

# EVALUACIÓN DEL EFECTO DEL APROVECHAMIENTO FOLIAR EN *Chamaedorea quezalteca* Standl. & Steyerl. (PALMAE), EN LA RESERVA DE LA BIÓSFERA EL TRIUNFO, CHIAPAS, MÉXICO

## EVALUATION OF LEAF HARVESTING EFFECT ON *Chamaedorea quezalteca* Standl. & Steyerl. (PALMAE), IN THE EL TRIUNFO BIOSPHERE RESERVE, CHIAPAS, MÉXICO

Rubén Martínez-Camilo<sup>1,3\*</sup>, Mario González-Espinosa<sup>2</sup>, Miguel Á. Pérez-Farrera<sup>3</sup>,  
Pedro F. Quintana-Ascencio<sup>4</sup>, Lorena Ruíz-Montoya<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Recursos Naturales y Desarrollo Rural. <sup>2</sup>Departamento de Ecología y Sistemática Terrestre, El Colegio de La Frontera Sur (ECOSUR). 29290. San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, México. (rubencamilo79@yahoo.com.mx). <sup>3</sup>Herbario Eizi Matuda, Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas, Libramiento Norte Poniente 1150, Colonia Lajas Maciel. 29039. Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México. <sup>4</sup>Department of Biology, University of Central Florida. 4000 Central Florida Boulevard, Orlando, FL 32816, USA.

### RESUMEN

Las hojas de la palma *Chamaedorea quezalteca* son un recurso forestal no maderable importante para los pobladores de la Sierra Madre de Chiapas, México. El objetivo del presente estudio fue evaluar el efecto de la defoliación artificial durante un año (julio del 2008 a julio del 2009) sobre las respuestas en producción foliar, mortalidad y reproducción en *C. quezalteca*, en tres sitios de la Reserva de la Biosfera El Triunfo, Chiapas, México. Se seleccionaron 600 individuos en tres categorías de tamaño definidas por el número de tallos (1-3, 4-6 y >7). El diseño experimental fue factorial mixto con dos factores fijos (tratamiento y tamaño) y uno aleatorio (sitio) y la cobertura del bosque como covariable, con tres tratamientos de defoliación (30, 60 y 100 %) y un testigo (0 %), y se realizó un análisis de varianza con los datos. La producción de hojas fue significativa ( $p \leq 0.05$ ) respecto al tamaño de la planta y a la intensidad de defoliación, pero la respuesta dependió de la combinación de niveles. La producción foliar aumentó con la intensidad de cosecha (defoliación) y en las categorías de tamaños. Durante el experimento se registró la muerte de ocho individuos y 20 % de todos los individuos seleccionados perdió uno o más tallos. No se encontraron diferencias ( $p > 0.05$ ) entre tratamientos y el testigo en la producción de inflorescencias e infrutescencias entre el inicio del experimento y después de un año, ni en la producción de frutos después de un año. Los resultados indican que la cosecha

### ABSTRACT

The leaves of the *Chamaedorea quezalteca* palm are an important non-timber forest resource for the dwellers of the Sierra Madre de Chiapas, México. The aim of this study was to evaluate the effect of artificial defoliation during one year (July 2008 to July 2009) on leaf production, mortality and reproduction of *C. quezalteca* at three sites of the El Triunfo Biosphere Reserve, Chiapas, México. Six hundred individuals were selected in three size categories defined by the number of stems (1-3, 4-6 and >7). The experimental design was mixed factorial with two fixed factors (treatment and size) and one random (site), and forest cover as a covariate, with three treatments of defoliation (30, 60 and 100 %) and the control (0 %); an analysis of variance was performed with the data. The production of leaves was significant ( $p \leq 0.05$ ) in relation to plant size and intensity of defoliation, but such response depended on the combination of factor levels. Leaf production increased with harvest intensity (defoliation) and size categories. During the experiment, eight individuals were recorded dead and 20 % of all the selected individuals lost one or more stems. No differences were found ( $p \leq 0.05$ ) between treatments and the control in the production of inflorescences and infrutescences between the start of the experiment and after one year, nor in fruit production after a year. Results indicate that leaf harvest in an annual period increased leaf production but did not change the reproduction and survival of individuals.

\*Autor responsable ❖ Author for correspondence.

Recibido: Enero, 2011. Aprobado: Mayo, 2011.

Publicado como ARTÍCULO en *Agrociencia* 45: 507-518. 2011.

**Key words:** management, non-timber forest products, compensatory response, Sierra Madre de Chiapas.

**de hojas en un periodo anual aumentó la producción de hojas pero no cambió la reproducción ni la supervivencia de los individuos.**

**Palabras clave:** manejo, producto no maderable, respuesta compensatoria, Sierra Madre de Chiapas.

## INTRODUCCIÓN

La extracción de hojas implica una pérdida de la biomasa y del área foliar activa fotosintética que genera una alteración en el balance neto entre la ganancia de carbono a través de la fotosíntesis y su pérdida por la respiración (Anten y Ackerly, 2001). El impacto de la defoliación sobre el desempeño de las plantas se ha estudiado particularmente en especies que presentan algún tipo de aprovechamiento y son consideradas como productos forestales no maderables, como las palmas (Endress *et al.*, 2004a; Valverde *et al.*, 2006; Martínez-Ramos *et al.*, 2009).

Para el diseño de modelos o la definición de niveles de aprovechamiento apropiado de los productos forestales no maderables es útil el diseño y el desarrollo de experimentos que simulen escenarios de defoliación o cosecha (Endress *et al.*, 2006). Los experimentos ayudan a predecir el comportamiento individual y poblacional de los organismos y así definir las mejores prácticas para un manejo sostenible (McPherson y DeStefano, 2003; Ticktin, 2004). En varias especies de palmas se ha evaluado experimentalmente el efecto de la defoliación sobre el crecimiento individual, la viabilidad poblacional, la producción foliar y la supervivencia. Generalmente se observan efectos negativos a largo plazo y efectos positivos en una primera temporada de cosecha después de la defoliación (Endress *et al.*, 2004b; Valverde *et al.*, 2006; Martínez-Ramos *et al.*, 2009). En algunos casos, no se han detectado efectos negativos de la cosecha en la producción foliar, la supervivencia y el crecimiento de las palmas (Chazdon, 1991; Bonesso-Sampaio *et al.*, 2008).

Al realizar experimentos para analizar las respuestas compensatorias ante tratamientos de cosecha es importante considerar el hábito de crecimiento de la especie estudiada. En el caso de las palmas se han realizado estudios en especies de hábito solitario, como *Chamaedorea elegans* (Anten *et al.*, 2003; Valverde *et al.*, 2006; Martínez-Ramos *et al.*, 2009), *C. tepejilote*

## INTRODUCTION

Leaf removal means a loss of biomass and photosynthetic active leaf area generating a change in the net balance between carbon gain through photosynthesis and loss by respiration (Anten and Ackerly, 2001). The impact of defoliation on the performance of plants has been studied particularly in species that have some type of use and are considered non-timber forest products, such as palms (Endress *et al.*, 2004a; Valverde *et al.*, 2006; Martínez-Ramos *et al.*, 2009).

For the design of models or the definition of levels of adequate utilization of non-timber forest products, the design and development of experiments that simulate defoliation or harvest scenarios (Endress *et al.*, 2006) have proven useful. Experiments can predict the individual and population behavior of organisms and thus help define the best practices for sustainable management (McPherson and DeStefano, 2003; Ticktin, 2004). In several species of palms the effect of defoliation on individual growth, population viability, leaf production and survival has been evaluated experimentally. In general, long-term negative effects and positive effects in a first harvest season after defoliation have been observed (Endress *et al.*, 2004b; Valverde *et al.*, 2006; Martínez-Ramos *et al.*, 2009). In some cases, no negative effects of harvest on leaf production, survival and palm growth (Chazdon, 1991; Bonesso-Sampaio *et al.*, 2008) were detected.

It is important to consider the growth habit of the species under study when performing experiments to analyze compensatory responses to harvest treatments. In the case of palms, studies have been conducted on species of solitary growth habit like *Chamaedorea elegans* (Anten *et al.*, 2003; Valverde *et al.*, 2006; Martínez-Ramos *et al.*, 2009), *C. tepejilote* (Oyama and Mendoza, 1990) and *C. radicalis* (Endress *et al.*, 2004a, b). Studies on caespitose palms or with clonal habit are scarce: *Geonoma congesta* (Chazdon, 1991, 1992), *G. Deversa* (Flores and Ashton, 2000) and *Desmoncus orthacanthos* (Siebert, 2000).

Compensatory response in plants is the capacity to respond to an event or factor that has limited the normal course of growth or production of any part of an individual and involves different reaction mechanisms to damage (Anten *et al.*, 2003; Retuerto

(Oyama y Mendoza, 1990) y *C. radicalis* (Endress *et al.*, 2004a, b). Los estudios en palmas de hábito cespitoso o clonal son más escasos: *Geonoma congesta* (Chazdon, 1991, 1992), *G. deversa* (Flores y Ashton, 2000) y *Desmoncus orthacanthos* (Siebert, 2000).

La respuesta compensatoria en plantas es la capacidad de responder a un evento o factor que haya limitado el curso normal de crecimiento o producción de cualquier parte del organismo e implica diferentes mecanismos (Anten *et al.*, 2003; Retuerto *et al.*, 2003; Ruiz-R. *et al.*, 2008) para responder al daño. Algunos de ellos son: 1) incremento en la tasa de producción de biomasa; 2) incremento de la tasa fotosintética; 3) la disponibilidad o almacenamiento de reservas de carbono y nutrientes; y 4) habilidad para movilizar las reservas de carbono desde las raíces u otros tejidos a las zonas dañadas.

El objetivo de este estudio fue evaluar la respuesta de la palma *Chamaedorea quezalteca* Standl. & Steyerl. (Palmae) ante diferentes niveles de defoliación y observar las respuestas en un primer periodo anual (julio del 2008 a julio del 2009). La hipótesis fue que la producción de hojas aumenta positivamente con la intensidad de la cosecha y que la defoliación puede tener implicaciones negativas en la producción de estructuras reproductivas y la supervivencia.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Especie de estudio

*Chamaedorea quezalteca* es una palma de hábito cespitoso a erecto; las plantas son dioicas y miden hasta 7 m de altura. Los tallos son verdes, erectos o pocas veces decumbentes, con un diámetro de hasta 3.5 cm, con entrenudos blancos y conspicuos. Cada año produce 1 a 3 hojas por tallo; las hojas son pinnadas y extendidas y alcanzan hasta 150 cm de largo (Hodel, 1992). Se distribuye en Centroamérica (Guatemala, El Salvador y Honduras) y el sur de México (Chiapas y Oaxaca), y forma parte del bosque mesófilo de montaña y del bosque tropical perennifolio. En Chiapas se localiza en ambas vertientes de la Sierra Madre de Chiapas en altitudes de 900 a 2300 m. Esta palma es la más importante de la Sierra Madre de Chiapas por su aprovechamiento comercial derivado de la extracción de follaje; sus hojas son usadas para arreglos florales y como ejemplares vivos para adorno. En México esta especie se enlistó bajo estatus de conservación en la categoría de Amenazada (Semarnat, 2010).

*et al.*, 2003; Ruiz-R. *et al.*, 2008). Some of them are: 1) increased biomass production rate; 2) increased photosynthesis rate; 3) the availability or storage of stocks of carbon and nutrients; and 4) ability to mobilize carbon reserves from the roots or other tissues to damaged areas.

The objective of this study was to evaluate responses of the palm *Chamaedorea quezalteca* Standl. & Steyerl. (Palmae) to different levels of defoliation and observe such responses in the first annual period (July 2008 to July 2009). The hypothesis was that leaf production increases insofar as harvesting is more intensive and defoliation may have negative implications on the production of reproductive structures and survival.

## MATERIALS AND METHODS

### Study species

*Chamaedorea quezalteca* is a palm with a caespitose to erect growth habit; plants are dioecious and are up to 7 m high. The stems are green, erect or rarely decumbent, with a diameter up to 3.5 cm, with white and conspicuous internodes. Each year it produces 1-3 leaves per stem; leaves are pinnate and extended reaching 150 cm long (Hodel, 1992). It is distributed in Central America (Guatemala, El Salvador and Honduras) and southern México (Chiapas and Oaxaca), and is found in the montane cloud forest and tropical rain forest. In Chiapas it is located on both sides of the Sierra Madre de Chiapas, at 900-2300 m elevation. This is the most important palm species of the Sierra Madre de Chiapas because of its commercial use resulting from foliage harvest; its leaves are sold for flower arrangements and as living organisms for garnish. In México this species is listed under conservation status in the category of Threatened (SEMARNAT, 2010).

### Study area and sites

The study was conducted in El Triunfo Biosphere Reserve (El Triunfo, hereafter), located in southern México, in the Sierra Madre of Chiapas. El Triunfo has an area of 119 177 ha, between 450 and 3000 m high, comprising a mountain landscape of folded orographic structures running from northwest to southeast, and serving as watershed between the Pacific slope and the Central Depression of Chiapas (Arreola-Muñoz *et al.*, 2004). It has a wide diversity of climates, including three regional types: warm-humid in the lowlands, semi warm-humid in the middle, and cool-humid in the highlands (García, 1983). El Triunfo has a great variety of

### Área y sitios de estudio

El estudio se realizó en la Reserva de la Biosfera El Triunfo (El Triunfo, en adelante) ubicada al sur de México, en la Sierra Madre de Chiapas. El Triunfo tiene una extensión de 119 177 ha, con altitudes de 450 a 3000 m, comprende un paisaje montano de estructuras orográficas plegadas que corren del NO al SE y sirve de parteaguas entre la vertiente del Pacífico y la Depresión Central de Chiapas (Arreola-Muñoz *et al.*, 2004). Cuenta con una amplia diversidad climática, la cual incluye tres tipos de climas regionales: cálido-húmedo en las áreas bajas, semicálido-húmedo en las partes medias, y templado húmedo en las partes altas (García, 1983). El Triunfo tiene una gran variedad de ecosistemas terrestres, destacando por su importancia y diversidad biológica el bosque mesófilo de montaña (Rzedowski, 1978).

Se seleccionaron tres sitios de estudio (Figura 1), uno en la zona núcleo 1 El Triunfo, y dos en la zona de amortiguamiento, finca Santa Catarina y ejido Nueva Colombia, usando los siguientes criterios: 1) áreas en buen estado de conservación; 2) poblaciones conservadas de *C. quezalteca*; 3) poblaciones no cosechadas en las últimas tres décadas; y 4) condiciones ambientales con la mayor similitud, principalmente en pendientes y amplitud altitudinal. Originalmente se intentó seleccionar 240 individuos de *C. quezalteca* en cada sitio; sin embargo, sólo en El Triunfo y Nueva Colombia fue posible tener este número de individuos. Para Santa Catarina sólo se pudieron seleccionar y marcar 120 individuos porque el terreno tiene pendientes más acentuadas y

land ecosystems, standing out the montane cloud forest for its importance and biological diversity (Rzedowski, 1978).

We selected three study sites (Figure 1), one in El Triunfo core area 1, and two in the buffer zone: finca Santa Catarina and the ejido Nueva Colombia, using the following criteria: 1) areas in good forest condition; 2) preserved populations of *C. quezalteca*; 3) non-harvested populations over the last three decades; and 4) similar environmental conditions, mainly with respect to slopes and elevational amplitude. Originally we tried to select 240 individuals of *C. quezalteca* at each site, but only in El Triunfo and Nueva Colombia it was possible to have such number of individuals. For Santa Catarina we could only select and mark 120 individuals because the terrain is steeper and stony; besides, palm density in relation to the other two sites was lower.

### Experimental design and treatment application

For the location and selection of each individual palm included in the experiment, linear transects were established perpendicular to the slopes, parallel between them and 8 m apart from each other. Transects varied in length; they were adjusted to terrain conditions and determined by the presence of ravines and steep slopes. In each transect we set points every 8 m for the selection of individuals. To establish a point of selection a circular area with a 6 m diameter was delimited. Inside the circle the individual required was selected according to treatment and size category. Individuals in adult or juvenile stage were selected,

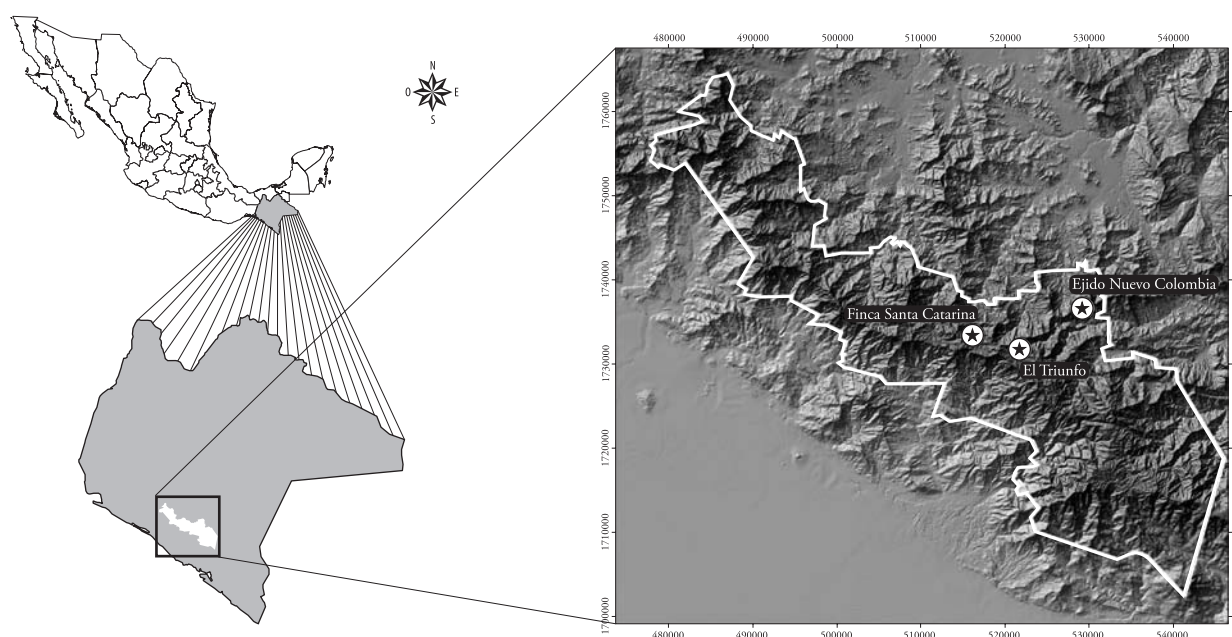


Figura 1. Sitios de estudio en la Reserva de la Biosfera El Triunfo, Chiapas, México.  
Figure 1. Study sites in the El Triunfo Biosphere Reserve, Chiapas, México.

es más pedregoso; además, la densidad de palmas con respecto a los otros dos sitios fue menor.

### Diseño experimental y aplicación de tratamientos

Para la ubicación y selección de cada individuo de palma incluido en el experimento se trazaron transectos lineales, establecidos de manera perpendicular a las pendientes de los cerros, paralelas entre ellos y separados a cada 8 m de distancia entre sí. La longitud de cada transecto varió en su extensión, se adecuó a las condiciones del terreno y fue determinada por la presencia de cañadas o pendientes. En cada transecto se ubicaron puntos cada 8 m para la selección de individuos. Para establecer un punto de selección se delimitó un área circular con un diámetro de 6 m. Dentro del círculo se seleccionó el individuo requerido de acuerdo al tratamiento y la categoría de tamaño. Se seleccionaron individuos en etapa adulta o juvenil y que a la vista mostraran estar en buen estado (sin daños por herbivoría, enfermedad y daños mecánicos por la caída de ramas o árboles). Si dentro de ese punto de selección no se encontraba el individuo requerido, se consideraba como un punto nulo y se continuaba el muestreo hasta encontrar la palma requerida. Un individuo seleccionado era marcado, recibía un número consecutivo y se aplicaba el tratamiento de defoliación respectivo.

Las plantas se categorizaron en tres niveles de tamaño de acuerdo al número de tallos en cada individuo: 1-3 tallos, 4-6 tallos y >7 tallos. Los tratamientos de defoliación fueron: 30, 60 y 100 % de defoliación y el testigo (0 %). La defoliación se realizó con una tijera de podar, cortando la hoja en la base del pecíolo a 20 cm arriba del envaine del tallo; este corte se realizó siempre empezando por las hojas más recientes.

En cada individuo seleccionado se midió la longitud del tallo más grande, el diámetro a la altura del pecho (DAP) de todos los tallos mayores a 1.3 m, número de tallos, el número de hojas en pie y el número de hojas cortadas. Para cada individuo se evaluó la cobertura del dosel con una cámara fotográfica Sony DSC-F828, tomando una foto del dosel de manera vertical al bosque, a una altura de 1.20 m del suelo y con una amplitud de lente de 50 mm. Para calcular el porcentaje de cobertura para cada palma se utilizó una transparencia cuadrículada; el porcentaje de apertura del dosel se consideró la proporción del número de cuadros cerrados con respecto al total: cobertura del dosel = (cuadros cerrados × 100) / cuadros totales. Se consideró un cuadro como cerrado cuando 50 % o más del mismo se encontraba cubierto por vegetación. Este método para evaluar la cobertura del dosel respecto a cada individuo se usó porque los instrumentos utilizados frecuentemente para caracterizar esta variable del bosque (por ejemplo, un densiómetro o fotos hemisféricas) tienen un mayor ángulo de apertura que incluye condiciones relativamente

showing at first sight to be in good condition (no damage from herbivory, disease or mechanical damage from falling branches or trees). If within this selection point the individual required was not found, it was considered as a zero point and sampling continued until finding the palm required. An individual selected was marked, given a consecutive number and the corresponding defoliation treatment was applied.

We classified the plants into three size levels according to the number of stems in each individual: 1-3 stems, 4-6 stems and >7 stems. Defoliation treatments were: 30, 60 and 100 % defoliation and the control (0 %). Defoliation was done with pruning shears, cutting the leaf at the base of the petiole 20 cm above the leaf sheath of the stem; this cut always started with newer leaves.

In each selected individual we measured the length of the longer stem, the diameter at breast height (DBH) of all the stems longer than 1.3 m, the number of stems, and the number of cut leaves and those remaining in the plant. In each individual we evaluated the forest canopy cover with a Sony DSCF828 camera, taking a picture of the canopy vertical to the forest, at 1.20 m aboveground and with a 50-mm lens. To calculate the percentage of forest cover for each palm we used a transparent grid; the percentage of canopy openings was obtained from the proportion of the number of closed squares with respect to total: canopy cover = (closed squares × 100) / total squares. A square was considered closed when 50 % of it or more was covered by vegetation. We used this method of assessing canopy cover in relation to each individual palm because the instruments frequently utilized to characterize this forest variable (*e.g.*, a densiometer or hemispheric photos) span a wider area that includes relatively remote and possibly irrelevant conditions for each individual selected (up to a radius of more than 12 m).

### Statistical analysis

#### Leaf production

To analyze the compensatory response of leaf production after harvest and during an annual period, we used an ANOVA model for a mixed factorial design. The factorial model was used to compare the sites (random factor), the size defined by the number of stems (fixed factor) and the defoliation treatments (fixed factor), with 591 cases included in the three sites, which were considered as replicates.

Before defining the final factorial model, four potential covariates were taken into account in order to assess and statistically control the effect attributable to variables measured but not subjected to experimental control. These covariates were: 1) canopy cover; 2) the individual DAP; 3) length of the

alejadas y posiblemente irrelevantes para cada individuo seleccionado (hasta un radio de más de 12 m).

### Análisis estadístico

#### Producción de hojas

Para analizar la respuesta compensatoria de la producción de hojas después de la cosecha y durante un periodo anual se usó un modelo de ANDEVA para un diseño factorial mixto. El modelo factorial se usó para contrastar los sitios (factor aleatorio), el tamaño definido por el número de tallos (factor fijo) y los tratamientos de defoliación (factor fijo) con 591 casos incluidos en los tres sitios, los cuales se consideraron como repeticiones.

Antes de definir el modelo factorial final se consideraron cuatro covariables posibles para evaluar y controlar estadísticamente el efecto atribuible a variables medidas pero no sometidas a control experimental. Las covariables fueron: 1) cobertura del dosel; 2) DAP del individuo; 3) longitud del tallo más largo en cada individuo; y 4) número de tallos de cada individuo. Un análisis de correlación bivariada entre estas variables mostró que tres de ellas (DAP del individuo, longitud del tallo y número de tallos) estaban altamente correlacionadas entre sí y con el factor Tamaño ( $r > 0.58$ ,  $p \leq 0.001$ ,  $N = 591$ , en todos los casos); por tanto, sólo se usó la Cobertura del Dosel. Dado que la variable de respuesta (número de hojas producidas) mostró varianzas altas y una distribución Poisson, los datos se transformaron a su raíz cuadrada para normalizarlos (Sokal y Rohlf, 1969; Underwood, 1997).

Se realizaron pruebas post hoc con la prueba de Tukey para comparar las medias de las combinaciones de factores que resultaron significativas, y pruebas de  $t$  de Student para comparaciones apareadas entre las medias de los niveles de un factor dentro del otro (Sokal y Rohlf, 1969). Para cada tallo de cada individuo del experimento de defoliación se obtuvo un valor de producción foliar, dividiendo el número de hojas producidas entre el número de tallos de cada individuo al inicio del estudio; esto se realizó debido a que cada tallo produce más de una hoja. En este caso, para comparar entre el testigo y los tratamientos de defoliación a nivel de tallos se realizó un ANDEVA con un criterio de clasificación (factor Tratamiento), pero el factor Tamaño se excluyó para considerar sólo la producción por tallo y no por individuo.

#### Reproducción

Se cuantificaron las estructuras reproductivas encontradas en los individuos seleccionados al aplicar los tratamientos para el

longest stem in each individual; and 4) number of stems of each individual. A bivariate correlation analysis between these variables showed that three of them (DAP of the individual, stem length and number of stems) were highly correlated with each other and the Size factor ( $r > 0.58$ ,  $p \leq 0.001$ ,  $N = 591$ , in all cases); therefore, only the Canopy Cover was used. Since the response variable (number of leaves produced) showed high variances and a Poisson distribution, we transformed the data into their square root to normalize them (Sokal and Rohlf, 1969; Underwood, 1997).

We performed post hoc tests with the Tukey test to compare the means of the factor combinations that showed to be significant, and conducted paired Student  $t$  tests for comparisons between average levels of a factor within the other (Sokal and Rohlf, 1969). For each stem of each individual a leaf production value was obtained by dividing the number of leaves produced by the number of stems of each individual at the beginning of the study. This was done because each stem produces more than one leaf. In this case, to compare control and defoliation treatments at stem level, we conducted a one-way (Treatment factor) ANOVA, with the Size factor removed to consider only production per stem and not per individual.

#### Reproduction

We quantified reproductive structures found in all selected individuals when applying the defoliation treatments and after harvesting. To compare the production of inflorescences (male and female) and infructescences produced between the early period of the experiment and the first annual period (12 months after defoliation) we used the nonparametric McNemar test (Siegel, 1956; Sokal and Rohlf, 1969). For each infructescence we registered the number of fruits. The comparison of fruit production was made in two ways: in the first analysis the Wilcoxon nonparametric test (Siegel, 1956) was used to compare the averages in total fruit production between the initial period of the experiment and end of the first annual period; the second analysis was performed with the Kruskal-Wallis test (Siegel, 1956) to compare the means of fruit production per infructescence between the different treatments and the control at the end of the first annual period.

#### Survival and stem mortality

The survival of individuals and stem mortality between the different treatments and the control were assessed with a  $G^2$  test of independence (Sokal and Rohlf, 1969). A stem was considered dead if it showed evidence of being rotten, totally broken or with severe herbivory damage. In assessing the

experimento de defoliación y después de la cosecha. Para comparar la producción de inflorescencias (masculinas y femeninas) y de infrutescencias producidas entre el periodo inicial del experimento y el primer periodo anual (12 meses después de la defoliación) se usó la prueba no paramétrica de McNemar (Siegel, 1956; Sokal y Rohlf, 1969). Para cada infrutescencia se contabilizó el número de frutos. La comparación de la producción de frutos se realizó de dos maneras: en el primer análisis se usó la prueba no paramétrica de Wilcoxon (Siegel, 1956) para comparar los promedios en la producción total de frutos entre el periodo inicial del experimento y final del primer periodo anual; en el segundo se usó la prueba de Kruskal-Wallis (Siegel, 1956) para comparar los promedios en la producción de frutos por infrutescencia entre los diferentes tratamientos y el testigo al final del primer periodo anual.

### Supervivencia y mortalidad de tallos

La supervivencia de los individuos y la mortalidad de tallos entre los diferentes tratamientos y el testigo se evaluó con una prueba de independencia de  $G^2$  (Sokal y Rohlf, 1969). Se consideró un tallo muerto si presentaba evidencias de pudrición, si estaba totalmente quebrado o presentaba evidencia de daños severos por herbivoría. Al evaluar la mortalidad de los tallos se consideró el número de individuos que perdieron uno o dos tallos, y se agruparon en una sola categoría los que perdieron más de tres tallos. Este procedimiento fue necesario debido al número tan bajo de registros de individuos que perdieron tres o más tallos, resultando en una tabla de contingencia de  $4 \times 3$  (tratamientos y testigo vs individuos que perdieron uno o más tallos). Todos los análisis se realizaron con SPSS v. 15.0 para Windows.

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

### Producción de hojas

La respuesta en la producción de hojas aumentó de acuerdo con la intensidad de los tratamientos (cosecha) realizados en *C. quezalteca*. La producción de hojas (respuesta compensatoria) en los tres tratamientos de defoliación aplicados fue mayor a la del testigo. Se encontró que las interacciones Tamaño  $\times$  Tratamiento de defoliación ( $F_{6,554}=2.878$ ,  $p=0.048$ ) y Tamaño  $\times$  Sitio ( $F_{4,554}=13.273$ ,  $p \leq 0.001$ ) fueron significativas, así como los efectos de los factores Tamaño ( $F_{2,554}=71.093$ ,  $p \leq 0.001$ ) y Tratamiento ( $F_{3,554}=30.472$ ,  $p \leq 0.001$ ) (Figura 2) y la covariable Cobertura del Dosel ( $F_{1,554}=4.54$ ,  $p=0.034$ ). No

mortality of stems, the number of individuals that lost one or two stems was recorded, and those losing more than three stems were grouped into one single category. This procedure was necessary because of the low number of records of individuals which lost three or more stems, resulting in a  $4 \times 3$  contingency table (treatments and control vs. individuals that lost one or more stems). All statistical analyses were performed using SPSS v. 15.0 for Windows.

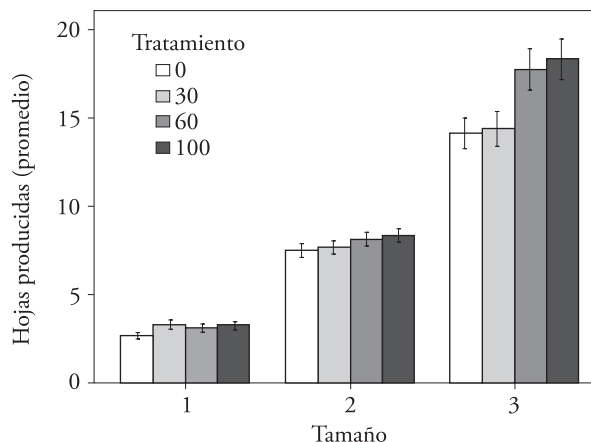
## RESULTS AND DISCUSSION

### Leaf production

Leaf production increased according to the intensity of the treatments (harvest) applied to *C. quezalteca*. Leaf production (compensatory response) in the three defoliation treatments applied was higher than in the control. We found that interactions Size  $\times$  Defoliation treatment ( $F_{6,554}=2.878$ ,  $p=0.048$ ) and Size  $\times$  Site ( $F_{4,554}=13.273$ ,  $p \leq 0.001$ ) were significant, as well as the effects of the factors Size ( $F_{2,554}=71.093$ ,  $p \leq 0.001$ ) and Defoliation ( $F_{3,554}=30.472$ ,  $p \leq 0.001$ ) (Figure 2) and the covariate Canopy Cover ( $F_{1,554}=4.54$ ,  $p=0.034$ ). The Site factor ( $F_{2,554}=0.756$ ,  $p=0.190$ ) was not significant nor the interactions Defoliation  $\times$  Site ( $F_{6,554}=0.189$ ,  $p=0.974$ ) and Size  $\times$  Defoliation  $\times$  Site ( $F_{12,554}=0.802$ ,  $p=0.648$ ). The post hoc comparisons (Tukey test) indicated differences between all levels of the Size factor ( $p \leq 0.001$ ) and in the Defoliation factor between the control vs. 60 ( $p \leq 0.001$ ), control vs. 100 ( $p \leq 0.001$ ), 30 vs. 60 ( $p \leq 0.020$ ) and 30 vs. 100 ( $p \leq 0.008$ ). In paired comparisons (test of means using Student's  $t$ ), considering the Treatment factor within the Size factor, we found differences only between Defoliation treatments and the control within Size 3 class ( $>7$  stems): the control vs. 60 % ( $p=0.003$ ), the control vs. 100 % ( $p \leq 0.001$ ) and between treatments 30 vs. 60 % ( $p=0.007$ ) and 30 vs. 100 % ( $p=0.001$ ). To evaluate the number of leaves produced per stem the total number of leaves produced was divided by the number of stems: the ANOVA with only the levels of the Defoliation treatment indicated differences between them ( $F_{3,590}=9.181$ ,  $p \leq 0.001$ ); the post hoc test (Tukey test) showed differences between control vs. 60 % ( $p \leq 0.001$ ), control vs. 100 % ( $p \leq 0.001$ ) and marginally between control vs. 30 % ( $p=0.053$ ).

resultaron significativos el factor Sitio ( $F_{2,554}=0.756$ ,  $p=0.190$ ) ni las interacciones Tratamiento de defoliación  $\times$  Sitio ( $F_{6,554}=0.189$ ,  $p=0.974$ ) y Tamaño  $\times$  Tratamiento de defoliación  $\times$  Sitio ( $F_{12,554}=0.802$ ,  $p=0.648$ ). Las comparaciones post hoc (prueba de Tukey) indicaron diferencias entre todos los niveles del factor Tamaño ( $p \leq 0.001$ ) y en el Tratamiento entre los niveles testigo vs. 60 ( $p \leq 0.001$ ), testigo vs. 100 ( $p \leq 0.001$ ), 30 vs. 60 ( $p \leq 0.020$ ) y 30 vs. 100 ( $p \leq 0.008$ ). En las comparaciones apareadas (prueba de medias con la  $t$  de Student), considerando el factor Tratamiento dentro del factor Tamaño, sólo se encontraron diferencias entre los tratamientos y el testigo dentro de la clase de Tamaño 3 ( $>7$  tallos): testigo y 60 % ( $p=0.003$ ), el testigo y 100 % ( $p \leq 0.001$ ), y entre los tratamientos de 30 y 60 % ( $p=0.007$ ) y de 30 y 100 % ( $p=0.001$ ). Para evaluar el número de hojas producidas por tallo se dividió el número total de hojas producidas entre el número de tallos: el ANDEVA con sólo los niveles de defoliación (tratamiento) indicó diferencias entre ellos ( $F_{3,590}=9.181$ ,  $p \leq 0.001$ ); la prueba post hoc (prueba de Tukey) mostró diferencias entre el testigo y 60 % ( $p \leq 0.001$ ), el testigo y 100 % ( $p \leq 0.001$ ) y marginalmente entre el testigo y 30 % ( $p=0.053$ ).

El análisis de los resultados mostró que los tratamientos de 100 % con el tamaño  $>7$  tallos tuvieron el mejor desempeño. Esta producción foliar mayor respecto a los otros niveles de tamaño y tratamiento se relaciona con la capacidad de la reparación inmediata de la planta respecto a la biomasa perdida. Por tanto, los individuos de mayor tamaño y con más estimulación (nivel de defoliación) aumentan la respuesta al daño causado. De acuerdo con Lambers *et al.* (2008), las respuestas compensatorias de las plantas pueden ocurrir a través de dos procesos: el primero implica una producción rápida de tejido foliar, y el segundo un incremento en la tasa fotosintética de las otras hojas a través de varios mecanismos. Otro aspecto posiblemente implicado en la respuesta compensatoria observada (no medido en este trabajo y que amerita el estudio ecofisiológico respectivo), se refiere a la traslocación de los carbohidratos almacenados desde los tallos, sus bases o las raíces (Chazdon, 1991). La compensación foliar y el incremento de acuerdo a los niveles de cosecha observado en este estudio es congruente con los resultados de otros estudios de defoliación en palmas, particularmente aquellos en los cuales un aumento



**Figura 2.** Promedio de la producción de hojas de plantas de *Chamaedorea quezalteca* de tres clases de tamaño bajo diferentes tratamientos de defoliación de julio del 2008 a julio del 2009. Las barras representan la media  $\pm 1$  error estándar.

**Figure 2.** Average production of leaves by *Chamaedorea quezalteca* plants of three size classes under different defoliation treatments from July 2008 to July 2009. Bars represent the mean  $\pm 1$  standard error.

The analysis of results showed that the treatments of 100 % harvest on plants with size  $>7$  stems had the best performance. Compared to other size and defoliation levels this higher leaf production is associated with the ability of immediate repair of the plant in relation to lost biomass. Therefore, larger individuals and with more stimulation (defoliation level) have an increased response to the damage caused. According to Lambers *et al.* (2008), the compensatory responses of plants can occur through two processes: the first involves rapid production of leaf tissue, and the second an increase in the photosynthetic rate of the other leaves through various mechanisms. Another issue possibly involved in the compensatory response observed (not measured in this work and deserving the corresponding ecophysiological study) refers to the translocation of stored carbohydrates from the stem, their bases or roots (Chazdon, 1991). Leaf compensation and increased leaf production according to the harvest levels observed in this study are consistent with the results of other palm defoliation studies, particularly those in which an increase in harvest enhances the compensatory response of leaf production (Anten and Ackerly, 2001; Endress *et al.*, 2004a; Valverde *et al.*, 2006).

Leaf phenology in *C. quezalteca* involves production of one to two leaves (rarely three) per



en la cosecha intensifica la respuesta compensatoria en producción foliar (Anten y Ackerly, 2001; Endress *et al.*, 2004a; Valverde *et al.*, 2006).

La fenología foliar en *C. quezalteca* implica la producción de una a dos hojas (raramente tres) por tallo en un periodo anual; los promedios encontrados fueron de 1.4 a 1.7 hojas por tallo. Estos datos son parecidos pero inferiores a los encontrados en plantas unitarias como *C. radicalis* (Endress *et al.*, 2004a) y menores a los encontrados en *C. bartlingiana* (Ataroff y Schwarzkopf, 1992), *C. elegans* (Valverde *et al.*, 2006) y *Phytelephas seemannii* (Bernal, 1998). Considerando su hábito cespitoso, la producción foliar de *C. quezalteca* es menor a la de *Geonoma congesta* (Chazdon, 1991).

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

### Reproducción

De los 591 individuos de palmas que sobrevivieron al experimento de defoliación, sólo fue posible identificar el sexo en 147 individuos femeninos (24.9 % del total de individuos) y 44 masculinos (7.4 %); los otros individuos seleccionados no presentaron estructuras reproductivas durante el periodo de estudio. La remoción de hojas no tuvo un efecto significativo al cabo de un primer periodo anual de cosecha sobre la producción de inflorescencias, infrutescencias y frutos. No hubo diferencias entre el número de inflorescencias (prueba de McNemar:  $\chi^2=3.6$ , g.l.=1,  $p=0.11$ ) e infrutescencias (prueba de McNemar:  $\chi^2=2.32$ , g.l.=1,  $p=0.16$ ) producidas al inicio y al final del primer año del experimento. Tampoco hubo diferencias en la producción promedio de frutos entre el inicio del estudio (2008) y un año después (2009) (prueba de Wilcoxon:  $Z=1672$ ,  $N=86$ ,  $p<0.39$ ), ni entre la

stem over an annual period. The averages found were 1.4 to 1.7 leaves per stem. These data are similar but lower than those found in unitary growth plants like *C. radicalis* (Endress *et al.*, 2004a) and lower than those found in *C. bartlingiana* (Ataroff and Schwarzkopf, 1992), *C. elegans* (Valverde *et al.*, 2006), and *Phytelephas seemannii* (Bernal, 1998). Given its caespitose growth habit, the leaf production of *C. quezalteca* is lower than that of *Geonoma congesta* (Chazdon, 1991).

The results obtained must be considered with caution as they only comprise a first annual season response after experimental defoliation and a longer observation time is required. In some studies the compensatory response has been assessed as a leaf production on the rise in the first year (Chazdon, 1991; McKean, 2003; Endress *et al.*, 2004a). In studies conducted over several years, this compensatory response decreases as the time and frequency of leaf removal increases (Martínez-Ramos *et al.*, 2009); in some cases maximums in leaf production have been found with intermediate treatments (McKean, 2003).

### Reproduction

We could identify the sex of only 147 female individuals (24.9 % of all plants) and 44 male plants (7.4 %) out of the 591 palms which survived the defoliation experiment; the rest of the individuals did not produce reproductive structures during the study period. Leaf removal had no significant effect on the production of inflorescences, infrutescences and fruits after an initial annual period of harvest. There were no differences between the number of inflorescences (McNemar test:  $\chi^2=3.6$ , g.l.=1,  $p=0.11$ ) and infrutescences (McNemar test:  $\chi^2=2.32$ , g.l.=1,  $p=0.16$ ) produced at the beginning and the end of the first year of the experiment. Neither there were differences in the average production of fruits from the beginning of the study (2008) to one year later (2009) (Wilcoxon test:  $Z=1672$ ,  $N=86$ ,  $p<0.39$ ), nor between average fruit production between defoliation treatments and the control after one year (Kruskal-Wallis test:  $\chi^2=3.82$ , g.l.=3,  $p=0.28$ ), or between sizes (Kruskal-Wallis test:  $\chi^2=2.60$ , g.l.=2,  $p=0.27$ ).

Negative consequences in the production of reproductive structures for some palm species have

producción promedio de frutos de los tratamientos y el testigo posterior a un año de estudio (prueba de Kruskal-Wallis:  $\chi^2=3.82$ , g.l.=3,  $p=0.28$ ), ni entre los tamaños (prueba de Kruskal-Wallis:  $\chi^2=2.60$ , g.l.=2,  $p=0.27$ ).

En algunas especies de palmas hay consecuencias negativas en la producción de estructuras reproductivas en estudios de cosecha evaluados en dos o más años después de la defoliación (Mendoza *et al.*, 1987; Zuidema *et al.*, 2007; Martínez-Ramos *et al.*, 2009). Las consecuencias de la defoliación sobre aspectos reproductivos no han sido evidentes en palmas coloniales como *Geonoma congesta* (Chazdon, 1991), pero si han afectado a otras como *G. deversa* (Zuidema *et al.*, 2007). Martínez-Ramos *et al.* (2009) mencionan que las palmas sujetas a eventos únicos de defoliación no presentan efectos negativos sobre aspectos reproductivos o estos son pequeños en comparación con aquellos de las plantas sujetas a defoliaciones repetidas. La fenología reproductiva de *C. quezalteca* implica periodos anuales de producción de flores y frutos, por lo que se puede decir que la exposición a un periodo anual de defoliación no tuvo consecuencias notorias.

### Mortalidad

Se encontraron ocho individuos muertos: cuatro de la clase del Tamaño 1, dos del Tamaño 2 y dos del Tamaño 3; por tratamiento de defoliación 4 del testigo, 1 de 30 %, 2 de 60 % y 1 de 100 %. Sobrevivieron a la defoliación al cabo de un año 98.7 % de los individuos. No hubo diferencias (prueba de  $G^2=2.81$ , g.l.=3,  $p=0.42$ ) en la mortalidad de palmas entre los tratamientos de defoliación y el testigo. Se encontró que del total de individuos seleccionados, 20 % ( $N=120$ ) perdieron uno o más tallos (1-7 tallos), aunque la mayoría de los individuos sólo perdió un tallo. Tampoco hubo diferencias (prueba de  $G^2=4.44$ , g.l.=6,  $p=0.62$ ) en la frecuencia de individuos que perdieron tallos con respecto a los tratamientos aplicados. Estos resultados sugieren que las plantas de *C. quezalteca* poseen resistencia a los diferentes niveles de cosecha, dado que la mitad de los casos de mortalidad ocurrió en el testigo. Patrones de mortalidad similares se encontraron en otras palmas en las cuales la defoliación no afectó la supervivencia (Mendoza *et al.*, 1987; Chazdon, 1991; Zuidema *et al.*, 2007). La supervivencia y mortalidad de tallos en *C. quezalteca*

been reported in harvest studies evaluated two or more years after defoliation (Mendoza *et al.*, 1987; Zuidema *et al.*, 2007; Martínez-Ramos *et al.*, 2009). The consequences of defoliation on reproductive aspects have not been evident in colonial palms as *Geonoma congesta* (Chazdon, 1991), but have affected others like *G. deversa* (Zuidema *et al.* 2007). Martínez-Ramos *et al.* (2009) mention that palms subjected to defoliation events do not show negative effects on reproductive aspects, or such events are small compared to those of plants subject to repeated defoliations. The reproductive phenology of *C. quezalteca* involves annual periods of production of flowers and fruits, and it can be stated that exposure to an annual defoliation period had no noticeable consequences.

### Mortality

Eight individuals were found dead: four of Size 1 class, two of Size 2 and two of Size 3; with respect to defoliation treatment there were 4 in the control, 1 with 30 %, 2 of 60 % and 1 of 100 %. Plants surviving defoliation amounted to 98.7 % after one year. There were no differences in mortality ( $G^2$  test=2.81, g.l.=3,  $p=0.42$ ) between the defoliation treatments and the control. We found that 20 % ( $N=120$ ) out of the total of individuals lost one or more stems (1-7 stems), although most individuals lost only one stem. There were no differences ( $G^2$  test=4.44, g.l.=6,  $p=0.62$ ) in the frequency of individuals which lost stems with respect to the treatments. These results suggest that plants of *C. quezalteca* may resist different levels of harvest, since half of the cases of mortality occurred in the control. Similar mortality patterns were found in other palms in which defoliation did not affect survival (Mendoza *et al.*, 1987; Chazdon, 1991; Zuidema *et al.*, 2007). The survival and mortality of stems in *C. quezalteca* are more related to natural events like falling branches or trees, herbivory, the damage caused by large mammals, or infection by pathogens. These same circumstances are shown in some studies as causes of death in palms (Chazdon, 1991; Flores and Ashton, 2000; Tanner, 2001). Yet there are also negative effects of defoliation on survival, particularly under more intense defoliation treatments and regular defoliation (Endress *et al.*, 2004b; Martínez-Ramos *et al.*, 2009). The colonial habit of *C. quezalteca*

están más relacionadas con eventos naturales como la caída de ramas o árboles, la herbivoría, el daño de mamíferos grandes o infecciones por patógenos. Estas mismas circunstancias se muestran en algunos estudios como causas de mortalidad en palmas (Chazdon, 1991; Flores y Ashton, 2000; Tanner, 2001). Pero también hay efectos negativos de la defoliación sobre la supervivencia, principalmente en los tratamientos de defoliación más intensos y con defoliación periódica (Endress *et al.*, 2004b; Martínez-Ramos *et al.*, 2009). El hábito colonial de *C. quezalteca* aumenta su área de exposición y con ello las probabilidades de ser dañadas. En general, los procesos descritos parecen ser frecuentes en la dinámica de supervivencia y mortalidad de tallos de *C. quezalteca*, ya que uno de cada cinco individuos perdió uno o más tallos en este experimento y las causas no estuvieron relacionadas directamente con los tratamientos de cosecha aplicados.

### CONCLUSIONES

La producción de hojas aumentó con los niveles de cosecha y en las categorías con mayor número de tallos; la producción de hojas fue mayor al del testigo en todos los casos. Después de un año, los tratamientos aplicados no tuvieron un efecto significativo sobre la producción de inflorescencias e infrutescencias, ni sobre la supervivencia y mortalidad de tallos.

### AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecemos al apoyo en campo de Juan Gálvez, Luis Solís, Nayely Martínez, Angelita López, Jorge Martínez, Mario Alberto del Barco y Manuel Martínez. Agradecemos a las autoridades del ejido Nueva Colombia, a los dueños de la finca Santa Catarina y a la Dirección de El Triunfo (CONANP) por el acceso a las áreas de estudio. A Sergio López Mendoza por su apoyo en la realización de los análisis estadísticos. Este estudio fue apoyado por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología mediante una beca (número 215033) otorgada al primer autor, por el Consejo de Ciencia y Tecnología de Chiapas mediante una beca durante el verano de 2009, por Fondos Operativos de la Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas al proyecto “Efecto del aprovechamiento foliar sobre los atributos demográficos de la palma *Chamaedorea quezalteca* en la Reserva de la Biosfera El Triunfo”, otorgados al primer autor, así como por los proyectos “Ecología del género *Chamaedorea* en la Sierra Madre de Chiapas” (Fondo Sectorial CONACYT-SEMARNAT, clave

increases its exposed area and thus the likelihood of being damaged. In general, the above mentioned processes appear to be common in the dynamics of survival and mortality of *C. quezalteca* stems, since one of every five individuals lost one or more stems in this experiment and the causes were not directly related to the harvest treatment applied.

### CONCLUSIONS

Leaf production increased with harvest levels and in those size categories with the largest number of stems; leaf production was higher for all defoliation treatments than for the control plants. After one year defoliation treatments had no significant effect on the production of inflorescences and infrutescences, nor on stem survival and mortality.

—End of the English version—



2004-C01-272) y Fundación Chris y Sharon Davidson (clave IFT01/06) otorgados a M. A. Pérez Farrera, y por la línea de investigación de ECOSUR “Conservación y restauración de bosques de Chiapas”.

### LITERATURA CITADA

- Anten, N. P., and D. D. Ackerly. 2001. Canopy-level photosynthetic compensation after defoliation in a tropical understorey palm. *Funct. Ecol.* 15: 252-262.
- Anten, N. P., M. Martínez-Ramos, and D. D. Ackerly. 2003. Defoliation and growth in an understory palm: quantifying the contributions of compensatory responses. *Ecology* 84: 2905-2918.
- Arreola-Muñoz, A., G. Cuevas-García, R. Becerril-Macal, L. Noble-Camargo, y M. Altamirano. 2004. El medio físico y geográfico de la Reserva de la Biosfera El Triunfo, Chiapas. *In: Pérez-Farrera, M. A., N. Martínez-Meléndez, y A. Hernández (eds). El Triunfo, tras una Década de Conservación. Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas. Tuxtla Gutiérrez, México. pp: 117-139.*
- Ataroff, M., and T. Schwarzkopf. 1992. Leaf production, reproductive patterns, field germination and seedling survival in *Chamaedorea bartlingiana*, a dioecious understory palm. *Oecologia* 92: 250-256.
- Bernal, R. 1998. Demography of the vegetable Ivory palm *Phytelephas seemannii* in Colombia, and the impact of seed harvesting. *J. Appl. Ecol.* 35: 64-74.
- Bonesso-Sampaio, M., I. Belloni-Schmidt, and I. Benedetti-Figueiredo. 2008. Harvesting effects and population ecology

- of the Buriti palm (*Mauritia flexuosa* L. f., Arecaceae) in the Jalapão Region, Central Brazil. *Econ. Bot.* 62: 171-181.
- Chazdon, R. L. 1991. Effects of leaf and ramet removal on growth and reproduction of *Geonoma congesta*, a clonal understorey palm. *J. Ecol.* 79: 1137-1146.
- Chazdon, R. L. 1992. Patterns of growth and reproduction of *Geonoma congesta*, a clustered understorey palm. *Biotropica* 24: 43-51.
- Endress, B., D. L. Gorchoy, M. Peterson, and E. Padrón-Serrano. 2004a. Harvest of the palm *Chamaedorea radicalis*, its effects on leaf production, and implications for sustainable management. *Conserv. Biol.* 18: 822-830.
- Endress, B., D. L. Gorchoy, and R. L. Noble. 2004b. Non-timber forest product extraction: effects of harvest and browsing on an understorey palm. *Ecol. Appl.* 14: 1139-1153.
- Endress B., D. L. Gorchoy, and 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*. *For. Ecol. Manage.* 234: 181-191.
- Flores, C. F., and P. M. Ashton. 2000. Harvesting impact and economic value of *Geonoma deversa*, Arecaceae, an understorey palm used for roof thatching in the Peruvian Amazon. *Econ. Bot.* 54: 267-277.
- García, E. 1983. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 146 p.
- Hodel, D. R. 1992. *Chamaedorea* Palms: The Species and Their Cultivation. The International Palm Society, Allen Press. Lawrence, 306 p.
- Lambers, H., F. Stuart, and T. Pons. 2008. *Plant Physiological Ecology*. 2nd ed. Springer. New York. 604 p.
- Martínez-Ramos, M., N. P. Anten, and D. D. Ackerly. 2009. Defoliation and ENSO effects on vital rates of an understorey tropical rain forest palm. *J. Ecol.* 97: 1050-1061.
- McKean, S. G. 2003. Toward sustainable use of palm leaves by a rural community in Kwazulu-Natal, South Africa. *Econ. Bot.* 57: 65-72.
- McPherson, G., and S. DeStefano. 2003. *Applied Ecology and Natural Resource Management*. Cambridge University Press. New York. 165 p.
- Mendoza, A., D. Piñero, and J. Sarukhán. 1987. Effects of experimental defoliation on growth, reproduction and survival of *Astrocaryum mexicanum*. *J. Ecol.* 75: 545-554.
- Oyama, K., and A. Mendoza. 1990. Effects of defoliation on growth, reproduction, and survival of a Neotropical dioecious palm *Chamaedorea tepejilote*. *Biotropica* 22: 119-123.
- Retuerto, R., S. Rodríguez-Roiloa, B. Fernández-Lema, y J. R. Obeso. 2003. Respuestas compensatorias de plantas en situaciones de estrés. *Ecosistemas* 2003/1. <http://www.aet.org/ecosistemas/031/investigacion4.htm> (Consultado: septiembre, 2010).
- Ruiz-R., N., D. Ward, and D. Saltz. 2008. Leaf compensatory growth as a tolerance strategy to resist herbivory in *Panicum sickenbergeri*. *Plant Ecol.* 198: 19-26.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa. México. 432 p.
- SEMARNAT (Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales). 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010 que determina las 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. Diario Oficial de la Federación, 2a sección, Jueves 30 de diciembre de 2010.
- Siebert, S. F. 2000. Abundance and growth of *Desmoncus orthacanthos* Mart. (Palmae) in response to light and ramet harvesting in five forest sites in Belize. *For. Ecol. Manage.* 137: 83-90.
- Siegel, S. 1956. *Nonparametric Statistics for the Behavioral Sciences*. McGraw-Hill. New York. 312 p.
- Sokal, R. R., and F. J. Rohlf. 1969. *Biometry*. W. H. Freeman. New York. 776 p.
- Tanner, J. E. 2001. The influence of clonality on demography: patterns in expected longevity and survivorship. *Ecology* 82: 1971-1981.
- Ticktin, T. 2004. The ecological implications of harvesting non-timber forest products. *J. Appl. Ecol.* 41: 11-21.
- Valverde, T., M. Hernández-Apolinar, and S. Mendoza-Amaro. 2006. Effect of leaf harvesting on the demography of the tropical palm *Chamaedorea elegans* in South-Eastern Mexico. *J. Sustain. For.* 23: 85-105.
- Underwood, A. J. 1997. *Experiments in Ecology: Their Logical Design and Interpretation Using Analysis of Variance*. Cambridge University Press. Cambridge. 504 p.
- Zuidema, P., H. de Kroon, J. Marinus, and A. Werger. 2007. Testing sustainability by prospective and retrospective demographic analyses: evaluation for palm leaf. *Ecol. Appl.* 17: 118-128.