- Resultados de los modelos lineales mixtos (LMM) utilizados para evaluar los efectos acumulativos del ramoneo y la cosecha de hojas sobre atributos de área foliar de *Brahea aculeata* en la selva baja caducifolia de Álamos, Sonora. Los factores de variación la proporción de ramoneo (R), proporción de cosecha de hojas (C) y la interacción entre los dos factores (R:C). Se obtuvieron valores de χ^2 , grados de libertad (gl) y los valores de P con base en una prueba de probabilidad de máxima versosimilitud. ns indica que no hubo un efecto significativo, mientras que el símbolo “-” indica que el término fue removido del modelo debido a su no significancia.

Categoría de tamaño		Variables de respuesta									
		Área foliar		Área foliar nueva		Área foliar específica		Biomasa de la lámina		Biomasa del peciolo	
Factores		$\chi^2_{(gl)}$	P	$\chi^2_{(gl)}$	P	$\chi^2_{(gl)}$	P	$\chi^2_{(gl)}$	P	$\chi^2_{(gl)}$	P
<i>Plántulas</i>	Ramoneo (R)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Cosecha (C)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	R:C	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Juveniles</i>	Ramoneo (R)	-	-	-	-	2.6 ₍₁₎	ns	-	-	-	-
	Cosecha (C)	-	-	-	-	4.5 ₍₁₎	0.03	-	-	-	-
	R:C	-	-	-	-	5.5 ₍₁₎	0.01	-	-	-	-
<i>Adultos I</i>	Ramoneo (R)	-	-	-	-	2.7 ₍₁₎	ns	-	-	-	-
	Cosecha (C)	-	-	-	-	2.8 ₍₁₎	ns	-	-	4.4 ₍₁₎	0.03
	R:C	-	-	-	-	4.2 ₍₁₎	0.03	-	-	-	-
<i>Adultos II</i>	Cosecha (C)	8.14 ₍₁₎	0.004	-	-	3.8 ₍₁₎	0.04	4.3 ₍₁₎	0.03	6.9 ₍₁₎	0.008

5. Discusión

En general, los resultados indican pocos efectos negativos sobre los atributos morfo-funcionales evaluados. Por esto, se podría decir que bajo este tipo de manejo tradicional *Brahea aculeata* es una especie resiliente, es decir que es capaz de recuperarse del daño (Walker et al. 1999, López-Toledo et al. 2012). Sin embargo, considerando los dos enfoques de estudio (dinámico y estático) se encontraron ligeras diferencias. En el estudio dinámico los efectos fueron en general positivos o nulos, mientras que en el estudio estático, los atributos de área foliar presentaron efectos nulos o negativos. Los resultados antes mencionados, en general concuerdan con lo reportado en estudios previos. Por ejemplo, Coronel-Ortega y Pulido (2010) encontraron que *Brahea dulcis* responde positivamente a una cosecha de mayor frecuencia (semestral) y de mayor intensidad. Sin embargo, es importante mencionar que dicho estudio se realizó únicamente durante un año, y no es posible saber si esta tendencia se mantendría si se llevará a cabo una cosecha continua, como es el manejo real. Por el contrario, en esta tesis el experimento de defoliación se llevó a cabo desde 2011 hasta 2014.

Estudios a largo plazo podrían reflejar una idea mucho más clara del impacto que ocasiona el ramoneo y la cosecha de hojas ya que para algunas especies especialmente aquellas que representan productos forestales no maderables, estos y otros tipos de daños que provocan la pérdida de área foliar ocurren repetidamente y durante largos periodos de tiempo (Endress et al. 2006, Hernández-Barrios et al. 2012). Por lo tanto, los estudios a largo plazo nos pueden ayudar a revelar los niveles de defoliación óptimos para un manejo sustentable de aquellas especies que son importante como productos forestales no maderables, como es el caso de *Brahea aculeata*.

5.1 Atributos de producción de hojas: enfoque dinámico

El estudio dinámico mostró, que, después de tres años de que los individuos de *Brahea aculeata* fueron expuestos a la presencia/ausencia de ganado y a diferentes intensidades de cosecha de hojas, la mayoría de los atributos presentaron un incremento, especialmente en aquellos individuos que fueron sometidos a una mayor intensidad de ramoneo y cosecha. Los resultados encontrados en el presente trabajo coinciden con lo reportado por otros

autores para varias especies de palma (Anten et al. 2003, Martínez-Balleste et al. 2008, Coronel-Ortega y Pulido 2010, Hernández-Barrios et al. 2012).

El aumento en la mayoría de los atributos podría estar indicando una respuesta sobre-compensatoria por parte de los individuos, es decir, que *B. aculeata* está asignando más recursos hacia la producción de nuevas hojas. La asignación de recursos puede estarse dando mediante la movilización de carbohidratos almacenados en el tallo (Anten & Ackerly 2001, Anten et al. 2003) o bien mediante un ajuste en el proceso de la fotosíntesis, reduciendo la asignación de recursos a la reproducción o mediante la movilización de reservas almacenadas en la raíz hacia otros órganos para producir nuevas hojas (Bazzaz et al. 2000, Hernández-Barrios et al. 2012). Por otro lado, también se ha reportado que la pérdida de hojas ayuda a evitar el auto-sombreo entre ellas lo que puede tener como consecuencia un aumento en la disponibilidad de luz para las hojas remanentes y por consiguiente un aumento en la producción de fotosintatos que pueden ser asignados a la producción de nuevas hojas (Anten y Ackerly 2001, Martínez-Ballesté et al, 2008).

La asignación de recursos hacia la producción de hojas puede estar provocando la reducción en la asignación de recursos hacia otras estructuras de los individuos tales como las reproductivas (Anten et al. 2003, Boege 2005, Endress et al. 2006, López-Toledo et al. 2012). Por ejemplo, en un estudio realizado por Anten et al. 2003 en *Chamaedorea elegans* encontraron que las plantas defoliadas asignan más recursos al crecimiento de la lámina a expensas de otras estructuras de las plantas, especialmente de aquellas relacionadas con la reproducción tales como la producción de frutos. De esta manera, los individuos de *B. aculeata* podrían estar presentado un comportamiento similar al reportado en *C. elegans*.

A pesar del aumento observado en los atributos morfo-funcionales de *Brahea aculeata* durante los primeros años de muestreo, para el tercer año algunos de los atributos comenzaron a decrecer, específicamente la producción de hojas, longitud de la lámina y del peciolo. Las respuestas antes mencionadas podrían estar reflejando los efectos acumulados del ramoneo y la cosecha, ya que estudios anteriores mencionan que después de varios eventos de defoliación muchas especies presentan una disminución en varios de sus atributos debido a que las reservas de los individuos son agotadas (Martínez-Ramos et al. 2009). Por ejemplo, en estudio realizado durante tres años en *Chamaedorea elegans*, encontraron que los efectos acumulados de la defoliación reduce los rasgos foliares de los individuos, especialmente de aquellos que fueron sometidos a altas intensidades de cosecha

(López-Toledo et al. 2012). Al igual que en *C. elegans*, en *B. aculeata* el efecto antes mencionado fue más evidente en individuos que fueron sometidos a altas intensidades de defoliación. A pesar de la disminución, los efectos de la defoliación aun no son tan claros, ya que aquellos individuos que fueron sometidos a una mayor intensidad de ramoneo y cosecha de hojas siguen presentando valores más altos en sus atributos en comparación con individuos que no fueron ramoneados o cosechados.

Por otra parte, la intensidad de respuesta en los individuos de *Brahea aculeata* difirió entre las categorías de tamaño, estas respuestas podrían ser debidas a dos factores: i) a la diferencia de recursos almacenados en los tejidos de estas plantas tales como carbohidratos no estructurales y nutrientes (Boege 2005, Gaoue et al. 2011) y ii) a que las distintas categorías fueron sometidas a diferentes presiones (ramoneo y/o cosecha). Por ejemplo, en plántulas y adultos II se observó un efecto menor que en juveniles y adultos I. Esto probablemente se debe a que estas dos categorías son únicamente afectadas por el ramoneo o la cosecha (plántulas-ramoneo y adultos II-cosecha), mientras que juveniles y adultos I son afectados por ambos factores, y por lo tanto llegan a tener una mayor pérdida de área foliar.

General se podría decir que bajo esta intensidad de manejo y después de tres años de defoliación la especie *Brahea aculeata* continua siendo resiliente al ramoneo y cosecha de hojas, lo anterior debido a que individuos defoliados continúan presentando valores más altos que aquellos que no están siendo defoliados. En términos de manejo un aumento en la producción de hojas se vería reflejado en mayores ganancias económicas para las personas que depende de la cosecha de hojas. Sin embargo, de continuar con la misma intensidad de manejo y tomando en cuenta la reducción en varios de sus atributos para el tercer año, es muy probable que para un cuarto año de defoliación los efectos negativos sean más evidentes. Por lo tanto, aunque al inicio de defoliación habría un aumento en la disponibilidad de recursos y por lo tanto en las ganancias económicas de los cosechadores, esta sería a corto plazo. Lo anterior debido a la disminución observada durante último año y de acuerdo con otros estudios que mencionan que a defoliaciones constante e intensa la producción de hojas disminuye de manera importante. Esto hace de gran importancia la implementación de estrategias de manejo que les permita a los individuos y la población recuperarse del daño ocasionado por la defoliación y de esta forma garantizar una mayor disponibilidad de hojas cosechables para aquellas personas que depende económicamente

del recurso. Como se ha demostrado en otros trabajos el establecimiento de límites de cosecha y aumentar los periodos de descanso entre los eventos de defoliación pueden ser buenas alternativas que ayudan a un manejo sustentable de las especies (Hernández-Barrios et al. 2012, López-Toledo et al. 2012).

5.2 Atributos de área foliar: enfoque estático

En el estudio estático, el ramoneo y la cosecha de hojas no tuvieron efectos sobre la mayoría de los atributos de área foliar analizados o estos fueron negativos. En especial, el área foliar específica en individuos >10 cm, así como el área foliar y la biomasa del peciolo en adultos >250 cm, mostraron una reducción. Esta respuesta podría ser debida al efecto acumulado de la defoliación de manera similar a lo encontrado en el estudio dinámico, mencionado anteriormente. Muchas especies presentan mecanismos de compensación ante la defoliación, sin embargo, las reservas almacenadas pueden llegar a agotarse, especialmente si la pérdida de área foliar es frecuente e intensa (Staffan-Karlson & Méndez 2005). Es decir, después de cierto umbral, las plantas no compensan el daño y sufren efectos negativos en muchos de sus atributos (Hernández-Barrios et al. 2012, López-Toledo et al. 2012). La reducción en el área foliar, especialmente en individuos sometidos a un intenso ramoneo y cosecha de hojas podría estar reflejando un agotamiento de las reservas acumuladas por los individuos.

Por otro lado, el grosor de las hojas juega un papel fundamental en el funcionamiento de las hojas y de la planta en general ya que se relaciona con estrategias de uso y adquisición de recursos (Vile et al. 2005). La cantidad de luz absorbida por una hoja y la difusión del CO₂ a través de sus tejidos depende en buena parte del grosor de la hoja (Poorter et al. 2008). Hojas más delgadas mejoran la intercepción de luz y aumenta el área foliar específica (AFE), mientras que hojas más gruesas reducen su tamaño y el AFE (Poorter 1999, Poorter & Bongers 2006). Mediante el AFE podemos conocer el área de intercepción de luz por unidad de masa, así como la cantidad de tejido fotosintético de la hojas, que a su vez refleja su grosor (Poorter et al. 2008, Tauro 2013). De esta manera, hojas con altos valores de AFE son hojas más delgadas, mientras que hojas con bajos valores de AFE son hojas más gruesas (Poorter et al. 2008). Un aumento en el grosor y por consiguiente una disminución en el AFE se relaciona con un incremento en la longevidad

de las hojas y con una reducción en las tasas fotosintéticas y de crecimiento ya que son hojas más caras de construir (Westoby et al. 2002, Gaoue et al. 2011).

En el caso de *Brahea aculeata* se detectó una reducción del AFE, lo que se podría interpretar como un aumento en el grosor de las hojas y por lo tanto en una disminución en la capacidad fotosintética de los individuos como se ha mencionado en diferentes estudios (Westoby et al. 2002, Vile et al 2005, Gaoue et al. 2011). Además, de que este tipo de hojas tienen un uso conservador de los recursos, disminuyendo la respiración y tasa de conducción y al mismo tiempo al ser hojas más duras son menos apetecibles para los herbívoros (Poorter & Bongers 2006). Sin embargo, en cuanto al manejo los valores bajos de AFE podría favorecer la calidad de las hojas para construcción de techos de casa, uso principal que se le da a la hoja dentro del área de estudio. Lo anterior si considerando que a bajos valores de AFE, las hojas se vuelven más longevas y gruesas. Pulido y Caballero 2006 reportan que en el caso de *Brahea dulcis* las personas prefieren usar hojas más longevas y grandes, ya que ese tipo de hoja les permite la construcción de techos más grueso y duraderos.

Por otra parte, la reducción en la capacidad fotosintética se ve reflejada sobre la construcción de carbohidratos que a su vez se refleja sobre el crecimiento expresado en sus diferentes componentes (Gaoue et al. 2011). Al parecer, esto y lo antes mencionado fue el comportamiento observado en *Brahea aculeata*, ya que al mismo tiempo que se detectó un aumento en el grosor de la hoja, también se detectó una reducción durante el último año de muestreo en la producción y el tamaño de las hojas. Por lo tanto, estos resultados pueden estar reflejando los efectos acumulados de la pérdida de área foliar sobre *B. aculeata* y evidencian la pérdida de carbohidratos de reservas que impiden el crecimiento compensatorio (Anten & Ackerly 2001). Sin embargo, para comprender mejor los mecanismos de compensación se requiere estudios enfocados a identificar las limitantes ambientales, fisiológicas, genéticas y ontogenéticas que las plantas pueden estar enfrentando para mantener un buen desempeño a través del crecimiento y la reproducción después de haber estado sometidas a pérdidas de área foliar.

Finalmente, se observó un aumento en la mayoría de los atributos analizados en las plantas defoliadas al inició del presente estudio, lo que nos indicaría una respuesta sobrecompensatoria por parte de los individuos, sin embargo, después de tres años se observó una reducción. A pesar de esta reducción, las plantas sometidas a una intensa defoliación

aún presentaron valores por arriba a los observados en plantas no defoliadas por lo que se podría decir que el manejo tradicional, que actualmente se lleva a cabo sobre las poblaciones de *Brahea aculeata* no afecta fuertemente los atributos analizados. Por lo tanto se podría considerar como un manejo no agresivo y que quizá se pueda llevar a cabo de manera sustentable. Sin embargo, es importante mencionar que los análisis de los atributos de área foliar llevados a cabo durante el último año de muestreo mostraron cierta disminución. Tomando en cuenta esto es muy probablemente que si se hubiera llevado a cabo un año más de defoliación la reducción observada en los individuos que fueron sometidos a un intenso ramoneo y cosecha de hojas hubiera sido mucho más intensa. Además, es importante mencionar que este manejo se ha venido realizando en el área durante los últimos 50 años y en aunque la frecuencia e intensidad del ramoneo y de la cosecha ha sido similar al utilizado en este trabajo también es posible encontrar sitios que han sufrido una mayor presión por ambos factores. Por lo tanto, es probable que las respuestas observadas en los individuos de *B. aculeata* sean consecuencias del manejo histórico que se ha venido realizando en el área.

6. Conclusiones

Los individuos de *Brahea aculeata* que fueron sometidos a diferentes intensidades de ramoneo y cosecha de hojas presentaron una respuesta que puede indicar una sobrecompensación en la mayoría de sus atributos morfo-funcionales. Esto fue mucho más evidente para aquellos individuos que fueron mayormente defoliados.

El efecto del ramoneo y la cosecha de hojas fueron diferentes según la categoría de tamaño de los individuos, siendo mucho más intenso en aquellos individuos donde las plantas pierden hojas por ambas presiones/factores. Por ejemplo, las plántulas fueron poco afectadas por la pérdida de área foliar provocada por el ramoneo, mientras que juveniles y adultos I fueron las categorías más afectadas.

En cuanto a los atributos relacionados con el área foliar, el efecto del ramoneo y la cosecha de hojas fue poco evidente. Sin embargo, se observó una reducción del área foliar específica lo que nos podría estar indicando una reducción en la capacidad fotosintética de los individuos. El efecto del ramoneo y la cosecha de hojas fue mucho más evidente en individuos mayores a 250 cm, los cuales presentaron un efecto negativo para la mayoría de los atributos.

Finalmente, al término de tres años consecutivos de que los individuos de *Brahea aculeata* estuvieron sometidos a diferentes intensidades de ramoneo y cosecha de hojas con una frecuencia de una vez al año, estos presentaron una ligera reducción en la producción y tamaño de las hojas, así como en su área foliar específica. Esto nos podría estar indicando un agotamiento de las reservas asignadas a la producción de hojas.

Como se demuestra en este estudio, el ramoneo y la cosecha de hojas que se practica de manera tradicional en la Sierra de Álamos, Sonora sobre *Brahea aculeata* no afectó de manera importante los atributos morfo-funcionales evaluados. Sin embargo, no se sabe cuáles son los efectos de la pérdida de área foliar sobre los patrones demográficos y la dinámica poblacional de la especie. Este tipo y otro tipo de información es necesario para contribuir a la conservación y el manejo sustentable de la especie en la región.

7. Literatura citada

- Alados, C.L., F.G. Barroso & L. Garcia 1997. Effects of early season defoliation on above-ground growth of *Anthyllis cytisoides*, a Mediterranean browse species. *Journal of Arid Environments* 37(2): 269–283.
- Anten, N.P.R. & D.D. Ackerly. 2001. A new method of growth analysis for plants that experience periodic losses of leaf mass. *Functional Ecology* 15(6):804-811.
- Anten, N.P.R., M. Martínez-Ramos, & D.D. Ackerly. 2003. Defoliation and growth in an understory palm: quantifying the contributions of compensatory responses. *Ecology*, 84(11): 2905–2918.
- Asner, G.P., J.M. Scurlock & J.A. Hicke. 2003. Global synthesis of leaf area index observations: implications for ecological and remote sensing studies. *Global Ecology and Biogeography* 12(3): 191–205.
- Baraza, E. & A. Valiente-Banuet. 2012. Efecto de la exclusión de ganado en dos especies palatables del matorral xerófilo del Valle de Tehuacán, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 83(4): 1145-1151.
- 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.
- Bazzaz, F.A., D.D. Ackerly & E.G. Reekie. 2000. Reproductive allocation in plants. In M. Fenner (ed.) *Seeds: The ecology of regeneration in plant communities*, 2nd edition. CAB International, pp 1-29.
- Bazzaz, F.A., N.R. Chiariello, P.D. Coley & L.F. Pitelka. 1987. Allocating resources to reproduction and defense. *BioScience*, 37(1) 58-67.
- Boege, K. & R. Dirzo. 2004. Intraspecific variation in growth, defense and herbivory in *Dialium guianense* (Caesalpinaceae) mediated by edaphic heterogeneity. *Plant Ecology* 175(1): 59–69.
- Boege, K. 2005. Influence of plant ontogeny on compensation to leaf damage. *American Journal of Botany* 92(10): 1632–1640.
- Chapin III, F.S., A.J. Bloom, C.B. Field & R.H. Waring. 1987. Plant responses to multiple environmental factors. *BioScience*, 37(1):49-57.

- Coronel, M. & M. T. Pulido ¿Es posible conservar y usar a la palma *Brahea dulcis* (Kunth) Mart. en el Estado de Hidalgo, México? En S. Lagos, O.L Sanabria, P. Chacón & R. García, Edts. Manual de herramientas etnobotánicas relativas a la conservación y el uso sostenible de los recursos vegetales. 1ª ed. Publisher: RLB, pp 103-110.
- Craine, J. M. 2005. Reconciling plant strategy theories of Grime and Tilman. *Journal of Ecology*, 93(6): 1041–1052.
- Crawley, M.J. 2012. *The R Book*. 2nd Edition. Wiley United Kingdom 1076 p.
- de Las Rivas & J. 2000. La Luz y el aparato fotosintético. En: Azcón-Bieto, J. & M. Talón Edts. *Fundamentos de fisiología vegetal*. 2ª ed. McGraw-Hill Interamericana and Edicions Universitat de Barcelona. España, pp. 131-154.
- Endress, B.A., D.L. Gorchoff & E.J. Berry. 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(1-3): 181-191.
- Faraway J. J. 2005. *Extending the linear model with R: Generalized linear, mixed effects and nonparametric regression models* (1st). Chapman & Hall, Boca Raton, Florida. pp 1-324.
- Felger, R.S. & E. Joyal. 1999. The palms (Arecaceae) of Sonora, Mexico. *Aliso*, 18(1): 1-18.
- Flores-Vindas, E. 1999. *La planta: estructura y función*. 1ª ed. Libro Universitario Regional LUR. Costa Rica, pp 481-525.
- Galecki, A. & T. Burzykowski, 2013. *Linear mixed-effects models using R: A step-by-step approach*. Springer Science:Business media New York. pp 1-542
- Gaoue, O. G., L. Sack & T. Ticktin. 2011. Human impacts on leaf economics in heterogeneous landscapes: the effect of harvesting non-timber forest products from African mahogany across habitats and climates. *Journal of Applied Ecology*, 48(4):844–852.
- Hernández-Barrios, J.C., N.P.R. Anten, D.D. Ackerly & M. Martínez-Ramos. 2012. Defoliation and gender effects on fitness components in three congeneric and sympatric understorey palms. *Journal of Ecology*, 100(6):1544–1556.
- Joyal, E., 1996. The use of *Sabal uresana* (Arecaceae) and other palms in Sonora, Mexico. *Economic Botany* 50: 429–445.

- Kozłowski, J. 1992. Optimal allocation of resources to growth and reproduction: implications for age and size at maturity. *Tree* 7(1): 15-19.
- López-Toledo, L., N.P.R. Anten, B.A. Endress, D.D. Ackerly & M. Martínez-Ramos. 2012. Resilience to chronic defoliation in a dioecious understory tropical rain forest palm. *Ecology* 100(5): 1245–1256.
- Martínez-Ballesté, A., C. Martorell & J. Caballero. 2008. The effect of Maya traditional harvesting on the leaf production, and demographic parameters of *Sabal* palm in the Yucatán Peninsula, Mexico. *Forest Ecology and Management*. 256(6): 1320–1324.
- Martínez-Ramos, M. 2008. Grupos funcionales, en *Capital natural de México*, vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad. Conabio, México, pp. 365-412.
- Martínez-Ramos, M., N.P.R. Anten & D.D. Ackerly. 2009. Defoliation and ENSO effects on vital rates of an understory tropical rain forest palm. *Journal of Ecology* 97(5):1050-1061.
- Martín-López, B., J.A. González, S. Díaz, I. Castro & M. García-Llorente. 2007. Biodiversidad y bienestar humano: el papel de la diversidad funcional. *Ecosistemas* 16 (3): 69-80.
- Matyssek, R., H. Schnyder, J.C. Munch, W. Oßwald, H. Pretzsch, & D. Treutter. 2005. Plant resource allocation in plants –The balance between resource sequestration and retention. *Plant Biology*, 7(6): 557–559.
- Matyssek, R., J. Koricheva, H. Schnyder, D. Ernst, J. C. Munch, W. Oßwald & H. Pretzsch. 2012. The balance between resource sequestration and retention: a challenge in plant science. *Growth and defense in plants*, *Ecological Studies* 220: 3-24.
- Mothershead, K. & R. J. Marquis. 2000. Fitness impacts of herbivory through indirect effects on plant-pollinator interactions in *Oenothera macrocarpa*. *Ecology* 81(1):30-40.
- Oyama, K. & A. Mendoza. 1990. Effects of defoliation on growth, reproduction, and survival of a Neotropical dioecious palm, *Chamaedorea tepejilote*. *Biotropica* 22(2):119-123.
- Paige, K.N. & T.G. Whitham 1987. Overcompensation in response to mammalian herbivory: the advantage of being eaten. *American Naturalist* 129(3):407-416.
- Pinheiro, J.C. & D.M. Bates. *Mixed-effects models in S and S-Plus*. Springer-Verlag New York. 523 p.

- 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(1): 30–50.
- Poorter, L & F. Bongers. 2006. Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. *Ecology*, 87(7): 1733-1743.
- Poorter, L. 1999. Growth responses of 15 rain-forest tree species to a light gradient: the relative importance of morphological and physiological traits. *Functional Ecology*, 12(3): 396-304.
- Poorter, L., S.J. Wright, H. Paz, D.D. Ackerly, R. Condit, G. Ibarra-Manríquez, K.E. Harms, J.C. Licona, M. Martínez-Ramos, S.J. Mazer, H.C. Muller-Landau, M. Peña-Claros, C.O. Webb, & I.J. Wright. 2008. Are functional traits good predictors of demographic rates? Evidence from five neotropical forests. *Ecology*, 89(7): 1908–1920.
- Pulido, M.T & J. Caballero. 2006. The impact of shifting agriculture on the availability of non-timber forest products: the example of *Sabal yapa* in the Maya lowlands of Mexico. *Forest Ecology and Management* 222(1-3): 399–409.
- Staffan Karlsson, P. & M. Méndez. 2005. The resource economy of plant reproduction. In: Reekie, E. & F.A. Bazzaz Edts. *Reproductive allocation in plants*. 1^a ed. Elsevier academic press. Oxford, UK, pp 1-49.
- Svenning J.C. & M.J. Macia. 2002. Harvesting of *Geonoma macrostachys* Mart. Leaves for thatch: an exploration of sustainability. *Forest Ecology and Management* 167(1-3):251-262.
- Tauro A.V. 2013. Sucesión y dimensiones ecológicas en bosques tropicales secundarios. Tesis de maestría. Maestría en Ciencias Biológicas (Biología Ambiental). Universidad Nacional Autónoma de México.
- Trlica, M.J. & L.R. Rittenhouse. 1993. Grazing and plant performance. *Ecological Applications* 3(1): 21-23.
- Vile, D., E. Garnier¹, B. Shipley, G. Laurent, M.L. Navas, C. Roumet, S. Lavorel, S. Díaz, J.G. Hodgson, F. Lloret, G.F. Midgley, H. Poorter, M.C. Rutherford, P.J. Wilson & I.J. Wright. 2005. Specific leaf area and dry matter content estimate thickness in laminar leaves. *Annals of Botany* 96(6): 1129–1136.

- Violle, C., M.L. Navas, D. Vile, E. Kazakou, C. Fortunel, I. Hummel & E. Garnier. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116(5): 882-892.
- Walker, B., A. Kinzig & J. Langridge. 1999. Plant attributes diversity, resilience, and ecosystem function: the nature and significance of dominant and minor species. *Ecosystems* 2(2): 95–113.
- Westoby, M., D.S. Falster, A.T. Moles, P.A. Vesk, & I.J. Wright. 2002. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 33:125–59.
- Wright, I.J., P.B. Reich, M. Westoby, D.D. Ackerly, Z. Baruch, F. Bongers, J. Cavender-Bares, T. Chapin, J.H.C. Cornelissen, M. Diemer, J. Flexas, E. Garnier, P.K. Groom, J. Gulias, K. Hikosaka, B.B. Lamont, T. Lee, W. Lee, C. Lusk, J.J. Midgley, M.L. Navas, Ü. Niinemets, J. Oleksyn, N. Osada, H. Poorter, P. Poot, Lynda Prior, V.I. Pyankov, C. Roumet, S.C. Thomas, M.G. Tjoelker, E.J. Veneklaas & Rafael Villar. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428: 821-827.

CAPÍTULO II: Efectos del ramoneo y la cosecha de hojas sobre los patrones demográficos de *Brahea aculeata* en un bosque seco del noroeste de México



RESUMEN

El estudio de los patrones demográficos y su respuesta ante diferentes perturbaciones es un tema de gran importancia especialmente para especies que representan productos forestales no maderables (PFNM's). Actividades como el ramoneo y la cosecha de hojas son muy comunes en muchas especies de plantas que representan PFNM's. Estos dos factores provocan la pérdida de área foliar en los individuos lo que a su vez puede modificar los patrones demográficos de las especies. El objetivo de este capítulo fue evaluar el efecto del ramoneo y la cosecha de hojas sobre los patrones demográficos de *Brahea aculeata*. Para ello se establecieron dos parcelas permanentes en 2011 donde se mapearon e etiquetaron todos los individuos de la especie y se realizaron censos anuales hasta 2014. En cada censo se obtuvo información acerca de la supervivencia, del largo del tallo, número de frutos y la probabilidad de reproducción. Estas variables de respuesta se analizaron mediante el uso de modelos lineales generalizados mixtos (GLMER) y modelos lineales mixtos (LMM). En general se observó poco efecto del ramoneo y la cosecha de hojas sobre los patrones demográficos de *B. aculeata*. Durante los tres periodos de estudio la mortalidad fue baja ($8\% \pm 0.004$) y no fue afectada por ningún de los dos factores de variación analizados, mientras que el crecimiento fue afectado tanto por el ramoneo como la cosecha de hojas. A mayor intensidad de ramoneo mayor crecimiento del tallo, mientras que cuando aumenta la intensidad de cosecha de hojas el crecimiento disminuye. Finalmente la reproducción de *B. aculeata* fue afectada de manera positiva por la cosecha de hojas y para el tercer periodo, la probabilidad de reproducción inicia a tamaños más pequeños con respecto al primer periodo. Con base en los resultados y debido a que el diseño utilizado en este experimento simuló el manejo más común en el área de estudio se podría decir que los individuos tienen la capacidad fisiológica de recuperarse del ramoneo y de la cosecha de hojas anual y por lo tanto dicho manejo se podría seguir llevando a cabo de una manera sustentable.

Palabras claves: Demografía, factores de disturbio, PFNM.

Abstract

The study of demographic patterns and responses to different disturbances is a very important topic, especially for species that represent non-timber forest products (NTFP). Activities such as grazing and leaf-harvesting are very common in some NTFP. These factors cause leaf area loss for individuals, which may affect the demographic patterns in the species. The goal of this chapter was to simulate the traditional management of *B. aculeata* in the region of Alamos, Sonora and evaluate the effect the grazing and harvesting on the demographic patterns of the species. In 2011, two plots were established and all individuals of the species were tagged, and followed through 2014. In each census stem length, fruits number, reproduction probability and survival were registered. To evaluate the effects of grazing and leaf harvesting and their interaction on the demographic patterns linear mixed models (LMM) or generalized linear mixed models (GLMM) were used. Overall, a light effect of grazing and harvesting on was observed. During the three years of sampling, mortality was low (8 ± 0.004) and grazing and leaf-harvesting did not have any effect, while growth was affected by the two factors. At higher intensity of grazing growth of individuals increases, while high levels of harvesting reduced growth of individuals. Finally, leaf-harvesting had a positive effect on reproduction of *B. aculeata*. Based on the model, for second and for the third year the probability of reproduction was at smaller sizes in compared to the first period. The results of this study may suggest that the traditional management in the study area have only minor effects on *B. aculeata* populations and it may be sustainable. However, studies on population dynamics are required to properly respond this issue.

Key-words: Demography, disturbance factors, NTFP.

1. Introducción

Las palmas son un importante producto forestal no maderable (PFNM), debido a que en muchas regiones son utilizadas por el hombre con diferentes fines (construcción, alimento, medicinas, etc; Felger & Joyal 1999, Ticktin 2004). Actividades tales como la cosecha de hojas son muy comunes en sitios tropicales y en muchas especies de palmas ya que sus hojas son utilizadas para la construcción de artesanías o de techos para casas (Joyal 1996, Coronel-Ortega & Pulido 2010). De la misma manera, algunas especies de palmas pueden ser afectadas por la pérdida de área foliar provocada por herbívoros, al formar parte de su alimentación (Hawkes & Sullivan 2001, Endress et al. 2004, Maron & Crone 2006, Mandle & Ticktin 2012).

En general, la cosecha de hojas no provoca la muerte instantánea de los individuos y por esto se ha considerado como una oportunidad de un uso sustentable para muchas especies de palmas (Zuidema 2000, Endress et al. 2004, Gaoue & Ticktin 2008). Por esta razón, se considera que la extracción de algunas de sus estructuras es poco dañina y por lo tanto podría favorecer a la conservación de las especies y el uso sustentable de recursos (Zuidema 2000, Ticktin 2004, Gaoue & Ticktin 2008). Sin embargo, en los últimos años la extracción de varios PFNM ha aumentado considerablemente de tal manera que el impacto ocasionado por dicha actividad sobre la estabilidad y el futuro de las poblaciones es mayor (Wilsey & Radachowsky 2007, Gaoue & Ticktin 2008). Aunado a esta actividad, de manera natural las especies no solo están expuestas a la cosecha de hojas si no que hay otros factores tales como la herbivoría que causan la pérdida de área foliar en los individuos. Especialmente en algunas regiones, la herbivoría provocada por animales de uso doméstico tales como el ganado vacuno, equino o caprino pueden tener efectos muy importantes sobre las poblaciones (Maron & Crone 2006). Por lo tanto, entender el efecto que ocasionan estas y otras actividades sobre las poblaciones es fundamental para generar estrategias de conservación y aprovechamiento de los recursos.

La demografía ha sido un importante componente en trabajos sobre la ecología de plantas debido a que uno de sus objetivos implica el análisis de las diferentes etapas del ciclo de vida de una población (Solbring 1980, White 1980). Estos análisis permiten conocer los patrones demográficos, tales como crecimiento, reproducción y mortalidad, así como su variación (Martínez-Ramos y Álvarez-Buylla 1995, Begon et al. 1996, Saether &

Bakke 2000). El conocimiento de la variación en los patrones demográficos es una herramienta básica e importante para el entendimiento de los factores que contribuyen a determinar los cambios numéricos de las distintas fases del ciclo de vida de los organismos, así como las posibles causas que determinan el tamaño de las poblaciones (White 1985, Martínez-Ramos y Álvarez-Buylla 1995, Saether & Bakke 2000). Dado que las poblaciones poseen componentes demográficos que son importantes para su dinámica, una vez detectando estos componentes y los factores que los afectan, se puede contribuir a la generación de estrategias de manejo de los recursos de una manera más adecuada (Martínez-Ramos y Álvarez-Buylla 1995, Ticktin 2004).

Hasta el momento, la mayoría de los estudios que se han realizado sobre PFM han sido para determinar el efecto que ocasiona la cosecha de hojas sobre individuos y sobre las respuestas demográficas de las poblaciones (Olmsted & Alvarez-Buylla 1995, Svenning & Macía 2002, Endress et al. 2006, Zuidema et al. 2007). Sin embargo, en la actualidad son pocos los estudios que han analizado el efecto de manera conjunta de más de un factor que provocan la pérdida de área foliar en los individuos (Endress et al. 2004, Gaoue & Ticktin 2010, Mandle & Ticktin 2012). Este tipo de estudios son de gran importancia ya que las especies de manera natural están expuestas a más de un factor que provoca diferentes respuestas en sus patrones demográficos. Por ejemplo, en un estudio realizado por Mandle & Ticktin (2012) se determinó el efecto de la interacción entre el fuego, el pastoreo, la cosecha de hojas y las condiciones abióticas sobre las respuestas demográficas de la palma *Phoenix loureiri*. En dicho estudio se encontró que las tasas demográficas son impulsadas por los efectos interactivos entre las diferentes formas de perturbación y por los factores abióticos. Por lo tanto, estos autores mencionan que la comprensión de los efectos y las interacciones entre varios factores son claves en los intentos de mitigar los efectos que ocasionan las diferentes actividades sobre los individuos.

Brahea aculeata es una especie de palma endémica del noroeste de México, principalmente distribuida en las bosques secos de Chihuahua, Durango, Sinaloa y Sonora (Felger & Joyal 1999). En estas regiones, los individuos de *Brahea aculeata* están expuestas a la actividad del ramoneo por el ganado vacuno así como a la cosecha de hojas de manera muy frecuente (López-Toledo et al. 2011). Estas dos actividades provocan la pérdida de área foliar en los individuos lo que a su vez puede estar modificando las respuestas demográficas de la palma. Por lo tanto, es de gran importancia conocer el efecto

que ocasiona el ramoneo, la cosecha de hojas y la interacción de estos factores sobre los patrones demográficos de *B. aculeata* con la finalidad de contribuir con información básica y de gran importancia para la generación de nuevas estrategias de conservación y aprovechamiento de la palma. Como se describió en el capítulo I, la pérdida de área foliar provocada por el ramoneo y la cosecha de hojas tuvo consecuencias sobre algunos de los atributos funcionales de las hojas. Por lo tanto, dado que los atributos funcionales son importantes y se reflejan sobre los patrones demográficos se espera que la pérdida de área foliar también tendrá un efecto sobre los patrones demográficos (Poorter et al. 2008). Específicamente, se espera que a altas intensidades tanto de ramoneo como de cosecha los efectos sobre el crecimiento, supervivencia y la reproducción serán más fuertes que a menores intensidades de pérdida de área foliar por estos dos factores. Además, se espera que los efectos sean más fuertes en individuos con ambos factores y especialmente se espera que después de varios eventos de defoliación los efectos sean mucho más evidentes.

2. Objetivos

Objetivo general:

Conocer el efecto que ocasiona el ramoneo y la cosecha de hojas sobre los patrones demográficos de la palma *Brahea aculeata*. Lo anterior con la finalidad de contribuir con información básica y útil para la generación de futuros estudios sobre la dinámica poblacional de la especie y contribuir en la conservación y aprovechamiento de la misma.

Objetivo específico:

Se evaluó el efecto del ramoneo y la cosecha de hojas sobre la supervivencia, el crecimiento y la reproducción en poblaciones de *Brahea aculeata* después de tres años consecutivos de defoliación.

3. Materiales y Métodos

3.1 Especie de estudio

Brahea aculeata es una palma endémica de México, específicamente de los estados de Sonora, Sinaloa, Chihuahua y Durango. *B. aculeata* se caracteriza por presentar una altura máxima de 10 m. Los individuos llegan a presentar entre 10 a 35 hojas de entre 95-180 cm de largo que son aprovechadas para la construcción de techos de casas y para artesanías (Felger & Joyal 1999). Para una descripción más completa de la especie ver la sección de Métodos Generales.

En el noroeste de México, los individuos de *Brahea aculeata* están expuestos al ramoneo provocado por el ganado vacuno y a la cosecha de hojas. Dentro del Área de Protección de Flora y Fauna Sierra de Álamos-Río Cuchujaqui se han registrado dos tipos de cortes de hojas: i) uno es realizado por pobladores del interior de la reserva, quienes generalmente cosechan todas las hojas de buena calidad excepto las últimas dos hojas más nuevas, ii) el otro es realizado por pobladores que viven fuera de la reserva, quienes generalmente cosechan todas las hojas independientemente de su calidad e incluso en ocasiones al momento de realizar el corte pueden llegar a dañar los meristemas apicales o cortar las inflorescencias que presentan los individuos (López-Toledo et al. 2011).

3.2 Diseño experimental

Para conocer el efecto del ramoneo y la cosecha de hojas sobre los patrones demográficos de *Brahea aculeata* se estableció una parcela permanente en 2011 en la que se mapearon y etiquetaron todos los individuos de la especie. Para mayores detalles ver la sección de Métodos Generales.

La información de los patrones demográficos fue obtenida con base en censos anuales. Para cada censo se obtuvo información de: i) longitud del tallo, medido desde la base del tallo hasta la base de la hoja más nueva, ii) número de frutos, iii) probabilidad de reproducción, obtenida cuando el individuo presentó por lo menos una infrutescencia/frutos y iv) la supervivencia.

3.3 Análisis estadísticos

Para los análisis estadísticos sobre los patrones demográficos se exploró la variación en i) Tiempo (T: con tres niveles: 2011-2012, 2012-2013 y 2013-2014), ii) Ramoneo (R: expresada como la proporción de hojas ramoneadas del total de hojas, iii) Cosecha (C: expresada como proporción de hojas cosechadas del total de hojas disponibles) y iv) longitud del tallo (LT: el cual fue usado como una co-variable) sobre cuatro variables de respuesta: mortalidad (M), crecimiento del tallo (CT), probabilidad de reproducción (PR) y número de frutos (NF). Para los análisis de los parámetros reproductivos se consideraron individuos reproductivos (que potencialmente hayan tenido por los menos un evento reproductivo). Para el caso del número de frutos se consideraron únicamente dos periodos de muestreo (2012-2013 y 2013-2014).

Los análisis estadísticos se llevaron a cabo utilizando modelos lineales generalizados mixtos (GLMER) y modelos lineales mixtos (LMM) que son más adecuados en los diseños con factores aleatorios (Pinheiro & Bates 2000). En los análisis el largo del tallo (LT), el tiempo (T), la proporción de ramoneo (R), la proporción de cosecha (C) y las interacciones entre estas cuatro variables se consideraron como factores fijos. Como factores aleatorios se consideró el anidamiento ramoneo/cosecha y las medidas repetidas de los individuos. Para variables de conteo (número de frutos) y binomiales (mortalidad y probabilidad de reproducción) se utilizaron GLMER, mientras que variables continuas como crecimiento del tallo se utilizaron LMM. Para los GLMER se indicó el error de distribución, que para el caso de número de frutos se utilizó un error Poisson, mientras que para mortalidad y probabilidad de reproducción se utilizó un error binomial. Estos análisis se llevaron a cabo mediante el uso de la función “*glmer*” en el paquete *lme4 versión 1.0-4* (Pinheiro & Bates 2000) del programa R. Para el caso de modelo finales con residuales sin distribución normal se realizó un segundo análisis utilizando la función “*gls*” modelos de mínimos cuadrados generalizados (GLS), los cuales permiten analizar datos heterogéneos. Esta función está disponible en el paquete *nlme versión 3.1-117* (Pinheiro & Bates 2010). En el caso de modelos sobredispersos se realizó un segundo análisis utilizando modelos lineales generalizados mixtos mediante la función “*glmmadmb*” en el paquete *glmmADMB versión 0.8.0* que permite un mayor número de ceros y por lo tanto sobredispersión (Fournier et al. 2012).

La modelación inició en todos los casos construyendo modelos saturados que contienen todos los términos e interacciones de los factores fijos. Posteriormente los modelos fueron simplificados mediante la remoción secuencial de los términos fijos (factores/interacciones) no significativos y detectando cambios en la devianza residual en cada paso (Crawley et al 2012, Pinheiro & Bates 2001). Finalmente, para probar el efecto de la remoción de factores/interacciones así como para evaluar la significancia de los términos en el modelo se utilizó la función *anova (modelo1, modelo2)*, que realiza una prueba de máxima verosimilitud (*máximum likelihood ratio test*) en la que se compara el ajuste de un *modelo1* que contiene el término de interés, respecto a un *modelo2* sin dicho término, medido como la devianza, es decir -2 veces la proporción del logaritmo de la verosimilitud. Esta prueba implica por tanto una medida relativa de la bondad de ajuste perdida o ganada en el modelo al incluir el término (Pinheiro & Bates 2000, Faraway 2005, Crawley 2012, Galecki & Burzykowski 2013). Todos los análisis se llevaron a cabo en el programa R ver. 3.1.1 (R Development Core Team 2014).

4. Resultados

En términos generales, los resultados del presente estudio indican un efecto mínimo del ramoneo y la cosecha de hojas sobre los patrones demográficos de *Brahea aculeata*. La mayoría de las variables analizadas presentaron un aumento tanto por el ramoneo como de la cosecha de hojas. El factor que presentó un mayor impacto sobre los patrones demográficos de *B. aculeata* fue la cosecha de hojas, ya que se encontraron efectos sobre tres de las cuatro variables analizadas. Por el contrario, el ramoneo únicamente afectó el crecimiento del tallo. El efecto difirió según el tamaño de los individuos y a través del tiempo: individuos grandes (>100 cm) presentaron un menor crecimiento del tallo que individuos pequeños (<100 cm), mientras que la probabilidad de reproducción y producción de frutos aumentó con el tamaño de los individuos. Respecto a los años y para la mayoría de las variables analizadas se observó un efecto positivo, encontrándose los valores más altos para el último año de muestreo (2013-2014).

4.1 Mortalidad

En general la mortalidad de los individuos de *Brahea aculeata* fue baja (13 %) durante los tres años de estudio y no se detectaron efectos importantes (Fig. 11, Cuadro 3). Es decir, la mortalidad varía independientemente de la proporción de cosecha, ramoneo y el tamaño de los individuos. Sin embargo, se detectaron diferencias entre años ($\chi^2=23.7$) con una mayor mortalidad durante el primer periodo de muestreo (2011-2012) con un 13% (± 0.01) de mortalidad en total para todos los individuos. En el segundo y tercer periodo la mortalidad disminuyó y fue similar entre estos periodos (Fig. 11).

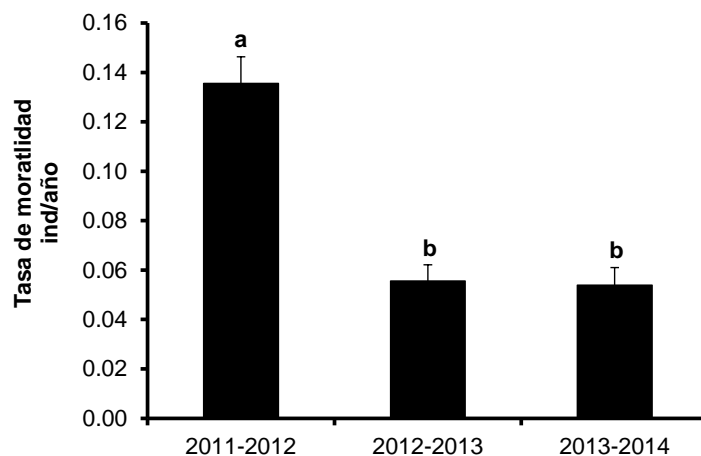


Figura 11.- Tasa de mortalidad de individuos de *Brahea aculeata* sometidos a distintas intensidades de ramoneo y cosecha de hojas en la selva baja caducifolia de Álamos, Sonora. Letras diferentes indican diferencias significativas con una $P < 0.05$.

4.2 Crecimiento

El crecimiento del tallo de los individuos de *Brahea aculeata* varió desde 0 hasta 28 cm año⁻¹. Se detectó un efecto significativo de la longitud del tallo sobre el crecimiento. Especialmente, esto se hace evidente en individuos pequeños (<100 cm de largo) que tuvieron un mayor crecimiento (Cuadro 3, Fig. 12a). Esta respuesta varió entre los tres periodos con un crecimiento ligeramente mayor para el segundo periodo, seguido por el primero y finalmente el tercero (Fig. 12a). De manera independiente el ramoneo presentó un efecto sobre el crecimiento, mientras que la cosecha de hojas no, sin embargo, ambos factores tuvieron efectos sobre el crecimiento en sus interacciones con el tiempo (Cuadro 3). El modelo estadístico indica que el ramoneo tuvo en general un efecto ligeramente positivo para el primer (pendiente= 0.023) y tercer periodo (pendiente= 0.055). Sin embargo, para el segundo periodo el modelo predijo un efecto negativo (pendiente= -0.042; Fig. 12b). Por el contrario, la cosecha tuvo un efecto negativo en los tres años, siendo de mayor impacto durante el primer periodo (pendiente= -0.07; Fig. 12c).

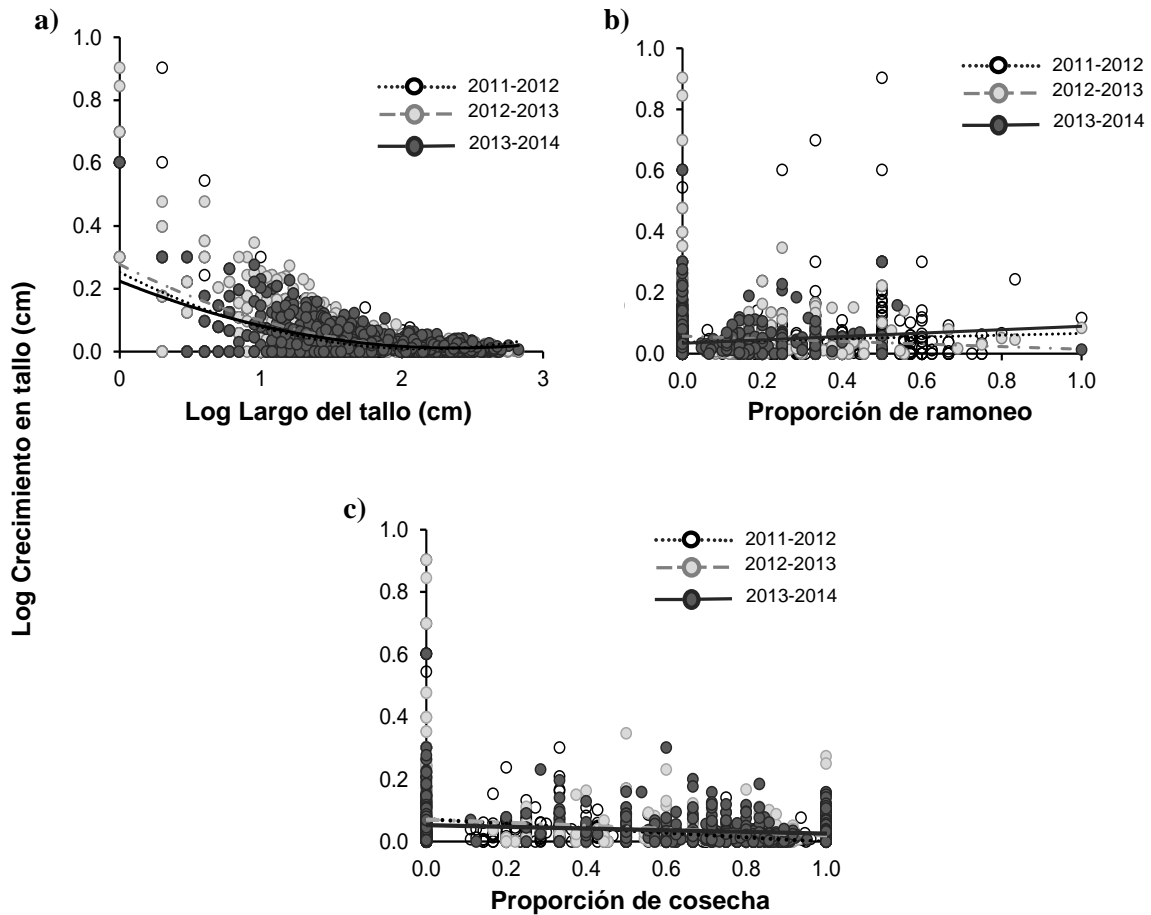


Figura 12.- Crecimiento del tallo de los individuos de *Brahea aculeata* sometidos a distintas intensidades de ramoneo y cosecha de hojas en la selva baja caducifolia en Álamos, Sonora. a) Efecto del tamaño, b) efecto del ramoneo y c) efecto de la cosecha. Los círculos representan los valores observados y en diferentes tonos representan los años de muestreo. Las líneas de tendencia representan los valores predichos por el modelo para cada año de muestreo. Note la escala logarítmica del eje vertical en las tres gráficas y para la gráfica a) en el eje de las “horizontal”.

Cuadro 3.- Resultados de los modelos de los mínimos cuadrados generalizados (GLS) usados para evaluar los efectos acumulativos del ramoneo y la cosecha de hojas sobre el crecimiento de *Brahea aculeata* en la selva baja caducifolia de Álamos, Sonora. Los factores de variación utilizados en los modelos fueron el tiempo (T), proporción de ramoneo (R), proporción de cosecha de hojas (C), el largo del tallo (LT) y la interacción entre los cuatro factores. Se usó GLS para el crecimiento del tallo. Se obtuvieron valores de χ^2 , grados de libertad (gl) y los valores de P con base en una prueba de probabilidad de máxima versosimilitud. *ns* indica que no hubo un efecto significativo, mientras que el símbolo “-“ indica que el término fue removido del modelo debido a su no significancia.

<i>Factores</i>	Variables de respuesta			
	Mortalidad		Crecimiento del tallo	
	χ^2	<i>P</i>	χ^2	<i>P</i>
Largo del tallo (LT)	-	-	253.5	<0.001
Tiempo (T)	23.7	<0.001	23.5	<0.001
Ramoneo (R)	-	-	8.9	<0.01
Cosecha (C)	-	-	1.1	<i>ns</i>
LT:T	-	-	7.27 ₍₂₎	0.02
LT:R	-	-	-	-
LT:C	-	-	-	-
T:R	-	-	7.08 ₍₂₎	0.02
T:C	-	-	7.08 ₍₂₎	0.02
R:C	-	-	-	-
LT:T:R	-	-	-	-
LT:T:C	-	-	-	-
LT:R:C	-	-	-	-
T:R:C	-	-	-	-
LT:T:R:C	-	-	-	-

4.3 Reproducción

Probabilidad de reproducción

En términos generales la probabilidad de reproducción de los individuos de *Brahea aculeata* varía según su tamaño e intensidad de cosecha de manera independiente. Para el caso de la cosecha de hojas, se detectó un efecto positivo (pendiente =2.88; Anexo 3), aunque no se presentaron diferencias entre años (Cuadro 4). Las predicciones del modelo indican que a partir del 30% de proporciones de cosecha la probabilidad de reproducción aumenta de manera importante (Fig. 13a). Respecto al tamaño de los individuos, se encontró que la probabilidad de reproducción de los individuos de diferentes tamaños difiere entre los tres periodos (Cuadro 4, Fig. 13b). Durante el tercer periodo, la

reproducción inicia a tamaños más pequeños, con una diferencia importante respecto al primer periodo (Fig. 13b).

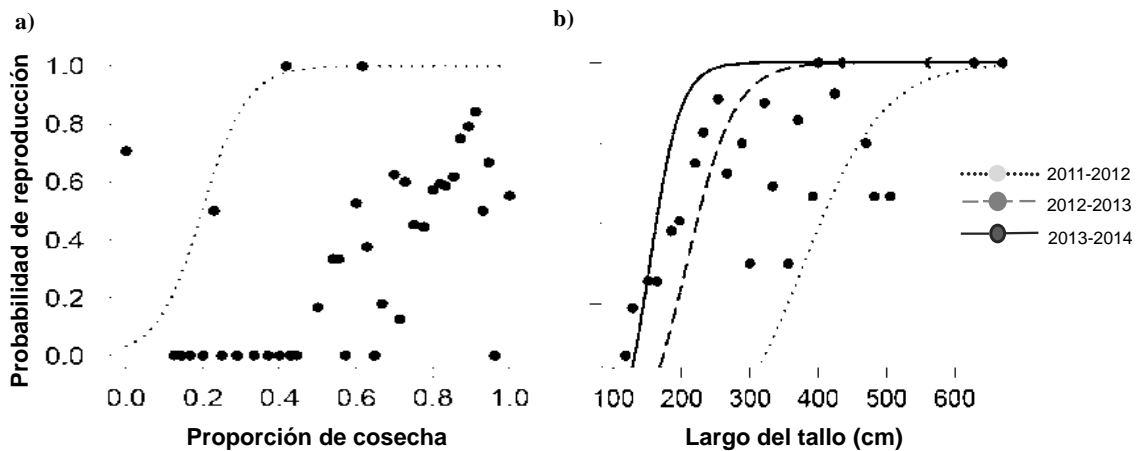


Figura 13.- Probabilidad de reproducción de los individuos de *Brahea aculeata* sometidos a distintas intensidades de ramoneo y cosecha de hojas en la selva baja caducifolia en Álamos, Sonora. Los círculos y las líneas de tendencia en diferentes tonalidades representan los valores predichos por el modelo para cada año de muestreo.

Número de frutos

La producción de frutos de los individuos de *Brahea aculeata* varió desde 2 hasta 1000 frutos/individuo. Esta variación en parte está explicada por el tamaño de los individuos y la intensidad de cosecha, pero no por el ramoneo (Cuadro 4). El efecto de la cosecha sobre la producción de frutos fue positivo, con una mayor producción de frutos en intensidades de cosecha alta, especialmente para el tercer periodo de muestreo (2013-2014; Fig. 14a; Anexo 3). También se observó una relación positiva del tamaño de los individuos con la producción de frutos, con una producción de 5 veces mayor en individuos grandes (>650 cm de largo) que en individuos pequeños (100 cm largo) (Fig. 14b).

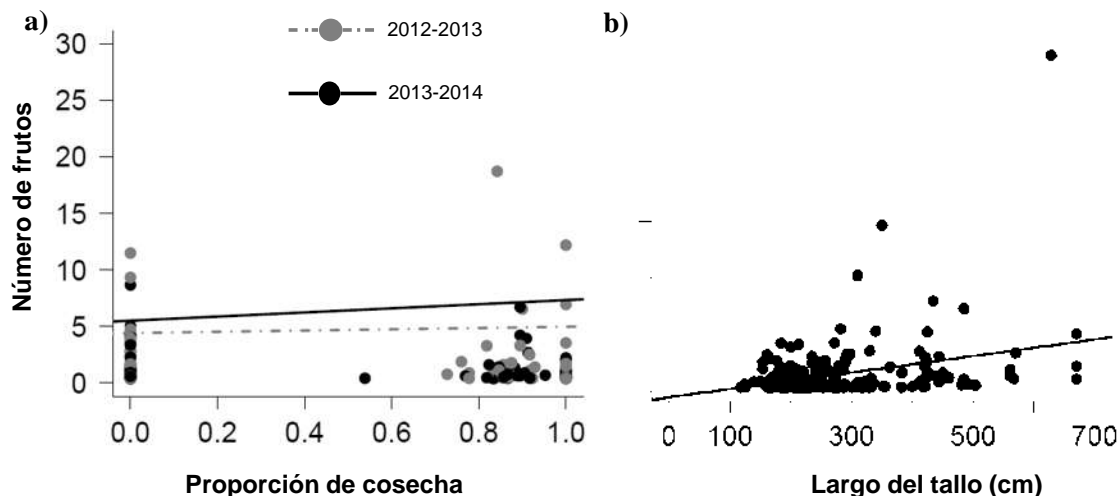


Figura 14.- Producción de frutos de los individuos de *Brahea aculeata* sometidos a distintas intensidades de ramoneo y cosecha de hojas en la selva baja caducifolia en Álamos, Sonora. a) Efecto de la cosecha de hojas y b) largo del tallo. Los círculos representan los residuales parciales del modelo y las líneas representan los valores predichos por el modelo. En la gráfica a) las diferentes tonalidades en los círculos y en las líneas representan los distintos años de muestreo.

Cuadro 4.- Resultados de los modelos lineales generalizados mixtos usados para evaluar los efectos acumulativos del ramoneo y la cosecha de hojas sobre la probabilidad de reproducción y número de frutos de *Brahea aculeata* en la selva baja caducifolia de Álamos, Sonora. Los factores de variación utilizados en los modelos fueron el tiempo (T), proporción de ramoneo (R), proporción de cosecha de hojas (C), el largo del tallo (LT) y la interacción entre los cuatro factores. Se utilizó la función *glmmadmb* para el número de frutos y *glmer* para la probabilidad de reproducción. Se obtuvieron valores de χ^2 con sus respectivos grados de libertad (gl) y los valores de P con base en una prueba de probabilidad de máxima versosimilitud. *ns* indica que no hubo un efecto significativo, mientras que el símbolo “-” indica que el término fue removido del modelo debido a su no significancia.

Factores	Variables de respuesta			
	Probabilidad de reproducción		Número de frutos	
	χ^2	P	χ^2	P
Largo del tallo (LT)	20.8 ₍₁₎	<0.001	17.68 ₍₁₎	<0.001
Tiempo (T)	1.01 ₍₂₎	<i>ns</i>	6.9 ₍₂₎	0.03
Ramoneo (R)	-	-	-	-
Cosecha (C)	8.59 ₍₁₎	0.003	10.18 ₍₂₎	0.006
LT:T	26.06 ₍₂₎	<0.001	-	-
LT:R	-	-	-	-
LT:C	-	-	-	-
T:R	-	-	-	-
T:C	-	-	3.9 ₍₁₎	0.04
R:C	-	-	-	-
LT:T:R	-	-	-	-
LT:T:C	-	-	-	-
LT:R:C	-	-	-	-
T:R:C	-	-	-	-
LT:T:R:C	-	-	-	-

5. Discusión

En términos generales, los patrones demográficos de *Brahea aculeata* se ven poco afectados por la pérdida de área foliar. Para el género *Chamaedorea*, que habita las selvas húmedas del sur de México, se han encontrado resultados muy diferentes. Específicamente altas intensidades de defoliación (>66 %) y eventos más frecuentes (2 o más veces al año) ocasionan fuertes efectos sobre los patrones demográficos (Martínez-Ramos et al. 2009, Hernández-Barrios et al. 2012, López-Toledo et al. 2012). Esta diferencia puede ser explicada con base en la intensidad y frecuencia utilizada en este experimento, ya que se aplicó un solo evento de defoliación al año. Este resultado indica que los individuos de *B. aculeata* y sus poblaciones son tolerantes a los niveles de cosecha de hojas y al ramoneo experimental aplicado.

A pesar de que tanto el ramoneo como la cosecha de hojas provocan impactos similares en los individuos (reducción del área fotosintética), los resultados del presente estudio mostraron un mayor efecto por la cosecha de hojas que por el ramoneo. Este resultado difiere de lo reportado para otras dos especies de palmas, *Phoenix loureiri* y *Chamaedorea radicalis* en las que se encontró que el ramoneo tiene mayor efecto que la cosecha de hojas (Endress et al. 2004, Mandle & Ticktin 2012). Posiblemente las diferencia en estos resultados con el estudio en *Phoenix loureiri* es que los individuos de esta especie tienen una mayor presión ya que pueden ser comidas por varias especies de herbívoros (elefantes, gaur o ciervos; Mandle & Ticktin 2012). El bajo efecto del ramoneo encontrado sobre *Brahea aculeata* podría ser debido a que el principal agente del ramoneo es el ganado vacuno. Este consume las hojas de la especie únicamente en la temporada de estiaje del año (mayo-julio) y consume una cantidad relativamente baja del área foliar de cada hoja (<40%), ya que el ganado que tiene influencia sobre estas poblaciones recibe suplementos alimenticios adicionales.

Otro aspecto importante para explicar el hecho de que la cosecha de hojas tuvo mayor efecto que el ramoneo es que en la cosecha se corta la hoja completa (100% de daño), mientras que el ramoneo como se explicó anteriormente, se remueve una porción baja del área foliar de la hoja (40 % de daño). Es decir, la información del número de hojas ramoneadas no es suficiente para describir este efecto y para tener una mejor estimación, quizás lo más adecuado debería de ser la cantidad de área foliar removida (Mandle &

Ticktin 2012). Sin embargo, en la región de Álamos existen áreas en las que el ganado permanece por varios meses más ó incluso a lo largo del año y por lo tanto el impacto del ramoneo sobre los patrones demográficos podría ser mayor (López-Toledo et al. 2011).

Respecto a los patrones demográficos, se encontró en general una baja mortalidad de individuos para todos los tamaños y no se encontró un efecto del ramoneo y la cosecha de hojas. Este resultado concuerda con lo descrito para especies con ciclo de vida largo, como el caso de *Brahea aculeata*, ya que estas especies se caracterizan por presentar bajas tasas de mortalidad especialmente en estadios adultos (Martínez-Ramos y Álvarez-Buylla 1995, Zuidema et al. 2007). El único efecto que se encontró sobre la mortalidad fue el tiempo. La hipótesis esperada sería que debido a los efectos acumulados de la pérdida de área foliar (López-Toledo et al. 2012) ésta fuera aumentando con el número de eventos de defoliación y por lo tanto esperaríamos mayor mortalidad en el último año. Sin embargo, se encontró un patrón totalmente opuesto, es decir, la mayor mortalidad fue registrada en el primer periodo. Este resultado nos podría estar indicando factores diferentes a los estudiados en esta tesis. Es probable que exista un efecto en la variación climática, ya que durante el año 2012 se registró una precipitación muy baja (López-Toledo et al. datos no publicados). Para otros estudios se ha descrito este mismo efecto, especialmente Martínez-Ramos et al. (2009) en un estudio a largo plazo, se determinó que años de precipitaciones muy bajas como aquellos en los que se presenta la Oscilación Austral Climática (año de Niño) las poblaciones pueden presentar altas tasas de mortalidad. Sin embargo, en el caso de esta tesis, no es posible afirmarlo ya que se carecen de datos para todos los años de estudio.

El efecto del ramoneo y la cosecha de hojas sobre el crecimiento fue de manera independiente y contrario, ya que el primero presentó un efecto positivo mientras que el segundo el modelo indicó ser negativo. El efecto del ramoneo sobre el crecimiento podría ser un efecto secundario de la actividad del ganado, ya que para llegar a cada individuo, el desplazamiento de estos animales implica el pisoteo de hierbas y otras especies vegetales con lo que podría estar disminuyendo la competencia por recursos hídricos y nutrientes para *Brahea aculeata*. Por otra parte, esta actividad del ganado, podría aumentar la intensidad lumínica a nivel del sotobosque lo que se vería reflejado en incrementos de tasas fotosintéticas, especialmente sobre individuos pequeños (<100 cm largo de tallo) y explicar el mayor crecimiento en estos individuos. Se conoce que a nivel del sotobosque incluso en

las selvas bajas existe una menor intensidad lumínica y que cuando se presentan perturbaciones esto puede incrementarla (Prado-Júnior et al. 2014, Poorter 1999, Poorter et al. 2008). Anten et al. (2003) por su parte también describieron en un estudio en una selva húmeda que incluso el corte de hojas superiores en la copa de plantas del sotobosque, puede incrementar la cantidad de luz que reciben las hojas inferiores del mismo individuo y con esto aumentar las tasas fotosintéticas. Es decir, lo anteriormente descrito podría contribuir en explicar el efecto encontrado en el presente estudio.

A diferencia del ramoneo, la cosecha de hojas presentó un efecto negativo sobre el crecimiento, el cual podría estar relacionado a una reasignación de recursos. Estudios anteriores indican que la cosecha de hojas en muchas ocasiones tiene un efecto negativo sobre el crecimiento del tallo. Los individuos responden ante la pérdida de área foliar mediante la movilización de carbohidratos almacenados en el tallo y posteriormente son utilizados en la fabricación de nuevas hojas y por lo tanto suprimen su crecimiento (Anten & Ackerly 2001, Anten et al. 2003, Boege 2005). Por otro lado, en un estudio realizado en *Brahea dulcis* dentro de la Reserva de la Biósfera Barranca de Metztitlán, en Hidalgo, se encontró que el manejo tradicional que realizan los cosechadores mantiene a los individuos bajos en altura de tal manera que se facilita la cosecha (Pavon et al. 2006). Por otra parte, Martínez-Ballesté et al. 2008 menciona un comportamiento similar para *Sabal yapa* y *S. mexicana*.

En general, para la reproducción se encontró un efecto positivo de la cosecha de hojas. Este resultado difiere de lo reportado para otras especies de palma (Endress et al. 2004, Zuidema et al. 2007, Martínez-Ramos et al. 2009). Es posible que estas diferencias sean debido a la frecuencia con que se realizó la cosecha y el ramoneo en la presente tesis. En los estudios mencionados se utilizaron frecuencias mayores (semestrales). Por ejemplo, en la palma *Chamaedorea elegans* se encontró un fuerte efecto negativo sobre la reproducción de los individuos (Martínez-Ramos et al. 2009). En cambio, en un estudio pionero realizado por Oyama & Mendoza (1990) se encontró un comportamiento similar al de *B. aculeata* para la palma *Chamaedorea tepejilote* en la que no hubo un efecto negativo por la defoliación e incluso la probabilidad de reproducción se incrementó. Una posible explicación a lo antes mencionado es que los individuos de *B. aculeata* podrían estar invirtiendo una mayor cantidad de recursos hacia la producción de nuevas estructuras reproductivas a expensas de su crecimiento. Sin embargo, un aspecto importante por

explorar son los efectos sobre el éxito reproductivo. Por ejemplo, no se sabe si la viabilidad y porcentaje de germinación de las semillas provenientes de plantas sometidas a pérdida de área foliar es negativamente afectada. Sin embargo, esta es todavía una pregunta por contestar. Es posible pensar que estas dos variables son afectadas, ya que durante los estudios de campo se observó el reclutamiento de un bajo número de plántulas (Macedo-Santana *obs. pers*). Esto hace de gran importancia la realización de futuros estudios que permitan conocer con mayor certeza el efecto ramoneo y cosecha de hojas sobre la parte reproductiva de los individuos y la dinámica de las poblaciones de *Brahea aculeata*.

6. Conclusiones

Después de tres años de que los individuos de *Brahea aculeata* fueron sometidos a diferentes intensidades de ramoneo y cosecha de hojas se observaron bajos o nulos efectos sobre los patrones demográficos analizados. La cosecha de hojas tuvo un impacto mayor que el ramoneo, presentando efectos sobre tres de las cuatro variables analizadas (crecimiento, probabilidad de reproducción y número de frutos), mientras que el ramoneo únicamente presentó efectos sobre el crecimiento. En contraste, ninguno de estos dos factores afectó la mortalidad.

Es probable que el bajo efecto de la pérdida de área foliar sobre los patrones demográficos fue debida a la frecuencia anual de cosecha y ramoneo utilizada en este estudio. Este amplio periodo de descanso pudo haber permitido que los individuos hayan tenido la capacidad fisiológica para recuperar sus patrones de asignación de recursos y compensar el crecimiento y los otros patrones demográficos evaluados. El diseño utilizado en este experimento simuló el manejo más común en el área de estudio. Por lo que basándose en estos resultados se podría decir que la especie es suficientemente resiliente y podría seguirse llevando a cabo dicho manejo. Sin embargo, el clima podría ser un factor importante en explicar la variación en algunas de las variables estudiadas. Por lo tanto, es importante considerar que este tipo de estudios se deben de realizar a largo plazo para incluir la variación climática, ya que en algunos casos los eventos extremos (p.e. sequías) pueden agravar fuertemente los efectos de la pérdida de área foliar sobre los patrones demográficos.

7. Literatura citada

- Anten, N.P.R. & D.D. Ackerly. 2001. A new method of growth analysis for plants that experience periodic losses of leaf mass. *Functional Ecology* 15(6):804-811.
- Anten, N.P.R., M. Martínez Ramos & D.D. Ackerly. 2003. Defoliation and growth in an understory palm: quantifying the contributions of compensatory responses. *Ecology*, 84(11): 2905–2918.
- Baraza, E. & A. Valiente-Banuet. 2012. Efecto de la exclusión de ganado en dos especies palatables del matorral xerófilo del Valle de Tehuacán, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 83(4): 1145-1151.
- Begon, M. Harper, J. & Townsend, C. 1996. *Ecology: Individuals, populations and communities*. Blackwell Sciences. Third edition. Oxford. 1049 p.
- Boege, K. 2005. Influence of plant ontogeny on compensation to leaf damage. *American Journal of Botany* 92(10): 1632–1640.
- Coronel Ortega, M. y M.T., Pulido Silva. 2010. Uso artesanal, fenología y cosecha optima de la palma *Brahea dulcis* (Kunth) Mart. en el estado de 24 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.
- Duarte, N. and R. Montúfar. 2012. Effect of leaf harvest on wax palm (*Ceroxylum echinulatum* Galeano) growth, and implications for sustainable management in Ecuador. *Tropical Conservation Science*, 5(3): 340-351.
- Crawley, M.J. 2012. *The R Book*. 2nd Edition. Wiley United Kingdom 1076 p.
- Endress, B.A., D.L. Gorchev & R.B. Noble. 2004. Non-timber forest product extraction: effects of harvest and browsing on an understory palm. *Ecological Applications* 14(4):1139-1153.
- Endress, B.A., D.L. Gorchov & E.J. Berry. 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(1-3): 181-191.
- Faraway J. J. 2005. *Extending the linear model with R: Generalized linear, mixed effects*

- and nonparametric regression models (1st). Chapman & Hall, Boca Raton, Florida. pp 1-324.
- Felger, R.S. & E. Joyal. 1999. The palms (Arecaceae) of Sonora, Mexico. *Aliso*, 18(1): 1-18.
- Fournier, D.A., H.J. Skaug, J. Ancheta, J. Ianelli, A. Magnusson, M.N. Maunder, A. Nielsen & J. Sibert. 2012. AD Model Builder: using automatic differentiation for statistical inference of highly parameterized complex nonlinear models. *Optim. Methods Softw* 27(2):233-249.
- Gałecki, A. & T. Burzykowski, 2013. Linear mixed-effects models using R: A step-by-step approach. Science business media New York. pp 1-542
- Gaoue, O. & T. Ticktin. 2008. Impacts of bark and foliage harvest on *Khaya senegalensis* (Meliaceae) reproductive performance in Benin. *Journal of Applied Ecology* 45(4): 31-40.
- Gaoue, O. & T. Ticktin. 2010. Effects of harvest of non-timber forest products and ecological differences between sites on the demography of African mahogany. *Conservation Biology* 24(2): 605-614.
- Hawkes, C.V. & J.J. Sullivan. 2001. The impact of herbivory on plants in different resource conditions: a meta-analysis. *Ecology* 82(7): 2045–2058.
- Heckel, C.D., N.A Bourg, W.J. McShea & S. Kalisz. 2010. Nonconsumptive effects of a generalist ungulate herbivore drive decline of unpalatable forest herbs. *Ecology*, 91, 319–326.
- Hernández-Barrios, J.C., N.P.R. Anten, D.D. Ackerly & M. Martínez-Ramos. 2012. Defoliation and gender effects on fitness components in three congeneric and sympatric understory palms. *Journal of Ecology*, 100(6):1544–1556.
- Joyal, E. 1996. The use of *Sabal uresana* (Arecaceae) and other palms in Sonora, Mexico. *Economic Botany* 50:429-445.
- López-Toledo, L., C. Horn & B.A. Endress. 2011. Distribution and population patterns of the threatened palm *Brahea aculeata* in a tropical dry forest in Sonora, Mexico. *Forest Ecology and Management* 261(11):1901-1910.
- López-Toledo, L., N.P.R. Anten, B.A. Endress, D.D. Ackerly & M. Martínez-Ramos. 2012. Resilience to chronic defoliation in a dioecious understory tropical rain forest palm. *Ecology* 100(5): 1245–1256.

- Mandle, L. & T. Ticktin. 2012. Interactions among fire, grazing, harvest and abiotic conditions shape palm demographic responses to disturbance. *Journal of Ecology* 100 (4): 997–1008.
- Maron, J.L. & E. Crone. 2006. Herbivory: effects on plant abundance, distribution and population growth. *Proceedings of the Royal Society B*. 273: 2575–2584.
- Martínez-Ramos, M. & E. Álvarez-Buylla. 1995. Ecología de poblaciones de plantas en una selva húmeda de México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 56:121-153.
- Martínez-Ballesté, A., C. Martorell & J. Caballero. 2008. The effect of Maya traditional harvesting on the leaf production, and demographic parameters of *Sabal* palm in the Yucatán Peninsula, Mexico. *Forest Ecology and Management*. 256(6): 1320–1324.
- Martínez-Ramos, M., N.P.R. Anten & D.D. Ackerly. 2009. Defoliation and ENSO effects on vital rates of an understorey tropical rain forest palm. *Journal of Ecology*, 97(5):1050–1061.
- Olmsted, I. & E.R. Alvarez-Buylla. 1995. Sustainable harvesting of tropical trees: Demography and matrix models of two palm species in Mexico. *Ecological Applications* 5(2):484-500.
- Oyama, K. & A. Mendoza. 1990. Effects of defoliation on growth, reproduction, and survival of a Neotropical Dioecious Palm, *Chamaedorea tepejilote*. *Biotropica* 22(2):119-123.
- Pavón, N.P., R. Escobar & R. Ortiz Pulido. 2006. Extracción de hojas de la palma *Brahea dulcis* en una comunidad Otimí en Hidalgo, México: efecto sobre algunos parámetros poblacionales. *Interciencia*, 31(001):57-61.
- Pinheiro, J.C. & D.M. Bates. 2000. *Mixed-effects models in S and S-Plus*. Springer-Verlag New York. 523 p.
- Poorter, L. 1999. Growth responses of 15 rain-forest tree species to a light gradient: the relative importance of morphological and physiological traits. *Functional Ecology*, 12(3): 396-304.
- Poorter, L., S.J. Wright, H. Paz, D.D. Ackerly, R. Condit, G. Ibarra-Manríquez, K.E. Harms, J.C. Licona, M. Martínez-Ramos, S.J. Mazer, H. C. Muller-Landau, M. Peña-Claros, C.O. Webb, & I.J. Wright. 2008. Are functional traits good predictors of demographic rates? Evidence from five neotropical forests. *Ecology*, 89(7): 1908–

1920.

- Prado-Júnior, J.A., V.S. do Vale, S.F. Lopes, C.S. Arantes, A.P. Oliveira & I. Schiavini. 2014. Impacts of disturbance intensity in functional traits patterns in understories of seasonal forests. *Journal of Biosciences*, 3(2):901-911.
- Pulido and Coronel-Ortega. 2015. Ethnoecology of the palm *Brahea dulcis* (Kunth) Mart. in central Mexico, 11:1-16
- Seather, B.E. & O. Bakke. 2000. Avian life history variation and contribution of demographic traits to the population growth rate. *Ecology*, 81(3): 642–653.
- Solbrig, O.T. 1980. Demography and natural selection. In Solbrig, O.T. Edt. *Demography and evolution in plant populations*. 1a ed. Blackwell scientific publicstions. University of California press, Berkeley and Los Angeles. Pp. 1-18.
- Svenning J.C. & M.J. Macia. 2002. Harvesting of *Geonoma macrostachys* Mart. Leaves for thatch: an exploration of sustainability. *Forest Ecology and Management* 167:251-262.
- Ticktin, T. 2004. The ecological implications of harvesting non-timber forest products. *Journal of Applied Ecology*, 41(1): 11–21.
- White, J. 1980. Demographic factors in populations of plants. In Solbrig, O.T. Edt. *Demography and evolution in plant populations*. 1a ed. Blackwell scientific publicstions. University of California press, Berkeley and Los Angeles. Pp. 21-45.
- Wilsey, D.S. & J. Radachowsky. 2007. Keeping NTFPs in the forest: can certification provide an alternative to intensive cultivation? *Ethnobotany Research & Applications* 5:045-058.
- Zuidema, P. A. 2000. Demography of exploited tree species in the Bolivian Amazon. PROMAB (Programa Manejo de Bosques de la Amazoní'a Boliviana), Beni, Bolivia. 340 p.
- Zuidema, P.A., H. de Kroon & M.J.A. Werger. 2007. Testing sustainability by prospective and retrospective demographic analyses: evaluation for palm leaf harvest. *Ecological Applications*, 17(1):118–128.

CAPÍTULO III: Discusión y conclusiones generales

1. El ramoneo y cosecha de hojas

En general, los resultados encontrados en la presente tesis indican que el manejo de *Brahea aculeata* que se practica más comúnmente en el área de la Reserva Sierra de Álamos-Río Cuchujaqui, representa un manejo de bajo de impacto para los individuos y las poblaciones. Las palmas son un grupo de especies de plantas con una gran importancia económica en muchas regiones tropicales (Anten et al. 2003, Endress et al. 2004, Arango et al 2010, Duarte y Montúfar 2012). Su importancia radica en que varias de sus estructuras, especialmente sus hojas, son cosechadas para ser utilizadas con diferentes fines por el hombre (Joyal 1996, Coronel-Ortega y Pulido-Silva 2010).

En la gran mayoría de los casos la cosecha de hojas se realiza sin el seguimiento de un plan de manejo lo que ha comprometido el estado de conservación de varias especies. El uso de las hojas que se hace de *Brahea aculeata* es principalmente para la construcción de techos de casas y artesanías. Para esto es necesario que las hojas al momento de ser tejidas estén suaves y sean de fácil manipulación. Por esto, la cosecha de hojas se lleva a cabo principalmente durante la temporada de invierno que es cuando a decir de los pobladores las hojas cuentan con esa característica. Sin embargo, algunos pobladores indican que en ciertas localidades, la cosecha puede ser más frecuente por lo que es esperable que ante una mayor frecuencia de eventos de defoliación las respuestas de los individuos podrían ser completamente diferentes a los encontrados en el presente estudio.

Brahea aculeata es una palma endémica de México, específicamente de los estados de Durango, Sinaloa, Chihuahua y Sonora, la cual se encuentra catalogada como una especie “amenazada” por la NOM-059-SEMARNAT. Es muy probable que una de las razones por las cuales se encuentra dentro de esta categoría sea debida a la extracción de hojas para la construcción de techos de casas y artesanías (Joyal 1996, Felger & Joyal 1999).

Dentro del Área de Protección de Flora y Fauna Sierra de Álamos-Río Cuchujaqui el ramoneo y la cosecha de hojas son actividades muy comunes que se han venido realizando sobre las hojas de la palma desde muchos tiempo atrás (Felger & Joyal 1999, López-Toledo et al. 2011). Hasta el momento era desconocido el efecto que ocasionan estas dos actividades sobre las poblaciones de *B. aculeata* y de acuerdo con estudios anteriores, el ramoneo y la cosecha de hojas pueden modificar de manera importante las respuestas funcionales y demográficas de las especies (Endress et al. 2004, Farrington et al. 2008, Martínez-Ballesté et al. 2008, Duarte & Montúfar 2012). Los resultados encontrados en el presente trabajo nos permitieron corroborar lo antes mencionado, ya que el ramoneo y cosecha de hojas tuvieron un impacto sobre los atributos funcionales y patrones demográficos de *B. aculeata*. Sin embargo, el efecto de estos dos factores no fue tan fuerte como se esperaba, especialmente para los patrones demográficos los cuales fueron poco afectados. Una posible explicación para este resultado podría deberse a la intensidad y a la frecuencia de la defoliación. Para otras especies de palmas se ha reportado que según la intensidad y frecuencia con que se realice la pérdida de área foliar el efecto sobre las respuestas funcionales y demográficas es diferente (Zuidema et al. 2007, Martínez-Ballesté et al. 2008, Hernández-Barrios et al. 2012, Mandle and Tincktin 2012). Por otro lado, se podría deber a que *B. aculeata* puede ser una especie que presenta resiliencia y es capaz de compensar la defoliación (Walker et al. 1999). Sin embargo, habría que explorar la dinámica poblacional a lo largo del ciclo de vida de la especie para realmente determinar el potencial del ramoneo y la cosecha sobre el crecimiento de las poblaciones, y por lo tanto conocer si el manejo que se les da es viable o no.

En varios trabajos donde se ha analizado el efecto de la defoliación o pérdida de área foliar sobre diferentes especies de palmas se ha encontrado que los individuos pueden responder mediante una reasignación de recursos (Bazzaz 1997, Anten and Ackerly 2001, Hernández-Barrios et al. 2012, López-Toledo et al. 2012). Esta reasignación puede consistir en una movilización de reservas almacenadas en otras estructuras principalmente en las raíces o tallos hacia la producción de nuevas hojas con la finalidad de recuperar el área perdida (Anten and Ackerly 2001, Anten et al. 2003).

El efecto positivo del ramoneo y la cosecha de hojas sobre la producción de hojas nos podría estar indicando una reasignación de recursos por parte de los individuos de

Brahea aculeata. En muchas ocasiones se menciona que esta reasignación se llevaba a cabo a expensas de la asignación de recursos hacia otras estructuras o funciones de los individuos tales como al crecimiento del tallo y especialmente a la reproducción (Bazzaz et al. 2000). Basados en este resultado, en esta tesis se esperaba que un aumento en la producción de hojas se vería reflejado sobre reducciones en el crecimiento del tallo y/o la reproducción. Sin embargo, los resultados mostraron un comportamiento totalmente diferente, especialmente para aquellas funciones relacionadas con la reproducción. El aumento en la probabilidad de reproducción y el número de frutos podrían estar indicando que la especie presenta una buena resiliencia al ramoneo y a la cosecha de hojas en las intensidades y frecuencias utilizadas en este estudio (Walker et al. 1999, López-Toledo et al. 2012). A pesar de lo antes mencionado, estos resultados se deben de tomar con cuidado ya que es muy probable que si se aumenta la frecuencia de eventos de ramoneo y cosecha de hojas, tanto los atributos funcionales como los patrones demográficos se verían afectados de manera negativa.

2. Importancia de la interacción del ramoneo y la cosecha de hojas

El papel recurrente de diversos disturbios naturales tales como la herbivoría y aquellos disturbios ocasionados por el humano como la cosecha de diferentes partes de las plantas juegan un papel muy importante en determinar la estabilidad y dinámica de las poblaciones (Farrington et al. 2008, Fraterrigo and Rusak 2008). Actividades tales como el ramoneo y la cosecha de hojas son dos tipos de disturbios que como ya se vio en este y otros trabajos modifican las respuestas funcionales y patrones demográficos de las plantas (Zuidema et al. 2007, Farrington et al. 2008, Martínez-Camilo et al. 2011, Mandle and Ticktin 2012). Sin embargo, hasta el momento son muy pocos los estudios donde se ha determinado el efecto que ocasionan estos y otros disturbios de manera conjunta sobre las respuestas funcionales y patrones demográficos de las especies.

En el capítulo I se observó claramente que aquellos individuos que fueron sometidos tanto al ramoneo como a la cosecha de hojas presentaron un mayor efecto sobre los atributos morfo-funcionales que individuos que solo fueron sometidos a uno de los dos factores. A diferencia de los atributos morfo-funcionales, los resultados del capítulo II no mostraron un efecto importante de la interacción ramoneo:cosecha sobre los patrones

demográficos ya que estos fueron mayormente afectados por la cosecha de hojas. Estos resultados nos indican que la presencia de ganado tiene un efecto importante sobre las respuestas funcionales de *B. aculeata*. En base a estos resultados y lo reportado por otros autores nos podemos dar cuenta de la importancia de examinar otros factores y no solo la extracción humana al momento de evaluar las respuestas funcionales y demográficas de los productos forestales no maderables. Lo anterior con la finalidad de aportar información más precisa que ayude al establecimiento de planes de manejo y la conservación de todas aquellas especies de plantas que son de importancia económica para el hombre.

3. Consideraciones finales

Aunque los resultados del presente estudio indican que *Brahea aculeata* tolera cierto grado de defoliación y que los atributos funcionales y los patrones demográficos son poco afectados, es necesario continuar con estudios a largo plazo. Esto ya que la disminución observada en el último año en algunos de los atributos analizados, parece indicar una disminución en la capacidad de sobrecompensación (López-Toledo et al. 2012). Es probable que un evento más de pérdida de área foliar habría provocado una respuesta negativa más importante. Por otra parte, también sería importante evaluar los efectos de este tipo de manejo sobre la dinámica poblacional e identificar los estadios más importantes para el crecimiento de población. También es importante considerar el efecto de la variación interanual del clima, ya que al parecer ésta también podría tener un impacto importante. En el área de la Reserva Sierra de Álamos-Río Cuchujaqui los pobladores mencionan una reducción de las poblaciones de la especie en los últimos 30-40 años e indican que el clima ha tenido un fuerte impacto (López-Toledo et al. 2011). Por lo tanto, es necesario llevar a cabo estudios demográficos y de dinámica de las poblaciones de largo plazo para explorar el efecto de variaciones en el clima y el posible papel en la reducción de la abundancia de la especie.

Además, es de gran importancia hacer llegar la información de los resultados obtenidos en este y otros trabajos sobre la especie tanto a dependencias gubernamentales como a las personas que se dedican a la cosecha de hojas de palma. Lo anterior con la finalidad de que se haga un buen manejo del recurso que permita el uso y conservación de la especie a largo plazo.

4. Literatura citada

- Anten, N.P.R. & D.D. Ackerly. 2001. A new method of growth analysis for plants that experience periodic losses of leaf mass. *Functional Ecology* 15(6):804-811.
- Anten, N.P.R., M. Martínez-Ramos & D.D. Ackerly. 2003. Defoliation and growth in an understory palm: quantifying the contributions of compensatory responses. *Ecology*, 84(11): 2905–2918.
- Arango, D.A., A.J. Duque & E. Muñoz. 2010. Dinámica poblacional de la palma *Euterpe oleracea* (Arecaceae) en bosques inundables del Chocó, Pacífico colombiano. *Revista de Biología Tropical* 58(1):465-481.
- Bazzaz, F.A. 1997. Allocation of resources in plants: State of the science and critical questions. In: Bazzaz, F.A. and J. Grace. *Plant resource allocation*. Edit. Academic press, New York. pp 1-30.
- Bazzaz, F.A., D.D. Ackerly & E.G. Reekie. 2000. Reproductive allocation in plants. In M. Fenner (ed.) *Seeds: The ecology of regeneration in plant communities*, 2nd edition. CAB International, pp 1-29.
- Coronel Ortega, M. & M.T., Pulido Silva. 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.
- Duarte, N. & R. Montúfar. 2012. Effect of leaf harvest on wax palm (*Ceroxylum echinulatum* Galeano) growth, and implications for sustainable management in Ecuador. *Tropical Conservation Science*, 5(3): 340-351.
- Endress, B.A., D.L. Gorchev & R.B. Noble. 2004. Non-timber forest product extraction: effects of harvest and browsing on an understory palm. *Ecological Applications* 14(4):1139-1153.
- Farrington, S.J., R.M. Muzika, D. Drees, & T.M. Knight. 2008. Interactive effects of harvest and deer herbivory on the population dynamics of American Ginseng. *Conservation Biology*, 23(3):719–728.

- Felger, R.S. & E. Joyal. 1999. The palms (Arecaceae) of Sonora, Mexico. *Aliso*, 18(1): 1-18.
- Fraterrigo, J.M. & J.A. Rusak. 2008. Disturbance-driven changes in the variability of ecological patterns and processes. *Ecology Letters*, 11(7):756–770.
- Hernández Barrios, J.C., N.P.R. Anten, D.D. Ackerly & M. Martínez-Ramos. 2012. Defoliation and gender effects on fitness components in three congeneric and sympatric understory palms. *Journal of Ecology*, 100(6):1544–1556.
- Joyal, E. 1996. The use of *Sabal uresana* (Arecaceae) and other palms in Sonora, Mexico. *Economic Botany* 50:429-445.
- López Toledo, L., C. Horn & B.A. Endress. 2011. Distribution and population patterns of the threatened palm *Brahea aculeata* in a tropical dry forest in Sonora, Mexico. *Forest Ecology and Management* 261(11):1901-1910.
- López-Toledo, L., N.P.R. Anten, B.A. Endress, D.D. Ackerly & M. Martínez-Ramos. 2012. Resilience to chronic defoliation in a dioecious understory tropical rain forest palm. *Ecology* 100(5): 1245–1256
- Mandle, L. & T. Ticktin. 2012. Interactions among fire, grazing, harvest and abiotic conditions shape palm demographic responses to disturbance. *Journal of Ecology* 100 (4): 997–1008.
- Martínez-Ballesté, A., C. Martorell & J. Caballero. 2008. The effect of Maya traditional harvesting on the leaf production, and demographic parameters of *Sabal* palm in the Yucatán Peninsula, Mexico. *Forest Ecology and Management*. 256(6): 1320–1324.
- Martínez-Camilo, R., M. González-Espinosa, M.Á. Pérez-Farrera, P.F. Quintana-Ascencio, L. Ruíz-Montoya. 2011. Evaluación del efecto del aprovechamiento foliar en *Chamaedorea quezalteca* Standl. & Steyerm. (Palmae), en La Reserva de la Biósfera el Triunfo, Chiapas, México. *Agrociencia*, 45(4):507-518.
- SEMARNAT. 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.
- Walker, B., A. Kinzig & J. Langridge. 1999. Plant attribute diversity, resilience, and ecosystem function: the nature and significance of dominant and minor species. *Ecosystems* 2(2): 95–113.

Zuidema, P.A., H. de Kroon & M.J.A. Werger. 2007. Testing sustainability by prospective and retrospective demographic analyses: evaluation for palm leaf harvest. *Ecological Applications*, 17(1):118–128.

Anexo 1.- Ecuaciones para el cálculo de los valores predichos por el modelo (LMM o GLMER) para las diferentes variables que fueron consideradas en el estudio dinámico. Las abreviaciones corresponden a (PH) producción de hojas, (HT) hojas totales, (LM) longitud de la lámina, (LP) longitud del peciolo, (R) proporción de ramoneo y (C) proporción de cosecha de hojas.

<i>Plántulas</i>	2011-2012	-	HT= exR(1.0+ (0.2*R))
	2012-2013	-	HT= exR(1.1+ (-0.8*R))
	2013-2014	-	HT= exR(0.9+ (1.1*R))
<i>Juveniles</i>	2011-2012	PH=exR(1.3+ (0.1*R)+ (0.3*C)+ (0.9*(R*C)))	HT= exR(1.6+ (0.01*R)+ (0.1*C)+ (0.5*(R*C)))
	2012-2013	PH=exR(1.6+ (0.1*R)+ (0.2*C)+ (1.1*(R*C)))	HT= exR(1.8+ (0.01*R)+ (0.1*C)+ (0.5*(R*C)))
	2013-2014	PH=exR(1.4+ (0.1*R)+ (0.4*C)+ (-0.4*(R*C)))	HT= exR(1.7+ (0.01*R)+ (0.1*C)+ (0.5*(R*C)))
<i>Adultos I</i>	2011-2012	PH=exR(2.1+ (-0.6*R)+ (0.1*C)+ (0.6*(R*C)))	HT= exR(2.4+ (-0.3*R))
	2012-2013	PH=exR(2.2+ (-0.6*R)+ (0.1*C)+ (0.6*(R*C)))	HT= exR(2.6+ (-0.3*R))
	2013-2014	PH=exR(2.2+ (-0.6*R)+ (0.1*C)+ (0.7*(R*C)))	HT= exR(2.5+ (-0.3*R))
<i>Adultos II</i>	2011-2012	PH=exR(2.3+ (0.2*C))	HT= exR(3.0+ (-0.4*C))
	2012-2013	PH=exR(2.4+ (0.2*C))	HT= exR(3.0+ (-0.4*C))
	2013-2014	PH=exR(2.5+ (0.2*C))	HT= exR(3.0+ (-0.4*C))
Categorías de tamaño	Años	Longitud de la lámina	Longitud del peciolo
<i>Plántulas</i>	2011-2012	-	-
	2012-2013	-	-
	2013-2014	-	-
<i>Juveniles</i>	2011-2012	LM= 46.2+ (1.4*R)+ (4.0*C)+ (8.5*(R*C))	LP= 37.9+ (5.4*R)+ (2.1*C)
	2012-2013	LM= 49.2+ (1.7*R)+ (3.8*C)+ (8.5*(R*C))	LP= 51.5+ (3.8*R)+ (2.1*C)
	2013-2014	LM= 49.5+ (-9.2*R)+ (0.2*C)+ (8.6*(R*C))	LP= 44.0+ (-23.6*R)+ (2.1*C)
<i>Adultos I</i>	2011-2012	LM= 54.6+ (-8.3*R)+ (-0.7*C)+ (14.1*(R*C))	LP= 33.1+ (-4.6*R)+ (7.2*C)
	2012-2013	LM= 58.4+ (-8.3*R)+ (-0.7*C)+ (14.1*(R*C))	LP= 47.6+ (-4.5*R)+ (2.9*C)
	2013-2014	LM= 57.4+ (-8.3*R)+ (-0.8*C)+ (14.1*(R*C))	LP= 39.9+ (-4.5*R)+ (1.9*C)
<i>Adultos II</i>	2011-2012	-	LP= 52.9+ (-3.9*C)
	2012-2013	-	LP= 64.5+ (-11.2*C)
	2013-2014	-	LP= 64.8+ (-17.7*C)

Anexo 2.- Ecuaciones para calcular los valores predichos por el modelo (LMM o GLMER) para las diferentes variables que fueron consideradas para el estudio estático. Las abreviaciones indican el (AF) área foliar, (AFE) área foliar específica, (BL) biomasa de la lámina, (BP) biomasa del peciolo, (R) proporción de ramoneo y (C) proporción de cosecha de hojas.

Categoría de tamaño	Área foliar	Área foliar nueva	Área foliar específica	Biomasa de la lámina	Biomasa del peciolo
<i>Plántulas</i>	-	-	-	-	-
<i>Juveniles</i>	-	-	$AFE=0.05+(-0.02*R)+(-0.01*C)+(0.10*R*C)$	-	-
<i>Adultos I</i>	-	-	$AFE=0.05+(-0.04*R)+(-0.006*C)+(0.08*R*C)$	-	$BP=9.7+(-3.6*C)$
<i>Adultos II</i>	$AF=2.43+(-0.68*C)$	-	$AFE=0.05+(-0.005*C)$	$BL= 48.8+(-9.2*C)$	$BP=2.65+(-0.58*C)$

Anexo 3.- Ecuaciones para calcular los valores predichos por el modelo (GLMER, GLS o glmmADMB) para las diferentes variables de repuestas consideradas en esta sección. Dentro de las formulas las letras significan lo siguiente: (M) Mortalidad, (CT) crecimiento del tallo, (PR) probabilidad de reproducción, (NF) número de frutos, (LT) largo del tallo, (R) proporción de ramoneo y (C) proporción de cosecha de hojas.

Variables	Años	Formulas
Mortalidad (M)	<i>2011-2012</i>	-
	<i>2012-2013</i>	-
	<i>2013-2014</i>	-
Crecimiento del tallo (CT)	<i>2011-2012</i>	$CT=0.181+(-0.059*LT)+(0.010*R)+(-0.007*C)$
	<i>2012-2013</i>	$CT=0.209+(-0.063*LT)+(-0.011*R)+(-0.002*C)$
	<i>2013-2014</i>	$CT=0.182+(-0.058*LT)+(0.017*R)+(-0.002*C)$
Probabilidad de reproducción (PP)	<i>2011-2012</i>	$PR=\exp(-5.982+(0.012*LT)+(2.886*C))/(1+\exp(-5.982+(0.012*LT)+(2.886*C)))$
	<i>2012-2013</i>	$PR=\exp(-5.458+(0.024*LT)+(2.886*C))/(1+\exp(-5.458+(0.024*LT)+(2.886*C)))$
	<i>2013-2014</i>	$PR=\exp(-6.388+(0.040*LT)+(2.886*C))/(1+\exp(-6.388+(0.040*LT)+(2.886*C)))$
Número De frutos (NF)	<i>2012-2013</i>	$NF=\exp(4.355+(0.003*LT)+(1.449*C))$
	<i>2013-2014</i>	$NF=\exp(4.362+(0.003*LT)+(1.82*C))$