



COLEGIO DE POSTGRADUADOS

INSTITUCION DE ENSEÑANZA E INVESTIGACION EN CIENCIAS AGRÍCOLAS

CAMPUS MONTECILLO

POSTGRADO EN CIENCIAS FORESTALES

**ESTRUCTURA, DINÁMICA POBLACIONAL Y
REGENERACIÓN DEL LEÑO DE *Amphipterygium*
adstringens (ANACARDIACEAE) EN EL EJIDO EL LIMÓN,
MORELOS, MÉXICO**

LEONARDO ALEJANDRO BELTRÁN RODRÍGUEZ

T E S I S
PRESENTADA COMO REQUISITO PARCIAL
PARA OBTENER EL GRADO DE:

DOCTOR EN CIENCIAS

MONTECILLO, TEXCOCO, EDO. DE MEXICO

2018



COLEGIO DE POSTGRADUADOS

INSTITUCIÓN DE ENSEÑANZA E INVESTIGACIÓN EN CIENCIAS AGRÍCOLAS

CARTA DE CONSENTIMIENTO DE USO DE LOS DERECHOS DE AUTOR Y DE LAS REGALÍAS COMERCIALES DE PRODUCTOS DE INVESTIGACIÓN

En adición al beneficio ético, moral y académico que he obtenido durante mis estudios en el Colegio de Postgraduados, el que suscribe, "**M. C. Leonardo Alejandro Beltrán Rodríguez**", alumno de esta Institución, estoy de acuerdo en ser partícipe de las regalías económicas y/o académicas, de procedencia nacional e internacional, que se deriven del trabajo de investigación que realicé en esta institución, bajo la dirección del Profesor "**Dr. Juan Ignacio Valdez Hernández**", por lo que otorgo los derechos de autor de mi tesis "**Estructura, dinámica poblacional y regeneración del leño de *Amphipterygium adstringens* (Anacardiaceae) en el ejido El Limón, Morelos, México**", y de los productos de dicha investigación al Colegio de Postgraduados. Las patentes y secretos industriales que se puedan derivar serán registrados a nombre del Colegio de Postgraduados y las regalías económicas que se deriven serán distribuidas entre la Institución, El Consejero o Director de Tesis y el que suscribe, de acuerdo a las negociaciones entre las tres partes, por ello me comprometo a no realizar ninguna acción que dañe el proceso de explotación comercial de dichos productos a favor de esta Institución.

Campus Montecillo, a 03 de agosto de 2018

M. en C. Leonardo Alejandro Beltrán Rodríguez

Dr. Juan Ignacio Valdez Hernández

La presente tesis titulada: **"Estructura, dinámica poblacional y regeneración del leño de *Amphipterygium adstringens* (Anacardiaceae) en el ejido El Limón, Morelos, México"**, realizada por el alumno: **"Leonardo Alejandro Beltrán Rodríguez"** bajo la dirección del Consejo Particular indicado, ha sido aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

DOCTOR EN CIENCIAS

CIENCIAS FORESTALES

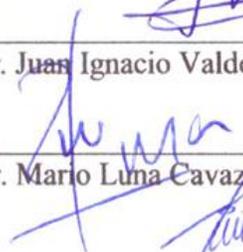
CONSEJO PARTICULAR

CONSEJERO



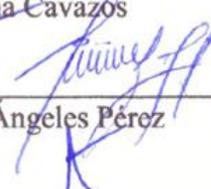
Dr. Juan Ignacio Valdez Hernández

ASESOR



Dr. Mario Luna Cavazos

ASESOR

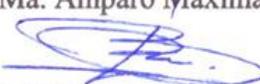


Dr. Gregorio Ángeles Pérez

ASESORA

Dra. Ma. Amparo Máxima Borja de la Rosa

ASESORA



Dra. Belinda Josefina Maldonado Almanza

Montecillo, Texcoco, Estado de México, Agosto 2018

**ESTRUCTURA, DINÁMICA POBLACIONAL Y REGENERACIÓN DEL LEÑO DE
Amphipterygium adstringens (ANACARDIACEAE) EN EL EJIDO EL LIMÓN,
MORELOS, MÉXICO**

Leonardo Alejandro Beltrán Rodríguez, Dr.

Colegio de Postgraduados, 2018

RESUMEN

Amphipterygium adstringens “Cuachalalate” es un árbol dioico y endémico de México, históricamente utilizado por las propiedades medicinales de su leño (corteza y madera), y actualmente amenazado debido a su creciente comercialización nacional e internacional. No se cuenta con información ecológica para el manejo silvícola de este recurso, por ello, el presente estudio se desarrolló en el ejido El Limón de Cuachichinola, Morelos, una de las principales áreas de abastecimiento comercial del Cuachalalate en México. Se encontró que esta especie es estructuralmente dominante (Índice de Valor de Importancia Relativo = 20.9, Índice de Valor Forestal Relativo = 17.0) en el estrato medio y superior del bosque tropical caducifolio de sitios perturbados y excluidos, con una densidad promedio de 136 ind. ha⁻¹, 80% de los cuales presentan diámetros normales (DN) ≤ 25 cm. La variación en la precipitación media anual entre 2015 y 2017 influyó ($p < 0.001$) en la dinámica poblacional del Cuachalalate, con menor crecimiento de plántulas y adultos en la condición excluida pero mayor fecundidad. Los individuos adultos registraron la mayor probabilidad de sobrevivencia, independientemente de la distribución inicial de tamaños y de los factores ambientales-antropógenos. Los modelos de proyección integral (IPM's) indicaron que la tasa de crecimiento poblacional es estable en la condición excluida ($\lambda = 1.003$), mientras que los sitios perturbados registraron un decremento anual del 9% ($\lambda = 0.920$). De acuerdo con el análisis de elasticidad, la sobrevivencia fue el proceso demográfico que más contribuyó a λ . Se encontraron diferencias altamente significativas ($p < 0.0001$) entre árboles masculinos y femeninos de *A. adstringens* en la anatomía del xilema secundario, así como mayor ($p < 0.05$) eficiencia y seguridad en el transporte de agua en las plantas femeninas. Los árboles femeninos también regeneraron su leño significativamente ($W = 250306$, $p < 0.001$) más rápido que los masculinos (0.54 ± 0.39 cm año⁻¹ vs 0.46 ± 0.35 cm año⁻¹), particularmente cuando se descortezaba el 50% del fuste limpio de árboles con DN ≥ 20.1 cm durante la época de lluvias; no obstante, la tasa de mortalidad post-descortezamiento en este sexo fue mayor (60%). Esta información enfatiza la relevancia de evaluar en forma independiente las historias de vida de cada sexo en especies dioicas sometidas a cosecha comercial, y puede ser de utilidad para implementar un plan de aprovechamiento sostenible de *A. adstringens* en México.

Palabras clave: Anatomía de la madera, Corteza, Cuachalalate, Descortezamiento comercial, Dioicismo, Producto Forestal No Maderable, Tasa de crecimiento poblacional

**STRUCTURE, POPULATION DYNAMICS AND BARK RE-GROWTH OF
Amphipterygium adstringens (ANACARDIACEAE) IN THE EJIDO EL LIMÓN,
MORELOS, MEXICO**

Leonardo Alejandro Beltrán Rodríguez, Dr.

Colegio de Postgraduados, 2018

ABSTRACT

Amphipterygium adstringens “Cuachalalate” is a dioecious tree endemic of Mexico, historically used for the medicinal properties of its bark and wood, and currently threatened due to its increasing national and international trade. There is no ecological information for the silvicultural management of this resource, therefore, the present study was developed in the ejido El Limón de Cuauichinola, Morelos, one of the main commercial supply areas of Cuachalalate in Mexico. This target species is structurally dominant (Relative Importance Value Index = 20.9, Relative Forest Value Index = 17.0) in the middle and upper strata of the tropical deciduous forest of disturbed and excluded sites, with an average density of 136 ind. ha⁻¹, 80 % of which have stem diameters (DN) ≤ 25 cm. The mean annual rainfall variation between 2015 and 2017 influenced ($p < 0.001$) the population dynamics of the Cuachalalate, with lower growth of seedlings and adults in the excluded condition but higher fertility. Adult trees had the highest probability of survival, regardless of the initial distribution of sizes and environmental-anthropogenic factors. The integral projection models (IPM's) pointed out that the population growth rate is stable in the excluded condition ($\lambda = 1.003$), whereas the disturbed sites recorded an annual decrease of 9% ($\lambda = 0.920$). According to the elasticity analysis, survival was the demographic process that contributed most to λ . There were highly significant differences ($p < 0.0001$) in the wood anatomy of male and female trees of *A. adstringens*, as well as greater ($p < 0.05$) efficiency and safety in water transport through the xilem in female trees. Female trees also had a bark re-growth significantly faster ($W = 250306$, $p < 0.001$) than the male ones (0.54 ± 0.39 cm year⁻¹ vs 0.46 ± 0.35 cm year⁻¹), particularly when 50% of the clear bole height is debarked in trees with $DN \geq 20.1$ cm during the rainy season; nevertheless, post-debarking mortality rate in this sex was higher (60%). This information highlight the importance of independently assessed the life histories of each sex in dioecious species subject to commercial harvest, and may be useful to implement a plan for the sustainable use of *A. adstringens* in Mexico.

Keywords: Wood anatomy, bark, Cuachalalate, commercial debarking, Diocism, Non-Timber Forest Product, Population growth rate

DEDICATORIA

A mi hijo, Raúl Nicolás Beltrán Sánchez, por haber venido a este mundo e impregnarlo de belleza, fé, ilusión e infinito amor; por impulsarme a ser un mejor ser y un mejor padre; por haberme permitido re-descubrir la simpleza y profunda hermosura de la vida. Gracias por amarme hijo, y muchas gracias por tu sonrisa y ánimos para que yo lograra esto. Te amo Nicolacito!!

A Selene Mariana Sánchez Mendoza, por su cariño y amistad, por apoyarme a cuidar con todo el amor a nuestro hijo y por darme la oportunidad de aprender sobre la vida.

A mis padres, Sonia Leticia Rodríguez Salmorán y Javier Rafael Beltrán Lugo, quienes me concedieron el privilegio de estar aquí, de caer, de levantarme, de aprender, de sentir, y de perdonar y seguir. Gracias por su amor, consejos y paciencia....Los amo!!

A mi hermano, Luis Didier Beltrán Rodríguez, mi pilar, mi amigo y fiel acompañante. Por su entereza, serenidad e integridad. Gracias por apoyarme y estar ahí, te quiero!!

A mi abuelita Tula, un ser increíble que no deja de asombrarme, de enseñarme y de compartir su amor. Gracias por querernos tanto abue!!.

A mi abuelito Quique[†], gracias por estar aquí, por cuidarnos, por siempre velar nuestro camino.

A mi abuelita Mary[†], quien partió durante este sueño, pero que aún en su despedida llenó de alegría y esperanza la vida de aquellos que la aman.

A toda mi familia (tías-tíos y primas-primos), a la que amo y aprecio muchísimo, y sin la cual, definitivamente, no podría haber logrado esto.

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, deseo agradecer profundamente al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología de México (CONACYT, becario 265032), institución que a través del financiamiento público me brindó la posibilidad de realizar los estudios de doctorado.

Con infinito aprecio agradezco también al Colegio de Postgraduados, particularmente al Postgrado en Ciencias Forestales y al excelente grupo de profesores que lo conforman, quienes a través de pláticas circunstanciales y cátedras formales influyeron considerablemente en mi formación.

A los ejidatarios y población en general del Ejido El Limón de Cuauhichinola, Mpio. de Tepalcingo, Morelos, por darme la oportunidad de conocerlos y desarrollar este proyecto de investigación en su territorio. Particularmente al Sr. Claudio Benítez Cardozo, representante de la Cadena Productiva del Cuachalalate; así como a la familia de Don Eufemio Palma Bahena.

A la Red Temática del CONACYT “Productos Forestales No Maderables: Aportes desde la Etnobiología para su Aprovechamiento Sostenible” (Proyectos # 271837, 280901, 293914) y al proyecto "Estrategias Ecológicas y Culturales de los Pueblos Tradicionales para enfrentar la incertidumbre en la disponibilidad de Recursos Vegetales" (PROMEP-UAEMOR-PTC-342), por los recursos destinados para el desarrollo de esta investigación y la asistencia a eventos académicos (congresos y simposios, reuniones nacionales, estancias de investigación).

Al Departamento de Agricultura de los Estados Unidos (USDA) y al Comité Canadiense Organizador de la IUFRO All Division 5 Conference 2017, particularmente al Programa de Asistencia Científica (SAP05-STU) por la beca parcial obtenida para participar en este evento.

A su vez, al Programa para la realización de Estancias de Investigación Científica y/o Tecnológica del Consejo Mexiquense de Ciencia y Tecnología, Gobierno del Estado de México, por la beca otorgada para llevar a cabo una estancia de investigación en el Departamento de Botánica de la Universidad de Hawai'i en Mānoa, Estados Unidos.

Con gran admiración y respeto le agradezco infinitamente a los profesores que conforman este Consejo Particular. Al Dr. Juan Ignacio Valdez Hernández, director de tesis en el sentido amplio de la palabra, quien me ofreció su amistad y confió en mi, me contagió e incrementó mi interés y asombro por la ecología y silvicultura de los bosques tropicales, así como por la evaluación sostenible de los recursos forestales que los integran; Dra. Angélica Romero Manzanares, quien me ha formado en la ecología vegetal y ha incidido profundamente en mi desarrollo académico; Dr. Mario Luna Cavazos, por su amistad, apoyo constante y capacitación que me brindó en la estadística uni y multivariada; Dr. Gregorio Ángeles Pérez, por compartirme su increíble pasión por los procesos ecológicos que afectan a los ecosistemas forestales y los métodos de análisis para su evaluación; Dra. Amparo Borja de la Rosa, quien me abrió las puertas de su laboratorio y me permitió comprender la importancia de la anatomía de madera para explicar procesos y mecanismos ecofisiológicos (muchas gracias en verdad por su apoyo y amistad); Dra. Belinda Mandonado Almanza, por haberme inspirado en el camino de la etnobotánica y el manejo forestal, por apoyarme en el trabajo de campo y las reflexiones teóricas, y por permitirme ser su amigo y colaborador, mil gracias Maestra.

A la Dra. Tamara Ticktin del Laboratorio de Biología de la Conservación y Etnoecología, Departamento de Botánica de la Universidad de Hawai'i en Mānoa, Estados Unidos; por su calidad humana, paciencia y pasión para transmitirme sus conocimientos sobre la demografía de plantas y el desarrollo de modelos matriciales y de proyección integral, así como por abrirme las puertas de su laboratorio y brindarme su amistad.

Al Dr. Juan Antonio Cruz Rodríguez del Departamento de Agroecología de la Universidad Autónoma Chapingo, por su confianza e invaluable apoyo para instruirme en la exploración y aprendizaje de los modelos matriciales y de proyección integral.

Al personal técnico del Laboratorio de Anatomía y Tecnología de la Madera de la División de Ciencias Forestales de la Universidad Autónoma Chapingo, por todo su apoyo y amistad, muchas gracias Sra. Adriana, Sra. Lulu y Alvarito.

Al Ing. Andrés Chacón Hernández e Ing. Octavio Vázquez Zúñiga de la empresa Sistemas Estratégicos para la Gestión Ambiental (SEGA S.A. de C.V.), por toda la confianza y el apoyo otorgado para la conclusión de este trabajo, debido a que gracias a los permisos laborales que me dieron me fue posible atender todo el proceso administrativo para adquirir el grado.

A cuatro amigos muy cercanos que admiro y aprecio, a los que agradezco infinitamente lo mucho que me han apoyado para crecer personal y académicamente, pero sobre todo, a los que les estaré siempre agradecido por incidir en mí para seguir caminando en momentos duros y no perder el rumbo, los doctores: Alfredo Saynes, Pepe Blancas, Toño Sierra Huelz y Elizandro Pineda Herrera.

A otros grandes amigos que los estudios doctorales me permitieron conocer, a los cuales estimo bastante, y que mediante risas, desvelos, caminatas, comidas, viajes y fiestas, nos hemos acompañado en este proceso. Muchas gracias en verdad: Esteban, Iris, Adrián, Vicente, Tonantzin, Paco, Facundo, Tadeo, Luis, Jonathan, Ángeles y Ramiro.

A Ricardo Garza Lau, un amigo que a pesar de la distancia me ha apoyado infinitamente, y sin el cual, varios de los sueños y actuales logros académicos se hubieran venido abajo.

A mi gran amigo Juan Salgado[†], quien lamentablemente partió de este plano terrenal, pero cuyas palabras, consejos y enseñanzas llevaré siempre grabadas.

CONTENIDO

RESUMEN	iv
ABSTRACT	v
LISTA DE CUADROS	xiii
LISTA DE FIGURAS	xv
INTRODUCCIÓN GENERAL.....	1
Justificación.....	4
Objetivos	6
Hipótesis.....	7
Área de estudio.....	7
Sistema de estudio.....	10
Literatura citada.....	13
CAPITULO I. ESTRUCTURA Y DIVERSIDAD ARBÓREA DE BOSQUES TROPICALES CADUCIFOLIOS SECUNDARIOS EN LA RESERVA DE LA BIÓSFERA SIERRA DE HUAUTLA, MORELOS.....	20
1.1. Resumen.....	20
1.2. Abstract	21
1.3. Introducción	22
1.4. Materiales y métodos	24
1.4.1. Área de estudio.....	24
1.4.2. Unidades de muestreo y medición de variables	25
1.4.3. Estimación de la riqueza arbórea	26
1.4.4. Estratos verticales y categorías diamétricas	26
1.4.5. Índices estructurales	27
1.4.6. Medidas de diversidad.....	27
1.4.7. Análisis de datos.....	28
1.5. Resultados	28

1.6. Discusión.....	36
1.6.1. Riqueza y composición arbórea durante la sucesión secundaria.....	36
1.6.2. Recuperación estructural en la dinámica sucesional.....	38
1.6.3. Parámetros de diversidad entre condiciones de abandono.....	40
1.6.4. Resiliencia de los BTCs de El Limón de Cuauchichinola.....	40
1.7. Literatura citada.....	43
 CAPITULO II. EFECTO DE FACTORES AMBIENTALES Y ANTROPÓGENOS SOBRE LA DINÁMICA POBLACIONAL DE UN ÁRBOL DIOICO TROPICAL DE MÉXICO: EL CASO DE <i>Amphipterygium adstringens</i> (ANACARDIACEAE).....	
2.1. Resumen.....	52
2.2. Abstract.....	53
2.3. Introducción.....	54
2.4. Método.....	57
2.4.1. Área de estudio.....	57
2.4.2. Especie de estudio.....	58
2.4.3. Censo demográfico y análisis de datos.....	59
2.4.3.1. Modelo de Proyección Integral (IPM's).....	60
2.5. Resultados.....	63
2.6. Discusión.....	69
2.7. Conclusiones.....	73
2.8. Literatura citada.....	74
 CAPITULO III. CARACTERES ECO-ANATÓMICOS DE LA MADERA DE <i>Amphipterygium</i> <i>adstringens</i> (ANACARDIACEAE), UNA ESPECIE DIOICA DEL BOSQUE TROPICAL CADUCIFOLIO DE MÉXICO.....	
3.1. Resumen.....	84
3.2. Abstract.....	85
3.3. Introducción.....	86
3.4. Materiales y métodos.....	89

3.4.1. Descripción del grupo de estudio	89
3.4.2. Obtención de muestras y análisis de datos	90
3.5. Resultados	92
3.6. Discusión	100
3.6.1. Caracteres anatómicos del xilema secundario de <i>Amphipterygium adstringens</i>	100
3.6.2. Variación ecoanatómica y diferenciación sexual en la madera de <i>Amphipterygium adstringens</i>	103
3.7. Conclusiones	108
3.8. Literatura citada.....	109
 CAPITULO IV. IMPACTO DEL DESCORTEZAMIENTO SOBRE LA REGENERACIÓN Y SOBREVIVENCIA DE <i>Amphipterygium adstringens</i> (ANACARDIACEAE) EN MÉXICO: IMPLICACIONES PARA EL MANEJO	
118	
4.1. Resumen	118
4.2. Abstract	119
4.3. Introducción	120
4.4. Materiales y métodos	122
4.4.1. Área de estudio.....	122
4.4.2. Especie de estudio	123
4.4.3. Descortezamiento experimental y evaluación de la regeneración de corteza	123
4.4.4. Análisis de datos.....	125
4.5. Resultados	126
4.6. Discusión.....	136
4.6.1. Regeneración y resiliencia de <i>Amphipterygium adstringens</i> ante el descortezamiento.	136
4.6.2. Factores que afectan la regeneración de <i>Amphipterygium adstringens</i>	139
4.6.3. Impacto del descortezamiento en la sobrevivencia de <i>Amphipterygium adstringens</i>	141
4.7. Conclusiones	144
4.8. Literatura citada.....	146
 CONCLUSIONES GENERALES	
153	

LISTA DE CUADROS

Cuadro 1. 1. Atributos estructurales de la vegetación arbórea por UM y tiempo de abandono en El Limón de Cuauchichinola, Morelos. Rangos promedio seguidos por letras diferentes dentro de columnas indican diferencias significativas entre condiciones (Friedman, $p < 0.0001$).	30
Cuadro 1. 2. Especies con mayores valores de importancia por índice estructural y especies exclusivas por condición de estudio en El Limón de Cuauchichinola, Morelos	34
Cuadro 1. 3. Índices de diversidad por tiempo de abandono en El Limón de Cuauchichinola, Morelos, México. D_{MG} = Margalef, $1/D$ = recíproco de Simpson y S = alfa de Fisher. Rangos promedio seguidos por letras diferentes dentro de columnas indican diferencias significativas (Friedman, $p < 0.05$). H' = Shannon-Wiener, valores promedio seguidos por un * dentro de columnas indica diferencias significativas (t de Hutcheson, $p < 0.001$).	35
Cuadro 1. 4. Prueba de diferencias en la composición arbórea entre condiciones con base en el procedimiento de permutación de respuesta múltiple (MRPP) en El Limón de Cuauchichinola, Morelos. Significancia estadística: $p < 0.05$.	36
Cuadro 2. 1. Factores biofísicos de cada condición de estudio generados a partir de datos promedio para los años 2015 a 2017 en el ejido El Limón de Cuauchichinola, Morelos.	62
Cuadro 2. 2. Resultados del Modelo de Regresión Lineal para la función de crecimiento en plántulas de <i>A. adstringens</i> .	64
Cuadro 2. 3. Resultados del Modelo de Regresión Lineal para la función de crecimiento en individuos adultos de <i>A. adstringens</i> .	65
Cuadro 2. 4. Resultados del Modelo Lineal de Efectos Mixtos para la función de fecundidad de <i>A. adstringens</i> .	67
Cuadro 3. 1. Caracteres anatómicos de la madera en la especie dioica <i>Amphipterygium adstringens</i> .	94
Cuadro 3. 2. Índices funcionales del xilema secundario de <i>Amphipterygium adstringens</i> .	100
Cuadro 4. 1. Estadística descriptiva de la regeneración del leño en árboles masculinos y femeninos de <i>A. adstringens</i> , considerando la estacionalidad: lluvias vs sequía; el	

diámetro: $DN1 \leq 20$ cm y $DN2 \geq 20.1-35$ cm; y los tratamientos de descortezamiento: T1=2x25%, T2=2x50% y T3=2X75%. La media representa el valor promedio del crecimiento del leño (cm) de tres individuos durante dos años de medición.....130

Cuadro 4. 2. Prueba de los efectos del Análisis de Varianza Factorial Univariante sobre la regeneración en grosor del leño (cm) de *Amphipterygium adstringens*, México. ..132

Cuadro 4. 3. Variables asociadas a la sobrevivencia de individuos cosechados de *Amphipterygium adstringens* mediante un modelo lineal generalizado con distribución binomial y función liga logit.135

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Área de estudio.	8
Figura 2. Diferencias ambientales y de régimen de manejo (perturbado vs excluido) entre las condiciones de estudio.....	9
Figura 3. Estructuras reproductivas (árboles masculinos y femeninos) y vegetativas (fuste, hojas y corteza) de <i>Amphipterygium adstringens</i>	10
Figura 4. Distribución de <i>Amphipterygium adstringens</i> en México (Modificado de Cuevas-Figueroa, 2005).	11
Figura 1. 1. Curvas especies-área por tiempo de abandono en El Limón de Cuauchichinola, Morelos. a) Letras diferentes entre curvas indican diferencias significativas (Friedman, $p < 0.0001$); b, c y d) Riqueza de especies (<i>Sest</i>) y riqueza esperada mediante estimadores no paramétricos en las condiciones con 35, 45 y 65 años de abandono, respectivamente.	29
Figura 1. 2. Distribución vertical del componente arbóreo por tiempo de abandono en El Limón de Cuauchichinola, Morelos. ● = punto de inflexión en C35 ($x=416.6, y= 5.9$) derivado de $y= 7E-16x^6 - 2E-12x^5 + 2E-09x^4 - 1E-06x^3 + 0.0002x^2 - 0.0028x + 1.691$; ◆ = punto de inflexión en C45 ($x= 614.3, y= 8.9$) obtenido de la ecuación $y= 2E-10x^4 - 3E-07x^3 + 0.0001x^2 - 0.0037x + 1.8825$; ▲ = punto de inflexión en C65 ($x=430.7, y=7.2$) generado a partir de $y= 2E-13x^5 - 4E-10x^4 + 4E-07x^3 - 0.0002x^2 + 0.047x + 0.5077$	31
Figura 1. 3. Distribución diamétrica del componente arbóreo por tiempo de abandono en El Limón de Cuauchichinola, Morelos. ● = punto de inflexión en C35 ($x=937.4, y= 24.4$) derivado de $y= 3E-15x^6 - 9E-12x^5 + 1E-08x^4 - 5E-06x^3 + 0.0012x^2 - 0.095x + 4.5686$; ◆ = puntos de inflexión en C45 ($x=200.3, y= 5.2$; $x=559.8, y=17.5$) obtenidos de la ecuación $y= 5E-10x^4 - 7E-07x^3 + 0.0003x^2 - 0.0416x + 3.9596$; ▲ = puntos de inflexión en C65 ($x=221.5, y=7.2$; $x=778.8, y=23.2$) generados a partir de $y= 3E-12x^5 - 6E-09x^4 + 4E-06x^3 - 0.0015x^2 + 0.2285x - 2.9363$	32
Figura 2. 1. Ecuación que describe el Kernel y las funciones de sobrevivencia, crecimiento y fecundidad requeridas para construir un modelo de proyección integral (IPM). Modificado de Easterling et al (2000) y Ellner y Rees (2006).....	61

Figura 2. 2. Modelos de distribución logísticos para plántulas e individuos adultos de <i>A. adstringens</i>	64
Figura 2. 3. Modelos de Regresión Lineal para plántulas e individuos adultos de <i>A. adstringens</i> . Líneas azules corresponden a la condición excluida, mientras líneas negras a la condición perturbada. La línea continua indica el valor de la precipitación media anual para el año 1 (2015), las líneas discontinúas son para los años 2 (2016) y 3 (2017).	66
Figura 2. 4. Probabilidad de distribución de la fecundidad de <i>A. adstringens</i> en la condición excluida (triángulos y línea azul) y perturbada (círculos y línea negra). El achurado de la línea indica el valor de la precipitación media anual para el año 1 (2015), año 2 (2016) y año 3 (2017).	67
Figura 2. 5. Tasas de crecimiento poblacional de <i>A. adstringens</i> para los tres periodos de observación en la condición excluida y perturbada.	68
Figura 3. 1. Estructura de la madera en árboles masculinos de <i>Amphipterygium adstringens</i> . – A & B: Corte transversal. – A: Zonas de crecimiento (flechas) y madera con porosidad difusa. – B: Poros circulares con distribución principalmente solitaria. – C & D: Material disociado. – C: Elemento de vaso corto y ensanchado con presencia de ápices. – D: Elemento de vaso en forma alargada y sin ápices, con puntuaciones con punteaduras intervasculares alternas a opuestas (flecha negra). – E & F: Corte radial. – E: Elementos de vaso con placas de perforación simples. – F: Cristales prismáticos en células del parénquima axial. – G: Material disociado. – G: Fibras septadas (flecha negra) muy cortas con paredes de grosor delgado. – H: Corte transversal. – H: Parénquima axial apotraqueal difuso (flecha negra) y paratraqueal escaso (flecha blanca). – I: Corte radial. – I: Remanentes de goma en rayos homocelulares (flecha blanca) y fibras (punta de flecha negra). J: Corte tangencial. – J: Rayos uniseriados (flecha negra), biseriados (flecha blanca) y multiseriados en 4 a 5 filas; presencia de canal gomífero (punta de flecha negra).	97
Figura 3. 2. Estructura de la madera en árboles femeninos de <i>Amphipterygium adstringens</i> . – A & B: Corte transversal. – A: Porosidad difusa y límites entre zonas de crecimiento (flechas). – B: Distribución de los poros. – C & D: Material disociado. – C: Elemento de vaso con forma de tambor y sin ápices. – D: Elemento de vaso en forma alargada y	

con presencia de ápices. – E & F: Corte radial. – E: Elemento de vaso con placa de perforación simple y punteaduras intervasculares alternas (flecha negra). – F: Cristales romboidales en células de parénquima axial. – G: Material disociado. – G: Fibra moderadamente corta con grosor de la pared muy delgado. – H: Corte transversal. – H: Arreglo del parénquima axial: apotraqueal difuso (flecha negra) y paratraqueal escaso (flecha blanca). – I: Corte radial. – I: Rayos heterocelulares con células erectas (flecha negra) e isodiamétricas (flecha blanca). J: Corte tangencial. – J: Rayos triseriados y multiseriados con canal gomífero (flecha blanca).99

Figura 4. 1. Tratamientos de descortezamiento y respuesta al corte de madera y corteza en *A. adstringens*. Cosecha de leño al: A) 2x25%; B) 2x50%; C) 2x75%; D) Alfiler en madera para medir la regeneración en grosor y presencia de abundante látex blanquecino minutos después del descortezamiento; E) Presencia de látex 24 horas después del descortezamiento; F) Recubrimiento de la corteza externa (tejido verde brillante) en la periferia de la herida..... 127

Figura 4. 2. Tipos de regeneración del leño en *A. adstringens*: A) Cicatrización lateral; B) Herida lisa y seca (sin goma), con tonalidad rojizo-negruzco y patrón indeterminado de grietas; C) Herida lisa y seca, de color rojizo-pardo y grieta vertical; D) Herida cubierta con goma rojiza, pegajosa y adherente al tacto; E) Herida cubierta principalmente con goma rojiza y en algunas zonas de la madera presenta goma café-negruzca que recubre el interior de la herida; F) Corteza externa regenerada con respecto a la no descortezada. 128

Figura 4. 3. Pruebas *post hoc* de las interacciones significativas con relación a la capacidad de regeneración del leño en grosor (cm) de *Amphipterygium adstringens*. A) Diferencias entre tratamientos de descortezamiento (2 x 25%; 2 x 50% y 2 x 75%) y épocas de corte (lluvias y sequía). B) Diferencias entre sexos (femeninos vs masculinos) y diámetros normales ($DN \leq 20\text{cm}$ vs $DN \geq 20.1\text{ cm}$)..... 133

INTRODUCCIÓN GENERAL

El aprovechamiento comercial de productos forestales no maderables (PFNM) genera beneficios económicos a las familias rurales que dependen de esta actividad, pero también en algunos casos produce impactos negativos en las poblaciones vegetales por prácticas de manejo frecuentemente insostenibles (Hernández-Barrios et al., 2014; Gaoue et al., 2016; Pandey y Savita, 2017). En términos generales se ha planteado que las técnicas de cosecha pueden afectar negativamente la fisiología y las tasas vitales de los individuos, modificar patrones demográficos y genéticos, y alterar procesos a niveles de la comunidad o ecosistema (Ticktin, 2004). No obstante, de acuerdo con Ticktin (2004) y Standley et al (2012), alrededor del 60% de los estudios ecológicos sobre PFNM generados a nivel mundial entre 1990-2010 se han focalizado en comprender el impacto de la cosecha a nivel de individuos y poblaciones, sin considerar el resto de niveles jerárquicos antes mencionados o de otros factores que influyen para el manejo sostenible (Ticktin, 2015).

Huai et al (2013) mencionan que la variación en la intensidad de cosecha comercial del rizoma de *Anemone altaica* Fisch. ex C.A. Mey. incrementa el área foliar y la densidad poblacional; al igual que en *Chamaedorea quezalteca* Standl. & Steyerl., en donde la cosecha tampoco afecta la estructura y dinámica poblacional, ya que la producción de hojas se beneficia por una alta intensidad de defoliación, por lo que esta práctica no tiene efecto en la reproducción y sobrevivencia (Martínez-Camilo et al., 2011). En *Brahea dulcis* (Kunth) Mart., diferentes prácticas de cosecha provocan cambios en la fisonomía de las poblaciones, debido a que en sitios donde el aprovechamiento de hojas es continuo, existe mayor densidad y producción foliar así como menor altura; mientras que en poblaciones donde las hojas no son aprovechadas la densidad es menor y la altura mayor (Pavón et al., 2006).

En cambio, en otras especies arbóreas tropicales la cosecha de hojas, flores, frutos y semillas afecta negativamente el número y tamaño de inflorescencias e infrutescencias, así como la frecuencia y probabilidad de que los individuos sean reproductivos (Shackleton et al., 2005; Gaoue y Ticktin, 2008). En *Adansonia digitata* Linn., la viabilidad poblacional está determinada por individuos adultos y su aporte a fecundidad, por lo que el aprovechamiento de frutos impacta la dispersión y el establecimiento, mientras la defoliación reduce el número de frutos por individuo (Dhillon y Gustad, 2004). Un caso excepcional es el que analizaron Ticktin y Nantel (2004), quienes demostraron que las poblaciones de *Aechmea magdalenae* (André) André ex

Baker localizadas en el bosque secundario tienen tasas de crecimiento significativamente mayores que las del bosque maduro, tanto en condiciones de aprovechamiento como sin aprovechamiento; esto debido a la capacidad de rebrote después de la cosecha, principalmente por una elevada propagación vegetativa.

Particularmente en México, la estructura poblacional de *Otatea acuminata* subsp. *aztecorum* (McClure & E.W. Sm.) R. Guzmán, Anaya & Santana, no se modifica bajo diferentes niveles de aprovechamiento, pero los sitios más aprovechados tienen en promedio mayor densidad y tallos más largos (Vázquez-López et al., 2004). Para otros PFNM con importancia cultural y comercial, como es el caso de *Sabal mexicana* Mart., palma utilizada en el techado de casas en la Península de Yucatán, se aprecia que a medida que incrementa el cambio cultural de la población, tanto la densidad y proporción de individuos cosechables así como el número de prácticas de manejo que promueven su sobrevivencia y crecimiento tienden a disminuir (Martínez-Ballesté et al., 2006).

También existen casos como el de los agaves mezcaleros (*Agave marmorata* Roezl.), en donde el incremento en la demanda de esta bebida tradicional modifica las prácticas ancestrales de aprovechamiento para autoconsumo, lo que impacta negativamente en su dinámica poblacional al afectar tasas vitales como el crecimiento y la sobrevivencia, logrando sobrevivir por el aporte de la reproducción clonal (Jiménez-Valdéz et al., 2010). De igual modo, en poblaciones no manejadas de otra especie de agave mezcalero de México (*A. potatorum* Zucc.) con ciclo de vida corto y reproducción exclusivamente sexual, a pesar de que se registran tasas estables de crecimiento poblacional, los análisis prospectivos sugieren que tales poblaciones decrecerán del 30 al 90% en los siguientes 30 años (Torres et al., 2015).

Estos estudios de caso evidencian la diversidad de recursos y formas de crecimiento que son aprovechados comercialmente, pero también enfatizan que la demanda del mercado determina pautas e influye en las intensidades de cosecha de los PFNM; por lo que el potencial para tolerar la cosecha depende sustancialmente de las características biológicas de cada especie y de la sensibilidad de la tasa de crecimiento poblacional ante cambios en los ciclos vitales, como se ha señalado con anterioridad (Ticktin, 2015). Por lo tanto, evaluar la sostenibilidad del aprovechamiento de los PFNM implica un análisis complejo, que va desde la parte de la planta cosechada, la temporada de cosecha, las características de la historia de vida de cada especie y la etapa de su ciclo de vida en que se cosecha, la frecuencia, intensidad y métodos de cosecha,

(Ticktin y Shackleton, 2011); hasta el efecto de la estocasticidad ambiental y la perturbación antropógena sobre las tasas vitales (Gaoue y Ticktin, 2010; Ticktin et al., 2012; Ticktin, 2015).

De hecho, se ha sugerido que el aprovechamiento de ciertas partes de las plantas representa un peligro importante para su sobrevivencia, como es el caso de la remoción de la raíz, rizomas y corteza (Hall y Bawa, 1993; Ticktin, 2004, 2015), esto debido a su función en el sostén y transporte de nutrimentos, así como en la protección del cambium vascular y tejidos funcionales asociados (Romero et al., 2014). Pese a esto, existen escasas referencias en la literatura internacional sobre la influencia de la cosecha de corteza en la estructura y dinámica poblacional (Ticktin, 2004; 2015; Cunningham et al., 2014). También son incipientes los estudios sobre el óptimo de descortezamiento y la tasa de sobrevivencia y regeneración de corteza de diferentes especies arbóreas tropicales (Cunningham y Mbenkum, 1993; Delvaux et al., 2009, 2010; Cunningham et al., 2014); particularmente porque todos estos estudios han sido desarrollados en el continente africano (Cunningham et al., 2014).

Algunas investigaciones (Cunningham y Mbenkum, 1993; Guedje et al., 2007; Cunningham et al., 2014) documentan un efecto del descortezamiento sobre la fecundidad y el número de individuos reproductivos, otras indican (Botha et al., 2004) una reducción en el diámetro basal y la altura de los tallos, mientras que hallazgos recientes evidencian que la cosecha intensiva de hojas y corteza en *Khaya senegalensis* (Meliaceae) afecta la densidad de plántulas y juveniles (Gaoue y Ticktin, 2007) y puede conducir a la disminución de la población a largo plazo por su efecto en tasas vitales como el crecimiento y la sobrevivencia (Gaoue y Ticktin, 2010), aun cuando no impacten en el desempeño reproductivo (Gaoue y Ticktin, 2008).

En México solo existe un caso documentado con *Hintonia latiflora* (Sessé & Moc. ex DC.) Bullock (Beltrán-Rodríguez, 2015, 2017a), en donde el descortezamiento influyó negativamente en la altura, número de frutos, densidad y diámetro basal. No obstante, existen otras siete especies arbóreas con amplio interés comercial que son descortezadas intensivamente, mismas que están consideradas bajo un estatus de vulnerabilidad (Beltrán-Rodríguez et al., 2017b). De éstas, *Amphipterygium adstringens* (Schltdl.) Standl., popularmente conocida como Cuachalalate, es la más amenazada (Beltrán-Rodríguez et al., 2017b). *A. adstringens* es una especie arbórea dioica y endémica de la vertiente del pacífico de México (Cuevas-Figueroa, 2005), cuya importancia reside en las propiedades medicinales de su leño (corteza interna y externa, así como xilema secundario funcional), estructura que es comercializada en la Provincia Fisiográfica del

Balsas para abastecer una demanda regional, nacional e internacional (Solares et al., 2012; Beltrán-Rodríguez et al., 2017b).

Justificación

A la fecha no existen estadísticas oficiales sobre las tasas de oferta y demanda de *A. adstringens* en México (Torres-Rojo, 2004; Tapia-Tapia y Reyes-Chilpa, 2008), por lo que su recolección, manejo post-cosecha y comercialización se desarrollan a través de redes informales no reguladas, sin técnicas sostenibles de recolecta, límites de cosecha, programas de repoblamiento y condiciones sanitarias. Solares et al (2012) indican que las principales áreas de abastecimiento de *A. adstringens* en México son los estados de Morelos, Puebla, Guerrero y Oaxaca, con un volumen promedio de recolección de 57.5 ton año⁻¹. De estos estados, únicamente en Morelos los recolectores están organizados bajo una Unidad de Manejo Ambiental Forestal y registrados como Cadena Productiva de Cuachalalate ante la Comisión Nacional Forestal. Pese a ello, el descortezamiento tampoco es sostenible.

En términos generales, el aprovechamiento tradicional de *A. adstringens* sigue un proceso rudimentario, limitado a tres técnicas de cosecha, en las que por lo general el recolector no considera la superficie ni la profundidad del corte, pero sí el color de la corteza interna, el cual según Solares (1995) está asociado con el sexo del árbol (rojizo en individuos masculinos y blanco-cremoso en plantas femeninas): i) derribo del individuo en pie; ii) descortezamiento parcial (50%) del fuste y; iii) descortezamiento total del fuste y ramas (Hersch-Martínez, 1999; Rodríguez, 2003). De acuerdo con entrevistas realizadas a recolectores, en el primer y tercer caso se obtienen de 6 a 10 kg de corteza seca a partir de un individuo adulto con diámetro normal (DN) ≥ 20 cm, con la consecuente muerte del árbol; mientras que en el segundo caso se aprovechan de 3 a 5 kg de corteza seca por individuo, escenario en el cual, con base en el conocimiento de los recolectores, la herida cicatriza en un periodo de 2 a 4 años (Fierro et al., 2000). En los tres casos se prefiere corteza interna rojiza (Solares, 1995; Solares et al., 2006).

Los primeros datos experimentales sobre la capacidad para regenerar la corteza en *A. adstringens* se generaron hace dos décadas (Solares, 1995), y los principales hallazgos sugerían que mientras más grande era la herida hecha al cámbium vascular durante el descortezamiento, mayor sería la velocidad de regeneración, particularmente si se cosechaba durante los meses de lluvia (junio-septiembre), sin importar el diámetro de los árboles. No obstante, este autor no

consideró el efecto diferencial que podrían tener los sexos de esta especie sobre la regeneración del leño, ni tampoco evaluaron el umbral de descortezamiento óptimo de *A. adstringens*, es decir, el límite máximo de corteza cosechable en forma sostenible por individuo. Estos vacíos de información aunados al bajo tamaño de muestra ($n=20$) y a los datos no balanceados en el diseño experimental para el análisis de la regeneración de corteza entre épocas de corte y sexos con esta especie (Solares, 1995; Solares et al., 2006), permiten plantear la necesidad de estudios más robustos e integrales para *A. adstringens*, con el objeto de establecer criterios sólidos para su manejo que consideren diversos factores relacionados con la regeneración del leño y sobrevivencia de los individuos.

El peligro que presupone el descortezamiento se basa en que precisamente la parte aprovechada de *A. adstringens* incluye al xilema secundario funcional y a la corteza externa e interna (10 a 20 mm; denominado en este estudio como leño, siguiendo los planteamientos de Romero, 2014), que son producidas por un estrato moderado de células del cámbium vascular que rodea a los tejidos del xilema y floema, así como un estrato delgado (con grosor de 4 a 6 mm) de peridermis (Orduño, 1998; Navarrete y Mata, 2009), respectivamente. De manera que la técnica e intensidad de remoción de estas estructuras podría ocasionar deficiencia morfo-funcional en los individuos por falta de transporte de fotoasimilados, o exponer a éstos a la deshidratación así como al ataque de hongos y parásitos (Delvaux et al., 2009; 2010). Estos procesos pueden alterar también la conducción de nutrientes y hormonas involucradas en la producción de flores, afectando por lo tanto la producción de frutos y semillas (Ticktin, 2015) y, por ende, impactar negativamente en la estructura y dinámica poblacional de este PFSM (Shackleton et al., 2005; Gaoue y Ticktin, 2008; Ticktin, 2015).

En consecuencia, es factible considerar que el descortezamiento de *A. adstringens* ha contribuido a una disminución en el número de poblaciones silvestres en sitios de aprovechamiento comercial y a bajas densidades de individuos cosechables (Hersch-Martínez, 1999; Fierro et al., 2000; Rodríguez, 2003); lo que podría estar relacionado al hecho de que los recolectores aprovechan preferencialmente árboles masculinos, limitando así el aporte de polen para la fecundación. Por lo tanto, a pesar de la importancia comercial de *A. adstringens* (Solares et al., 2012; Beltrán-Rodríguez et al., 2017b) y a la existencia de propuestas sobre tecnología forestal para su aprovechamiento y producción sostenible (Solares y Galvéz, 2002), poco es lo que se conoce sobre la biología y ecología de este recurso, así como de la respuesta del árbol a

descortezamientos de fuste limpio hasta el xilema funcional, que puedan incrementar el volumen de recurso obtenido en forma sostenible por individuo, y por ende, el margen de ganancia del recolector.

Con base en lo anterior, el presente estudio pretende contribuir para un plan de manejo silvícola de *A. adstringens* en el Ejido el Limón de Cuauchichinola, Morelos, México, sustentado en criterios ecológicos, con el propósito de aportar elementos prácticos para la conservación de este recurso mediante su aprovechamiento sostenido (Newton, 2008). Para este fin, la investigación se dividió en cuatro capítulos, en los que se analizan las principales implicaciones para el manejo silvícola de este PFSM: i) estructura, diversidad y composición arbórea; ii) dinámica poblacional; iii) anatomía de la madera y; iv) regeneración del leño.

La relevancia teórica de la presente contribución reside en comprender: i) cuál es la importancia estructural que tiene *A. adstringens* en las comunidades forestales en que habita, ii) qué factores ambientales y antropógenos afectan la dinámica poblacional de *A. adstringens*; iii) cómo son los caracteres anatómicos del xilema secundario de *A. adstringens* en cada sexo y qué ventajas/desventajas adaptativas les confieren éstos y; iv) cuál es la intensidad de descortezamiento que permite la regeneración del leño y la sobrevivencia del individuo, considerando diferentes clases diamétricas, épocas de corte y sexos.

Objetivos

- i) Evaluar el efecto de diferentes tiempos de abandono del bosque tropical caducifolio secundario sobre la riqueza, composición, estructura y diversidad;
- ii) Estimar la tasa de crecimiento poblacional (λ) de *A. adstringens* en sitios perturbados y excluidos, y evaluar la influencia de la variación interanual de la precipitación sobre λ ;
- iii) Describir la anatomía del xilema secundario de *A. adstringens* en cada sexo, y analizar la influencia de los caracteres anatómicos en la seguridad y eficiencia de la conductividad hidráulica;
- iv) Caracterizar y comparar la regeneración del leño entre sexos, y evaluar el efecto del sexo, diámetro de los árboles, tratamientos de descortezamiento y épocas de corte, sobre la capacidad de regeneración del leño y la sobrevivencia de individuos de *A. adstringens*.

Hipótesis

- i) El bosque tropical caducifolio secundario es resiliente y recuperará su riqueza, composición, estructura y diversidad con el paso del tiempo.
- ii) La tasa de crecimiento poblacional será igual en sitios perturbados y excluidos, y la precipitación media anual entre años de estudio tendrá un efecto diferente sobre λ .
- iii) Las características microscópicas de la madera y el transporte hídrico a través del sistema xilemático será diferente en árboles masculinos y femeninos. Los árboles femeninos tendrán estructuras celulares más pequeñas y, en consecuencia, serán más seguros pero menos eficientes en la conductividad hidráulica.
- iv) La capacidad de regeneración del leño y la sobrevivencia serán diferentes entre sexos. Los individuos masculinos tendrán mejor respuesta que los femeninos, particularmente en árboles de mayor diámetro y con más corteza removida en la época de lluvias.

Área de estudio

La investigación se efectuó en el Ejido El Limón de Cuauchichinola (18°33'17.3"-18°29'5.4" N y 98°57'43.2"-98°54'10.1" O), en la Reserva de la Biósfera Sierra de Huautla (REBIOSH), al sureste del estado de Morelos, México; una de las principales regiones en donde se recolecta Cuachalalate en el país (Figura 1). El área de estudio se ubica entre las provincias fisiográficas Eje Neovolcánico Transversal y Sierra Madre del Sur (CONABIO, 1997), con sustrato ígneo (roca basáltica y andesita) y sedimentario (caliza, arenisca y lutita), y suelos poco profundos (< 30 cm) del tipo feozem háplico, regosol éutrico y litosol (Dorado et al., 2005).

La región comprende diferentes intervalos altitudinales (650 a 1,790 m), y de acuerdo con García (2004) presenta un clima ($A_{w0}''(w)(i')g$), cálido subhúmedo, el más seco de los subhúmedos, régimen de lluvias de verano y sequía intraestival, marcada época seca en el invierno y una corta en el verano, porcentaje de lluvia invernal menor al 5% de la anual, oscilación de las temperaturas medias mensuales entre 7 y 14 °C, y marcha de temperatura tipo Ganges (el mes más caliente del año es anterior a junio). La temperatura media anual es de 22.7°C y la precipitación total anual de 863 mm, 90% registrada entre mayo y octubre (Servicio Meteorológico Nacional, 2010).

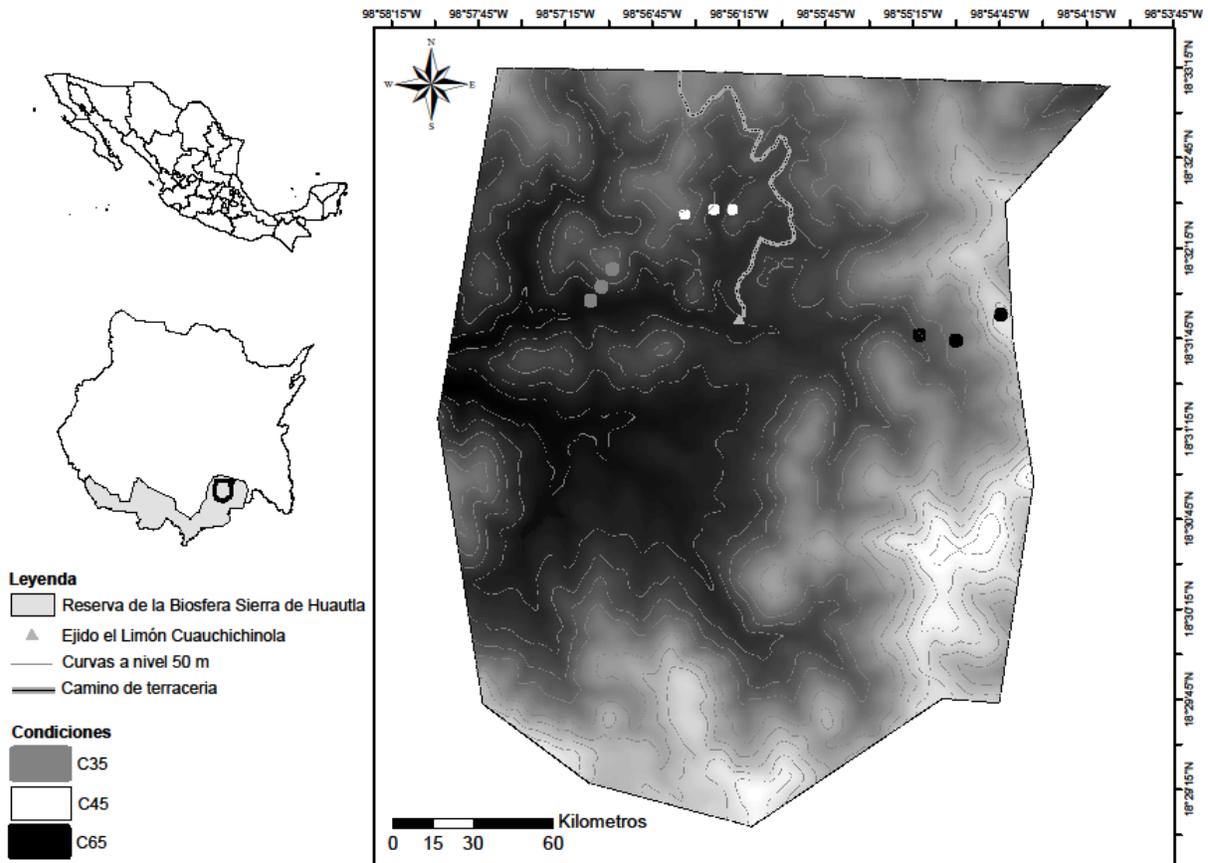


Figura 1. Área de estudio.

El uso de suelo incluye tierras agrícolas de temporal (13%) situadas en planicies y dispersas a manera de mosaicos, macizos continuos de BTCs con diferente tiempo de abandono (31%) y fragmentos de vegetación relativamente intactos (56%), ubicados en laderas y lomas (Martínez-Garza et al., 2011). De acuerdo con Dorado et al. (2005) y siguiendo la clasificación de la vegetación de México propuesta por Rzedowski (2006), los bosques tropicales que cubren el área son: bosque espinoso, bosque tropical subcaducifolio y bosque tropical caducifolio.

El bosque tropical caducifolio es el ecosistema dominante en la región con más del 90% de la superficie total, 48% pertenece a parches de vegetación relativamente bien conservados, mientras que el resto lo ocupan bosques secundarios en diferentes fases de sucesión (Martínez-Garza et al., 2011; Beltrán-Rodríguez et al., 2018). La flora vascular se estima en 456 especies, 266 géneros y 76 familias (González y López, 2008). De estos taxa, *Amphipterygium adstringens* (Schltdl.) Standl. es una de las especies estructuralmente dominantes, particularmente en bosques

secundarios, conviviendo con elementos florísticos como *Pachycereus grandis* Rose, *Lysiloma divaricatum* (Jacq.) J.F. Macbr., *Randia echinocarpa* DC. y *Conzattia multiflora* (B.L. Rob.) Standl. (Beltrán-Rodríguez et al., 2018).

Los diferentes capítulos que conforman la presente investigación se desarrollaron en condiciones con diferente tiempo de abandono (años a partir de los disturbios) y régimen de manejo (excluidas vs perturbadas), ubicadas dentro del bosque tropical caducifolio secundario del área de estudio (Figuras 1 y 2). Una de las condiciones es denominada localmente como “Bonetes” (C35), la cual tiene 35 años sin que se practique agricultura de temporal, ya que el último ciclo de cultivo se llevó a cabo en 1980; sin embargo, esta condición presenta *perturbación constante* por ganadería extensiva y recolección de leña, postes y PFM. La segunda condición es conocida localmente como “Sabinos” (C45), sitio que se utilizó para uso agrícola por 30 años y en el cual la última cosecha fue en 1970; a partir de 1990 el sitio se cercó para el establecimiento de Unidades de Manejo para la Conservación de la Vida Silvestre y quedó *excluido* de toda actividad antropógena. Finalmente, la última condición es nombrada localmente “Piedras” (C65), misma que presentó aprovechamiento maderable para elaboración de carbón por 25 años y tuvo la última corta en 1950; actualmente sólo se recolectan postes para cercado y leña (Beltrán-Rodríguez et al., 2018).



Figura 2. Diferencias ambientales y de régimen de manejo (perturbado vs excluido) entre las condiciones de estudio.

Sistema de estudio

Para el desarrollo de esta investigación se eligió como sistema de estudio a *Amphipterygium adstringens* (Anacardiaceae), árbol propularmente conocido como Cuachalalate, el cual es perenne, dioico e iteróparo (Figura 3) (Cuevas-Figueroa, 2005); con individuos de hasta 35 cm de diámetro normal -DN-, entre 2 y 16 m de altura, 2.96 m² ha⁻¹ de área basal y 12.85 m² de cobertura (Beltrán-Rodríguez et al., 2018). El Cuachalalate es una especie decidua, con sincronía entre la foliación y la floración de ambos sexos y secuenciación temporal entre la floración y la fructificación (Luna-Nieves et al., 2017); protógina, con un periodo de traslape entre la floración femenina y masculina de hasta 8 días a inicios de junio (Beltrán-Rodríguez, en proceso de elaboración). La floración se presenta en el periodo de lluvias (mayo a julio), mientras que la fructificación inicia su desarrollo en agosto y el pico de dispersión se presenta con el comienzo del periodo de sequía (octubre); aunque algunos frutos permanecen sin dispersarse hasta por cinco meses (Luna-Nieves et al., 2017).

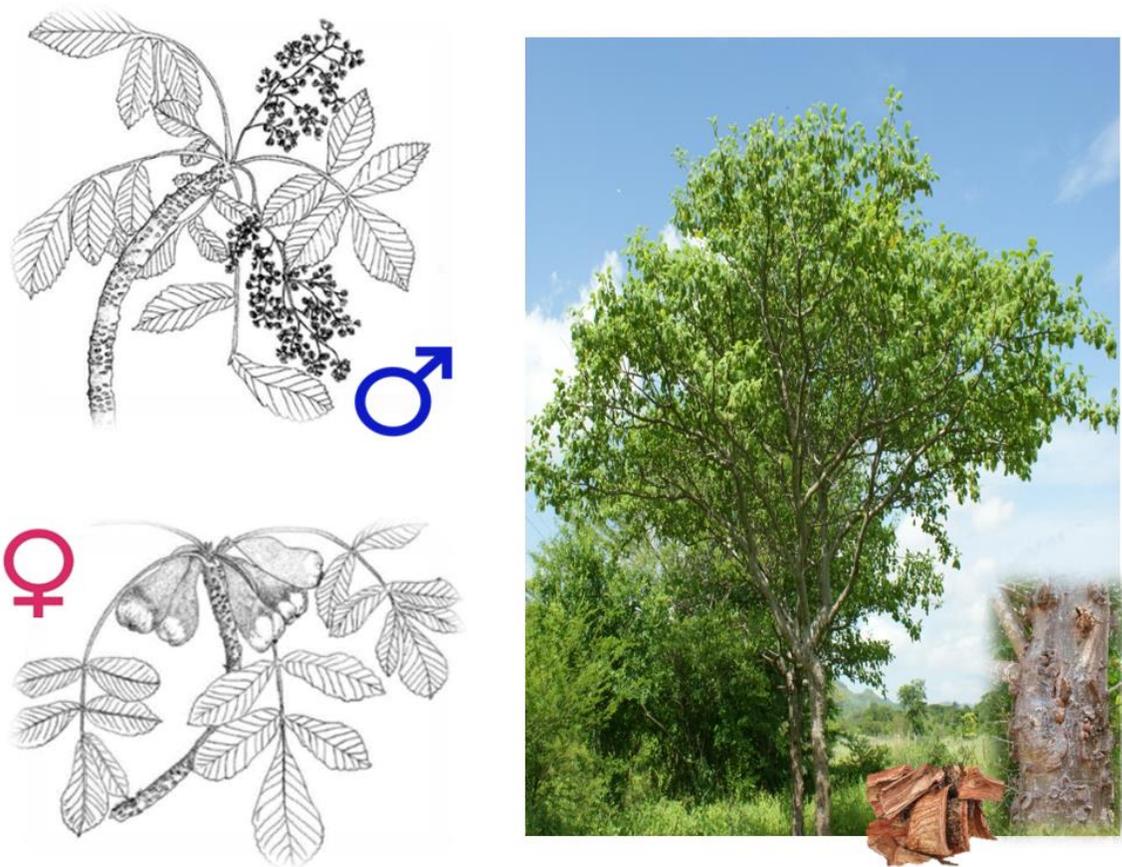


Figura 3. Estructuras reproductivas (árboles masculinos y femeninos) y vegetativas (fuste, hojas y corteza) de *Amphipterygium adstringens*.

El Cuachalalate es endémico de México y restringido al bosque tropical caducifolio (Figura 4) (Cuevas-Figueroa, 2005), distribuido principalmente en laderas y cañadas (Beltrán-Rodríguez et al., 2018). Las poblaciones de Cuachalalate generalmente son densas, con hasta 470 ind. ha⁻¹ (Zamora, 2003; Romero-Manzanares et al., 2016), de los cuales alrededor del 60% son árboles reproductivos en similar proporción de sexos (1♂:1.1♀) (Romero-Manzanares et al., 2016). La etapa reproductiva de esta especie comienza a partir de los 5 cm de DN (Beltrán-Rodríguez, *en proceso de elaboración*). Los individuos presentan un patrón de distribución agregado (Zamora, 2003), pero existe independencia espacial entre sexos (masculino vs femenino) y entre sexos y estadios de desarrollo (plántulas y juveniles) (Romero-Manzanares et al., 2016).



Figura 4. Distribución de *Amphiptygium adstringens* en México (Modificado de Cuevas-Figueroa, 2005).

Además de su importancia ecológica, *A. adstringens* es una especie de uso antiguo en el país (con registros desde por lo menos 500 años; Hernández, 1959), con una historia permanente dentro de las farmacopeas mexicanas (Navarrete y Mata, 2009), y con una diversidad de características biológicas y etnobotánicas-morfológicas que la posicionan como una de las especies medicinales sociocultural y económicamente más importantes a nivel nacional (Navarrete y Mata, 2009; Beltrán-Rodríguez et al., 2017b).

El leño (corteza interna-externa y xilema secundario funcional) de esta especie se comercializa en mercados locales y regionales del país por su importancia en la medicina tradicional mexicana para el tratamiento de 23 diferentes padecimientos (Argueta, 1994), de los cuales se ha comprobado fitoquímica y farmacológicamente su eficacia como anticancerígeno, antigástrico, adstringente e hipocolesterolémico (Olivera et al., 1999; Oviedo-Chávez et al., 2004; Navarrete y Mata, 2009); principales móviles de su demanda industrial nacional e internacional (Solares et al., 2012). A su vez, otras partes de la planta también son utilizadas con propósitos no medicinales (Maldonado-Almanza, 2013). La corteza externa (peridermis) del Cuachalalate es café-grisácea, con un grosor de hasta 1-2 cm, y con formación de ritidoma únicamente en las protuberancias (Solares, 1995; Orduño, 1998). La corteza interna (floema secundario funcional y cámbium vascular) tiene un color cremoso-rosado a blanquecino en árboles masculinos y rojizo en árboles femeninos (Beltrán-Rodríguez, *en proceso de elaboración*), con un grosor de 0.4-0.8 cm (Solares, 1995; Orduño, 1998). Tradicionalmente se prefiere la recolecta de corteza rojiza, debido a que se asocia a una mayor eficacia por la concentración de compuestos activos (Solares, 1995; Navarrete y Mata, 2009).

Literatura citada

- Argueta, A. 1994. Atlas de las Plantas de la Medicina Tradicional Mexicana. Tomo I, II y III. Instituto Nacional Indigenista. México.
- Beltrán-Rodríguez, L., Romero-Manzanares, A., Luna-Cavazos, M., Vibrans, H., Manzo-Ramos, F., Cuevas-Sánchez, J. y García-Moya, E. 2015. Historia Natural y Cosecha de Corteza de Quina Amarilla *Hintonia latiflora* (Rubiaceae). *Botanical Sciences* 93(2): 1-12.
- Beltrán-Rodríguez, L., Romero-Manzanares, A., Luna-Cavazos, M. y García-Moya, E. 2017a. Variación arquitectónica y morfológica de *Hintonia latiflora* (Rubiaceae) en relación a la cosecha de corteza y factores ambientales. *Revista de Biología Tropical* 65 (3): 900-916.
- Beltrán-Rodríguez, L., Manzo-Ramos, F., Maldonado-Almanza, B., Martínez-Ballesté, A. y Blancas, J. 2017b. Wild Medicinal Species Traded in the Balsas Basin, Mexico: Risk Analysis and Recommendations for Their Conservation. *Journal of Ethnobiology* 37(4):743-764.
- Beltrán-Rodríguez, L., Valdez-Hernández, J., Luna-Cavazos, M., Romero-Manzanares, A., Pineda-Herrera, E., Maldonado-Almanza, B., Borja de la Rosa, Ma. y Blancas, J. 2018. Estructura y diversidad arbórea de bosques tropicales caducifolios secundarios en la Reserva de la Biósfera Sierra de Huautla, Morelos. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 89: 108-122.
- Botha, J., Witkowski, E. y Shackleton, C. 2004. The impact of commercial harvesting on *Warburgia salutaris* (pepper-bark tree*) in Mpumalanga, South Africa. *Biodiversity and Conservation* 13: 1675-1698.
- CONABIO. 1997. Provincias biogeográficas de México. Escala 1: 4000000. Catálogo de metadatos geográfico. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México. Recuperado el 19 mayo, 2016 de: http://www.conabio.gob.mx/informacion/metadatos/gis/rbiog4mgw.xml? httpcache=yes& xsl=/db/metadatos/xsl/fgdc_html.xsl& indent=no
- Cuevas-Figueroa, X. 2005. A revision of the genus *Amphipterygium* (Julianiaceae). *Ibugana* 13: 27-47.
- Cunningham, A. y Mbenkum, F. 1993. Sustainability of harvesting *Prunus africana* bark in Cameroon: A medicinal plant in international trade. *People and Plants working papers* 2. Paris, UNESCO. pp. 1-29.
- Cunningham, A., Campbell, B. y Luckert, M. 2014. Bark: Use, Management, and Commerce in Africa. *Advances in Economic Botany* 17: 1-288.

- Delvaux, C., Sinsin, B., Darchambeau, F. y Van Damme, P. 2009. Recovery from bark harvesting of 12 medicinal tree species in Wenin, West Africa. *Journal of Applied Ecology* 46: 703-712.
- Delvaux, C., Sinsin, B. y Van Damme, P. 2010. Impact of season, stem diameter and intensity of debarking on survival and bark re-growth pattern of medicinal tree species, Benin, West Africa. *Biological Conservation* 143: 2664–2671.
- Dhillion, S. y Gustad, G. 2004. Local management practices influence the viability of the baobad (*Adansonia digitata* Linn.) in different land use types, Cinzana, Mali. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 101: 85-103.
- Dorado, O., Arias, D., Maldonado, B., Sorani, V., Ramírez, R. y Leyva, E. 2005. Plan de Conservación y Manejo de la Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla. Cuernavaca, Morelos: Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas.
- Fierro, A., Guerrero, C., Hersch-Martínez, P. y Pérez, A. 2000. Algunas cortezas medicinales silvestres de importancia comercial, provenientes de la selva baja caducifolia en la Cuenca del Río Balsas: Efecto de la recolecta en su densidad poblacional. pp. 533-541. En Monroy, R., Colín, H. y Boyas, C: *Los Sistemas Agroforestales de Latinoamérica y la Selva Baja Caducifolia en México* Ed. IICA, INIFAP, UAEMor, Morelos, México.
- García, E., 2004. 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.
- Gaoue, O. y Ticktin, T. 2007. Patterns of harvesting foliage and bark from the multipurpose tree *Khaya senegalensis* in Benin: Variation across ecological regions and its impacts on population structure. *Biological Conservation* 137: 424-436.
- Gaoue, O. y Ticktin, T. 2008. Impacts of bark and foliage Harvest on *Khaya senegalensis* (Meliaceae) reproductive performance in Benin. *Journal of Applied Ecology* 45: 34-40.
- Gaoue, O. y Ticktin, T. 2010. Effects of Harvest of Nontimber Forest Products and Ecological Differences between Sites on the Demography of African Mahogany. *Conservation Biology* 24(2): 605-614.

- Gaoue, O., Jiang, J., Wandji, D., Folashade B. y Lenhart, S. 2016. Optimal harvesting strategies for timber and non-timber forest products in tropical ecosystems. *Theoretical Ecology* 9: 287-297.
- González, B. y López, L., 2008. Flora del pastizal tropical de la selva baja caducifolia. Tesis para obtener el grado de Ingeniería, Departamento de Zootecnia, Universidad Autónoma Chapingo. México, Estado de México.
- Guedje, N., Zuidema, P., During, H., Foahom, B. y Lejoly, J. 2007. Tree bark as a non-timber forest product: The effect of bark collection on population structure and dynamics of *Garcinia lucida* Vesque. *Forest Ecology and Management* 240: 1-12.
- Hall, P. y Bawa, K. 1993. Methods to assess the impact of extraction of Non-Timber Tropical Forest Products on Plant Populations. *Economic Botany* 47(3): 234-247.
- Hernández, F. 1959. Historia Natural de Nueva España. Obras Completas, Volumen I, Tomo II y III. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Hernández-Barrios, J., Anten, N. y Martínez-Ramos, M. 2014. Sustainable harvesting of non-timber forest products based on ecological and economic criteria. *Journal of Applied Ecology* 52: 389-401.
- Hersch-Martínez, P. 1999. Destino común: Los recolectores y su flora medicinal. El comercio de flora medicinal silvestre desde el suroccidente poblano. Ed. Colección Biblioteca del Instituto Nacional de Antropología e Historia, D.F., México, pp. 262.
- Huai, H., Wen, G., Xu, W. y Bai, W. 2013. Effects of Commercial harvesting on Population Characteristics and Rhizome Yield of *Anemone Altaica*. *Economic Botany* 67(1)1: 41-50.
- Jiménez-Valdés, M., Godínez-Álvarez, H., Caballero, J. y Lira, R. 2010. Population dynamics of *Agave marmorata* Roetzl. under two contrasting management systems in Central Mexico. *Economic Botany* 64:149-160.
- Luna-Nieves, A., Meave, J., Cerdeira, L., Ibarra-Manríquez, G., 2017. Reproductive phenology of useful Seasonally Dry Tropical Forest trees: Guiding patterns for seed collection and plant propagation in nurseries. *Forest Ecology and Management* 393: 52-62.
- Maldonado-Almanza, B. 2013. Patrones de uso y manejo de los recursos florísticos del Bosque Tropical Caducifolio en la Cuenca del Balsas, México, PhD thesis. Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, D.F., México.

- Martínez-Ballesté, A., Martorell, C. y Caballero, J. 2006. Cultural or ecological sustainability? The effect of cultural change on Sabal palm management among the lowland Maya of Mexico. *Ecology and Society* 11(2): 27.
- Martínez-Camilo, R., González-Espinosa, M., Pérez-Farrera, M., Quintana-Ascencio, P. y Ruíz-Montoya, L. 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: 507-518.
- Martínez-Garza, C., Osorio-Beristain, M., Valenzuela-Galván, D. y Nicolás-Medina, A. 2011. Intra and inter-annual variation in seed rain in a secondary dry tropical forest excluded from chronic disturbance. *Forest Ecology and Management* 262: 2207-2218.
- Navarrete, A. y Mata, R. 2009. Plantas Medicinales de México. Monografía científica. Pruebas de control de calidad (identificación y composición), eficacia y seguridad. Cuachalalate *Amphipterygium adstringens* (Schltdl.) Standl. (Anacardiaceae). Sentido Giratorio Ediciones, México, D.F.
- Newton, A. 2008. Conservation of tree species through sustainable use: how can it be achieved in practice?. *Fauna & Flora International (Oryx)* 42(2): 195-205.
- Olivera, A.G., Soto, M., Martínez, M., Terrazas, T. y Solares F. 1999. Phytochemical study of cuachalalate (*Amphipterygium adstringens*, Schiede ex Schlecht). *Journal of Ethnopharmacology* 68:109-113.
- Orduño, A. 1998. Anatomía de la corteza de cuatro especies de la selva baja caducifolia del estado de Morelos: Origen, desarrollo y regeneración. Tesis de Maestría. Colegio de Postgraduados. Montecillo, México, pp. 88.
- Oviedo-Chavez, I., Ramírez-Apan, T.R, Soto-Hernández, M. y Martínez-Vázquez, M. 2004. Principles of the bark of *Amphipterygium adstringens* (Julianaceae) with anti-inflammatory activity. *Phytomedicine* 11: 436-445.
- Pavón, N., Escobar, R. y Ortíz-Pulido, R. 2006. Extracción de hojas de la palma *Brahea dulcis* en una comunidad Otomí en Hidalgo, México: Efecto sobre algunos parámetros poblacionales. *Interciencia* 31(1): 57-61.
- Pandey, A. y Savita. 2017. Harvesting and post-harvest processing of medicinal plants: Problems and prospects. *The Pharma Innovation Journal* 6(12): 229-235.

- Rodríguez T. 2003. Manejo y conservación de las plantas medicinales comerciales en el municipio de Copalillo, Guerrero. Tesis de Maestría, Universidad Nacional Autónoma de México, México, pp. 161.
- Romero, C. 2014. Bark: Structure and Functional Ecology. *Advances in Economic Botany* 17: 5-26.
- Romero-Manzanares, A., Beltrán-Rodríguez, L., Valdez-Hernández, J., Luna Cavazos, M., Borja de la Rosa, Ma., Maldonado-Almanza, B., Blancas, J., 2016. Estructura poblacional y correlación espacial entre sexos y estadios de desarrollo en *Amphipterygium adstringens* (Anacardiaceae). Memorias del XX Congreso Mexicano de Botánica, México. <http://www.socbot.mx/XX-Congreso/memorias/OR16-EcologiaFuncional.pdf>
- Rzedowski, J. 2006. Vegetación de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Recuperado el 08 febrero, 2016 de: http://www.biodiversidad.gob.mx/publicaciones/librosDig/pdf/VegetacionMx_Cont.pdf
- SMN [Servicio Meteorológico Nacional]. 2010. Datos climáticos. Normales Climatológicas de la estación El Limón, periodo 1951-2010. Comisión Nacional del Agua. http://smn1.conagua.gob.mx/index.php?option=com_content&view=article&id=42&Itemid=75.
- Shackleton, C., Guthrie, G., Main, R. 2005. Estimating the potential role of commercial over-harvesting in resource viability: a case study of five useful tree species in South Africa. *Land Degradation & Development* 16: 273-286.
- Solares, F. 1995. Capacidad de regeneración de la corteza y evaluación fitoquímica antes y después del descortezamiento en Cuachalalate. Tesis de Maestría. Colegio de Postgraduados. Montecillo, México. 97 p.
- Solares, F. y Gálvez, Ma. 2002. Manual para una producción sustentable de corteza de Cuachalalate (*Amphipterygium adstringens* Schiede ex Schlecht.). Publicación especial No. 34. INIFAP-SAGARPA. Campo Experimental "Zacatepec". Zacatepec, Mor. México. 19 p.
- Solares, F., Jasso-Mata, J., Vargas-Hernández, J., Soto-Hernández, M. y Rodríguez-Franco, C. 2006. Capacidad de regeneración en grosor y lateral en corteza de Cuachalalate (*Amphipterygium adstringens* Schiede ex Schlecht.) en el Estado de Morelos. *Ra Ximhai* 2(2): 481-495.

- Solares, F., Vázquez-Alvarado, J. y Gálvez-Cortés, Ma. 2012. Canales de comercialización de la corteza de Cuachalalate (*Amphipterygium adstringens* Schiede ex Schlecht.) en México. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales* 3(12): 29-42.
- Stanley, D., Voeks, R. y Short, L. 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(9):1-39.
- Tapia-Tapia, E. y Reyes-Chilpa, R. 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: 11-21.
- Ticktin, T. y Nantel, P. 2004. Dynamics of harvested populations of a tropical understory herb in old-growth versus secondary forest. *Biological Conservation* 120: 461-470.
- Ticktin, T. y Shackleton, C. 2011. Harvesting Non-timber Forest Products Sustainably: Opportunities and Challenges. Chapter 7. In: Shackleton, S., Shackleton, C. y Shanley, P. (eds). *Non-Timber Forest Products in the Global Context*. Tropical Forestry Series. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. 149-169 pp.
- Ticktin, T., Ganesan, R., Paramesha, M. y Setty, S. 2012. Disentangling the effects of multiple anthropogenic drivers on the decline of two tropical dry forest trees. *Journal of Applied Ecology* 49: 774-784.
- Ticktin, T. 2015. The ecological sustainability of Non-Timber Forest Product harvest: principles and methods. Chapter 3. In: Shackleton, C., Pandey, A. y Ticktin, T. *Ecological Sustainability for Nontimber Forest Products. Dynamics and Case Studies of Harvesting*. People and Plants International Conservation Series. Routledge Taylor & Francis Group. New York. 44-63 pp.
- Torres, I., Casas, A., Vega, E., Martínez-Ramos, M. y Delgado-Lemus, A. 2015. Population Dynamics and Sustainable Management of Mescal Agaves in Central Mexico: *Agave potatorum* in the TehuacánCuicatlán Valley. *Economic Botany* 69(1): 26-41.
- Torres-Rojo, J. 2004. Estudio de tendencias y perspectivas del Sector Forestal en América Latina Documento de Trabajo. Informe Nacional, México. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación, Roma. pp. 104.

- Vázquez-López, J., Vibrans, H., García-Moya, E., Valdez-Hernández, J., Romero-Manzanares, A. y Cuevas-Guzmán, R. 2004. Effects of harvesting on the structure of a Neotropical woody Bamboo (Oatea: Guaduinae) Populations. *Interciencia* 29(4): 207-211.
- Zamora, P., 2003. Evaluación del aprovechamiento potencial del cuachalalate (*Amphipterygium adstringens* Schiede ex Schlecht) en San Juan Bautista Jayacatlán, Oaxaca. BSc Dissertation Thesis. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, D.F., México.

CAPITULO I. ESTRUCTURA Y DIVERSIDAD ARBÓREA DE BOSQUES TROPICALES CADUCIFOLIOS SECUNDARIOS EN LA RESERVA DE LA BIÓSFERA SIERRA DE HUAUTLA, MORELOS¹

1.1. Resumen

Se estudió la recuperación en riqueza, composición, estructura y diversidad arbórea en tres condiciones de bosque tropical caducifolio secundario con diferente tiempo de abandono (C35, C45 y C65 años) en el sureste del estado de Morelos. En cada condición se establecieron tres unidades de muestreo de 50 x 50 m (2,500 m²) y se midieron a todos los individuos ≥ 2.5 cm de diámetro normal (DN). En total se registraron 2,791 individuos, pertenecientes a 79 especies, 53 géneros y 30 familias. Fabaceae fue la familia con el mayor número de especies e individuos. C45 presentó la mayor riqueza de especies (57), seguida de C35 (48) y C65 (43). Las condiciones fueron diferentes ($p < 0.0001$) en área basal, altura total, DN y cobertura de copa. Las especies con mayores índices relativos de valor de importancia (IVIR) y de valor forestal (IVFR) fueron *Pachycereus grandis* (IVIR = 22.6, IVFR = 28.7), *Amphipterygium adstringens* (IVIR = 20.9, IVFR = 17.0), *Lysiloma divaricatum* (IVIR = 11.2, IVFR = 18.9) y *Quercus glaucoides* (IVIR = 10.5, IVFR = 13.1). Se encontraron diferencias altamente significativas ($p < 0.001$) entre condiciones de abandono para la heterogeneidad (Shannon-Wiener: H'), y valores significativamente ($p < 0.05$) mayores en C65 para el recíproco de Simpson ($1/D$), así como en C35 y C45 para los índices de Margalef (D_{MG}) y α de Fisher (S). La semejanza florística (Sorensen: I_s) fue máxima entre condiciones con menor tiempo de abandono (72%) y mínima con la condición de mayor tiempo (54%). El procedimiento de permutación de respuesta múltiple indicó diferencias significativas ($p < 0.05$) en la composición de especies entre condiciones tempranas (C35 y C45) y tardías (C65). Estos resultados explican el proceso de la sucesión secundaria en los bosques tropicales caducifolios del área de estudio y dan elementos para efectuar una mejor planificación de las actividades conducentes a su conservación.

¹Beltrán-Rodríguez, L., Valdez-Hernández, J., Luna-Cavazos, M., Romero-Manzanares, A., Pineda-Herrera, E., Maldonado-Almanza, B., Borja de la Rosa, Ma. y Blancas-Vázquez. 2018. **Estructura y diversidad arbórea de bosques tropicales caducifolios secundarios en la Reserva de la Biósfera Sierra de Huautla, Morelos.** *Revista Mexicana de Biodiversidad* 89: 108-122. <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2018.1.2004>

Palabras clave: Índices de importancia ecológica y forestal, dinámica forestal, sucesión secundaria, resiliencia, histéresis, semejanza florística.

1.2. Abstract

The recovery in richness, composition, structure and tree diversity was studied in three conditions of secondary tropical deciduous forest with different time of abandonment (C35, C45 and C65 years) in the southeast of the state of Morelos. In each condition, three plots of 50 x 50 m (2,500 m²) were established and all individuals ≥ 2.5 cm of normal diameter (ND) were measured. In total, 2,791 individuals belonging to 79 species, 53 genera and 30 families were registered. Fabaceae was the family with the largest number of species and individuals. C45 had the highest species richness (57), followed by C35 (48) and C65 (43). The conditions were different ($p < 0.0001$) in basal area, total height, ND and crown coverage. The species with the highest relative value of importance (IVIR) and forest value (IVFR) were *Pachycereus grandis* (IVIR = 22.6, IVFR = 28.7), *Amphipterygium adstringens* (IVIR = 20.9, IVFR = 17.0), *Lysiloma divaricatum* (IVIR = 11.2, IVFR = 18.9) and *Quercus glaucoides* (IVIR = 10.5, IVFR = 13.1). High significant differences ($p < 0.001$) between abandonment conditions were found for heterogeneity (Shannon-Wiener: H'), and highest significant values ($p < 0.05$) for Simpson reciprocal index ($1/D$) in C65, as well as to Margalef (D_{MG}) and Fisher's α (S) indexes in C35 and C45. The floristic similarity (Sorensen: I_s) was highest among conditions with less time of abandonment (72%) and minimum with the condition of greater time (54%). The multi-response permutation procedure indicated significant differences ($p < 0.05$) in the species composition between early (C35 and C45) and late (C65) conditions. These results explain the process of secondary succession in the tropical deciduous forests of the study area and provide elements for improve planning of the activities leading to its conservation.

Keywords: Ecological and forest importance indexes, forest dynamics, secondary succession, resilience, hysteresis, floristic similarity

1.3. Introducción

A pesar de que los bosques tropicales albergan la mayor diversidad, riqueza y densidad de especies arbóreas en el mundo (Crowther et al., 2015; Slik et al., 2015), presentan también la pérdida de cobertura forestal más elevada, debido a que anualmente 210,100 ha son convertidas a bosques secundarios (Hansen et al., 2013; Poorter et al., 2016). De acuerdo con Chazdon (2014), un bosque secundario es el crecimiento forestal producido naturalmente después de una perturbación natural o inducida, representado en el paisaje por mosaicos de vegetación, cada uno con su propia dinámica sucesional.

Los bosques tropicales caducifolios (BTC) *sensu* Rzedowski (2006) son los ecosistemas con las mayores tasas de cambio de uso de suelo (Dirzo et al., 2011; Hansen et al., 2013; Murphy y Lugo, 1986), principalmente debido a la expansión agrícola, ganadera y recientemente a proyectos urbanos y megaturísticos (Chazdon et al., 2007; Sánchez-Azofeita y Portillo-Quintero, 2011); debido a ello se consideran el tipo de vegetación tropical más amenazado a nivel global (Banda et al., 2016; Janzen, 1988; Miles et al., 2006). En consecuencia, el paisaje de los BTC se ha modificado a fragmentos de bosque primario rodeados de un paisaje de bosques secundarios, cada uno con diferentes historiales de manejo y fases de sucesión (Chazdon, 2014; Maza-Villalobos et al. 2011).

Estudios clásicos planteaban que la sucesión forestal era el cambio de la composición de especies y la fisonomía de la vegetación en un sitio a través del tiempo, siendo este proceso predecible y unidireccional hacia la formación de comunidades clímax (Clements, 1916; Spurr, 1952). Sin embargo, recientemente se ha demostrado que existe una débil relación entre las tasas observadas de recuperación estructural (área basal, densidad de tallos, altura y riqueza) y de aquéllas observadas por medio del estudio de cronosecuencias (Norden et al., 2015); incluso entre bosques cercanos con condiciones ambientales e historias de perturbación similares (Arroyo-Rodríguez et al., 2015; Chazdon et al., 2007; Chazdon, 2013).

Con el enfoque propuesto por Westoby et al. (1989), cualquier comunidad vegetal bajo la teoría sucesional moderna considera estados estables alternativos, transiciones y umbrales de cambio. Parámetros de cambio de las comunidades como la estabilidad (inercia, equilibrio), elasticidad (resiliencia, capacidad de recuperación o retorno del sistema después del efecto del disturbio), la trayectoria (multi-dirección de cambio de estado) y la velocidad (tiempo) de transformación de las comunidades vegetales, están influenciados por la histéresis (el historial de la frecuencia, tipo

e intensidad de disturbios), lo que genera diversas sendas de alteración y recuperación del hábitat y sus recursos (Romero-Manzanares y García Moya, 2002).

La dinámica sucesional de los bosques tropicales en México se ha estudiado particularmente en bosques húmedos (Chazdon et al., 2007; Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes, 1985; Martínez-Ramos y García-Orth, 2007); en tanto que avances sustanciales sobre el entendimiento de los procesos y mecanismos de recuperación de los bosques tropicales caducifolios secundarios (BTCs) comenzaron a surgir en la última década (Derroire et al., 2016ab; Lebrija-Trejos et al., 2010; Quesada et al., 2009). Se ha demostrado que la radiación solar, temperatura y variación en la disponibilidad hídrica del suelo son los principales factores físicos que afectan la resiliencia de los BTCs y direccionan la trayectoria de la sucesión (Lebrija-Trejos et al., 2008, 2010, 2011). Ante estas restricciones ambientales, las especies leñosas en este ecosistema tienen como estrategia formar una alta cantidad de rebrotes (Ceccon et al., 2006; Vieira y Scariot, 2006) y establecer interacciones positivas como la facilitación para sobrevivir (Derroire et al., 2016b; Maza-Villalobos et al., 2011).

Diversos estudios en BTCs de México (González-Valdivia et al., 2012; Leirana-Alcocer et al., 2009; Sánchez-Velásquez et al., 2002) y Latinoamérica (Coehlo et al., 2016; Kennard, 2002; Leiva et al., 2009; Ruiz et al., 2005) han mostrado que, conforme se recuperan los bosques a lo largo del tiempo, hay un incremento en el área basal, cobertura, altura y diámetro normal, aun cuando la densidad se estabiliza en etapas tempranas de la sucesión (Leiva et al., 2009; Lebrija-Trejos et al., 2010). De hecho, algunos BTCs han mostrado ser resilientes ante disturbios mayores como la cosecha de madera, producción de carbón, agricultura itinerante y ganadería (Lebrija-Trejos et al., 2010; Molina y Lugo 2006; Romero-Duque et al., 2007).

También se ha probado en estos ecosistemas que la riqueza y diversidad arbórea incrementan mientras la semejanza en la composición de especies decrece con la edad de abandono (Derroire et al., 2016a; Lebrija-Trejos et al., 2010; Leirana-Alcocer et al., 2009). En consecuencia, la resiliencia de los BTCs se expresa en una rápida capacidad de recuperación de atributos como la riqueza, estructura y diversidad arbórea en las primeras etapas de la sucesión (Derroire et al., 2016a; Lebrija-Trejos et al., 2008, 2010), en tanto que la conformación de los ensambles florísticos es más sensible a los disturbios de cada comunidad vegetal (Kennard, 2002; Maza-Villalobos et al., 2011; Ruiz et al., 2005).

De acuerdo con la Comisión Nacional Forestal (2012), actualmente el 54% de los BTC de México son secundarios. El BTC del estado de Morelos es uno de los más afectados en el país, debido a que el 60% de la vegetación original ha sido removida a una tasa anual de 1.4% (Trejo y Dirzo, 2000). Existen algunos relictos de BTC primario en diferentes regiones del estado, pero la mayor proporción se concentra en la zona sur, particularmente en la Reserva de la Biósfera Sierra de Huautla -REBIOSH- (Boyás et al., 2001; Contreras-MacBeath et al., 2006). No obstante, por más de 100 años, las actividades humanas en la REBIOSH han modificado estos bosques, convirtiéndolos en un mosaico de paisajes agrícolas y forestales con diferentes etapas serales (Martínez-Garza et al., 2011). La magnitud de los efectos de la fragmentación del BTC sobre la riqueza, estructura y diversidad florística ha sido poco atendida en el estado de Morelos (Arias-Medellín et al., 2014; De la O-Toris et al., 2012; Martínez-Garza et al., 2011).

A partir de lo anterior, se propone que el análisis de la sucesión forestal en el BTC del sur de Morelos permitiría desarrollar conocimiento sobre los ritmos y trayectorias de la recuperación estructural y florística ante diferentes tipos de disturbio humano y tiempos de abandono. De esta manera, el conocimiento de los ensamblajes ecológicos y la diversidad en los estados alternativos del BTC, ayudará a generar los planes de conservación más apropiados para cada caso dentro de la REBIOSH. Esta información será útil para el desarrollo de programas de manejo forestal sostenible, a fin de conducir la estructura y composición de estos bosques secundarios hacia fases deseadas de la dinámica sucesional.

El análisis propuesto, presentado como un estudio de caso, mide la recuperación natural del BTCs varias décadas después de haber cesado la perturbación causada por actividades humanas continuas durante 70 años. El objetivo fue evaluar el efecto de diferentes tiempos de abandono sobre la riqueza, composición, estructura y diversidad en tres condiciones de BTCs. La hipótesis plantea que el BTC de la REBIOSH es resiliente y que conforme transcurre el tiempo, tiene la capacidad natural de recuperar su estructura, con una menor densidad, pero mayor área basal, cobertura, altura, diámetro normal, y riqueza y diversidad.

1.4. Materiales y métodos

1.4.1. Área de estudio

La investigación se efectuó en el Ejido El Limón de Cuauchichinola (18°33'17.3"-18°29'5.4" N y 98°57'43.2"-98°54'10.1" O), en la Reserva de la Biósfera Sierra de Huautla (REBIOSH), al

sureste del estado de Morelos, México. El área de estudio se ubica entre las provincias fisiográficas Eje Neovolcánico Transversal y Sierra Madre del Sur (CONABIO, 1997), con sustrato ígneo (roca basáltica y andesita) y sedimentario (caliza, arenisca y lutita), y suelos poco profundos (<30 cm) del tipo feozem háplico, regosol éutrico y litosol (Dorado et al., 2005).

La región comprende diferentes intervalos altitudinales (650 a 1,790 m), y de acuerdo con García (2004) presenta un clima ($Aw_0''(w)(i')g$), cálido subhúmedo, el más seco de los subhúmedos, régimen de lluvias de verano y sequía intraestival, marcada época seca en el invierno y una corta en el verano, porcentaje de lluvia invernal menor al 5% de la anual, oscilación de las temperaturas medias mensuales entre 7 y 14°C, y marcha de temperatura tipo Ganges (el mes más caliente del año es anterior a junio). La temperatura media anual es de 22.7°C y la precipitación total anual de 863 mm, 90% registrada entre mayo y octubre (Servicio Meteorológico Nacional, 2010).

El uso de suelo incluye tierras agrícolas de temporal (13%) situadas en planicies y dispersas a manera de mosaicos, macizos continuos de BTCs con diferente tiempo de abandono (31%) y fragmentos de vegetación relativamente intactos (56%), ubicados en laderas y lomas (Martínez-Garza et al., 2011). De acuerdo con Dorado et al. (2005) y siguiendo la clasificación de la vegetación de México propuesta por Rzedowski (2006), los bosques tropicales que cubren el área son: bosque espinoso, bosque tropical subcaducifolio y bosque tropical caducifolio; dominando este último en más del 90% de la región. La flora vascular de El Limón de Cuauchichinola se estima en 456 especies, 266 géneros y 76 familias (González y López, 2008).

Algunas de las áreas de uso común de estos bosques (55 ha) fueron desmontadas hace más de 60 años (~1950) para realizar actividades de agricultura, ganadería extensiva (incluye ganado vacuno, bovino, equino y porcino) y elaboración de carbón (Arias-Medellín et al., 2014; Sr. Eufemio Palma, poblador de El Limón de Cuauchichinola, comunicación personal); mientras que en otras continúa la extracción de madera para leña y postes (Monroy-Ortiz, 1997) así como el aprovechamiento de productos forestales no maderables (PFNM).

1.4.2. Unidades de muestreo y medición de variables

Se seleccionaron tres condiciones de BTCs con diferente tiempo de abandono (años a partir de la perturbación) e histéresis: a) 35 años (C35), agricultura de temporal por 60 años, último ciclo de cultivo en 1980, perturbación constante por ganadería extensiva y recolección de leña, postes y

PFNM; b) 45 años (C45), uso agrícola por 30 años, última cosecha en 1970, excluido mediante cercado desde 1990 para el establecimiento de Unidades de Manejo para la Conservación de la Vida Silvestre y; c) 65 años (C65), aprovechamiento maderable para elaboración de carbón por 25 años, última corta en 1950, eventualmente se recolectan postes para cercado y leña.

De acuerdo con la propuesta de López-Toledo et al. (2012), en cada condición se establecieron tres unidades de muestreo (UM) de 50 x 50 m (0.25 ha) cada una (nueve UM en total). Las UM se dividieron en 25 sub-unidades de 10 x 10 m (100 m²) (modificado de Valdez-Hernández, 2002), en los que se midieron todos los individuos arbóreos y arborescentes con diámetro ≥ 2.5 cm (Carreón-Santos y Valdez-Hernández, 2014; López-Toledo et al., 2012), incluyendo cactáceas columnares.

Se registró la identidad taxonómica, diámetro normal -DN- (cm, diámetro del tallo medido a 1.30 m de altura desde la base del suelo), altura total (m, altura del árbol desde el nivel del suelo hasta el ápice más alto) y cobertura de copa (m²) en cada individuo. Se colectó también material botánico en cada condición que se determinó en el herbario CHAPA del Colegio de Postgraduados. La nomenclatura taxonómica se consultó en el sitio Tropicos del Missouri Botanical Garden (<http://www.tropicos.org>).

1.4.3. Estimación de la riqueza arbórea

Se elaboraron curvas especies-área para las tres condiciones, que representaron gráficamente la riqueza acumulada de especies (abundancia observada) por tiempo de abandono en una superficie determinada (Colwell et al., 2004). Para conocer la riqueza esperada por condición, se utilizaron estimadores no paramétricos (ACE, Chao1, Chao2, Jack1, Bootstrap) mediante 100 aleatorizaciones con reemplazo. Los valores generados fueron exportados a una hoja de cálculo donde se graficaron y compararon las curvas, eligiendo las que se ajustaron con mayor precisión al parámetro S_{est} (riqueza de especies). Para su elaboración se utilizó el programa EstimateS ver. 9.1.0 (Colwell, 2013).

1.4.4. Estratos verticales y categorías diamétricas

Se diseñó un nuevo método para evaluar la formación natural de estratos (verticales y horizontales) sin la influencia de categorizaciones alométricas *a priori*, a fin explicar el tipo de distribución que siguen los individuos en estas comunidades vegetales y su ubicación real a

ciertas clases de tamaño de acuerdo a sus dimensiones biológicas. Para esto, se conjuntaron los datos de las tres UM por condición de estudio y se elaboraron curvas de acumulación del número de individuos por altura total y DN, con el objeto de identificar puntos de inflexión, los cuales fueron determinantes para establecer los límites de los estratos verticales y de las categorías diamétricas.

De acuerdo con la tendencia de las curvas acumuladas por tiempo de abandono, se ajustaron diversos modelos de tipo polinómico bajo el criterio de una bondad de ajuste aceptable ($R^2 \geq 0.70$). A partir de la estructura de la ecuación generada para cada curva, se procedió a obtener la primera y segunda derivada. El valor obtenido proporcionó la coordenada X del punto de inflexión de cada modelo, el cual se ubicó gráficamente y se proyectó para su intersección con la curva, obteniendo así la coordenada Y. Los cálculos se procesaron con el programa Maplesoft (2015).

1.4.5. Índices estructurales

Para jerarquizar la dominancia de especies por condición en el plano horizontal se calculó el índice de valor de importancia relativo (IVIR), a través de la sumatoria de la densidad relativa (DR), dominancia relativa (DomR) y frecuencia relativa (FR) (Curtis y McIntosh, 1951; Mueller-Dombois y Ellenberg, 2002); mientras que para ponderar la estructura bidimensional (plano horizontal y vertical) se utilizó el índice de valor forestal relativo, calculado por la adición del diámetro normal relativo (DnR), altura total relativa (AtR) y cobertura de copa relativa (CcR) (IVFR) (Corella et al., 2001).

1.4.6. Medidas de diversidad

Para estimar las métricas de diversidad entre las condiciones con diferente tiempo de abandono se utilizaron diversos índices que son complementarios entre sí. La riqueza de especies arbóreas se calculó mediante el índice de Margalef (D_{MG}) (Margalef, 1972; Moreno, 2001), la heterogeneidad de especies con índices de diversidad α : Shannon-Wiener (H'), recíproco de Simpson ($1/D$) y α de Fisher (S) (Fisher et al., 1943; Magurran y McGill, 2014; Moreno, 2001); en tanto la semejanza en la composición arbórea se determinó con el coeficiente de Sorensen (I_s) (Magurran y McGill, 2014). El cálculo de los descriptores de la diversidad α se realizó con el programa Species Diversity and Richness Versión 4.1.2 (Seavy y Henderson, 2006).

1.4.7. Análisis de datos

Los atributos estructurales de densidad (ind. ha⁻¹), área basal (m² ha⁻¹), cobertura de copa (m²), altura total y DN promedio se analizaron con una prueba de *Shapiro-Wilks* para determinar si se ajustaban a una distribución normal; ninguna variable mostró este comportamiento. Por lo tanto, se aplicó una prueba no paramétrica por bloques aleatorizados de Friedman (en donde cada condición representó un tratamiento y cada UM una repetición) para probar diferencias en los atributos estructurales de la vegetación por UM y tiempo de abandono. Se obtuvo la comparación de rangos promedio para saber cuáles tratamientos eran estadísticamente diferentes. El mismo análisis se llevó a cabo para determinar si el tiempo de abandono afecta la riqueza acumulada en cada condición. En ambos casos se utilizó el paquete estadístico InfoStat versión 2008 (Di Rienzo et al., 2008).

Para determinar la existencia de diferencias significativas en el índice de Shannon-Wiener (H') entre UM y condiciones, se emplearon pruebas pareadas con el procedimiento de t modificada por Hutcheson (1970); el cual ha sido utilizado para otros bosques tropicales secundarios de México (Carreón-Santos y Valdez-Hernández, 2014; López-Toledo et al. 2012). Las diferencias significativas para los índices de Margalef (D_{MG}), recíproco de Simpson ($1/D$) y α de Fisher (S) se obtuvieron a través de un ANOVA no paramétrico con una prueba de comparación de rangos promedio (Friedman, $p < 0.05$), bajo la hipótesis nula de igualdad entre condiciones (Di Rienzo et al., 2008).

La semejanza en la composición arbórea entre condiciones se calculó con el coeficiente de Sorensen (Mueller-Dombois y Ellenberg, 2002), mientras que para determinar diferencias estadísticas en la composición se aplicó el procedimiento de permutación de respuesta múltiple (MRPP, por sus siglas en inglés; McCune y Grace, 2002), bajo la hipótesis nula de igualdad en la composición arbórea; el cálculo se hizo con el programa PC-ORD versión 6.0 (McCune y Mefford, 2011). El estadístico T de este análisis indica la diferencia entre condiciones evaluadas, mientras este valor sea más negativo la diferencia entre condiciones será mayor (Lesica et al., 1991).

1.5. Resultados

Se registraron un total de 79 taxa pertenecientes a 53 géneros y 30 familias. Los géneros *Bursera* (11.3%), *Ficus* (6.3%), *Acacia* (3.7%), *Leucaena* (3.7%) y *Ceiba* (2.5%) tuvieron el mayor

número de especies; mientras que las familias Fabaceae (22.7%), Burseraceae (11.3%), Anacardiaceae (6.3%), Moraceae (6.3%) y Rubiaceae (5.1%) fueron las mejor representadas. Se encontraron diferencias altamente significativas ($p < 0.0001$) en la riqueza acumulada de especies de acuerdo con el tiempo de abandono; C45 presentó la mayor riqueza observada (Figura 1. 1a). Esta tendencia se mantuvo con el uso de estimadores no paramétricos, con una riqueza máxima esperada de 65 especies en tres UM (Figura 1. 1b, c y d).

La abundancia en las tres condiciones de abandono fue de 2,791 individuos. En C35 se registró la mayor cantidad de árboles por hectárea, pero no hubo diferencias significativas entre condiciones (Cuadro 1. 1). Se encontraron diferencias altamente significativas ($p < 0.0001$) entre tiempos de abandono para área basal, altura y diámetro normal (Cuadro 1. 1). C35 presentó los valores más altos en área basal y cobertura de copa, mientras que C65 la mayor altura total y diámetro normal (Cuadro 1. 1).

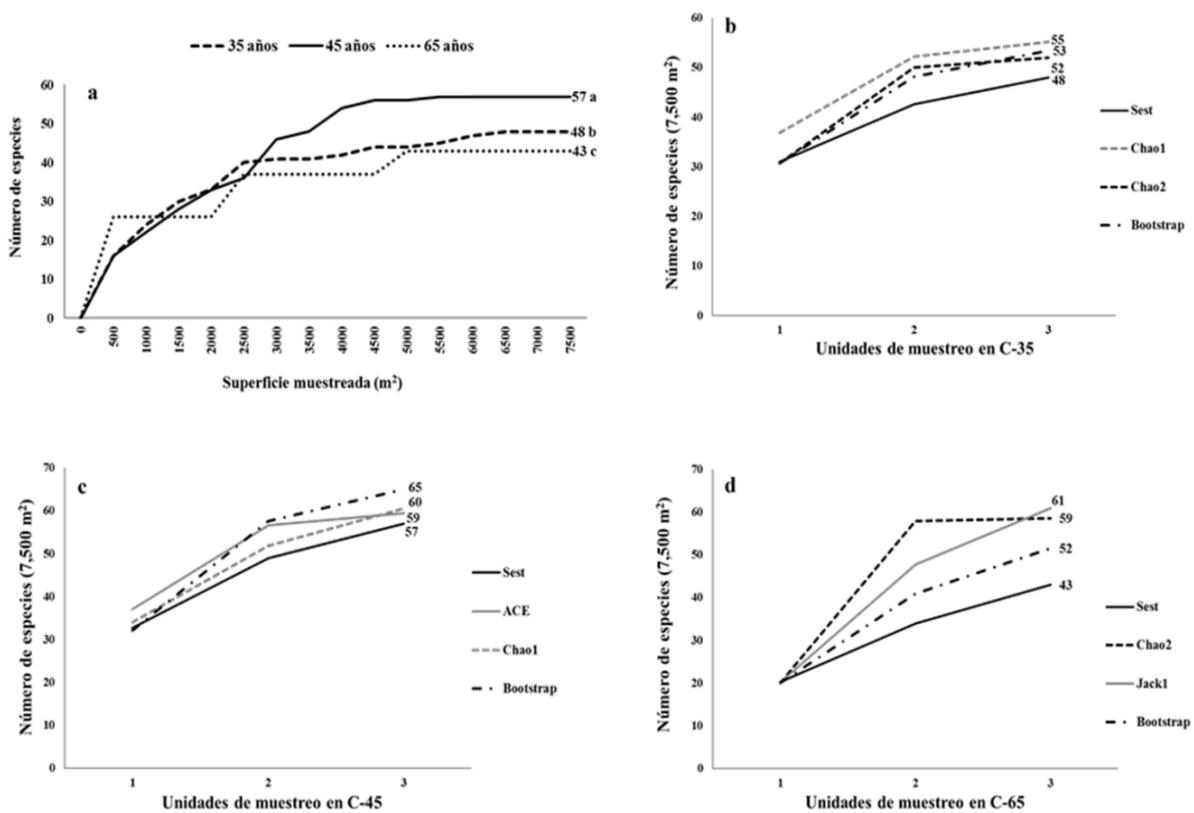


Figura 1. 1. Curvas especies-área por tiempo de abandono en El Limón de Cuauchichinola, Morelos. a) Letras diferentes entre curvas indican diferencias significativas (Friedman, $p < 0.0001$); b, c y d) Riqueza de especies (*Sest*) y riqueza esperada mediante estimadores no paramétricos en las condiciones con 35, 45 y 65 años de abandono, respectivamente.

Los árboles en los BTCs estudiados midieron en promedio 7.4 ± 4 m de altura total, con baja densidad de individuos superiores a 15 m (< 80 ind. ha⁻¹) y dos estratos diferenciados (Cuadro 1. 1, Figura 1. 2). Las especies estructuralmente más importantes del estrato inferior en las tres condiciones fueron: *Randia echinocarpa* DC. y *Euphorbia schlechtendalii* Boiss; mientras que en el estrato superior dominaron: *Ceiba parvifolia* Rose y *Celtis caudata* Planch. Algunos árboles alcanzaron alturas ≥ 20 m, tales como: *Ficus cotinifolia* Kunth, *Conzattia multiflora* (C35); *Ficus insipida* Willd., *Lysiloma divaricatum* (C45); *Ficus trigonata* L. y *Lysiloma acapulcense* (C65).

Cuadro 1. 1. Atributos estructurales de la vegetación arbórea por UM y tiempo de abandono en El Limón de Cuauchichinola, Morelos. Rangos promedio seguidos por letras diferentes dentro de columnas indican diferencias significativas entre condiciones (Friedman, $p < 0.0001$).

Condiciones	Densidad (ind. ha ⁻¹)	Área basal (m ² ha ⁻¹)	Cobertura (m ²)	Altura total (m)	Diámetro normal (cm)
35 años					
UM1	1764	45.16	35.42	7.40	12.88
UM2	1704	76.6	23.46	8.22	15.65
UM3	668	41.68	31.09	6.28	15.31
General	1379 ^a	54.48 ^a	29.99 ^a	7.30 ^b	14.61 ^b
45 años					
UM4	1080	26.68	18.29	5.94	10.69
UM5	1404	31.8	16.96	6.35	12.34
UM6	704	22.24	27.62	7.60	13.70
General	1063 ^a	26.9 ^c	20.95 ^b	6.63 ^c	12.24 ^c
65 años					
UM7	1536	86.12	31.39	9.79	20.97
UM8	1004	30.60	28.18	6.71	15.08
UM9	1316	41.32	29.17	7.40	17.26
General	1285 ^a	52.68 ^b	29.58 ^a	7.97 ^a	17.77 ^a

Los árboles en C35 tuvieron una altura total promedio de 7.5 ± 3.9 m y dos estratos verticales definidos por el punto de inflexión de la curva: inferior (1.4 - 6 m, 38% del total de individuos) y superior ($\geq 6.1 - 26.7$ m, 62%). En C45 la altura total promedio fue 6.4 ± 3.8 m con dos estratos: inferior (1.1 - 9 m, 78%) y superior ($\geq 9.1 - 25$ m, 22%); en tanto que, C65 presentó una altura total promedio de 8.1 ± 3.9 m y dos estratos: inferior (0.90 - 7 m, 47%) y superior (≥ 7.1 m - 27.5, 53%) (Figura 1. 2).

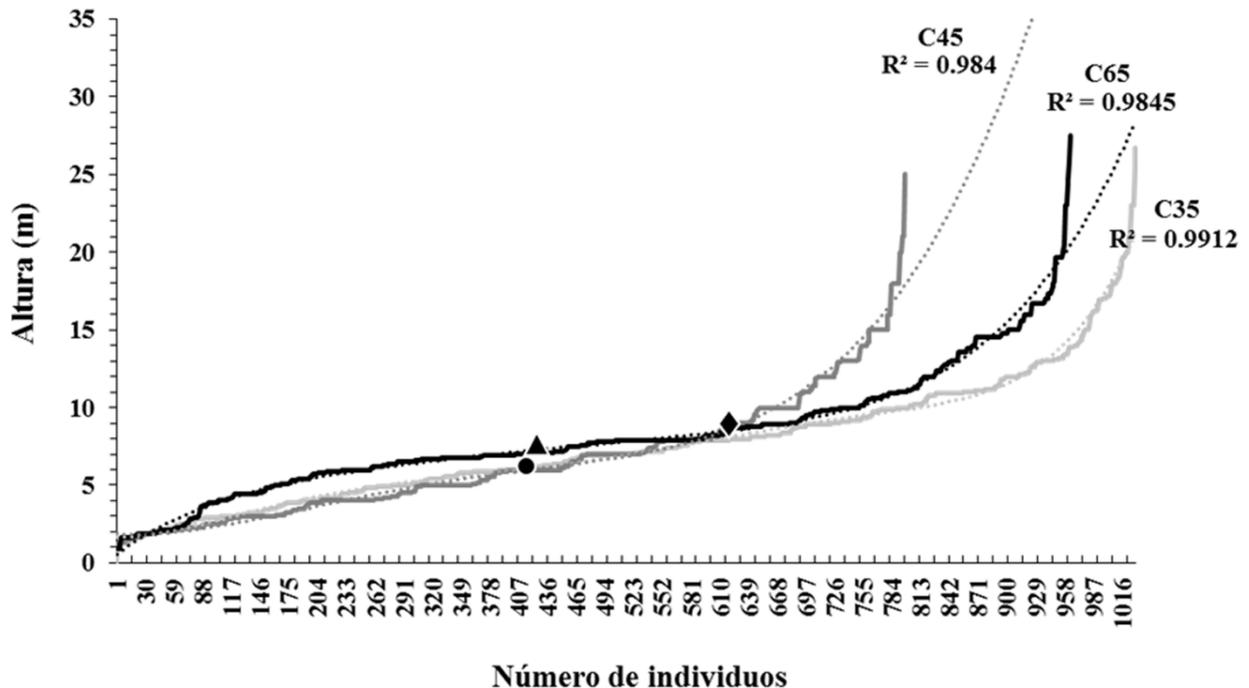


Figura 1. 2. Distribución vertical del componente arbóreo por tiempo de abandono en El Limón de Cuauichinola, Morelos. ● = punto de inflexión en C35 ($x=416.6$, $y= 5.9$) derivado de $y= 7E-16x^6 - 2E-12x^5 + 2E-09x^4 - 1E-06x^3 + 0.0002x^2 - 0.0028x + 1.691$; ◆ = punto de inflexión en C45 ($x= 614.3$, $y= 8.9$) obtenido de la ecuación $y= 2E-10x^4 - 3E-07x^3 + 0.0001x^2 - 0.0037x + 1.8825$; ▲ = punto de inflexión en C65 ($x=430.7$, $y=7.2$) generado a partir de $y= 2E-13x^5 - 4E-10x^4 + 4E-07x^3 - 0.0002x^2 + 0.047x + 0.5077$.

La Figura 1. 3 presenta la distribución diamétrica de los árboles por condición de abandono. El DN promedio en las tres condiciones fue de 15 ± 10.5 cm, con alrededor de $1,138 \text{ ind. ha}^{-1} \leq 25$ cm de DN. Con la determinación de los puntos de inflexión de las curvas se definieron dos categorías diamétricas en C35: delgada (≤ 24.4 cm) y gruesa (≥ 24.5), así como tres en C45 y tres en C65: delgada (≤ 5.2 y 7.2 cm), media (≤ 17.5 y 23.2 cm) y gruesa (≥ 17.6 y 23.3 cm). El 92% de los individuos en C35 fueron delgados, mientras que en C45 y C65 el 70% de los árboles fueron delgados y medianos en grosor. En C65 se registraron los individuos más gruesos (128.4 cm) (Figura 1. 3). Las especies con mayor DN fueron: *F. cotinifolia* y *Pachycereus grandis* Rose (C35); *F. insípida* y *C. multiflora* (C45); *F. cotinifolia* y *F. trigonata* (C65).

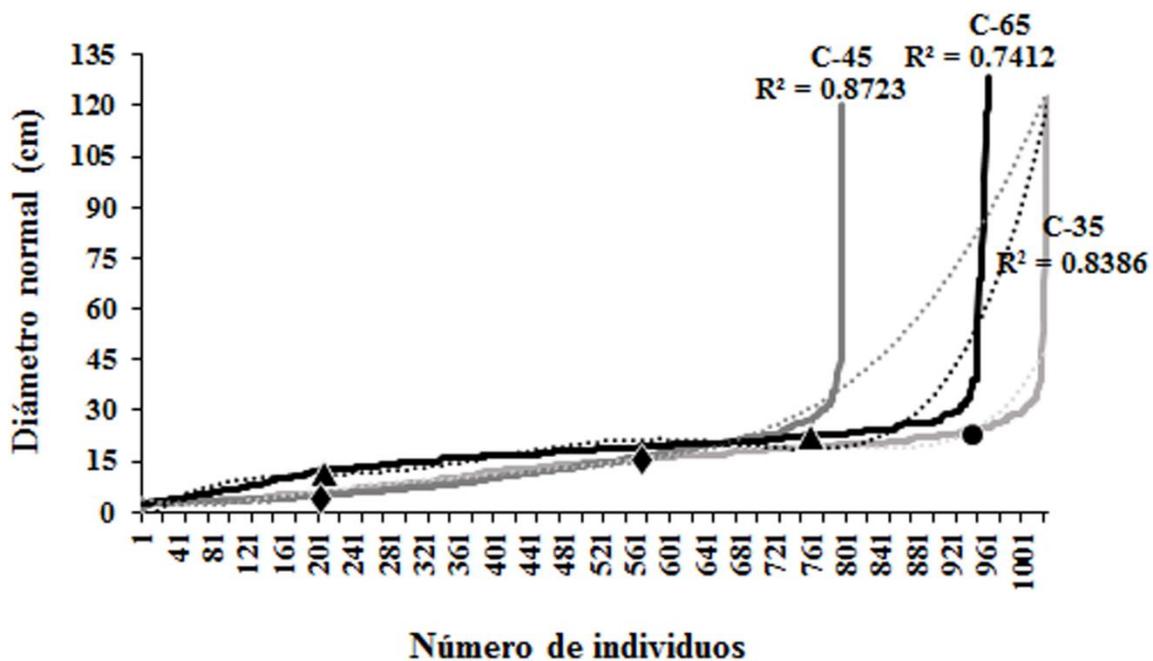


Figura 1. 3. Distribución diamétrica del componente arbóreo por tiempo de abandono en El Limón de Cuauichinola, Morelos. ● = punto de inflexión en C35 ($x=937.4$, $y=24.4$) derivado de $y=3E-15x^6 - 9E-12x^5 + 1E-08x^4 - 5E-06x^3 + 0.0012x^2 - 0.095x + 4.5686$; ◆ = puntos de inflexión en C45 ($x=200.3$, $y=5.2$; $x=559.8$, $y=17.5$) obtenidos de la ecuación $y=5E-10x^4 - 7E-07x^3 + 0.0003x^2 - 0.0416x + 3.9596$; ▲ = puntos de inflexión en C65 ($x=221.5$, $y=7.2$; $x=778.8$, $y=23.2$) generados a partir de $y=3E-12x^5 - 6E-09x^4 + 4E-06x^3 - 0.0015x^2 + 0.2285x - 2.9363$.

El ensamble de especies con mayores valores de importancia estructural fue consistente en C35 y C45, pero mostró variación en C65 (Cuadro 1. 2). De acuerdo con los IVIR e IVFR, las especies *P. grandis*, *Amphipterygium adstringens* (Schltdl.) Standl., *L. divaricatum*, *C. multiflora*, *Quercus glaucoides* M. Martens & Galeotti y *F. trigonata* fueron las más importantes, jerarquizándolas de forma distinta. C35 presentó los valores más altos de complejidad estructural, mientras que C45 y C65 mostraron la mayor cantidad de especies exclusivas (Cuadro 1. 2).

Cuadro 1. 2. Especies con mayores valores de importancia por índice estructural y especies exclusivas por condición de estudio en El Limón de Cuauchichinola, Morelos

Condiciones	Especie	IVIR	IVFR	Especies exclusivas
35 años	<i>Pachycereus grandis</i>	22.6	28.7	
	<i>Amphipterygium adstringens</i>	20.9	17.0	
	<i>Lysiloma divaricatum</i>	11.2	18.9	<i>Bursera submoniliformis, Crescentia alata, Diospyros verae-crucis, Ficus pertusa, Mimosa polyantha, Trichilia hirta</i>
	<i>Randia echinocarpa</i>	6.6	2.8	
	<i>Acacia cochliacantha</i>	4.7	2.9	
	Otras 43 especies	34.0	29.7	
45 años	<i>Pachycereus grandis</i>	13.3	9.4	<i>Acacia pennatula, Agonandra racemosa, Bursera linanoe, Daphnopsis americana, Ficus insipida, Gyrocarpus americanus, Hintonia latiflora, Iresine angustifolia, Iresine calea, Leucaena esculenta subsp. esculenta, Leucaena macrophylla subsp. macrophylla, Licania arborea, Plumeria rubra, Senna holwayana, Sinclairia glabra, Zapoteca formosa</i>
	<i>Conzattia multiflora</i>	12.9	19.6	
	<i>Amphipterygium adstringens</i>	7.4	9.0	
	<i>Lysiloma divaricatum</i>	6.2	8.9	
	<i>Euphorbia schlechtendalii</i>	4.8	3.1	
	Otras 52 especies	55.4	50.0	
65 años	<i>Quercus glaucoides</i>	10.5	13.1	<i>Euphorbia tanquahuete, Ficus petiolaris, Ficus trigonata, Haematoxylum brasiletto, Leucaena leucocephala subsp. glabrata, Pittocaulon praecox, Quercus castanea, Quercus glaucoides, Randia aculeata, Sideroxylon capiri, Thouinia villosa</i>
	<i>Ficus trigonata</i>	8.2	4.3	
	<i>Lysiloma divaricatum</i>	5.2	7.0	
	<i>Lysiloma acapulcense</i>	4.4	5.9	
	<i>Quercus castanea</i>	4.4	5.4	
	Otras 38 especies	67.3	64.3	

Se encontraron diferencias altamente significativas ($p < 0.001$) entre condiciones de abandono para la heterogeneidad (H') de especies arbóreas. Los valores de riqueza (D_{MG}) y diversidad (S) arbórea fueron significativamente ($p < 0.05$) menores en C65, pero esta condición fue mayor ($p < 0.05$) en los valores de dominancia por una o un grupo de especies ($1/D$) en comparación con C35 y C45 (Cuadro 1. 3).

Cuadro 1. 3. Índices de diversidad por tiempo de abandono en El Limón de Cuauichichinola, Morelos, México. D_{MG} = Margalef, $1/D$ = recíproco de Simpson y S = alfa de Fisher. Rangos promedio seguidos por letras diferentes dentro de columnas indican diferencias significativas (Friedman, $p < 0.05$). H' = Shannon-Wiener, valores promedio seguidos por un * dentro de columnas indica diferencias significativas (t de Hutcheson, $p < 0.001$).

Condiciones	D_{MG}	H'	$1/D$	S
35 años				
UM1	6.25	2.60	8.95	10.38
UM2	4.96	2.06	4.24	7.70
UM3	4.30	2.52	8.97	7.24
Promedio	5.17 ^a	2.39*	7.38 ^c	8.44 ^a
45 años				
UM4	6.26	2.93	13.35	11.17
UM5	7.34	2.92	11.16	13.30
UM6	3.29	2.03	4.94	5.03
Promedio	5.63 ^a	2.63*	9.82 ^b	9.83 ^a
65 años				
UM7	4.20	2.97	16.80	6.31
UM8	3.44	2.83	15.58	5.12
UM9	2.42	2.37	7.77	3.25
Promedio	3.35 ^b	2.73*	13.38 ^a	4.89 ^b

La semejanza en la composición arbórea fue menor a medida que incrementa el tiempo de abandono (63% para C35-C65 y 54% para C45-C65), pero mayor entre C35 y C45 (72%). C35 y C45 concentran el 28% de la riqueza exclusiva del área y se diferencian florísticamente de C65, la cual contiene a su vez el 14% de dicha riqueza. El MRPP indicó diferencias significativas ($p < 0.05$) en la composición arbórea entre C35-C65 y C45-C65 (Cuadro 1. 4).

Cuadro 1. 4. Prueba de diferencias en la composición arbórea entre condiciones con base en el procedimiento de permutación de respuesta múltiple (MRPP) en El Limón de Cuauchichinola, Morelos. Significancia estadística: $p < 0.05$.

Comparación entre condiciones	<i>T</i>	<i>A</i>	Valor de <i>p</i>
35 años vs. 45 años	-0.819	0.054	0.203
35 años vs. 65 años	-2.680	0.150	0.023
45 años vs. 65 años	-2.396	0.070	0.024

1.6. Discusión

Se rechaza la hipótesis en cuanto a que el tiempo de abandono determina la recuperación de la riqueza y composición, estructura y diversidad arbórea en las tres condiciones estudiadas. Cada parámetro sigue un patrón diferente por tiempo de abandono, de manera que la recuperación no es lineal ni unidireccional, como ya se ha demostrado para otros bosques neotropicales (Chazdon et al., 2007; Norden et al., 2015). La resiliencia de los BTCs estudiados parece estar relacionada con la cronología de cada condición post-disturbio, y con las diversas sendas de alteración inducidas por las diferentes actividades humanas en los sitios. A continuación se discute la dinámica de cada parámetro por tiempo de abandono.

1.6.1. Riqueza y composición arbórea durante la sucesión secundaria

La riqueza y composición de las tres condiciones analizadas en El Limón de Cuauchichinola, Morelos, fue semejante a otros trabajos realizados en bosques primarios de Michoacán (Martínez-Cruz et al., 2013; Méndez-Toribio et al., 2014; Zacarías-Eslava et al., 2011) y Guerrero (Pineda-García et al., 2007); mientras que la riqueza incluso fue mayor a la encontrada en lugares poco alterados de Morelos (Martínez-Garza et al., 2011; Trejo, 1998). Estos bosques registraron una riqueza promedio de 55 especies y dominancia de Fabaceae, Burseraceae, Anacardiaceae y Rubiaceae, cuyos géneros más abundantes fueron *Acacia*, *Lysiloma*, *Mimosa*, *Bursera*, *Amphipterygium*, *Cyrtocarpa* y *Randia*, respectivamente.

De manera general se sabe que entre sitios de diferentes edades existe mayor riqueza pero menor semejanza florística, debido a la lenta recuperación en la composición de especies en el

BTCs (Derroire et al., 2016a; Leirana-Alcocer et al., 2009). Resultados similares han sido registrados en otros bosques neotropicales (Chazdon et al., 2007; Finegan, 1996), lo que sugiere que los ensamblajes ecológicos sucesionales tardarán en asemejarse a los de un bosque primario (Coehlo et al., 2016; Lebrija-Trejos et al., 2010). Nuestros datos coinciden con este planteamiento, debido a que la mayor semejanza florística se presentó entre las condiciones con menor tiempo de abandono (C35 y C45), y la composición de éstas fue diferente con aquella de mayor tiempo (C65).

En cambio, la riqueza de especies en general y de especies exclusivas en particular tuvo un comportamiento diferente a lo esperado de acuerdo a lo registrado en otros bosques sucesionales (Kennard, 2002; Maza-Villalobos et al., 2011; Ruiz et al., 2005), debido a que también fue mayor en las condiciones con 35 y 45 años de abandono. La exclusión y moderada perturbación del BTCs en C45 explica la rapidez para alcanzar una elevada riqueza florística, debido a que por más de 25 años ha estado aislado del efecto humano y forma parte de la matriz forestal proveedora de propágulos, lo que ha promovido la dinámica de repoblación natural (Ceccon et al., 2006; Derroire et al., 2016b; van Breugel et al., 2007; Vieira y Scariot, 2006).

La riqueza esperada mediante estimadores no paramétricos en las tres condiciones alcanzó también su máximo en C45, lo que confirma el supuesto de que fue la condición mejor desarrollada florísticamente. Tendencias similares han sido registradas en otros bosques tropicales secundarios (Carreón-Santos y Valdez-Hernández, 2014; Coehlo et al., 2016), lo cual indica que durante la dinámica sucesional las etapas serales intermedias parecen superar en riqueza a los bosques maduros, aun cuando su composición difiere (Sheil y Burslem, 2003).

La baja riqueza específica registrada en C65 y la semejanza florística con C35 y C45, se explica debido a que la cosecha y quema para producción de carbón en C65 han generado una condición dominada (~50% del total de individuos) por dos especies de encinos tropicales (*Quercus glaucoides* M. Martens & Galeotti y *Quercus castanea* Née) y una leguminosa, *M. benthamii*. Es sabido que los encinos presentan adaptación por rebrote ante el aprovechamiento o para sobrevivir al fuego en ambientes propensos a incendiarse (Peña-Ramírez y Bonfil, 2003), formando extensos manchones monoespecíficos. También, especies del género *Mimosa* dominan en los BTCs frecuentemente incendiados, y pueden pausar la sucesión e impedir la presencia de otras especies pioneras o tardías (Maass et al., 2002).

La composición arbórea en C65 se debe también al efecto de la perturbación y el tiempo de abandono sobre algunos factores abióticos. La tala de árboles para elaboración de carbón genera la apertura del dosel y modifica las condiciones de luz y humedad tanto al interior como en el borde del claro (Molina y Lugo, 2006). A su vez, la producción intensiva de carbón altera las propiedades físico-químicas del suelo y ocasiona baja fertilidad (Maass et al., 2002; Wahabu et al., 2015). Ambos factores propician restricciones nutrimentales y ambientales para el establecimiento y desarrollo óptimo de las plantas, que incrementan a medida que avanza la sucesión (Derroire et al., 2016b; van Breugel et al., 2007). De esta manera, sólo las especies con mayor tolerancia ecológica sobreviven en estas condiciones, como es el caso de los encinos y algunas leguminosas.

1.6.2. Recuperación estructural en la dinámica sucesional

Las diferentes condiciones de BTCs evaluadas presentaron también diferencias estructurales, debido tanto a los tipos de disturbio generados sobre su vegetación original como al tiempo de abandono durante la sucesión secundaria. Se ha demostrado que el valor de algunos parámetros estructurales como el área basal, cobertura, altura y diámetro normal incrementan con el tiempo de abandono, pero la densidad se estabiliza en etapas tempranas de la sucesión (Leiva et al., 2009; Lebrija-Trejos et al., 2010). Esto coincide con lo encontrado en los BTCs de El Limón, donde la densidad, el área basal y la cobertura fueron mayores en C35. La situación estructural de C35 se explica por la cubierta forestal desmontada y quemada para actividades agrícolas, y por el aprovechamiento de árboles para leña y postes, lo que promueve la incorporación de especies secundarias polifurcadas como *A. cochliacantha* y *A. farnesiana*, así como el rebrote en individuos de *Randia echinocarpa* DC., que favorece el incremento en biomasa tanto por el número de tallos como por la cantidad y extensión de las copas.

La capacidad de multiplicación de los tallos en las plantas leñosas del BTCs ha sido señalada con anterioridad (Kennard, 2002), y podría ser utilizada en C35 como un mecanismo natural para orientar prácticas silvícolas con fines de recuperación florística y estructural. La importancia de llevar a cabo estas acciones reside en que la estabilidad de C35 podría verse afectada debido a los efectos negativos de la ganadería sobre la estructura y riqueza arbórea (González-Valdivia et al., 2012; Leirana-Alcocer et al., 2009; Sánchez-Velásquez et al., 2002), y en consecuencia presentar

sucesión retenida (Chazdon et al., 2007, 2013; Finegan 1996;) y requerir de un mayor plazo de tiempo para recuperarse.

Respecto a otras variables estructurales como el diámetro y la altura, C35 resulta ser una condición estructuralmente joven en El Limón, Morelos. La alta densidad de tallos delgados (tan solo el 7% del total de individuos tienen diámetros $\geq 25\text{cm}$) así como el porte bajo de los árboles (aproximadamente el 40% es menor a 6m de altura) confirman este planteamiento. Esto concuerda con estudios previos realizados en unidades de muestreo permanentes para restauración ecológica en la misma localidad de estudio, donde la densidad y el área basal en los bosques recientemente perturbados (252 ind. ha^{-1} ; $6.18 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$) son menores que en los poco alterados (905 ind. ha^{-1} ; $12.41 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$) (Martínez-Garza et al., 2011).

Con base en los tiempos de abandono, se esperaría entonces una secuencia de desarrollo estructural entre C35 y C45, pero nuestros datos confirman lo contrario. El BTCs de C45 presenta los menores valores en densidad, área basal, cobertura, altura y DN; situación que se explica por la presencia de bosques cerrados generados por la exclusión, donde el sotobosque es denso y compite por espacio de crecimiento y recursos con las especies arbóreas (Ceccon et al., 2006; van Breugel y Martínez-Ramos, 2007); comportamiento propio de áreas sujetas a protección y conservación (Ceballos et al., 2010; Janzen, 1988).

El BTCs mejor desarrollado estructuralmente en el Limón, Morelos, fue C65. La flora arbórea que lo compone presentó los mayores promedios en altura y DN, valores altos en área basal y cobertura, así como dos estratos verticales y tres categorías diamétricas. De hecho, la riqueza y estructura en C65 fue similar a la registrada para un bosque maduro de la misma localidad (Trejo, 1998), sugiriendo que C65 representa una fase avanzada de la sucesión y que el tiempo de abandono en este BTCs evidencia la respuesta resiliente al post-disturbio.

Los índices estructurales (IVIR e IVFR) mostraron que *Pachycereus grandis* Rose, *A. adstringens* y *C. multiflora* fueron las especies más importantes en las condiciones con menor tiempo de abandono (C35 y C45), lo que concuerda con estudios previos en diferentes regiones del país (Almazán-Núñez et al., 2012; Méndez-Toribio et al., 2014; Romero-Duque et al., 2007). En cambio, especies propias de bosques maduros (Lott y Atkinson, 2010; Trejo, 2010) de los géneros *Ficus* y *Lysiloma* fueron las más importantes en la condición con mayor tiempo de abandono (C65), con valores estructurales semejantes a los reportados en BTCs de Jalisco (Sánchez-Velásquez et al., 2002), Guerrero (Almazán-Núñez et al., 2012) y Michoacán

(Martínez-Cruz et al., 2013). Esto sugiere que la dominancia estructural y la composición florística dependen de la etapa sucesional.

1.6.3. Parámetros de diversidad entre condiciones de abandono

La diversidad presentó también diferencias entre condiciones. De acuerdo con los índices Shannon-Wiener (H') y recíproco de Simpson ($1/D$), la diversidad es mayor en C65. De hecho, la diversidad registrada en las tres condiciones de abandono fue mayor que la observada en bosques sucesionales tempranos de Guerrero ($H' = 1.9-2.4$, $D = 0.09-0.12$, Almazán-Núñez et al., 2012), Yucatán ($D = 9.0-12.34$, Leirana-Alcocer et al., 2009) y Michoacán ($H' = 1.27-1.38$, Martínez-Cruz et al., 2013; $D = 0.12$, Zacarias-Eslava et al., 2011). Pero menor a la encontrada en otros BTC maduros a nivel nacional ($H' = 2.96-4.17$, $1/D = 9.97-49.28$, Trejo y Dirzo, 2002) y en Morelos ($H'=3.63$, $1/D=21.57$ Trejo, 1998). Estos resultados apoyan que la diversidad arbórea incrementa con el tiempo de abandono.

La semejanza arbórea de los BTCs en El Limón, Morelos, fue relativamente alta (72%) entre las condiciones con menor tiempo de abandono. Con base en el valor del estadístico T de la prueba de diferencias basada en el procedimiento de permutación de respuesta múltiple, se acepta la hipótesis de que la composición arbórea es diferente entre condiciones de acuerdo con el tiempo de abandono, y se demuestra que las condiciones post-disturbio tempranas (C35 y C45) son florísticamente diferentes a la condición post-disturbio tardía (C65). Este hallazgo señala la relevancia de los BTCs de C35 y C45 para la conservación de la riqueza y composición arbórea en el Limón, y apoya la predicción de una alta tasa de recambio de especies entre sitios (Banda et al., 2016; Trejo y Dirzo, 2002), particularmente en aquellos con mayor tiempo de abandono (C65). Esta situación podría deberse a variaciones en las condiciones ambientales (Balvanera et al., 2002) e historial de perturbación (Molina y Lugo, 2006) entre condiciones.

1.6.4. Resiliencia de los BTCs de El Limón de Cuauichinola

De acuerdo con la teoría sucesional aplicada a los BTCs, la recuperación de la composición de especies es más lenta que la recuperación de la riqueza, estructura y diversidad arbórea (Derroire et al., 2016a; Lebrija-Trejos et al., 2008, 2010). Por el contrario, en este estudio se observó tanto en las curvas especie-área como en los índices estructurales (IVIR e IVFR) y de diversidad (H' e $1/D$) calculados, que existe una recuperación paulatina en el número total de especies (riqueza),

de especies exclusivas (composición) y de dominancia-equidad (diversidad) por tiempo de abandono durante la dinámica sucesional. Es posible que este reemplazo de especies entre condiciones se explique por mecanismos como la facilitación, como se ha visto en los pastizales abandonados de Chamela, Jalisco (Maza-Villalobos et al., 2011). No obstante, debido a los diferentes tipos de disturbio en cada condición a través del tiempo, estrategias como la inhibición que generan dominancia de un grupo de especies, podría ser un mecanismo alternativo durante la sucesión, como ocurre en C35 y C65.

No se registró una secuencia de desarrollo estructural de acuerdo al tiempo de abandono en los BTCs de El Limón, Morelos. En lugar de presentarse un aumento de los atributos estructurales con la edad sucesional, se observó un comportamiento dinámico que inició con una sensible disminución en densidad, área basal, altura total, cobertura y diámetro normal (C45), seguido de un incremento de estas variables en la etapa más avanzada de la sucesión (C65). Esto hace suponer que la edad de abandono no necesariamente es la variable más importante para predecir el comportamiento de recuperación estructural durante la sucesión (Chazdon et al., 2007; Lebrija-Trejos et al., 2010); por lo cual debería considerarse la evaluación de variables ambientales que se presuponen determinantes del procesos sucesional (Derroire et al., 2016a; Lebrija-Trejos et al., 2011; Leiva et al., 2009; Maza-Villalobos et al., 2011).

Aparentemente, la menor complejidad estructural y de riqueza de los BTCs (Ceccon et al., 2006; Vieira y Sacariot, 2006) asociada a ciertas características funcionales (altas tasas de producción de biomasa durante la sucesión; Poorter et al., 2016), favorece que estos bosques muestren mayor resiliencia (Derroire et al., 2016a; Janzen, 1988) y se recuperen a una tasa sensiblemente más rápida en comparación con otros bosques tropicales (Drew et al., 2009; Finegan, 1996; Letcher y Chazdon, 2009). En términos de la sucesión natural, esto posibilitaría la recuperación de su riqueza, estructura y diversidad arbórea en plazos menores a 80 años (Kennard, 2002; Molina y Lugo, 2006; Ruiz et al., 2005).

En áreas naturales protegidas como la REBIOSH el conocimiento generado en este estudio sobre la dinámica sucesional (diferentes ritmos y trayectorias de recuperación estructural y florística) tiene importancia para la conservación de la diversidad arbórea, más aún cuando el BTC es un ecosistema económicamente importante y bajo manejo en la región (Martínez-Garza et al., 2011; Monroy-Ortíz, 1997). Se recomienda que el diseño y ejecución de los planes de manejo y conservación del BTC en el área de estudio deben considerar la presencia de diferentes

comunidades vegetales sucesionales inmersas en el BTC, debido a que en función de la histéresis y del tiempo de abandono post-disturbio la resiliencia en cada comunidad será diferencial, y por lo tanto la respuesta de cada parámetro ecológico bajo estudio diferirá también.

El entendimiento de que los BTCs en general son ambientes hídricamente limitantes (variaciones interanuales e interestacionales de lluvia), con altas tasas de radiación solar y temperatura (Derroire et al., 2016a; Lebrija-Trejos et al., 2010, 2011; Maza-Villalobos et al., 2011), y que los disturbios originados por el hombre impactan en diversas características biofísicas (como ocurre en El Limón), facilitaría plantear acciones concretas para favorecer la resiliencia de las comunidades vegetales, como ha sido sugerido con anterioridad para los BTC a nivel global (Ceccon et al., 2006; Vieira y Scariot, 2006).

Particularmente, proponemos que algunos tratamientos silvícolas (Smith et al., 1997) como las podas, limpias y aclareos, aunado a acciones como la escarificación del suelo, beneficiarían en el crecimiento selectivo de las especies de mayor interés ecológico y económico en la REBIOSH; mientras que el enriquecimiento con especies arbóreas en estado juvenil favorecería el nodricismo y la sobrevivencia de plántulas (disminuyendo la mortalidad e incrementando la riqueza y diversidad), debido a la reducción de la temperatura y radiación solar en el sotobosque (Derroire et al., 2016b; van Breugel et al., 2007).

Además, estimular prácticas que incrementen la repoblación por rebrotes para aquellas especies ecológicamente raras y afectadas por los disturbios, incrementaría su densidad e importancia en el ensamble de especies. De manera conjunta, este sistema de intervención forestal dirigiría la composición y estructura de cada BTCs, permitiendo la recuperación de los atributos ecológicos de interés a un ritmo más rápido que la sucesión natural.

1.7. Literatura citada

- Almazán-Núñez, R., del Coro, M., Eguiarte, L. y Corcuera, P. (2012). Changes in composition, diversity and structure of woody plants in successional stages of tropical dry forest in southwest Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 83, 1096-1109.
- Arias-Medellín, L., Flores-Palacios, A. y Martínez-Garza, C. (2014). Cacti community structure in a Tropical Mexican Dry Forest under chronic disturbance. *Botanical Sciences*, 92(3), 405-415.
- Arroyo-Rodríguez, V., Melo, F., Martínez-Ramos, M., Bongers, F., Chazdon, R., Meave, J., Norden, N., Santos, B., Leal, I. y Tabarelli, M. (2015). Multiple successional pathways in human-modified tropical landscapes: new insights from forest succession, forest fragmentation and landscape ecology research. *Biological Reviews* doi:10.1111/brv.12231.
- Balvanera, P., Lott, E., Segura, G., Siebe, C. e Islas, A. (2002). Patterns of β -diversity in a Mexican tropical dry forest. *Journal of Vegetation Science*, 13(2), 145–158.
- Banda et al. (2016). Plant diversity patterns in neotropical dry forests and their conservation implications. *Science*, 353, 1383-1387.
- Boyás, J., Cervantes, M., Javelly, J., Linares, M., Solares, F., Soto, R., Naufal, I. y Sandoval, L. (2001). Diagnóstico Forestal del Estado de Morelos. Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias. Campo Experimental Zacatepec, Morelos. Recuperado el 09 agosto, 2016 de: <http://biblioteca.inifap.gob.mx:8080/xmlui/bitstream/handle/123456789/3008/forestal5.pdf?sequence=1>
- Carreón-Santos, R. y Valdez-Hernández, J. (2014). Estructura y diversidad arbórea de la vegetación secundaria derivada de una selva mediana subperennifolia en Quintana Roo. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 20(1), 119-130.
- Ceballos, G., Martínez, L., García, A., Espinoza, E., Bezaury J. y Dirzo, R. (2010). *Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las Selvas Secas del Pacífico de México*. D. F., México: Fondo de Cultura Económica, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Ceccon, E., Huante, P. y Rincón, E. (2006). Abiotic Factors Influencing Tropical Dry Forests Regeneration. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 49(2), 305-312.

- Chazdon, R., Letcher, S., van Breugel, M., Martinez-Ramos, M., Bongers, F. y Finegan, B. (2007). Rates of change in tree communities of secondary Neotropical forests following major disturbances. *Philosophical Transactions of the Royal Society Series B*, 362, 273–289.
- Chazdon, R. (2013). Tropical Forest Regeneration. En S. Levin (Eds.), *Encyclopedia of Biodiversity* (pp. 277-286). Waltham, USA: Academic Press.
- Chazdon, R. (2014). *Second Growth: the promise of tropical forest regeneration in an age of deforestation*. Chicago, USA: The University of Chicago Press.
- Clements, F. (1916). *Plant succession: an analysis of the development of vegetation*. Washington, USA: Carnegie Institution of Washington Publication.
- Coehlo, P., Ferreira, P., de Paiva, E., Apgaua, M., Gini, B., de Oliveira, G., Ferreira, Y., Santos, R. y Tng, D. (2016). Tree succession across a seasonally dry tropical forest and forest-savanna ecotone in northern Minas Gerais, Brazil. *Journal of Plant Ecology* doi:10.1093/jpe/rtw091
- Colwell, R., Xuan-Mao, C. y Chang, J. (2004). Interpolating, Extrapolating, and Comparing incidence-based species accumulation curves. *Ecology*, 85(10), 2717-2727.
- Colwell, R. (2013). EstimateS: Statistical Estimation of Species Richness and Shared Species from Samples. Version 9.1.0. Recuperado el 12 abril, 2016 de: <http://purl.oclc.org/estimates>
- CONABIO. (1997). Provincias biogeográficas de México. Escala 1: 4000000. Catálogo de metadatos geográfico. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México. Recuperado el 19 mayo, 2016 de: http://www.conabio.gob.mx/informacion/metadatos/gis/rbiog4mgw.xml?_httpcache=yes&_xsl=/db/metadatos/xsl/fgdc_html_xsl&_indent=no
- Comisión Nacional Forestal. (2012). Inventario Nacional Forestal y de Suelos. Informe 2004-2009. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. Jalisco, México. Recuperado el 03 agosto, 2016 de: <http://www.cnf.gob.mx:8090/snif/portal/infys/temas/resultados-2004-2009>
- Contreras-MacBeath, T., Jaramillo-Monroy, F. y Boyás, J. (2006). *La diversidad biológica en Morelos. Estudio del Estado*. Morelos, México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Universidad Autónoma del Estado de Morelos.
- Corella, J., Valdez-Hernández, J., Cetina, V., González, F., Trinidad, A. y Aguirre, J. (2001). Estructura forestal de un bosque de mangles en el noreste del estado de Tabasco, México. *Ciencia Forestal en México*, 26(90), 73-102.

- Crowther, T., Glick, H., Covey, K., Bettigole, C., Maynard, D., Thomas, S., Smith, J., Hintler, G., Duguid, M., Amatulli, G., Tuanmu, M., Jetz, W., Salas, C., Stam, C., Piotta, D., Tavani, R., Green, S., Bruce, G., Williams, S., Wiser, S., Huber, M., Hengeveld, G., Nabuurs, G., Tikhonova, E., Borchardt, P., Li, C., Powrie, L., Fischer, M., Hemp, A., Homeier, J., Cho, P., Vibrans, A., Umunay, P., Piao, S., Rowe, C., Ashton, M., Crane, P. y Bradford, M. (2015). Mapping tree density at a global scale. *Nature*, 525, 201-205.
- Curtis, J. y McIntosh, R. (1951). An upland forest continuum in the pariré-forest border region of Wisconsin. *Ecology*, 32, 476-496.
- De la O-Toris, J., Maldonado, B. y Martínez-Garza, C. (2012). Efecto de la perturbación en la comunidad de herbáceas nativas y ruderales de una selva estacional mexicana. *Botanical Sciences*, 90, 469-480.
- Derroire G., Balvanera, P., Castellanos-Castro, C., Decocq, G., Kennard, D., Lebrija-Trejos, E., Leiva, J., Odén, P., Powers, J., Rico-Gray, V., Tigabu, M. y Healey, J. (2016a). Resilience of tropical dry forests - a meta-analysis of changes in species diversity and composition during secondary succession. *Oikos* doi:10.1111/oik.03229.
- Derroire, G., Tigabu, M., Odén, P. y Healey, J. (2016b). The Effects of Established Trees on Woody Regeneration during Secondary Succession in Tropical Dry Forests. *Biotropica*, 48(3), 290-300.
- Di Rienzo, J., Casanoves, F., Balzarini, M., Gonzalez, L., Tablada, M. y Robledo, C. (2008). InfoStat versión 2013. Grupo InfoStat, FCA. Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. Recuperado el 20 mayo, 2016 de: <http://www.infostat.com.ar>
- Dirzo, R., Young, H., Mooney, H. y Ceballos, G. 2011. *Seasonally Dry Tropical Forest. Ecology and Conservation*. Washington, DC, USA: Island Press.
- Dorado, O., Arias, D., Maldonado, B., Sorani, V., Ramírez, R. y Leyva, E. (2005). *Plan de Conservación y Manejo de la Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla*. Cuernavaca, Morelos: Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas.
- Drew, A., Boley, J., Zhao, Y., Johnston, M. y Wadsworth, F. (2009). Sixty-two years of change in Subtropical Wet Forest Structure and Composition at El Verde, Puerto Rico. *Interciencia*, 34(1), 34-40.

- Finegan, B. (1996). Pattern and process in Neotropical secondary rain forests: The first 100 years of succession. *Trends in Ecology & Evolution*, *11*, 119-124.
- Fisher, R., Corbet, A. y Williams, C. (1943). The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *Journal of Animal Ecology*, *12*, 42-58.
- García, E. (2004). *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana)*. D. F., México: Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Gómez-Pompa, A. y Vázquez-Yanes, C. (1985). Estudios sobre la regeneración de selvas en regiones cálido húmedas de México. En A. Gómez-Pompa y S. del Amo (Eds.), *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México* (pp. 1-25). México, Xalapa.: Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos.
- González, B. y López, L. (2008). *Flora del pastizal tropical de la selva baja caducifolia*. Tesis de Licenciatura. Departamento de Zootecnia, Universidad Autónoma Chapingo. México, Estado de México.
- González-Valdivia, N., Ochoa-Gaona, S., Ferguson, B., Pozo, C., Kampichler C. y Pérez-Hernández, I. (2012). Análisis comparativo de la estructura, diversidad y composición de comunidades arbóreas de un paisaje agropecuario en Tabasco, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, *83*, 83-99.
- Hansen, M., Potapov, P., Moore, R., Hancher, M., Turubanova, S., Tyukavina, A., Thau, D., Stehman, S., Goetz, S., Loveland, T., Kommareddy, A., Egorov, A., Chini, L., Justice, C. y Townshend, J. (2013). High-Resolution Global Maps of 21st-Century Forest Cover Change. *Science*, *342*, 850-853.
- Hutcheson, K. (1970). A test for comparing diversities based on the Shannon formula. *Journal of Theoretical Biology*, *29(1)*, 151-154.
- Janzen, D. (1988). Management of habitat fragments in a tropical dry forest: growth. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, *75*, 105-116.
- Kennard, D. (2002). Secondary forest succession in a tropical dry forest: patterns of development across a 50-year chronosequence in lowland Bolivia. *Journal of Tropical Ecology*, *18*, 53-66.

- Lebrija-Trejos, E., Bongers, F. Pérez-García, A. y Meave, J. (2008). Successional change and resilience of a very dry tropical deciduous forest following shifting agriculture. *Biotropica*, 40, 422-431.
- Lebrija-Trejos, E., Meave, J., Poorter, L., Pérez-García, E. y Bongers, F. (2010). Pathways, mechanisms and predictability of vegetation change during tropical dry forest succession. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 12, 267-275.
- Lebrija-Trejos, E., Pérez-García, A., Meave, J., Poorter, L. y Bongers, F. (2011). Environmental changes during secondary succession in a tropical dry forest in Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 27, 477-489.
- Leirana-Alcocer, J., Hernández-Betancourt, S., Salinas-Peba, L., y Guerrero-González, L. (2009). Cambios en la estructura y composición de la vegetación relacionados con los años de abandono de tierras agropecuarias en la Selva Baja Caducifolia Espinosa de la Reserva de Dzilam, Yucatán. *Polibotánica*, 27, 53-70.
- Leiva, J., Rocha, O., Mata, R. y Gutiérrez-Soto, M. (2009). Cronología de la regeneración del bosque tropical seco en Santa Rosa, Guanacaste, Costa Rica. II. La vegetación en relación con el suelo. *Revista de Biología Tropical*, 57(3), 817-836.
- Lesica, P., McCune, B., Cooper, S. y Hong, W. (1991). Differences in lichen and bryophyte communities between old-growth and managed second-growth forests in the Swan Valley, Montana. *Canadian Journal of Botany*, 69, 1745-1755.
- Letcher, S. y Chazdon, R. (2009). Rapid Recovery of Biomass, Species Richness, and Species Composition in a Forest Chronosequence in Northeastern Costa Rica. *Biotropica*, 41, 608-617.
- Loot, E. y Atkinson, T. (2010). Diversidad florística. En G. Ceballos, 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* (pp. 63-76). México, D. F.: Fondo de Cultura Económica, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- López-Toledo, J., Valdez-Hernández, J., Pérez-Farrera, M. y Cetina-Alcalá, V. (2012). Composición y estructura arbórea de un bosque tropical estacionalmente seco en la Reserva de la Biósfera la Sepultura, Chiapas. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales*, 3(12), 43-56.
- Maass, J., Jaramillo, V., Martínez-Yrizar, A., García-Oliva, F., Pérez-Jiménez, A. y Sarukhán, J. (2002). Aspectos funcionales del ecosistema de selva baja caducifolia en Chamela, Jalisco. En

- F. Noguera, J. Vega, A. García y M. Quesada (Eds.), *Historia Natural de Chamela* (pp. 526-541). México, D. F.: Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Magurran, A. y McGill, B. (2014). *Biological Diversity: Frontiers in Measurement and Assessment*. New York, USA: Oxford University Press.
- Maplesoft. (2015). A division of Waterloo Maple Inc. Maplesoft™, Cybernet Systems Co. Ltd. in Japan. 615 Kumpf Drive. Waterloo, Canadá. Recuperado el 02 agosto, 2016 de: <http://www.maplesoft.com/products/Maple/>
- Margalef, R. (1972). Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 21, 213-251.
- Martínez-Cruz, J., Méndez-Toribio, M., Cortés-Flores, J., Coba-Pérez, P., Cornejo-Tenorio, G. y Ibarra-Manríquez, G. (2013). Estructura y diversidad de los bosques estacionales desaparecidos por la construcción de la presa Gral. Francisco J. Múgica, en la Depresión del Balsas, Michoacán, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 84, 1216-1234.
- Martínez-Garza, C., Osorio-Beristain, M., Valenzuela-Galván, D. y Nicolás-Medina, A. (2011). Intra and inter-annual variation in seed rain in a secondary dry tropical forest excluded from chronic disturbance. *Forest Ecology and Management*, 262, 2207-2218.
- Martínez-Ramos, M. y García-Orth, X. (2007). Sucesión ecológica y restauración de selvas húmedas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 80, 69-84.
- Maza-Villalobos, S., Balvanera, P. y Martínez-Ramos, M. (2011). Early Regeneration of Tropical Dry Forest from Abandoned Pastures: Contrasting Chronosequence and Dynamic Approaches. *Biotropica*, 43(6), 666-675.
- McCune, B. y Grace, J. (2002). *Analysis of ecological communities*. Glenden Beach, Oregon: MjM Software Design.
- McCune, B. y Mefford, M. (2011). *PC-ORD. Multivariate analysis of ecological data, Version 6*. Glenden Beach, Oregon: MjM Software Design.
- Méndez-Toribio M., Martínez-Cruz, J., Cortés-Flores, J., Rendón-Sandoval, F. y Ibarra-Manríquez, G. (2014). Composición, estructura y diversidad de la comunidad arbórea del bosque tropical caducifolio en Tziritzícuaró, Depresión del Balsas, Michoacán, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85, 1117-1128.
- Miles, L., Newton, A., DeFries, R., Ravilious, C., May, I., Blyth, S., Kapos, V. y Gordon, J. (2006). A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *Journal of Biogeography*, 33, 491-505.

- Molina, S. y Lugo, A. (2006). Recovery of a Subtropical Dry Forest After Abandonment of Different Land Uses. *Biotropica*, 38(3), 354-364.
- Monroy-Ortíz, C. (1997). *La leña como recurso energético, implicaciones ecológicas y etnobotánicas*. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F.
- Moreno, C. (2001). *Métodos para medir la biodiversidad. M&T-Manuales y Tesis SEA, Vol.1*. Zaragoza, España: CYTED, ORCYT-UNESCO, Sociedad Entomológica Aragonesa.
- Mueller-Dombois, D. y Ellenberg, H. (2002). *Aims and Methods of Vegetation Ecology*. Caldwell, New Jersey: The Blackburn Press.
- Murphy, P. y Lugo, A. 1986. Ecology of Tropical Dry Forest. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 17, 67-88.
- Norden, N., Angarita, H., Bongers, F., Martínez-Ramos, M., Granzow-de la Cerda, I., van Breugelf, M., Lebrija-Trejos, E., Meave, J., Vandermeer, J., Williamson, G., Finegan, B., Mesquita, R. y Chazdon, R. (2015). Successional dynamics in Neotropical forests are as uncertain as they are predictable. *PNAS*, 112(26), 8013-8018.
- Peña-Ramírez, V. y Bonfil, C. (2003). Efecto del fuego en la estructura poblacional y la regeneración de dos especies de encinos (*Quercus liebmanii* Oerst. y *Quercus magnoliifolia* Née) en la región de la Montaña (Guerrero), México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 72, 5-20.
- Pineda-García, F., Arredondo-Amezcuca, L. y Ibarra-Manríquez, G. (2007). Riqueza y diversidad de especies leñosas del bosque tropical caducifolio El Tarimo, Cuenca del Balsas, Guerrero. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 78, 129-139.
- Poorter, L. et al. (2016). Biomass resilience of Neotropical secondary forests. *Nature*, 530, 211-214.
- Quesada, M, Sánchez-Azofeita, G., Alvarez-Añorve, M., Stoner, K., Avila-Cabadilla, L., Calvo-Alvarado, J., Castillo, A., Espírito-Santo, M., Fagundes, M., Fernandes, G., Gamon, J., Lopezaraiza-Mikel, M., Lawrence, D., Cerdeira, L., Powers, J., de S Neves, F., Rosas-Guerrero, V., Sayago, R. y Sánchez-Montoya, G. (2009). Succession and management of tropical dry forests in the Americas: Review and new perspectives. *Forest Ecology and Management*, 258, 1014-1024.

- Romero-Duque, L, Jaramillo, V. y Pérez-Jiménez, A. (2007). Structure and diversity of secondary tropical dry forests in Mexico, differing in their prior land-use history. *Forest Ecology and Management*, 253, 38-47.
- Romero-Manzanares, A. y García-Moya, E. (2002). Estabilidad y elasticidad de la composición florística de los piñonares de San Luis Potosí, México. *Agrociencia*, 36, 243-254
- Ruiz, G., Fandiño, M y Chazdon, R. (2005). Vegetation Structure, Composition, and Species Richness Across a 56-year Chronosequence of Dry Tropical Forest on Providencia Island, Colombia. *Biotropica*, 37(4), 520-530.
- Rzedowski, J. (2006). Vegetación de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Recuperado el 08 febrero, 2016 de: http://www.biodiversidad.gob.mx/publicaciones/librosDig/pdf/VegetacionMx_Cont.pdf
- Sánchez-Azofeita, G. y Portillo-Quintero, C. (2011). Extent and Drivers of Change of Neotropical Seasonally Dry Tropical Forests. En R. Dirzo, H. Young, H. Mooney y G. Ceballos (Eds.), *Seasonally Dry Tropical Forest. Ecology and Conservation* (pp. 3-22). Washington, DC, USA: Island Press.
- Sánchez-Velásquez, L., Hernández, G., Carranza, M., Pineda, Ma., Cuevas, R. y Aragón, F. (2002). Estructura arbórea del bosque tropical caducifolio usado para la ganadería extensiva en el norte de la Sierra de Manantlán, México. Antagonismo de usos. *Polibotánica*, 13, 25-46.
- Seaby, R. y Henderson, P. (2006). Species Diversity and Richness Version 4.1.2. Pisces Conservation Ltd. Lymington, England. Recuperado el 09 agosto, 2016 de: <http://www.pisces-conservation.com/softdiversity.html>
- Servicio Meteorológico Nacional. (2010). Normales Climatológicas de la estación El Limón, periodo 1951-2010. Comisión Nacional del Agua. Recuperado el 17 julio, 2016 de: http://smn1.conagua.gob.mx/index.php?option=com_content&view=article&id=42&Itemid=75
- Sheil, D. y Burslem, D. (2003). Disturbing hypotheses in tropical forests. *Trends in Ecology & Evolution*, 18(1), 18-26.
- Silk, J. et al. 2015. An estimate of the number of tropical tree species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(24), 7472-7477.
- Smith, D., Larson, B., Kelty, M. y Ashton, P. (1997). *The practice of silviculture. Applied Forest Ecology*. Ninth edition. USA: John Wiley & Sons Inc.

- Spurr, S. (1952). Origin of the Concept of Forest Succession. *Ecology*, 33, 426-427.
- Trejo, I. (1998). *Distribución y diversidad de selvas bajas de México: Relaciones con el clima y el suelo*. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F.
- Trejo, I. y Dirzo, R. (2002). Floristic diversity of Mexican seasonally dry tropical forests. *Biodiversity and Conservation*, 11, 2063-2084.
- Trejo, I. (2010). Las selvas secas del Pacífico Mexicano. En G. Ceballos, 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* (pp. 41-52). México, D. F.: Fondo de Cultura Económica, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Valdez-Hernández, J. (2002). Aprovechamiento forestal de manglares en el estado de Nayarit, costa Pacífica de México. *Madera y Bosques*, 8(1), 129-145.
- van Breugel, M., Bongers, F. y Martínez-Ramos, M. (2007). Species dynamics during early secondary forest succession: recruitment, mortality and species turnover. *Biotropica*, 35(5), 610-619.
- Vieira, D. y Scariot, A. (2006). Principles of Natural Regeneration of Tropical Dry Forests for Restoration. *Restoration Ecology*, 14(1), 11-20.
- Wahabu, S., Fosu-Mensah, B. y Nyame, F. (2015). Impact of Charcoal Production on Physical and Chemical Properties of Soil in the Central Gonja District of the Northern Region, Ghana. *Environment and Natural Resources Research*, 5(3), 11-18.
- Westoby, M., Walker, B. y Noy-Meir, I. (1989). Opportunistic management for rangelands not at equilibrium. *Journal of Range Management*, 42, 266-274.
- Zacarias-Eslava, L., Cornejo-Tenorio, G., Cortés-Flores, J., González-Castañeda, N. e Ibarra-Manríquez, G. (2011). Composición, estructura y diversidad del cerro El Águila, Michoacán, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 82, 854-869.

CAPITULO II. EFECTO DE FACTORES AMBIENTALES Y ANTROPÓGENOS SOBRE LA DINÁMICA POBLACIONAL DE UN ÁRBOL DIOICO TROPICAL DE MÉXICO: EL CASO DE *Amphipterygium adstringens* (ANACARDIACEAE)

2.1. Resumen

La demografía de plantas consiste en el análisis de las causas y consecuencias de los cambios numéricos en las poblaciones naturales, principalmente a través de modelos matriciales y con propósitos de conservación, pero pocos estudios han documentado la dinámica poblacional de especies tropicales deciduas, y menos aún a través de modelos de proyección integral (IPM's). En este estudio se documenta el efecto de la intervención antropógena (condición excluida vs perturbada) y la precipitación media anual sobre la tasa de crecimiento poblacional (λ) de *Amphipterygium adstringens* "Cuachalalate" (Anacardiaceae), un árbol dioico y endémico de México que está amenazado por la cosecha y comercialización intensiva de su leño. Se encontró que la variación interanual de la precipitación entre 2015 y 2017 influyó ($p < 0.0001$) en la dinámica poblacional del Cuachalalate, con mayor crecimiento diamétrico de individuos adultos en la condición perturbada y en los años más húmedos (2016 y 2017). En cambio, el modelo lineal mixto indicó que la fecundidad fue mayor en la condición excluida pero también alcanzó su máxima producción en el año con mayor precipitación (2016). De acuerdo con los modelos de distribución logísticos, los individuos adultos registraron la mayor probabilidad de sobrevivencia, independientemente de la distribución inicial de tamaños y de los factores ambientales-antropógenos. No se registró la incorporación de plántulas en la condición perturbada durante los tres años de estudio. Los IPM's indicaron que la tasa finita de crecimiento poblacional es estable en la condición excluida ($\lambda = 1.003$), mientras que los sitios perturbados registraron una disminución anual del 9% ($\lambda = 0.920$). El análisis de elasticidad reveló que la sobrevivencia fue el proceso demográfico que más contribuyó a λ . Estos hallazgos sugieren que la dinámica poblacional de *A. adstringens* está fuertemente influida por procesos estocásticos determinados por la diferencia de precipitación entre años de estudio y el efecto del régimen de manejo del bosque. La permanencia de las poblaciones de *A. adstringens* en el tiempo requiere de la exclusión del ganado y de la implementación de labores silvícolas que favorezcan el establecimiento y la sobrevivencia de los individuos. Esta investigación proporciona datos clave para el manejo y conservación de *A. adstringens* en México.

Palabras clave: Cuachalalate, Fecundidad, Modelos de Proyección Integral (IPM's), Sobrevivencia, Tasa de crecimiento poblacional, Variables ambientales.

2.2. Abstract

Plant demography focus on analyze the causes and consequences of numerical changes in natural populations mainly through matrix models analysis and for conservation purposes, but few studies have documented the population dynamics of tropical deciduous species, and even less through integral projection models (IPM's). This research documents the effect of anthropogenic intervention (excluded vs. disturbed conditions) and mean annual precipitation on the population growth rate (λ) of *Amphipterygium adstringens* "Cuachalalate" (Anacardiaceae), a dioecious tree species endemic of Mexico that is threatened by the harvest and trade of its bark. I found that the interannual variation of precipitation between 2015 and 2017 influenced ($p < 0.0001$) the population dynamics of Cuachalalate, with a greater growth of adult individuals in the disturbed condition and in wetter years (2016 and 2017). Instead, the mixed linear model suggested that fertility was higher in the excluded condition but also reached its peak of production in the rainiest year (2016). According to the logistic distribution models, adults had the highest probability of survival, independently of the initial distribution of sizes and environmental-anthropogenic factors. No incorporation of seedlings was recorded in the disturbed condition during the three years of the study. The IPM's pointed out that the population growth rate is stable in the excluded condition ($\lambda = 1.003$), whereas disturbed sites recorded an annual decrease of 9% ($\lambda = 0.920$). The elasticity analysis showed that survival was the demographic process that contributed most to λ . These findings suggest that the population dynamics of *A. adstringens* is strongly influenced by stochastic processes determined by the rainfall differences between years and the effect of the forest management regime. The permanence of *A. adstringens* populations over time requires the exclusion of livestock as well as the implementation of silvicultural practices that increment the seedlings establishment and plant survival. This research provides key data for the management and conservation of *A. adstringens* in Mexico.

Keywords: Cuachalalate, Fecundity, Integral Projection Models (IPM's), Survival, Population growth rate, Environmental variables.

2.3. Introducción

Los Productos Forestales No Maderables (PFNM) han servido como fuente valiosa para el autoconsumo y venta por parte de la población local en todo el mundo (Godoy et al., 2000; Shackleton 2015), lo que ha permitido la subsistencia humana y la generación de ingresos atenuantes de la pobreza (Standley et al., 2012; Shackleton et al., 2011). Sin embargo, la recolección frecuente de PFNM y con alta intensidad afecta diferentes niveles biológicos: i) provoca el declive de la población, ii) reduce la diversidad de la comunidad y iii) pone en riesgo la persistencia de los servicios ecosistémicos (Moegenburg y Levey 2002; Peres et al., 2003; Ticktin 2004, 2015).

La consecuencia ecológica más directa (y estudiada) de la extracción de PFNM es la alteración de las tasas de sobrevivencia, crecimiento y fecundidad de los individuos cosechados, cambios que pueden a su vez afectar la estructura y la dinámica de las poblaciones (Schmidt et al., 2011; Ticktin, 2015). No obstante, aún cuando un número creciente de estudios ha evaluado los impactos demográficos de la cosecha de PFNM (Zuidema y Boot, 2002; Peres et al., 2003; Guedje et al., 2007; Chien et al., 2008; Portela et al., 2010), muy pocos a nivel mundial han analizado la estocasticidad ambiental (variación ecológica-climática en tiempo y espacio) en los patrones de cosecha (Nantel et al., 1996; Ghimire et al., 2008; Gaoue y Ticktin, 2010; Ticktin et al., 2012) o su efecto en la tasa de crecimiento poblacional (λ) para poblaciones naturales no cosechadas (Taljapurkar, 1990; Horvitz y Schemske, 1995; Koons et al., 2016; McDonald et al., 2017).

La generación de esta información demográfica es importante debido a que los PFNM se distribuyen en regiones donde, además de existir variación ambiental, también se practican actividades que generan disturbios, como son la agricultura, quemas, forestería y ganadería; por lo que la respuesta de la cosecha sobre λ es afectada también por la sinergia con estos factores (Ticktin et al., 2012). De manera similar, en poblaciones no cosechadas la variabilidad espacial y temporal de aquellos factores antropógenos, bióticos y abióticos impacta en las tasas demográficas (Boyce et al., 2006; Newman et al., 2013; Pellegrino y Bellusci, 2014). De hecho, McDonald et al (2017) sugieren que los organismos hacen frente a las fluctuaciones ambientales (temperatura y precipitación) al modificar sus tasas vitales (sobrevivencia y fecundidad) para reducir el impacto sobre la aptitud. En consecuencia, ignorar el cómo afecta la estocasticidad

ambiental y la perturbación antropógena a la dinámica de los PFNM puede llevar a conclusiones sesgadas sobre su sostenibilidad (Schmith et al., 2011; Ticktin, 2015).

En México se utilizan alrededor de 800 especies como PFNM (Blancas et al., 2017), 25% de las cuales se cosechan por las propiedades medicinales de su corteza y se distribuyen en mercados locales, regionales y nacionales, e incluso se exportan a Norteamérica y Europa (Beltrán-Rodríguez et al., 2015). La cosecha de estos recursos frecuentemente llega a ser excesiva, lo que ha originado la disminución de sus poblaciones o incluso generado casos de extinciones a diferentes escalas (Fierro et al., 2000; Linares y Bye, 2016). Beltrán-Rodríguez et al (2017) documentaron que las especies medicinales más amenazadas en una de las principales regiones abastecedoras de PFNM en México son precisamente aquellas en las que se cosecha la corteza, todas procedentes del bosque tropical caducifolio (BTC) y carentes de normatividad que regule su aprovechamiento; de éstas, *Amphipterygium adstringens* (Schltdl.) Standl. “Cuachalalate” (Anacardiaceae) resultó ser la especie más vulnerable a la extinción.

A. adstringens es un árbol dioico y endémico de los BTC de México, ecosistema en el cual es un recurso estructuralmente dominante (Trejo y Dirzo, 2002; Trejo, 2010; Maldonado-Almanza, 2013), con densidades de hasta 470 ind. ha⁻¹ (Zamora, 2003; Romero-Manzanares et al., 2016; Beltrán-Rodríguez et al., 2018). Además, para este PFNM se ha estudiado que la cosecha de corteza aparentemente no afecta las funciones reproductivas (floración y fructificación; Martínez, 2015). No obstante, poco es lo que se conoce sobre la biología poblacional de este recurso en áreas sin aprovechamiento, particularmente sobre los cambios en las tasas vitales (crecimiento, permanencia y fecundidad) por la influencia de variaciones estocásticas, como las generadas por condiciones ambientales contrastantes, así como del efecto de las perturbaciones antropógenas sobre λ .

En términos demográficos, la sostenibilidad de la recolección de especies longevas consideradas PFNM se ha evaluado tradicionalmente mediante modelos de proyección matricial estructurados por etapas (van Groenendael et al., 1988; Tuljapurkar y Caswell, 1997; Caswell, 2001), con el fin de estimar a largo plazo los efectos de la cosecha y de la variación ambiental sobre λ (Crone et al., 2011, 2013; Schmidt et al., 2011; Zuidema et al., 2007; Gaoue et al., 2011). La popularidad de las matrices demográficas radica en que incorporan el ciclo de vida y las tasas vitales de una población en un modelo simple definido por categorías, cuya variable de estado en las plantas es usualmente el tamaño (Kroon et al., 2000; Caswell, 2001). Básicamente, la tabla de

vida es la herramienta que nutre el modelo a través de iteraciones entre las probabilidades de transición de cada tasa vital multiplicadas por el vector columna (abundancias en los tiempos t , $t+1$..) de cada categoría de tamaño, cuyo resultado es la tasa finita de crecimiento poblacional (λ) (Kroon et al., 2000; Caswell, 2001). Este valor indica, en el tiempo, si la población tenderá a crecer ($\lambda > 1$), permanecer estable ($\lambda = 1$) o decrecer ($\lambda < 1$) (van Groenendael et al., 1988; Tuljapurkar y Caswell, 1997; Caswell, 2001).

Recientemente se ha cuestionado en qué medida el uso de los modelos matriciales es apropiado para explicar la dinámica actual de las poblaciones y evaluar las consecuencias del manejo bajo (Crone et al., 2013), particularmente cuando se analizan especies complejas con ciclo de vida largo y de lento crecimiento, en las cuales es complicado observar durante el corto periodo de investigación las transiciones entre las diferentes categorías establecidas (Easterling et al., 2000; Ellner y Rees, 2006). De hecho, la asignación del número de categorías y el ancho de clase de éstas se realiza arbitrariamente a partir de las características del ciclo de vida o de algoritmos (Caswell, 2001), lo que se considera una desventaja debido a que la estimación adecuada de las categorías es primordial para obtener modelos confiables, ya que el número de categorías en la matriz puede influir en el valor de λ (Zuidema et al., 2010).

Con el propósito de aportar soluciones al problema de la parametrización se han desarrollado métodos alternativos de dinámica poblacional que eliminan las categorías, denominados Modelos de Proyección Integral (IPM's, por sus siglas en inglés) (Easterling et al. 2000). De acuerdo con Easterling et al (2000) y Ellner y Rees (2006), los IPM's describen cómo una población estructurada por una variable de estado continua (p. ej. tamaño) a nivel de individuo cambia en un tiempo discreto (ej. un año), al incorporar la variabilidad individual en las funciones que describen cada proceso, dando así un mayor detalle sobre las tasas vitales determinantes del crecimiento poblacional (Metcalf et al., 2009; Briggs et al., 2010; Merow et al., 2014).

La principal ventaja de los IPM's comparados con los modelos clásicos de proyección matricial, es que los primeros no agrupan las variables continuas en categorías, y por lo tanto la información que aportan sobre las tasas vitales puede ser parte del modelo y no depender de una clasificación artificial (Easterling et al., 2000; Ellner y Rees, 2006). Además, los IPM's generan modelos con curvas suavizadas para cada una de las tasas vitales como una función del tamaño de los individuos (Metcalf et al., 2009; Briggs et al., 2010; Merow et al., 2014), más que una respuesta de dichas tasas por categorías de tamaño. Esta diferencia entre modelos, aunada a la

parametrización empleada para su construcción, permite una estimación más robusta y con mejor precisión de λ , particularmente para pequeños conjuntos de datos que contienen menos de 300 individuos (Ramula et al., 2009) y para especies con hábito de crecimiento arbóreo (Zuidema et al., 2010).

No obstante, son pocos los estudios (publicados a la fecha) a nivel mundial que han analizado la dinámica poblacional de especies arbóreas con IPM's (Zuidema et al., 2010; Salguero-Gómez et al., 2015), y menos aún aquellos que han utilizado esta herramienta de análisis para comprender la influencia del ambiente y de la intervención humana sobre las tasas vitales de árboles del bosque tropical caducifolio (BTC) de México. Con base en lo anterior, el presente estudio plantea estimar la tasa de crecimiento poblacional de *A. adstringens* en sitios perturbados y excluidos del BTC, y evaluar el efecto de la variación en la precipitación media anual en tres años de estudio sobre los parámetros demográficos con el uso de IPM's. Particularmente, se busca i) cuantificar a las poblaciones del Cuachalalate, espacial y temporalmente, y ii) probar que la variación interanual de la precipitación y las condiciones de sitio generadas por diferentes regímenes de manejo de los bosques afectan al desempeño reproductivo e influyen en las tasas vitales, aún cuando las poblaciones no están sometidas a la cosecha de corteza. Para ello, se plantean las siguientes hipótesis: $H_0 =$ La tasa de crecimiento poblacional de *A. adstringens* será igual entre las condiciones de estudio independientemente de los regímenes de manejo: perturbado y excluido; y $H_0 =$ La variación de la precipitación media anual entre años de estudio tendrá un efecto positivo sobre λ , con una mayor tasa de crecimiento poblacional en años lluviosos.

2.4. Método

2.4.1. Área de estudio

La investigación se llevó a cabo en el Ejido El Limón de Cuauchichinola (18°33'17.3"-18°29'5.4" N y 98°57'43.2"-98°54'10.1" O), ubicado al sureste del estado de Morelos, dentro la Reserva de la Biósfera Sierra de Huautla (REBIOSH), México. La región presenta variación altitud (650 a 1,790 m), y de acuerdo con García (2004) tiene un clima ($A_{w0}''(w)(i')g$), cálido subhúmedo, el más seco de los subhúmedos, con régimen de lluvias de verano y sequía intraestival, marcada época seca en el invierno y una corta en el verano. La temperatura media anual es de 22.7 °C y la precipitación total promedio de 863 mm, 90% registrada entre mayo y octubre (Servicio Meteorológico Nacional, 2010).

El bosque tropical caducifolio es el ecosistema dominante en la región con más del 90% de la superficie total, 48% pertenece a fragmentos de vegetación relativamente intactos, mientras que el resto lo ocupan bosques secundarios en diferentes fases de sucesión (Martínez-Garza et al., 2011; Beltrán-Rodríguez et al., 2018). La flora vascular se estima en 456 especies, 266 géneros y 76 familias (González y López, 2008). De estos taxa, *Amphipterygium adstringens* (Schltdl.) Standl. es una de las especies estructuralmente dominantes, particularmente en bosques secundarios, conviviendo con elementos florísticos como *Pachycereus grandis* Rose, *Lysiloma divaricatum* (Jacq.) J.F. Macbr., *Randia echinocarpa* DC. y *Conzattia multiflora* (B.L. Rob.) Standl. (Beltrán-Rodríguez et al., 2018).

2.4.2. Especie de estudio

El Cuachalalate, *A. adstringens* (Anacardiaceae), es una especie de hábito arbóreo, perenne, dioica e iterópara (Cuevas-Figueroa, 2005); con individuos de hasta 35 cm de diámetro normal - DN-, de 2 a 16 m de altura, 2.96 m² ha⁻¹ de área basal y 12.85 m² de cobertura (Beltrán-Rodríguez et al., 2018). La especie es endémica de México y está restringida al bosque tropical caducifolio (Cuevas-Figueroa, 2005), con distribución preferencial en laderas y cañadas (Beltrán-Rodríguez et al., 2018).

Las poblaciones de Cuachalalate generalmente son densas, con 110 a 470 ind. ha⁻¹ (Zamora, 2003), de los cuales alrededor del 60% son árboles reproductivos en similar proporción de sexos (1♂:1.1♀) (Romero-Manzanares et al., 2016). La etapa reproductiva comienza a partir de los 5 cm de DN (Beltrán-Rodríguez, *en proceso de elaboración*). Los individuos presentan un patrón de distribución agregado (Zamora, 2003), pero existe independencia espacial entre sexos (masculino vs femenino) y entre sexos y etapas de desarrollo (plántulas y juveniles) (Romero-Manzanares et al., 2016).

A. adstringens es una especie decidua, con sincronía entre la foliación y la floración de ambos sexos, y secuenciación temporal entre la floración y la fructificación (Luna-Nieves et al., 2017); protógina, con un periodo de traslape entre la floración femenina y masculina de hasta 8 días a inicios de junio (Beltrán-Rodríguez, *en proceso de elaboración*). La floración se presenta en el periodo de lluvias (mayo a julio), mientras que la fructificación inicia su desarrollo en agosto y el pico de dispersión se presenta con el comienzo del periodo de sequía (octubre); aunque algunos frutos permanecen sin dispersarse hasta por cinco meses (Luna-Nieves et al., 2017).

Además, es una especie de uso antiguo en el país (con registros desde por lo menos 500 años; Hernández, 1959), con una historia permanente dentro de las farmacopeas mexicanas (Navarrete y Mata, 2009), y con una diversidad de características ecológicas (abundante y perenne) y etnobotánicas-morfológicas (corteza empleada para 33 diferentes usos medicinales, Argueta, 1994; otras partes de la planta también se utilizan para otros fines, Maldonado-Almanza, 2013) que la posicionan como una de las especies medicinales sociocultural y económicamente más importantes a nivel nacional (Navarrete y Mata, 2009; Beltrán-Rodríguez et al., 2017).

2.4.3. Censo demográfico y análisis de datos

Para evaluar el efecto de los factores ambientales y antropógenos sobre λ , se seleccionaron cuatro unidades de muestreo (UM) de 30 x 30 m (900 m²) en dos condiciones con diferentes características biofísicas y regímenes de manejo, ubicados dentro del bosque tropical caducifolio secundario del área de estudio (Cuadro 2. 1): perturbado (sitio con aprovechamiento maderable y no maderable, ganadería extensiva y agricultura con quemas periódicas) vs excluido (sitio cercado hace 25 años y bajo conservación comunitaria) (Beltrán-Rodríguez et al., 2018). En marzo del 2015, en cada UM se etiquetaron todos los individuos de *A. adstringens* considerando las diferentes etapas de desarrollo de su ciclo de vida, sin previa categorización por clases de tamaño (Easterling et al., 2000), pero registrando el sexo de cada individuo reproductivo. En cada planta, se midió bimestralmente (marzo 2015 a junio 2017) el diámetro normal (DN; diámetro del tallo a 1.30 m del suelo) para individuos adultos (reproductivos) y el diámetro basal (DB) en el caso de plántulas; variables de estado que sirvieron para estructurar a las poblaciones con base en su tamaño (Ellner y Rees, 2006). No se contabilizaron las plantas de Cuachalalate que presentaban signos de aprovechamiento.

También, cada dos meses y hasta junio del 2017 se evaluó el crecimiento (cm) y la tasa de sobrevivencia (vivos o muertos) de todos los individuos censados, así como las incorporaciones de nuevos individuos a las poblaciones, identificándolos en su estado de plántula. El aporte reproductivo (fecundidad) se obtuvo anualmente (iniciando los registros en octubre 2015) a partir del total de frutos producidos por 12 árboles de cada condición (tres árboles por UM; Vargas-Díaz et al., 2017), valor que se multiplicó por el número promedio de semillas viables y no dañadas registradas por fruto (n=2; López-Zariñana et al., 2017). Posteriormente, para obtener el porcentaje promedio de germinación y relacionarlo con el anterior resultado, se estimó el

cociente entre el número de plántulas observadas anualmente (previo a la dispersión de frutos que inicia en octubre) y el número de semillas viables y no dañadas (número de semillas en el reservorio), dato que se multiplicó a su vez por el número promedio de plántulas que sobrevivieron durante el ciclo reproductivo de cada año (primer censo hasta el último recuento).

2.4.3.1. Modelo de Proyección Integral (IPM's)

De acuerdo con Easterling et al (2000), los IPM's analizan la dinámica de una población en un tiempo discreto a partir de una función de densidad de probabilidad conforme a su estado inicial. El kernel $k(x,y)$ representa la densidad de probabilidad de todas las posibles transiciones, incluyendo incorporaciones, en el que x es el estado (variable continua) en el tiempo t (inicial) mientras y es el estado en el tiempo $t+1$; a su vez, X es el intervalo de todos los posibles estados de x en el tiempo t y n es el vector de distribución de la población. Los estados pueden ser la edad, el tamaño u otra variable continua que describa el estado de un individuo (Easterling et al., 2000; Metcalf et al., 2009; Merow et al., 2014).

El kernel $k(y,x)$ a su vez se descompone en tres funciones que representan la sobrevivencia, el crecimiento y la fecundidad: $k(y,x) = s(x) + g(y,x) + f(y,x)$, respectivamente. El término $s(x)$ es la sobrevivencia de los individuos en el estado x . El crecimiento de los individuos de un estado x a un estado y en el tiempo $t+1$ se representa en $g(y,x)$. La fecundidad $f(y,x)$, de acuerdo con Easterling et al. (2000) y Ellner y Rees (2006), se fragmenta en funciones diferentes que describen: i) la probabilidad de florecer, ii) el número de inflorescencias/flores producidas por una planta, iii) un factor que convierte inflorescencias/flores a plántulas y iv) la probabilidad de que una plántula alcance el tamaño y en el tiempo $t+1$.

De manera que el IPM se compone de un Kernel (k) que contiene las probabilidades de sobrevivencia y crecimiento (matriz P) y los valores de fecundidad (matriz F) entre el tiempo t y el tiempo $t+1$ (Ramula et al., 2009; Metcalf et al., 2009; Merow et al., 2014). La suma de estas dos matrices permite la construcción del IPM (Easterling et al., 2000; Metcalf et al., 2009); en el que la distribución de los individuos (n) de tamaño y en el tiempo $t+1$ está dado por L y U , que representan los límites inferior y superior del tamaño observado en los individuos (plántulas y adultos en el caso del Cuachalalate). Lo antes descrito se explica en la siguiente ecuación (Figura 2. 1):

$$\begin{aligned}
 \underbrace{n(y,t+1)}_{\text{vector poblacional en } t+1} &= \int_{\Omega} \underbrace{K(y,x)}_{\text{KERNEL}} \underbrace{n(x,t)}_{\text{vector poblacional en } t} dx \\
 n(y,t+1) &= \int_{\Omega} \underbrace{[p(x,y) + f(x,y)]}_{\text{Sobrevivencia - Crecimiento}} \underbrace{n(x,t)}_{\text{Fecundidad}} dx
 \end{aligned}$$

Figura 2. 1. Ecuación que describe el Kernel y las funciones de sobrevivencia, crecimiento y fecundidad requeridas para construir un modelo de proyección integral (IPM). Modificado de Easterling et al (2000) y Ellner y Rees (2006).

La construcción de los IPM's (Ellner y Rees 2006; Zuidema et al., 2010) de *A. adstringens* consistió en el cálculo de la densidad de probabilidad de todas las transiciones así como las funciones de sobrevivencia, crecimiento y fecundidad, esto a partir de la información bimestral (seis intervalos anuales por tres ciclos reproductivos: 2014-2015, 2015-2016 y 2016-2017) de todos los individuos presentes en las UM de cada condición. Para probar el efecto de la precipitación media anual entre años de estudio y del régimen de manejo del bosque sobre cada tasa vital y λ , se utilizaron modelos mixtos lineales generalizados (GLMM; Zuur et al., 2009). Para ello, se obtuvieron los registros de precipitación mensual (mm) para los años 2015, 2016 y 2017 de la Estación Meteorológica Automática "Huautla" en el caso de la condición excluida, y de la Estación Climatológica "El Limón" (17057) para la condición perturbada (Servicio Meteorológico Nacional, 2010). Con estos datos se calculó la precipitación media anual de cada año y para cada condición, datos que se incluyeron como parámetros en los modelos. A su vez, se caracterizó cada condición con base en criterios biofísicos, que se presentan como un promedio para los tres años de estudio, así como a través de la estimación de un índice de intensidad de disturbio (modificado de Martorell y Peters, 2009), relacionado con el régimen de manejo del bosque (Cuadro 2. 1).

Cuadro 2. 1. Factores biofísicos de cada condición de estudio generados a partir de datos promedio para los años 2015 a 2017 en el ejido El Limón de Cuauchichinola, Morelos.

Factores	Perturbado	Excluido
Intensidad de disturbio*	0.68	0.12
Promedio de precipitación en la temporada de lluvias (mm)	130.9	133.94
Promedio de precipitación en la temporada de sequía (mm)	9.48	9.96
Temperatura media anual (°C)	23.95	22.71
Altitud (m)	1190	1369
Azimuth (°)	135.6	315.8
Profundidad del suelo (cm)	1.66	4.66
Pendiente (°)	23.33	18.33
Nivel de pedregosidad (%)	68.6	77
Tamaño de piedras (cm)	20.66	18.66
Índice de radiación solar	0.34	0.07
Grosor del piso forestal (cm)	1.03	1.63

*Modificado a partir de Martorell y Peters (2009).

Con base en los parámetros generados (coeficientes de regresión) a partir de los modelos de regresión de cada una de las tasas vitales obtenidas para plántulas y adultos, se procedió a estimar la λ de cada condición para los tres periodos de estudio (2014-2015, 2015-2016 y 2016-2017). En el caso de la función de sobrevivencia, se construyeron GLMM de distribución logísticos (0=mortalidad, 1=sobrevivencia) para modelar la probabilidad de sobrevivencia de plántulas e individuos adultos de *A. adstringens* en función de la distribución de tamaños iniciales. Las funciones de crecimiento se construyeron a partir de modelos de regresión lineal estimados mediante mínimos cuadrados generalizados (gls) y ajustados por máxima verosimilitud (REML) para ambas etapas de desarrollo, esto con el objeto de estimar la probabilidad de que cada individuo del tamaño x en el tiempo t creciera para llegar a ser un individuo de tamaño y en el tiempo $t+1$. Finalmente, se construyó un modelo lineal de efectos mixtos ajustado por máxima verosimilitud para estimar la contribución promedio de cada individuo de tamaño x al aporte reproductivo (número de semillas) en cada año y condición. Los análisis se desarrollaron usando los paquetes nlme y glmmADMB del programa R version 3.4.2.

En el caso de la función de fecundidad, a este modelo se incorporaron como efectos aleatorios el tamaño inicial de cada planta, el periodo de estudio (2014-2015, 2015-2016 y 2016-2017), la condición (perturbada y excluida), la precipitación media anual de cada año (2015, 2016 y 2017),

el tamaño inicial (t_0) y los efectos interactivos entre variables numéricas y factores (interacciones dobles y triples); mientras que las UM fueron utilizadas como efecto fijo, anidando los individuos a cada UM (~1 | individual in plot). Se adicionaron términos cuadráticos cuando fue necesario, basados en los controles de residuos de cada modelo. Se utilizó el criterio de información de Akaike (AIC) para determinar si se eliminaba o retenía un término de efecto fijo dado, conservando los factores que redujeron el valor de AIC del modelo. Los modelos finales se redujeron en un proceso paso a paso hacia atrás, eliminando secuencialmente el término de efectos fijos en el modelo a medida que aumentaban el valor de AIC (Zuur et al., 2009).

Con base en esta información se codificó el kernel, a partir de la ecuación general de los IPM's antes descrita (Easterling et al., 2000; Ellner y Rees, 2006); pero se aplicó la técnica sugerida por Zuidema et al (2010) para combinar las funciones de sobrevivencia-crecimiento $P(y,x)$ y de fecundidad $F(y,x)$ de plántulas y adultos en un mismo kernel. Esta combinación consiste en unir estados discretos con las contribuciones de transición hechas por las plántulas y los adultos y la variable continua "tamaño", la cual es escalada a un intervalo del menor valor diamétrico registrado al máximo valor observado. La tasa de crecimiento poblacional asintótica proyectada a largo plazo (λ) para el IPM de cada condición y periodo de estudio se calculó con el paquete popbio en el software R (Stubben y Milligan, 2007).

2.5. Resultados

Respecto a la sobrevivencia, no se registraron plántulas de Cuachalalate en la condición perturbada durante el periodo de evaluación; por lo tanto, la función de sobrevivencia solo se calculó para ambas condiciones en el caso de los individuos adultos, en tanto que para las plántulas únicamente se consideró la condición excluida. Se aprecia que en ambos modelos este proceso demográfico es independiente de la distribución inicial de tamaños y de los factores ambientales-antropógenos ($p \geq 0.05$). No obstante, la probabilidad de sobrevivencia de los adultos es mayor que la de plántulas (Figura 2. 2).

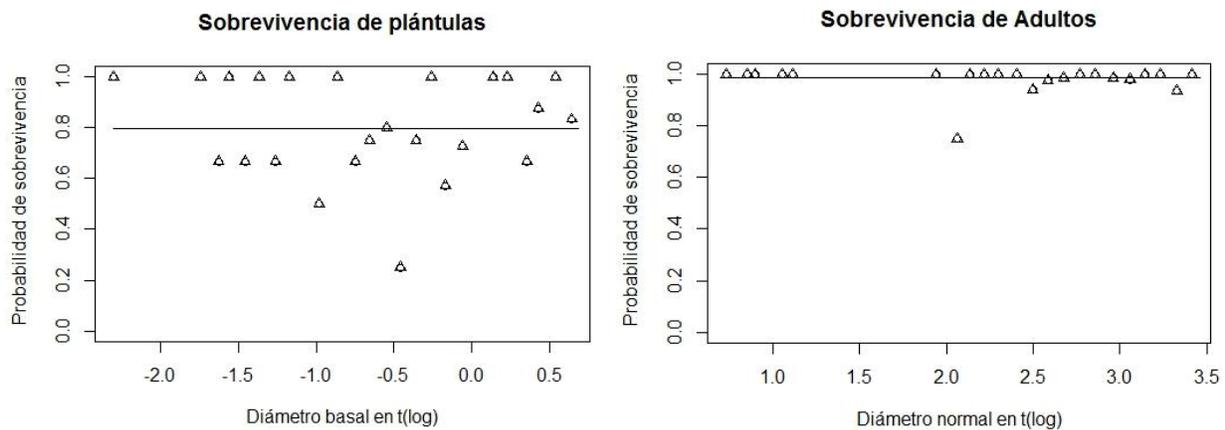


Figura 2. 2. Modelos de distribución logísticos para plántulas e individuos adultos de *A. adstringens*.

El modelo para la función de crecimiento en plántulas solo consideró la condición excluida debido a que no se registró esta etapa de desarrollo en la condición perturbada. Así, la variación en la precipitación pluvial (P_p) entre años así como el tamaño de los individuos en la condición excluida tuvo un efecto significativo sobre el crecimiento de las plántulas en el tiempo $t+1$ (P_p en 2017, e interacción doble Tamaño inicial (t_0)* P_p en 2016) (Cuadro 2. 2).

Cuadro 2. 2. Resultados del Modelo de Regresión Lineal para la función de crecimiento en plántulas de *A. adstringens*.

	Valor	Error estándar	t-valor	p-valor
(Intercepto)	0.279	0.025	11.032	0.000
Tamaño inicial (t_0)	0.768	0.026	29.560	0.000
P_p (2016)	-0.074	0.039	-1.892	0.062
P_p (2017)	-0.117	0.035	-3.338	0.001
Tamaño inicial (t_0):P_p (2016)	0.132	0.043	3.038	0.003
Tamaño inicial (t_0): P_p (2017)	0.001	0.039	0.046	0.963

P_p = precipitación media anual.

En el caso de la probabilidad de crecimiento para las plantas adultas, hubo un efecto altamente significativo ($p \leq 0.0000$) de la interacción doble Tamaño inicial (t_0)* P_p (2016), y significativo (p

≤ 0.001) para las interacciones Tamaño inicial (t_0)*Pp (2017) y Condición excluida*Pp (2017) (Cuadro 2. 3).

Cuadro 2. 3. Resultados del Modelo de Regresión Lineal para la función de crecimiento en individuos adultos de *A. adstringens*.

	Valor	Error estándar	t-valor	p-valor
(Intercepto)	0.236	0.027	8.463	0.000
Tamaño inicial (t_0)	0.942	0.009	98.435	0.000
Condición excluida	-0.067	0.0430	-1.577	0.115
Pp (2016)	0.212	0.039	5.426	0.000
Pp (2017)	0.164	0.040	4.040	0.000
Tamaño inicial (t_0):Condición excluida	0.011	0.014	0.777	0.437
Tamaño inicial (t_0):Pp (2016)	-0.060	0.013	-4.586	0.000
Tamaño inicial (t_0):Pp (2017)	-0.044	0.013	-3.258	0.001
Condición excluida:Pp (2016)	0.027	0.060	0.455	0.648
Condición excluida:Pp (2017)	0.149	0.061	2.449	0.014
Tamaño inicial (t_0):Condición excluida:Pp (2016)	-0.007	0.020	-0.374	0.707
Tamaño inicial (t_0):Condición excluida:Pp (2017)	-0.037	0.020	-1.819	0.069

Pp= precipitación media anual.

Durante los años 2015 y 2017 las plántulas tuvieron un mayor crecimiento, en tanto que en el año 2016 evidenciaron la menor probabilidad de crecimiento (Figura 2. 3). En cambio, para los adultos se observa que el crecimiento es menor en la condición excluida (línea azul) en todos los años, con una tendencia similar en los años 2016 y 2017, registrándose el menor crecimiento en el 2015 (Figura 2. 3).

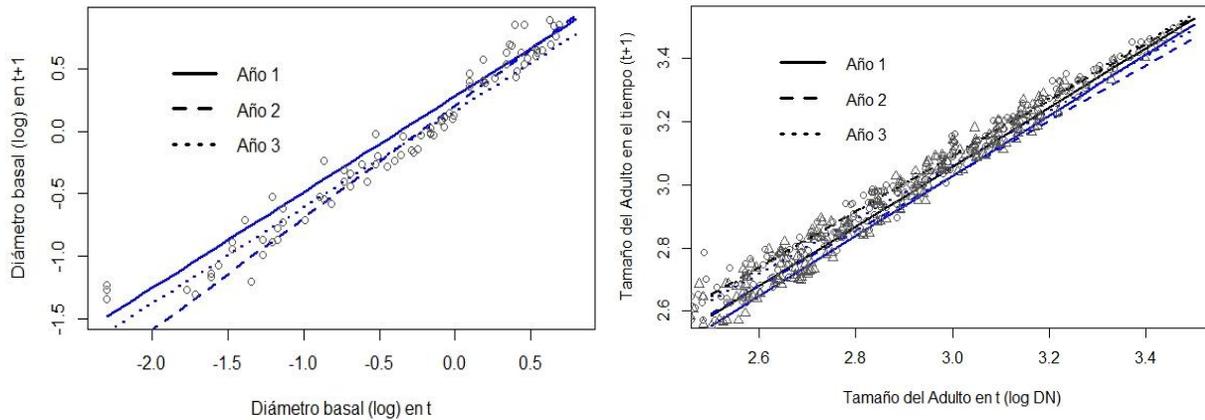


Figura 2. 3. Modelos de Regresión Lineal para plántulas e individuos adultos de *A. adstringens*. Líneas azules corresponden a la condición excluida, mientras líneas negras a la condición perturbada. La línea continua indica el valor de la precipitación media anual para el año 1 (2015), las líneas discontinúas son para los años 2 (2016) y 3 (2017).

En el modelo lineal de efectos mixtos generado para la función de fecundidad, cada línea ajustada representa la contribución total esperada bajo las condiciones reproductivas de esos individuos en cada año y condición. Se observa que las interacciones dobles Tamaño inicial (t_0)*Pp (2017) ($p \leq 0.025$) y Condición excluida*Pp (2017) ($p \leq 0.013$) tuvieron un efecto significativo sobre el aporte reproductivo (Cuadro 2. 4).

Cuadro 2. 4. Resultados del Modelo Lineal de Efectos Mixtos para la función de fecundidad de *A. adstringens*.

	Valor	Error estándar	Grados de libertad	t-valor	p-valor
(Intercepto)	42694.53	7830.09	40	5.452	0.000
Tamaño inicial (t_0)	-36545.57	5621.86	40	-6.500	0.000
Condición excluida	259.59	330.25	6	0.786	0.461
Pp (2016)	-833.11	1248.51	40	-0.667	0.508
Pp (2017)	2565.93	1614.49	40	1.589	0.119
I(Tamaño inicial (t_0) ²)	7896.27	997.22	40	7.918	0.000
Tamaño inicial (t_0):Pp (2016)	409.16	417.43	40	0.980	0.332
Tamaño inicial (t_0):Pp (2017)	-1230.5	530.30	40	-2.320	0.025
Condición excluida:Pp (2016)	216.45	316.99	40	0.682	0.498
Condición excluida:Pp (2017)	821.63	318.81	40	2.577	0.013

Pp= precipitación media anual.

Para los tres periodos de observación, en la condición excluida la reproducción fue consistentemente mayor comparada con la condición perturbada. Además, se presentó un patrón en la producción entre condiciones, con una producción máxima en el 2016, luego en el 2015 y la más baja en el 2017 (Figura 2. 4).

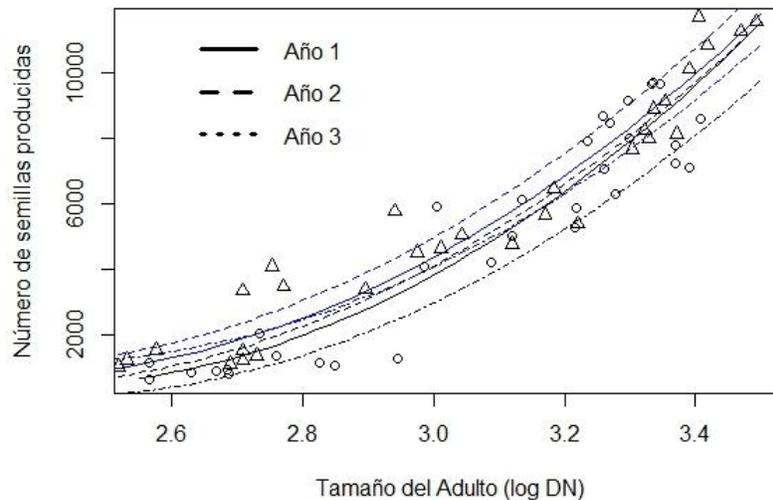


Figura 2. 4. Probabilidad de distribución de la fecundidad de *A. adstringens* en la condición excluida (triángulos y línea azul) y perturbada (círculos y línea negra). El achurado de la línea indica el valor de la precipitación media anual para el año 1 (2015), año 2 (2016) y año 3 (2017).

Los resultados indican que para los tres periodos de observación (2014-2015, 2015-2016 y 2016-2017) el crecimiento poblacional promedio en la condición excluida se encuentra en equilibrio ($\lambda = 1.003$); en cambio, en la condición perturbada las poblaciones están declinando a una tasa anual del 9% ($\lambda = 0.920$) (Figura 2. 5). En ambas condiciones, el periodo 2015-2016 alcanzó la mayor tasa de crecimiento poblacional, valor que se relaciona con la también mayor precipitación media anual registrada para el año 2016. El análisis de elasticidad indica que el proceso demográfico que más contribuyó al valor de λ fue la sobrevivencia de los individuos.

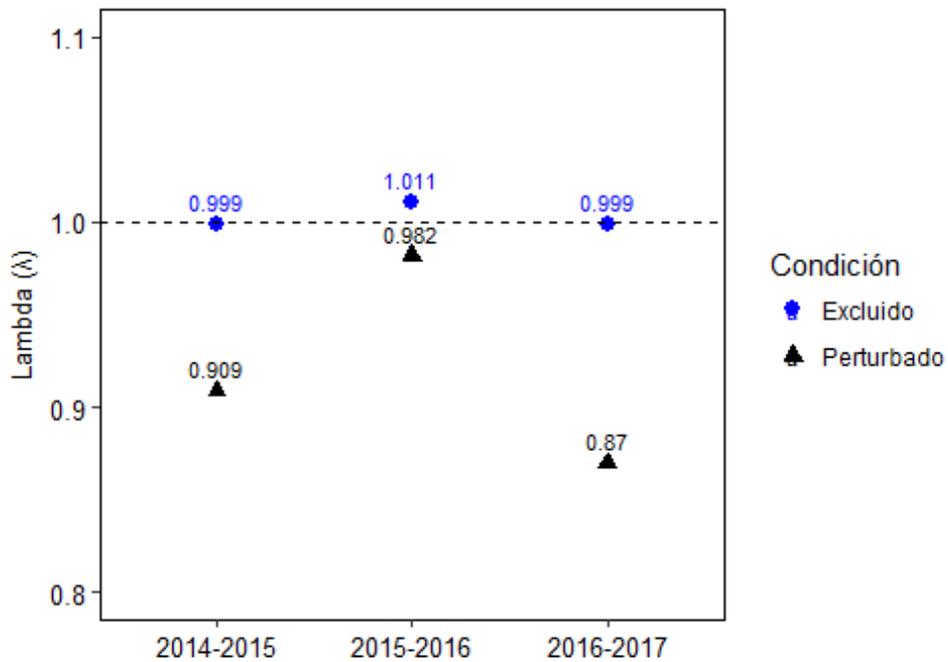


Figura 2. 5. Tasas de crecimiento poblacional de *A. adstringens* para los tres periodos de observación en la condición excluida y perturbada.

2.6. Discusión

Los hallazgos de esta investigación tienden a indicar que el estadio de desarrollo plántula en *A. adstringens* es más susceptible a la mortalidad con respecto a los árboles adultos, debido a la mayor probabilidad de sobrevivencia que registraron estos últimos. Esto concuerda con algunas investigaciones que se han desarrollado en los bosques tropicales caducifolios de México (Ceccon et al., 2006; Vieira y Scariot, 2006), para los que se señala que las plántulas son la etapa de desarrollo más vulnerable en el ciclo de vida de una gran proporción de especies, principalmente debido a su alta dependencia a la precipitación para crecer y sobrevivir.

En el caso de *A. adstringens*, su preferencia por los bosques tropicales caducifolios secundarios (BTCs) (Beltrán-Rodríguez et al., 2018) advierte, contrario a lo sugerido por el modelo de distribución logístico, que la baja probabilidad de sobrevivencia de las plántulas estaría relacionada con las condiciones estresantes que se presentan durante la sucesión, como son la elevada radiación solar y temperatura, así como una alta variación en la disponibilidad hídrica del suelo (Lebrija-Trejos et al., 2011). Aunado a lo anterior, la intensa actividad humana registrada en la condición perturbada del área de estudio también explica la menor probabilidad de sobrevivencia de las plántulas. De hecho, durante los tres periodos de observación (2014-2015, 2015-2016 y 2016-2017) no se registró la incorporación de ningún individuo de Cuachalalate para esta condición, lo que significa que la renovación poblacional, al menos por tres años, ha sido nula en el área aprovechada.

Aunado a estos planteamientos, se proponen tres posibles escenarios causales que podrían explicar la baja probabilidad de sobrevivencia de las plántulas de *A. adstringens*. Primero, la latencia secundaria sugerida para esta especie (Cid de la Torre, 2008) impide a las semillas del reservorio germinar y emerger, sobre todo en sitios adversos y en periodos en los que las condiciones ambientales no son favorables; es decir, casi ocho meses (Mass y Burgos, 2011). A su vez, de acuerdo con López-Zariñana et al (2017), el reservorio de semillas de *A. adstringens* tiene un bajo aporte a la repoblación natural a medida que las semillas demoran más en germinar, debido a que se reduce considerablemente el porcentaje de germinación (60%) y la viabilidad (82%) en un lapso de tres años.

En segundo término, se ha demostrado que los aprovechamientos forestales impactan en la cantidad y calidad de sitios seguros para el establecimiento de las plántulas (Vieira et al., 2007), lo cual sumado a los suelos poco profundos y con una delgada capa de mantillo presentes en la

condición perturbada del área de estudio (Cuadro 2. 1), permite explicar las bajas probabilidades de sobrevivencia de las plántulas de Cuachalalate. Cabe precisar que todas las plántulas registradas en la condición excluida estuvieron ubicadas en cañadas y sitios moderadamente húmedos y sombreados debajo de la copa de otros árboles; lo que concuerda con otros estudios, en donde a mayor humedad en microhábitats incrementa la capacidad de establecimiento y crecimiento de plántulas (Khurana y Singh, 2001; Bonfil y Trejo, 2010; Chazdon y Guariguata, 2016). Por último, el tercer escenario sugiere que la ganadería extensiva observada en la condición perturbada, además de compactar el suelo, consume y maltrata las plantas, disminuyendo su capacidad fotosintética o eliminándolas (Vandenberghe et al., 2007; Popradit et al., 2015).

Estos resultados sugieren que para incrementar la probabilidad de sobrevivencia de las plántulas de Cuachalalate, y que éstas transiten a otras etapas de desarrollo, se requiere la exclusión del ganado y disminuir el aprovechamiento forestal (maderable y no maderable). Para ello, el establecimiento de áreas de exclusión que mantengan conectividad con otras poblaciones de Cuachalalate es una opción viable. Además, el riego asistido en momentos críticos de sequía podría también favorecer la sobrevivencia. Un aspecto interesante a señalar es que los resultados generados en esta investigación difieren de múltiples estudios a nivel mundial en los que se indica que para especies perennes de larga vida, como es el caso del Cuachalalate, la sobrevivencia de los adultos es altamente sensitiva al aprovechamiento e influye considerablemente en λ (Ticktin, 2015); no así la sobrevivencia de las plántulas. Lo que plantea que el comportamiento de la dinámica poblacional puede ser explicado multifactorialmente, y obliga a estudios integrativos que analicen la sinergia entre diversas variables que puedan afectar las tasas vitales de las especies de interés.

Respecto a las probabilidades de crecimiento de *A. adstringens*, ambas etapas de desarrollo (plántulas y adultos) crecieron significativamente más en los años de mayor precipitación. No obstante, las plántulas únicamente se registraron en sitios excluidos, mientras que el crecimiento de los individuos adultos fue mayor en la condición perturbada. Estos resultados indican nuevamente que la humedad es un factor condicionante no solo para incrementar la sobrevivencia de las plántulas, sino para favorecer el crecimiento de plántulas y adultos de *A. adstringens*. De acuerdo con Rincón y Huante (1993), las plántulas de *A. adstringens* son semitolerantes a la sombra, por lo que requieren asociarse a otras especies arbustivas y de copa pequeña en etapas

tempranas para favorecer su establecimiento y futuro desarrollo; razón por la que como previamente se explicó, únicamente se registraron en sitios semihúmedos y sombreados de la condición excluida.

Por el contrario, un mejor desarrollo de las plantas adultas de Cuachalalate en la condición perturbada se debe a la mayor apertura del dosel en estos ambientes y a una menor densidad de individuos en el sotobosque (Beltrán-Rodríguez et al., 2018; Sánchez-Hernández et al., 2018), lo que se traduce en más recursos por individuo debido a que la competencia interespecífica disminuye (Sale, 1974; Hortal et al., 2017). A su vez, debido a que generalmente los árboles adultos de Cuachalalate son elementos dominantes o codominantes en el dosel de los BTCs (Beltrán-Rodríguez, *en proceso de elaboración*), su capacidad fotosintética podría incrementar, lo que incidiría en el crecimiento. Estos supuestos se fundamentan en estudios recientes sobre el crecimiento radial de esta especie en el área de estudio, los cuales revelan que todos los individuos crecieron significativamente más durante el periodo de lluvias, particularmente aquellos entre 5 y 15 cm de diámetro normal, es decir, árboles adultos (Beltrán-Rodríguez, *en proceso de elaboración*).

En cuanto al aporte reproductivo del Cuachalalate, los resultados de esta investigación evidencian que la variación interanual de la precipitación afecta a este proceso demográfico, al igual que al crecimiento, acorde con la hipótesis planteada. Así, la condición excluida presenta condiciones que favorecen una mayor producción de semillas, lo cual fue consistente para los tres años de estudio. De hecho, el año con mayor producción también presentó la mayor cantidad de precipitación media anual en ambas condiciones. Si bien de acuerdo al meta-análisis demográfico desarrollado por Franco y Silvertown (2004), un decremento en la fecundidad afecta solo ligeramente la tasa de crecimiento poblacional de especies perennes de vida larga, como es el caso del Cuachalalate, la contribución de esta tasa vital a λ podría ser fundamental para mantener en equilibrio las poblaciones de esta especie. Esto se debe a que el Cuachalalate, además de estar sometido a escenarios de descortezamiento comercial, en donde aparentemente la cosecha no afecta la producción de flores y frutos (Martínez, 2015), también está inmerso en un tipo de vegetación que presenta variabilidad ambiental y perturbación antropógena, factores que, de acuerdo a los hallazgos generados en esta investigación, si tienen un efecto significativo sobre estos eventos reproductivos.

A su vez, factores intrínsecos al fruto también podrían explicar el decremento de la fecundidad en la condición perturbada, pues tal como lo comenta Cid de la Torre (2008), el Cuachalalate presenta frutos partenocárpicos, fenómeno que se expresa contundentemente en condiciones ambientales adversas. Peet et al (1998) sugiere que a mayor temperatura y menor precipitación (como la registrada en la condición perturbada) disminuye la producción de semillas. En cambio, la intensidad lumínica está directamente relacionada con la fecundidad, debido a que en condiciones de baja luminosidad (como la observada en la condición excluida) desciende la cantidad de foto-asimilados, produciéndose deficiencias en el desarrollo de las anteras y reducción de la viabilidad del polen (Karapanos et al., 2008), impactando así el número de diásporas producidas por individuo.

No obstante, es posible que este escenario desfavorable se compense con la mayor humedad que existe en la condición excluida (Cuadro 2. 1), debido a que la senescencia está directamente relacionada con un déficit de humedad ambiental y de agua almacenada en el suelo (Easmus y Prior, 2001; Giraldo y Hoolbrook, 2011). De manera que se sugiere que la estrategia del Cuachalalate en la condición excluida reside en extender el periodo de foliación para maximizar el esfuerzo reproductivo, dada la relación entre la posición y longevidad de hojas en dosel y el incremento en la captura de luz (Valladares, 1999; Valladares et al., 2004). Por ello, en los años más húmedos se presentó la mayor producción de semillas en esta especie; reiterando el efecto positivo de la variabilidad interanual de la precipitación con respecto a la fecundidad.

Cabe precisar que si bien en este estudio los coeficientes de regresión obtenidos mediante los GLMM se utilizaron para calcular las funciones de sobrevivencia, crecimiento y fecundidad, y con ello se estimó la λ de cada condición para los tres periodos de estudio, no se evaluó numéricamente el impacto de la estocasticidad ambiental en los valores de lambda (Taljapurkar, 1990); esto es, no se cuantificó cómo la variación interanual de la precipitación y los dos regímenes de manejo del bosque influyen en la variación de lambda. No obstante, los hallazgos generados demuestran que factores como la precipitación interanual-intervención humana y su interacción con los tamaños iniciales tuvieron efectos significativos en las tasas vitales, lo cual, contrario a la hipótesis planteada, generó que la tasa de crecimiento poblacional fuera diferente entre las condiciones de estudio.

2.7. Conclusiones

El análisis demográfico indica claramente que la tasa de crecimiento poblacional de *A. adstringens* está condicionada por un proceso estocástico, determinado por la variabilidad interanual de la precipitación entre años de estudio y el efecto de la intervención humana en ambas condiciones: excluidas (cercado, sin ganadería y aprovechamiento forestal) vs perturbadas (bajo aprovechamiento maderable y no maderable así como ganadería extensiva). En general, las probabilidades de crecimiento y fecundidad del Cuachalalate incrementan a mayor precipitación, en tanto la sobrevivencia es independiente de este factor. A su vez, debido a que la sobrevivencia fue el proceso demográfico que más contribuye a λ , y las plántulas presentan la mayor mortalidad y únicamente se contabilizaron en la condición excluida, se recomienda la ejecución de intervenciones silvícolas que favorezcan su establecimiento en la condición perturbada así como su transición a otras etapas de desarrollo. La permanencia de las poblaciones de *A. adstringens* en el tiempo requiere de la exclusión del ganado para favorecer la sobrevivencia de los individuos de Cuachalalate en las fases más tempranas de desarrollo.

2.8. Literatura citada

- Argueta, A. 1994. Atlas de las Plantas de la Medicina Tradicional Mexicana. Tomo I, II y III. Instituto Nacional Indigenista. México.
- Beltrán-Rodríguez, L., Romero-Manzanares, A., Luna Cavazos, M., García-Moya, E., Maldonado-Almanza, B. y Borja de la Rosa, Ma. 2015. Cortezas medicinales de México: riqueza, volúmenes de aprovechamiento y zonas ecológicas de procedencia. Memorias del IV Congreso Latinoamericano de Etnobiología y el V Congreso Colombiano de Etnobiología. Septiembre 28 al 02 de Octubre 2015 en Popayán, Colombia. pp. 263-264. <http://etnobiologiacolombia.org/descargas/Libro-resumenes-sce.pdf>
- Beltrán-Rodríguez, L., Manzo-Ramos, F., Maldonado-Almanza, B., Martínez-Ballesté, A. y Blancas, J. 2017. Wild Medicinal Species Traded in the Balsas Basin, Mexico: Risk Analysis and Recommendations for Their Conservation. *Journal of Ethnobiology* 37(4):743-764.
- Beltrán-Rodríguez, L., Valdez-Hernández, J., Luna-Cavazos, M., Romero-Manzanares, A., Pineda-Herrera, E., Maldonado-Almanza, B., Borja de la Rosa, Ma. y Blancas-Vázquez. 2018. Estructura y diversidad arbórea de bosques tropicales caducifolios secundarios en la Reserva de la Biósfera Sierra de Huautla, Morelos. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 89: 108-122.
- Blancas, J., Caballero, J. y Beltrán-Rodríguez, L. 2017. Los Productos Forestales No Maderables de México. Fascículo 1: Panorama General. Red Temática Productos Forestales No Maderables. Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT No. 280901). México, D.F. pp. 106.
- Boyce, M., Haridas, C., Lee, C. y NCEAS Stochastic Demography Working Group. 2006. Demography in an increasingly variable world. *Trends in Ecology and Evolution* 21(8): 141-148.
- Bonfil, C. y Trejo, I. 2010. Plant Propagation and the Ecological Restoration of Mexican Tropical Deciduous Forests. *Ecological Restoration* 28(3): 369-376.
- Briggs J., Dabbs, K., Holm, M., Lubben, J., Rebarber, R., Tenhumberg, B. y Riser-Espinoza, D. 2010. Structured population dynamics: an introduction to integral modeling. *Mathematical Magazine* 83: 243-257.
- Caswell, H. 2001. Matrix models: construction, analysis and interpretation. Second Edition. Sinauer Associates, Inc. Publishers. Sunderland. Massachusetts USA.

- Ceccon, E., Huante, P. y Rincón, E. 2006. Abiotic Factors Influencing Tropical Dry Forests Regeneration. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 49(2): 305-312.
- Chazdon, R. y Guariguata, M. 2016. Natural regeneration as a tool for large-scale forest restoration in the tropics: prospects and challenges. *Biotropica* 48(6): 716-730.
- Chien, P., Zuidema, P. y Nghia, N. 2008. Conservation prospects for threatened Vietnamese tree species: results from a demographic study. *Population Ecology* 50: 227-237.
- Cid de la Torre, K. 2008. Propagación sexual de Cuachalalate (*Amphipterygium adstringens*), especie de uso medicinal. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México
- Crone, E., Menges, E., Ellis, M., Bell, T., Bierzychudek, P., Ehrlén, J., Kaye, T., Knight, T., Lesica, P., Morris, W., Oostermeijer, G., Quintana-Ascencio, P., Stanley, A., Ticktin, T., Valverde, T. y Williams, J. 2011. How do plant ecologists use matrix population models? *Ecology Letters* 14: 1-8.
- Crone, E., Ellis, M., Morris, W., Stanley, A., Bell, T., Bierzychudek, P., Ehrlén, J., Kaye, T., Knight, T., Lesica, P., Oostermeijer, J., Quintana-Ascencio, P., Ticktin, T., Valverde, T., Williams, J., Doak, D., Ganesan, R., Mceachern, K., Thorpe, A. y Menges, E. 2013. Ability of Matrix Models to Explain the Past and Predict the Future of Plant Populations. *Conservation Biology* 27(5): 1-11.
- Cuevas-Figueroa, X. 2005. A revision of the genus *Amphipterygium* (Julianiaceae). *Ibugana* 13: 27-47.
- Easmus D. y Prior L. 2001. Ecophysiology of Trees of Seasonally Dry Tropics: Comparisons among Phenologies. *Advances in Ecological Research* 32: 113-197.
- Easterling, M., Ellner, S. y Dixon, P. 2000. Size-specific sensitivity: applying a new structured population model. *Ecology* 81: 694-708.
- Ellner, S. y Rees, M. 2006. Integral projection models for species with complex demography. *The American Naturalist* 167(3): 410-428.
- Fierro, A., Guerrero, C., Hersch-Martínez, P. y Pérez, A. 2000. Algunas cortezas medicinales silvestres de importancia comercial, provenientes de la selva baja caducifolia en la Cuenca del Río Balsas: Efecto de la recolecta en su densidad poblacional. En: Monroy, R., Colín, H. y Boyas, C (eds.). *Los Sistemas Agroforestales de Latinoamérica y la Selva Baja Caducifolia en México* Ed. IICA, INIFAP, UAEMor, Morelos, México. pp. 533-541.

- Franco, M. y Silvertown, J. 2004. A comparative demography of plants based on elasticities of vital rates. *Ecology* 85: 532-538.
- Gaoue, O. y Ticktin, T. 2010. Effects of Harvest of Nontimber Forest Products and Ecological Differences between Sites on the Demography of African Mahogany. *Conservation Biology* 24(2): 605-614.
- Gaoue, O., Horvitz, C. y Ticktin, T. 2011. Non-timber forest product harvest in variable environments: modeling the effect of harvesting as a stochastic sequence. *Ecological Applications* 21(5): 1604-1616.
- García, E., 2004. 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.
- Ghimire, S., Gimenez, O., Pradel, R., Mckey, D. y Aumeeruddy-Thomas, Y. 2008. Demographic variation and population viability in a threatened Himalayan medicinal and aromatic herb (*Nardostachys grandiflora*): matrix modeling of harvesting effects in two contrasting habitats. *Journal of Applied Ecology* 45:41-51.
- Giraldo J.P. y Hoolbrook M. 2011. Physiological mechanisms underlying the seasonality of leaf senescence and renewal in Seasonally Dry Tropical Forest Trees. In: Dirzo R., Young H.F., Mooney H.A., Ceballos G. (eds.). *Seasonally Dry Tropical Forests: Ecology and Conservation*. Island Press. Washington, DC, USA. 129-140 pp.
- Godoy, R., Wilkie, D., Overman, H., Cubas, A., Cubas, G., Demmer, J., McSweeney, K. & Brokaw, N. 2000. Valuation of consumption and sale of forest goods from a Central American rain forest. *Nature* 406: 62-63.
- González, B. y López, L., 2008. Flora del pastizal tropical de la selva baja caducifolia. Tesis para obtener el grado de Ingeniería, Departamento de Zootecnia, Universidad Autónoma Chapingo. México, Estado de México.
- González, E., Rees, M. y Martorell, C. 2012. Identifying the demographic processes relevant for species conservation in human-impacted areas: does the model matter? *Oecologia* 171: 347-56.
- Guedje, N., Zuidema, P., During, H., Foahom, B. y Lejoly, J. 2007. Tree bark as a non-timber forest product: The effect of bark collection on population structure and dynamics of *Garcinia lucida* Vesque. *Forest Ecology and Management* 240: 1-12.

- Hernández, F. 1959. Historia Natural de Nueva España. Obras Completas, Volumen I, Tomo II y III. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Hernández-Apolinar, M., Valverde, T. y Purata, S. 2006. Demography of *Bursera glabrifolia*, a tropical tree used for folk woodcrafting in Southern Mexico: An evaluation of its management plan. *Forest Ecology and Management* 223: 139-151.
- Hortal, S., Lozano, Y., Bastida, F., Armas, C., Moreno, J., García, C. y Pugnaire, F. 2017. Plant-plant competition outcomes are modulated by plant effects on the soil bacterial community. *Nature Scientific* 7: 17756 <https://doi.org/10.1038/s41598-017-18103-5>.
- Horvitz, C. y Schemske, D. 1995. Spatiotemporal variation in demographic transitions of a tropical understory herb: projection matrix analysis. *Ecological Monographs* 65:155-192.
- Karapanos, I., Mahmood, S. y Thanopoulos, C. 2008. Fruit set in Solanaceous vegetable crops as Affected by floral and enviromental factors. *The European Journal of Plant Science and Biotechnology* 2 (special issue1): 88-105.
- Khurana, E. y Singh, J. 2001. Ecology of seed and seedling growth for conservation and restoration of tropical dry forest: a review. *Environmental Conservation* 28(1): 39-52.
- Koons, D., Iles, D., Schaub, M. y Caswell, H. 2016. A life-history perspective on the demographic drivers of structured population dynamics in changing environments. *Ecology Letters* 19: 1023-1031.
- Kroon, de H., Groenendael van J. y Ehrlen J. 2000. A review of methods and model limitations. *Ecology* 81: 607-618.
- Lebrija-Trejos, E., Pérez-García, A., Meave, J., Poorter, L. y Bongers, F. 2011. Environmental changes during secondary succession in a tropical dry forest in Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 27: 477-489.
- Linares, E. y Bye, R. 2016. Traditional Markets in Mesoamerica: A Mosaic of History and Traditions. En: Lira, R., Casas, A. y Blancas, J. (eds.). *Ethnobotany of Mexico. Interactions of Peoples and Plants in Mesoamerica*. Springer-Verlag, New York. pp. 151-178.
- López-Zariñana, M., Yáñez-Jiménez, P., Beltrán-Rodríguez, L., Romero Manzanares, A., Blancas, J., Saynes-Vásquez, A., Valdez-Hernández, J. y Vargas-Díaz, J. 2017. Potencial reproductivo de *Amphipteirygium adstringens* (Anacardiaceae) por tamaño parental, procedencia de semillas y diferente tiempo de almacenamiento. *Memorias del del VI Congreso Mexicano de Ecología 2017*. <https://region21.mx/memorias-carteles>

- Luna-Nieves, A., Meave, J., Cerdeira, L. e Ibarra-Manríquez, G. 2017. Reproductive phenology of useful Seasonally Dry Tropical Forest trees: Guiding patterns for seed collection and plant propagation in nurseries. *Forest Ecology and Management* 393: 52-62.
- Maldonado-Almanza, B. 2013. Patrones de uso y manejo de los recursos florísticos del Bosque Tropical Caducifolio en la Cuenca del Balsas, México, Tesis de doctorado. Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, D.F., México.
- Martínez, J. 2015. Impacto de la cosecha de corteza de *Amphipterygium adstringens* (Schiede ex Schlecht.). Standl. sobre las funciones reproductivas (floración y fructificación) en la localidad de San Rafael, Municipio de Coxcatlán, Puebla. Tesis de Maestría. Facultad de Estudios Superiores Iztacala. Universidad Nacional Autónoma de México. D.F., México.
- Martínez-Garza, C., Osorio-Beristain, M., Valenzuela-Galván, D. y Nicolás-Medina, A. 2011. Intra and inter-annual variation in seed rain in a secondary dry tropical forest excluded from chronic disturbance. *Forest Ecology and Management* 262: 2207-2218.
- Martorell, C. y Peters, E. 2009. Disturbance-Response Analysis: a Method for Rapid Assessment of the Threat to Species in Disturbed Areas. *Conservation Biology* 23(2): 377-387.
- Mass, M. y Burgos, A. 2011. Water Dynamics at the Ecosystem Level in Seasonally Dry Tropical Forests. Chapter 9. En: Dirzo, R., Young, H., Mooney, H. y Ceballos, G. (eds.). *Seasonally Dry Tropical Forests. Ecology and Conservation*. Island Press. Washington, DC, USA. pp. 141-156.
- McDonald, J., Franco, M., Townley, S., Ezard, T., Jelbert, K. y Hodgson, D. 2017. Divergent demographic strategies of plants in variable environments. *Nature Ecology & Evolution* 1(0029): DOI: 10.1038/s41559-016-0029.
- Merow, C., Dahlgren, J., Metcalf, C., Childs, D., Evans, M., Jongejans, E., Record, S., Rees, M., Salguero-Gómez, R. y McMahon, S. 2014. Advancing population ecology with integral projection models: a practical guide. *Methods in Ecology and Evolution* 5: 99-110.
- Metcalf, C., Horvitz, C., Tuljapurkar, S. y Clark, D. 2009. A time to grow and a time to die: a new way to analyze the dynamics of size, light, age and death of tropical trees. *Ecology* 90: 2766-2778.
- Moegenburg, S. y Levey, D. 2002. Prospects for conserving biodiversity in Amazonian extractive reserves. *Ecology Letters* 5: 320-324.

- Nantel, P., Gagnon, D. y Nault, A. 1996. Population viability analysis of American Ginseng and wild Leek harvested in stochastic environments. *Conservation Biology* 10(2): 608-621.
- Newman, B., Ladd, P., Brundrett, M. y Dixon, K. 2013. Effects of habitat fragmentation on plant reproductive success and population viability at the landscape and habitat scale. *Biological Conservation* 159: 16-23.
- Navarrete, A. y Mata, R. 2009. Plantas Medicinales de México. Monografía científica. Pruebas de control de calidad (identificación y composición), eficacia y seguridad. Cuachalalate *Amphipterygium adstringens* (Schltdl.) Standl. (Anacardiaceae). Sentido Giratorio Ediciones, México, D.F.
- Peet, M., Sato, S. y Gardner, R. 1998. Comparing heat stress effects on male-fertile and male sterile tomatoes. *Plant Cell and Environment* 21: 225-231.
- Pellegrino, G. y Bellusci, F. 2014. Effects of human disturbance on reproductive success and population viability of *Serapias cordigera* (Orchidaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 176: 408-420.
- Peres, C., Baider, C., Zuidema, P., Wadt, L., Kainer, K., Gomes-Silva, D., Salomão, R., Simões, L., Franciosi, E., Cornejo, F., Gribel, R., Shepard, G., Kanashiro, M., Coventry, P., Yu, D., Watkinson, A. y Freckleton, R. 2003. Demographic threats to the sustainability of Brazil nut exploitation. *Science* 302: 2112-2114.
- Popradit, A., Srisatit, T., Kiratiprayoon, S., Yoshimura, J., Ishida, A., Shiyomi, M., Murayama, T., Chantaranothai, P., Outtaranakorn, S. y Phromma, I. 2015. Anthropogenic effects on a tropical forest according to the distance from human settlements. *Nature Scientific Reports* 5:14689 doi: 10.1038/srep14689
- Portela, R., Bruna, E. y dos Santos, F. 2010. Demography of palm species in Brazil's Atlantic forest: a comparison of harvested and unharvested species using matrix models. *Biodiversity and Conservation* 19: 2389-2403.
- Ramula, S., Rees, M. y Buckley, Y. 2009. Integral projection models perform better for small demographic data sets than matrix population models: a case study of two perennial herbs. *Journal of Applied Ecology* 46: 1048-1053.
- Rincón, E. y Huante, P. 1993. Growth responses of tropical deciduous tree seedlings to contrasting light conditions. *Trees Structure and Function* 7(4): 202-207.

- Romero-Manzanares, A., Beltrán-Rodríguez, L., Valdez-Hernández, J., Luna Cavazos, M., Borja de la Rosa, Ma., Maldonado-Almanza, B. y Blancas, J., 2016. Estructura poblacional y correlación espacial entre sexos y estadios de desarrollo en *Amphipterygium adstringens* (Anacardiaceae). Memorias del XX Congreso Mexicano de Botánica, México. <http://www.socbot.mx/XX-Congreso/memorias/OR16-EcologiaFuncional.pdf>
- Salguero-Gómez, R., Jones, O., Archer, C., Buckley, Y., Che-Castaldo, J., Caswell, C., Scheuerlein, A., Conde, D., Baudisch, A., Brinks, E., de Buhr, H., Farack, C., Gottschalk, F., Hartmann, A., Henning, A., Hoppe, G., Römer, G., Runge, J., Ruoff, T., Wille, J., Zeh, S., Vieregg, D., Altwegg, R., Colchero, F., Dong, M., Hodgson, D., de Kroon, H., Lebreton, J., Metcalf, C., Neel, M., Parker, I., Takada, T., Valverde, T., Vélez-Espino, L., Wardle, G., Franco, M. y Vaupel, J. 2015. The COMPADRE Plant Matrix Database: an online repository for plant population dynamics. *Journal of Ecology* 103: 202-218. DOI: 10.1111/1365-2745.12334
- Sale, P. 1974. Overlap in resource use, and interspecific competition. *Oecología* 17(3):245-256. doi: 10.1007/BF00344924.
- Sánchez-Hernández, M., Fierros, A., Velázquez, A., De los Santos, H., Aldrete, A. y Cortés, E. 2018. Estructura, riqueza y diversidad de especies de árboles en un bosque tropical caducifolio de Morelos. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales* 9(46): [doi.org/https://doi.org/10.29298/rmcf.v9i46.115](https://doi.org/10.29298/rmcf.v9i46.115)
- Shackleton, S., Delang, C. y Angelsen, A. 2011. From Subsistence to Safety Nets and Cash Income: Exploring the Diverse Values of Non-timber Forest Products for Livelihoods and Poverty Alleviation. Chapter 3. In: Shackleton, S., Shackleton, C. y Shanley, P. (eds). *Non-Timber Forest Products in the Global Context*. Tropical Forestry Series. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. 55-81 pp.
- Shackleton, C. 2015. Non-timber forest products in livelihoods. Chapter 2 Part I. In: Shackleton, C., Pandey, A. y Ticktin, T. *Ecological Sustainability for Nontimber Forest Products. Dynamics and Case Studies of Harvesting*. People and Plants International Conservation Series. Routledge Taylor & Francis Group. New York. 25-43 pp.
- Schmidt, I., Mandle, L., Ticktin, T. y Gaoue, O. 2011. What do matrix population models reveal about the sustainability of non-timber forest product harvest? *Journal of Applied Ecology* 48: 815-826.

- SMN [Servicio Meteorológico Nacional]. 2010. Datos climáticos. Normales Climatológicas de la estación El Limón, periodo 1951-2010. Comisión Nacional del Agua. http://smn1.conagua.gob.mx/index.php?option=com_content&view=article&id=42&Itemid=75
- Solares, F. 1995. Capacidad de regeneración de la corteza y evaluación fitoquímica antes y después del descortezamiento en Cuachalalate. Tesis de Maestría. Colegio de Postgraduados. Montecillo, México. 97 p.
- Stanley, D., Voeks, R. y Short, L. 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(9):1-39.
- Stubben, C., y Milligan, B. 2007. Estimating and analyzing demographic models using the popbio package in R. *Journal of Statistical Software* 22: 1-23.
- Ticktin, T. 2004. The ecological implications of harvesting non-timber forest products. *Journal of Applied Ecology* 41: 11-21.
- Ticktin, T., Ganesan, R., Paramesha, M. y Setty, S. 2012. Disentangling the effects of multiple anthropogenic drivers on the decline of two tropical dry forest trees. *Journal of Applied Ecology* 49: 774-784.
- Ticktin, T. 2015. The ecological sustainability of Non-Timber Forest Product harvest: principles and methods. Chapter 3. In: Shackleton, C., Pandey, A. y Ticktin, T. *Ecological Sustainability for Nontimber Forest Products. Dynamics and Case Studies of Harvesting. People and Plants International Conservation Series*. Routledge Taylor & Francis Group. New York. 44-63 pp.
- Trejo, I. y Dirzo, R. 2002. Floristic diversity of Mexican seasonally dry tropical forests. *Biodiversity and Conservation* 11: 2063-2084.
- Trejo, I. 2010. Las selvas secas del Pacífico Mexicano. En G. Ceballos, 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*. México, D. F.: Fondo de Cultura Económica, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. 41-52 pp.
- Tuljapurkar, S. 1990. Population dynamics in variable environments. *Lecture Notes in Biomathematics* 85. Springer, New York. USA. 154 pp.
- Tuljapurkar, S. y Caswell, H. 1997. Structured population models in Marine, terrestrial, and freshwater systems. Chapman & Hall, New York, USA. 643 pp.

- Valladares, F. 1999. Architecture, ecology and evolution of plant crowns. En: F. I. Pugnaire y F. Valladares (eds.). Handbook of functional plant ecology. Capítulo 4. Marcel Dekker, New York. 121-194 pp.
- Valladares, F., Aranda, I. y Sánchez-Gómez, D. 2004. La luz como factor ecológico y evolutivo para las plantas y su interacción con el agua. En: Valladares, F. (ed.). Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante. Capítulo 12. Ministerio de Medio Ambiente, EGRAF, S. A., Madrid. 335-369 pp.
- Vargas-Díaz, J., Beltrán-Rodríguez, L., Blancas, J., Saynes-Vásquez, A., Romero-Manzanares A., Valdez-Hernández, J. y López-Sariñana, A. 2017. ¿La alometría arbórea de *Amphipterygium adstringens* (Anacardiaceae) influye en la fecundidad, depredación y dispersión de frutos?. Memorias del del VI Congreso Mexicano de Ecología 2017. <https://region21.mx/memorias-orales>
- Vandenbergh, C., Freléchoux, F., Moravie, M., Gadallah, F. y Buttler, A. 2007. Short-term effects of cattle browsing on tree sapling growth in mountain wooded pastures. Plant Ecology 188:253-264.
- van Groenendael, J., de Kroon, H., y Caswell, H. 1988. Projection matrices in population biology. Trends in Ecology & Evolution 3(10): 264-269.
- Vieira, D. y Scariot, A. 2006. Principles of Natural Regeneration of Tropical Dry Forests for Restoration. Restoration Ecology 14(1):11-20.
- Vieira, D., Scariot, A. y Holl, K. 2007. Effects of Habitat, Cattle Grazing and Selective Logging on Seedling Survival and Growth in Dry Forests of Central Brazil. Biotropica 39(2): 269-274.
- Zamora, P., 2003. Evaluación del aprovechamiento potencial del cuachalalate (*Amphipterygium adstringens* Schiede ex Schlecht) en San Juan Bautista Jayacatlán, Oaxaca. BSc Dissertation Thesis. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, D.F., México.
- Zuidema, P. y Boot, R. 2002. Demography of the Brazil nut tree (*Bertholletia excelsa*) in the Bolivian Amazon: impact of seed extraction on recruitment and population dynamics. Journal of Tropical Ecology 18: 1-31.
- Zuidema, P., de Kroon, H. y Werger, M. 2007. Testing sustainability by prospective and retrospective demographic analyses: evaluation for palm leaf harvest. Ecological Applications 17:118-128.

- Zuidema, P., Jongejans, E., Chien, P., During, H. y Schieving, F. 2010. Integral Projection Models for trees: a new parameterization method and a validation of model output. *Journal of Ecology* 98: 345–355.
- Zuur, A., Ieno, E., Walker, N., Saveliev, A., y Smith, G. 2009. *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer Science and Business Media, New York, New York, USA.

CAPITULO III. CARACTERES ECO-ANATÓMICOS DE LA MADERA DE *Amphipterygium adstringens* (ANACARDIACEAE), UNA ESPECIE DIOICA DEL BOSQUE TROPICAL CADUCIFOLIO DE MÉXICO

3.1. Resumen

Los estudios ecoanatómicos son de gran importancia para documentar la capacidad de adaptación de las especies leñosas ante condiciones de estrés ambiental, pero aún son escasos los trabajos que analizan la anatomía del xilema secundario de especies dioicas, así como la respuesta fisiológica de cada sexo. *Amphipterygium adstringens* (Anacardiaceae) es una especie dioica y endémica del bosque tropical caducifolio de México, amenazada por su uso medicinal excesivo como Producto Forestal No Maderable. El objetivo de esta investigación consistió en documentar los caracteres anatómicos de la madera de *A. adstringens* para explicar algunos aspectos funcionales de la conductividad del agua entre individuos de ambos sexos. Debido a la estrecha relación entre eficiencia hidráulica e incremento en el tamaño de las plantas, se plantea que los árboles femeninos tendrán estructuras celulares más pequeñas debido a que la alocaación de recursos prioriza la reproducción más que el crecimiento y, en consecuencia, serán más seguros pero menos eficientes en la conductividad hídrica comparados con los árboles masculinos. Se obtuvieron muestras de madera de 10 árboles (cinco femeninos y cinco masculinos) con un diámetro normal ≥ 30 cm, a una altura de 1.30 m. Cortes típicos (transversales, tangenciales y radiales) fueron hechos y las estructuras celulares se describieron-midieron. Se calcularon los índices de conductividad hidráulica relativa, agrupamiento de vasos y vulnerabilidad. En general, las estructuras anatómicas de la madera son similares entre sexos; salvo el tipo y la abundancia de los cristales (prismáticos y abundantes en individuos masculinos vs rómbicos y escasos en femeninos), y el tipo y la clase de rayos (principalmente homocelular y multiseriado en individuos masculinos vs heterocelular y triseriado en femeninos). Sin embargo, se encontraron diferencias entre sexos en las dimensiones de cada estructura. La longitud, diámetro y densidad de poros por mm^2 , así como la longitud y grosor de la pared en las fibras fue significativamente mayor ($p \leq 0.0001$) en los individuos femeninos que en los masculinos; en cambio, la longitud y ancho de los rayos mostró un patron contrario. También se encontraron diferencias significativas ($p \leq 0.01$) entre sexos en todos los índices relacionados con la seguridad y eficiencia en el transporte de agua a través del leño. Contrario a lo esperado, los individuos femeninos mostraron

ser tanto eficientes como seguros. Se enfatiza la importancia de documentar la diferenciación sexual en especies dioicas al describir la anatomía del xilema secundario, y de evaluar los rasgos adaptativos de cada sexo como respuesta ecofisiológica en ambientes hídricamente estresantes.

Palabras clave: Anatomía ecológica, Cuachalalate, dioecia, índice de conductividad hidráulica relativa, índice de agrupamiento de vasos, índice de vulnerabilidad, ecofisiología arbórea.

3.2. Abstract

Eco-anatomical studies are of high importance to document the ability of woody species to adapt to environmental stress conditions, but there are still few studies that analyze the anatomy of the secondary xylem of dioic species, as well as the physiological response of each sex. *Amphipterygium adstringens* (Anacardiaceae) is a dioecious species endemic to the tropical deciduous forest of Mexico, threatened by its medicinal use as a Non-Timber Forest Product. The aim of this research was to document wood anatomical features of *A. adstringens* in order to explain some functional traits of water conduction between sexes. Due to the close relationship between hydraulic efficiency and increased plant size, it is argued that female trees will have smaller cellular structures because resource allocations prioritize reproduction rather than growth, and therefore, will be safer but less efficient in water conductivity compared to male trees. Wood samples were obtained in 10 trees (five male and five female) with normal diameter ≥ 30 cm, at a height of 1.30 m. Typical cuts (transverse, tangential and radial) were made and the cellular structures were described-measured. The indices of relative hydraulic conductivity, vessel grouping and vulnerability were calculated. In general, wood anatomical structures are similar between sexes; except for the type and abundance of the crystals (prismatics and abundant in males vs rhombic and scarce in females), and the type and class of rays (mainly homocellular and multiseriate in males vs heterocellular and triseriate in females). Nevertheless, significant differences between sexes were found in the dimensions of each structure. The length, diameter and vessel density per mm^2 , as well as length and wall thickness of the fibers were significantly higher ($p \leq 0.0001$) in the females than in the males. Instead, the length and width of the rays showed an opposite pattern. Significant differences ($p \leq 0.01$) between sexes were also found in all the indexes related to safety and efficiency in the water transport through the wood. Opposite to the hypothesis, females trees showed to be both efficient and safe. We highlight the importance

of document sexual differentiation in dioecious species when it's describe the secondary xylem anatomy, as well as to evaluate the adaptive traits of each sex as an ecophysiological response in water stressing environments.

Keywords: Cuachalalate, Dioecy, Ecological anatomy, Relative hydraulic conductivity index, Tree ecophysiology, Vessel grouping index, Vulnerability index

3.3. Introducción

La trayectoria evolutiva del sistema vascular en las plantas ha seleccionado características que favorecen la aptitud, a través de un balance entre el aumento en la eficiencia hidráulica y la utilización diferenciada de recursos (Niklas, 1997; Pittermann, 2010; Poorter et al., 2009; Baas et al., 2013). El transporte de agua en las plantas es el resultado de la tensión transmitida a través de columnas de agua en los conductos del xilema por efecto de la transpiración, generando potenciales de presión negativos que por capilaridad la elevan a través de éstos (Tyree y Zimmermann, 2002; Sperry, 2003). Pero cuando la tensión del xilema incrementa debido a la baja humedad en el suelo y la elevada demanda evaporativa, como ocurre en ambientes estresados por sequía, se generan embolismos que bloquean el transporte de agua en las células y que potencialmente pueden generar la muerte de la planta (Tyree y Sperry, 1989; Johnson et al., 2012; Li et al., 2016).

Las plantas leñosas han desarrollado diversas adaptaciones para compensar la vulnerabilidad del xilema ante condiciones climáticas adversas. Algunos autores han señalado las implicaciones de la arquitectura hidráulica de las dicotiledóneas en su eficiencia para la conducción (Tyree y Ewers, 1991; Tyree et al., 1994; Carlquist, 2001; Sperry, 2003; Baas et al., 2004). La utilización de un alto número de conductos con diámetro pequeño incrementa la seguridad y estabilidad en el transporte de agua, pero implica una disminución en la eficiencia hidráulica de la madera (Tyree y Zimmermann, 2002; Tyree, 2003). Es posible que debido a ello los conductos del xilema están interconectados con otros poros adyacentes a través de las punteaduras, lo que permite diferentes opciones para el movimiento de agua en el caso de que un poro cavite (Choat et al., 2008). De hecho, se ha demostrado que la presencia de puntuaciones rebordeadas y el grosor de la membrana de las punteaduras disminuyen el riesgo de embolismos (Tyree y Ewers, 1991; Choat y Pittermann, 2009; Li et al., 2016).

Debido a la importancia de comprender el funcionamiento y la capacidad del xilema en especies leñosas distribuidas en ambientes hídricamente estresantes, se han propuesto diversos índices que miden la vulnerabilidad de estos conductos como una medida de su eficiencia y seguridad hidráulica. Fahn (1964) explicó los mecanismos adaptativos de las plantas que crecen en ambientes xéricos a través del desarrollo de caracteres morfológicos y anatómicos específicos, y propuso el índice de conductividad hidráulica relativa para estudiar las diferencias del xilema secundario en árboles y arbustos de Israel y regiones adyacentes (Fahn et al., 1986). A su vez, Carlquist (1977) propuso el índice de vulnerabilidad como un parámetro para catalogar la madera como xeromórfica o mesomórfica y relacionarlo con el ambiente donde las especies habitan. Sus estudios sugieren que existe una alta correlación entre los factores climáticos y la estructura de la madera (Carlquist, 1966), y resaltan que las especies con caracteres xeromórficos presentan menor vulnerabilidad a la cavitación, debido a la presencia de elementos de vaso cortos, poros pequeños y paredes gruesas, así como por la formación de poros múltiples o anidados (Carlquist, 1975, 1980, 1984; Carlquist y Hoekman, 1985). Tendencias similares han sido registradas en las maderas de otras regiones áridas (Baas et al., 1983; Baas y Carlquist, 1985), con la diferencia de una dominancia de poros grandes y una relación inversa entre diámetro de poros y densidad de poros por mm^2 (Baas, 1973; Carlquist, 1977).

A pesar de que los bosques tropicales caducifolios (BTC) cubren cerca del 42% de los ecosistemas tropicales del mundo, ocupando el segundo lugar en importancia por su extensión en el neotrópico (Miles et al., 2006), y se distinguen por presentar una marcada estacionalidad climática (con hasta seis meses de sequía) asociada a la senescencia, la cual modula la dinámica de evapotranspiración y afecta las características anatómicas y fisiológicas de las especies (Easmus y Prior, 2001; Giraldo y Holbrook, 2011); no fue sino hasta finales del siglo pasado que comenzaron formalmente los estudios ecoanatómicos con especies leñosas de los BTC neotropicales (Barajas-Morales, 1985; Barajas-Morales y León, 1989; Lindorf, 1994; Moglia y Gimenez, 1998).

El trabajo de Barajas-Morales (1985) comparó las características macro y microscópicas de la madera de 27 especies del BTC de México, y encontró que 40% de éstas tenían elementos de vaso cortos y estrechos, con paredes gruesas, poros generalmente agrupados y en altas densidades, y fibras y rayos cortos. Barajas-Morales y León (1989) describieron la anatomía de 72 especies leñosas del BTC de México, proporcionando caracteres del xilema secundario

asociados a su eficiencia y seguridad hidráulica. Por su parte, Lindorf (1994) documentó los caracteres ecoanatómicos de la madera de 19 especies leñosas de un BTC muy seco de Venezuela, y encontró predominancia de caracteres que contribuyen a la seguridad hidráulica (elementos de vaso cortos, con poros agrupados y diámetro angosto, y pequeñas punteaduras intravasculares). Moglia y Gimenez (1998) llevaron a cabo un análisis comparativo del xilema secundario de 46 especies arbóreas de Argentina, y registraron predominancia de porosidad difusa (56%), relación inversa entre poros múltiples y traqueidas vascicéntricas, poros con diámetros tangenciales pequeños, vasos numerosos, y elementos de vaso con placas de perforación simple; caracteres tentativamente asociados también con la seguridad en la conducción. Resultados contrastantes se reportaron para 51 especies arbóreas del BTC de Venezuela al aplicar los índices de vulnerabilidad, mesomorfía y agrupamiento de vasos, observando predominio de caracteres que se orientan hacia la eficiencia de la conducción (León, 2005).

Aun cuando a la fecha existen indicios de que la estructura del xilema secundario funcional en la mayoría de las especies leñosas ha sido descrito (Gregory, 1994; Wheeler et al., 2007; Pell et al., 2011; Schweingruber et al., 2011), este patrón es poco claro para las especies dioicas (Wheeler, 2011), particularmente en cuanto a estudios ecoanatómicos con árboles tropicales (Bañuelos y Obeso, 2004; Montesinos et al., 2006; Iszkulo y Boratynski 2011). Si bien la frecuencia de la dioecia es poco común en plantas (~5-6% del total de especies; Renner, 2014), ha sido registrada en el 43% de todas las familias de angiospermas (Heilbuth, 2000; Renner, 2014); y en ambientes tropicales secos cerca del 24% de las especies arbóreas presentan esta condición sexual (Bawa y Opler, 1975; Bullock, 1985).

De acuerdo con Delph (1999), existe una compensación a nivel fisiológico de la asignación diferencial de recursos en especies dioicas que determina la historia de vida de cada sexo. En especies leñosas dioicas, los individuos femeninos generalmente invierten más recursos en la producción de frutos, semillas y estructuras de dispersión, a costa de otras funciones como la sobrevivencia, el crecimiento vegetativo y la defensa. Por el contrario, los árboles masculinos presentan una mayor tasa de crecimiento y de translocación de recursos asignados a la floración (Obeso, 2002; Barret y Hough, 2012). Dado que la eficiencia hidráulica está indiscutiblemente relacionada con un incremento en el tamaño de las plantas (Strullu-Derrien et al., 2013; Olson et al., 2014), la estrategia de algunas especies de árboles masculinos es desarrollar estructuras con

mayores dimensiones para el transporte de agua través del xilema secundario (Bañuelos y Obeso, 2004; Montesinos et al., 2006; Iszkulo y Boratynski 2011).

Amphipterygium adstringens (Schltdl.) Standl. (Anacardiaceae) es un árbol dióico y endémico del bosque tropical caducifolio de México (Cuevas, 2005), que presenta una disminución de sus poblaciones por la cosecha excesiva del leño para fines medicinales, particularmente los árboles femeninos. La anatomía de la corteza y madera de *A. adstringens* ya ha sido descrita anteriormente con fines de manejo (Solares, 1995; Orduño 1998; Navarrete y Mata, 2009), taxonómico-sistemáticos (Fritsch, 1908; Kramer, 1939; Stern, 1952; Youngs, 1955) y ecoanatómicos (Barajas-Morales, 1989; Aguilar, 2017). Sin embargo, tales descripciones se han basado en un bajo número de muestras, principalmente procedentes de especímenes inmaduros. Además, ninguno de estos trabajos ha considerado la variabilidad del xilema secundario en función del dioicismo de la especie, ni las implicaciones que esto puede tener en el desempeño funcional e hidráulico de cada sexo debido a las condiciones restrictivas del ambiente en el que crecen.

En este estudio se documentan las características anatómicas de la madera en árboles femeninos y masculinos de *A. adstringens*, y se comparan los índices de conductividad hidráulica relativa, de vulnerabilidad y de agrupación de vasos entre sexos. Se plantea que debido a que los árboles femeninos en especies dioicas requieren de una mayor inversión energética para la reproducción, la translocación de recursos no prioriza su incremento en tamaño, a diferencia de los masculinos. Por lo tanto, se espera que existan diferencias entre sexos en las dimensiones de las características microscópicas de la madera y en el transporte hídrico a través del sistema xilemático. Los árboles femeninos tendrán estructuras celulares más pequeñas y, en consecuencia, serán más seguros pero menos eficientes en la conductividad hídrica al compararlos con los masculinos.

3.4. Materiales y métodos

3.4.1. Descripción del grupo de estudio

La familia Anacardiaceae está constituida por 81 géneros y 800 especies de árboles, arbustos y trepadoras leñosas con distribución principalmente pantropical (Pell et al., 2011); es monofilética y está agrupada en dos linajes, uno formado por la subfamilia Spondiadioideae y el otro por el resto de tribus (Terrazas, 1994; Pell, 2004; Wannan, 1986, 2006). El 41% de los géneros que la

conforman son nativos del nuevo mundo, en tanto que 77% son endémicos de América (Terrazas, 1999). Las especies pertenecientes a esta familia tienen importancia económica como frutales, así como por la producción de resinas, gomas, taninos, tintes y maderas preciosas (Dong y Baas, 1993; Pell et al., 2011). También se ha demostrado su valor en la industria farmacéutica, debido a que 25 géneros son reportados como venenosos (Mitchell, 1990; Correia et al., 2006; Pell et al., 2011).

La anatomía de la madera del grupo ha sido estudiada por diversos autores con enfoques sistemáticos y filogenéticos (Kryn, 1952; Terrazas, 1994, 1999; Wannan, 1986, 2006; Pell, 2004; Schweingruber et al., 2011). Con base en estos trabajos se ha confirmado la posición taxonómica de la familia Anacardiaceae en el orden Sapindales y su estrecha afinidad con la familia Burseraceae (Gadek, 1996; Pell, 2004; Muellner et al., 2007); y se ha demostrado que la familia Julianaceae (en la cuál se ubicaban los géneros *Amphipterygium* y *Orthopterygium*) forma parte de las Anacardiaceae (Savolainen et al., 2000; Wannan, 1986, 2006).

Los caracteres diagnósticos que delimitan la anatomía del xilema secundario en la familia Anacardiaceae son los canales radiales, las fibras septadas y la forma de las punteaduras radiovaso (Terrazas, 1994). Particularmente, la madera del género *Amphipterygium* (anteriormente *Juliana*) se distingue por presentar porosidad difusa, elementos de vaso con placas de perforación simples o reticuladas, puntuaciones intervasculares opuestas o alternas, rara vez escaleriformes, canales intercelulares presentes en corteza y madera, tilosis abundante, fibrotraqueidas o fibras libriformes septadas, rayos heterogéneos, parénquima axial vascicéntrico y escaso (Fritsch, 1908; Kramer, 1939; Stern, 1952; Young, 1955; Terrazas, 1999).

3.4.2. Obtención de muestras y análisis de datos

Se obtuvieron muestras de madera con taladro de Pressler (12 mm) en 10 árboles (cinco masculinos y cinco femeninos) con diámetro ≥ 30 cm, a una altura de 1.30 m sobre el nivel del suelo. Las colectas se hicieron en marzo del 2015 en el bosque tropical caducifolio del estado de Morelos, México (Beltrán-Rodríguez et al., 2018; 18°33'17.3"-18°29'5.4" N y 98°57'43.2"-98°54'10.1" O); que de acuerdo con García (2004) presenta un clima (Aw₀''(w)(i')g), cálido subhúmedo, el más seco de los subhúmedos, con régimen de lluvias de verano y sequía intraestival, marcada época seca en el invierno y una corta en el verano. La temperatura media

anual es de 22.7°C y la precipitación total promedio (para el periodo 1951-2010) de 863 mm, 90% registrada entre mayo y octubre (Servicio Meteorológico Nacional, 2010).

A partir de la sección media de cada viruta colectada por individuo se realizaron preparaciones fijas de cortes típicos. Las secciones transversal, longitudinal tangencial y longitudinal radial fueron obtenidas con un micrótopo de deslizamiento (Leica SM2000 R, Wetzlar, Germany) a un espesor de 35 μm , y se tiñeron durante 24 horas con Pardo de Bismarck al 1%. Para eliminar el exceso de este colorante, los cortes se sumergieron durante un minuto consecutivamente en alcohol etílico al 96%, alcohol absoluto y xilol, y luego se fijaron las preparaciones utilizando resina Entellan (Merck, Darmstadt, Germany) como sellador. Únicamente para observar cristales en el corte longitudinal radial se utilizó como colorante azul de metileno (Astra blue 6GGL, Aldrich Chemical Company, Inc., USA), debido a que estos minerales no se distinguieron en preparaciones teñidas con Pardo de Bismarck.

A cada muestra se le cuantificó el número de poros por mm^2 , diámetro tangencial del poro, número de rayos por mm^2 , altura de rayos y ancho de rayos. Los elementos no mensurables como son: tipo de porosidad, forma y distribución de los vasos, tipo de placa de perforación y de puntuaciones, tipo de parénquima en los planos axial y radial así como inclusiones, se describieron de acuerdo con Chattaway (1932) e IAWA Committee (1989), mientras que los cristales conforme a lo indicado por Chattaway (1955, 1956).

Para la medición de fibras y elementos de vaso individuales se utilizó la técnica de disociado (Franklin, 1937), que consiste en la obtención de astillas a partir de la sección media de cada viruta. Las astillas se colocaron en frascos con peróxido de hidrógeno al 30% y ácido acético glacial al 20% en proporción 1:1, y se pusieron en una estufa a 60°C durante 24 horas. Posteriormente se lavaron con agua destilada y se tiñeron con Pardo de Bismarck al 1%. De cada viruta se hicieron preparaciones temporales en las que se midió: longitud de fibra, diámetro de fibra, diámetro del lumen, grosor de la pared celular de la fibra y longitud del elemento de vaso con y sin ápice.

Se realizaron 25 mediciones por carácter y por árbol tanto de preparaciones fijas como de temporales, y se aplicó una prueba de t con el programa SPSS v. 21 para comparar la variación dimensional por sexo. Se presentan valores promedio de cada variable con base en lo sugerido por Carlquist y Hoekman (1985) y IAWA Committee (1989), proporcionando también otras medidas de tendencia central. Todas las imágenes digitales y las mediciones fueron hechas con

un microscopio compuesto (Leica ICC50, Wetzlar, Germany) mediante el software LAS EZ (Leica Microsystems v. 3.2.0, Switzerland).

Para explicar la eficiencia y seguridad en la conductividad hidráulica así como posibles diferencias entre árboles masculinos y femeninos en el transporte hídrico, se calculó el índice de conductividad hidráulica relativa (RHCI por sus siglas en inglés) propuesto por Fahn *et al.* (1986) y modificado a partir de la ecuación Hagen-Poiseuille (Tyree y Zimmermann, 2002). El RHCI es el producto obtenido al multiplicar el radio del vaso elevado a la cuarta potencia por el número de vasos por mm^2 . También se determinó el índice de vulnerabilidad (VI, Carlquist 1977) como un indicador de la posibilidad de los elementos de vaso de cada sexo para tolerar embolismos. El VI es el cociente entre el diámetro tangencial de los elementos de vaso y el número de vasos por mm^2 . Finalmente, se obtuvo el índice de agrupamiento de vasos (VGI) sugerido por Carlquist (2001) para determinar el grado de adaptación a las condiciones de sequía de cada sexo y de seguridad en la conducción. El VGI representa el número total de vasos dividido por el número de grupos de vasos; en donde el número total de grupos representa la suma de vasos solitarios más el número de vasos agrupados y en cadenas radiales.

Se probó la normalidad y homocedasticidad de cada variable por sexo mediante las pruebas de Shapiro-Wilks y bondad de ajuste de Kolmogorov, respectivamente; ninguna variable cumplió con estos supuestos. Por esta razón, para comparar los valores de cada índice entre sexos se aplicó la prueba de U de Mann-Whitney con el programa SPSS v. 21.

3.5. Resultados

La estructura de la madera presentó porosidad difusa con zonas de crecimiento delimitadas por bandas de fibras, tanto en árboles masculinos como femeninos (Figuras 3. 1A y 2A). Los poros fueron mayoritariamente circulares, moderadamente pequeños (diámetro tangencial hasta $147 \mu\text{m}$ para árboles masculinos y $168 \mu\text{m}$ para árboles femeninos) y numerosos (frecuencia total de poros en un intervalo de 4-73 y 8-79 por mm^2 , respectivamente), solitarios y en grupos múltiples en cadenas radiales de dos a cinco poros (Figuras 3. 1B y 2B; Cuadro 3. 1). Los elementos de vaso en ambos sexos presentan o no ápices, y varían en sus dimensiones y formas (Figuras 3. 1C, 1D, 2C y 2D). En árboles masculinos dominan los elementos de vaso con ápice (57%, Figura 3. 1C), mientras que en árboles femeninos el 61% de las muestras no presentaron esta estructura

(Figura 3. 2C). En general, los elementos de vaso son de tamaño medio, con intervalos de 140-750 μm para árboles masculinos y 260-800 μm para árboles femeninos (Cuadro 3. 1).

Cuadro 3. 1. Caracteres anatómicos de la madera en la especie dioica *Amphipterygium adstringens*.

Variables	Masculinos	Clasificación	Femeninos	Clasificación
Longitud de elementos de vasos (de ápice a ápice)	414 ± 99 / 140-750***	Medio	483 ± 105 / 260-800***	Medio
Longitud de elementos de vaso (sin ápice)	290 ± 95.5 / 90-620**	Moderadamente corto	349 ± 125 / 40-700**	Medio
Diámetro tangencial del poro	55.8 ± 26.7 / 6-147***	Moderadamente pequeño	58.8 ± 26 / 3.3-168***	Moderadamente pequeño
Densidad de poros solitarios (mm ²)	23.6 ± 11.8 / 4-73**	Numeroso	28.1 ± 10 / 8-79**	Numeroso
Densidad de poros múltiples (mm ²)	9.5 ± 7.7 / 1-28*	Moderadamente poco	10.9 ± 8.3 / 1-30*	Moderadamente numeroso
Altura de rayos	517 ± 197 / 184-1231***	Muy bajo	359 ± 164 / 146-947***	Extremadamente bajo
Ancho de rayos	84 ± 26 / 12.2-166***	Medio	62 ± 22 / 20-121***	Medio
Longitud de fibras	626 ± 149 / 306-1365***	Muy corto	749 ± 383 / 89-2106***	Moderadamente corto
Grosor de pared de la fibra	1.4 ± 0.8 / 0.4-2.8***	Delgado	2.1 ± 1.3 / 0.7-2.9***	Muy delgado

Datos: promedio ± desviación estándar/mínimo-máximo, µm. Nivel de significancia: *0.05; **0.001; *0.0001.**

Las placas de perforación son simples, en tanto que las puntuaciones son alternas y opuestas, redondas u ovals (Figuras 3. 1E y 2E). Los cristales prismáticos fueron abundantes en las células del parénquima axial de árboles masculinos (Figura 3. 1F), mientras que cristales rómbicos sólo se observaron en árboles femeninos en forma escasa (Figura 3. 2F). Las fibras son de tipo libriforme, cortas (626 μm en árboles masculinos y 749 μm en árboles femeninos) y con paredes muy delgadas (1.4-2.1 μm de grosor; Cuadro 3. 1), así como con presencia de puntuaciones rebordeadas (Figura 3. 2G). En árboles masculinos son más abundantes las fibras septadas (Figura 3. 1G). El parénquima axial es apotraqueal difuso, pero también escasamente paratraqueal, vasicéntrico (Figuras 3. 1H y 2H). Los rayos son principalmente homocelulares en árboles masculinos (Figura 3. 1I) y heterocelulares en árboles femeninos (Figura 3. 2I), con mayor presencia de goma en árboles masculinos (Figura 3. 1I). Los rayos van de uniseriados a multiseriados, con dominancia de rayos multiseriados en árboles masculinos (de 4-5 filas) y rayos triseriados en árboles femeninos, así como presencia de canales gomíferos (Figuras 3. 1J y 2J). La altura de los rayos es muy baja para árboles masculinos (517 μm) y extremadamente baja para árboles femeninos (359 μm .), pero el ancho de los rayos es mediano en ambos sexos (Cuadro 3. 1).

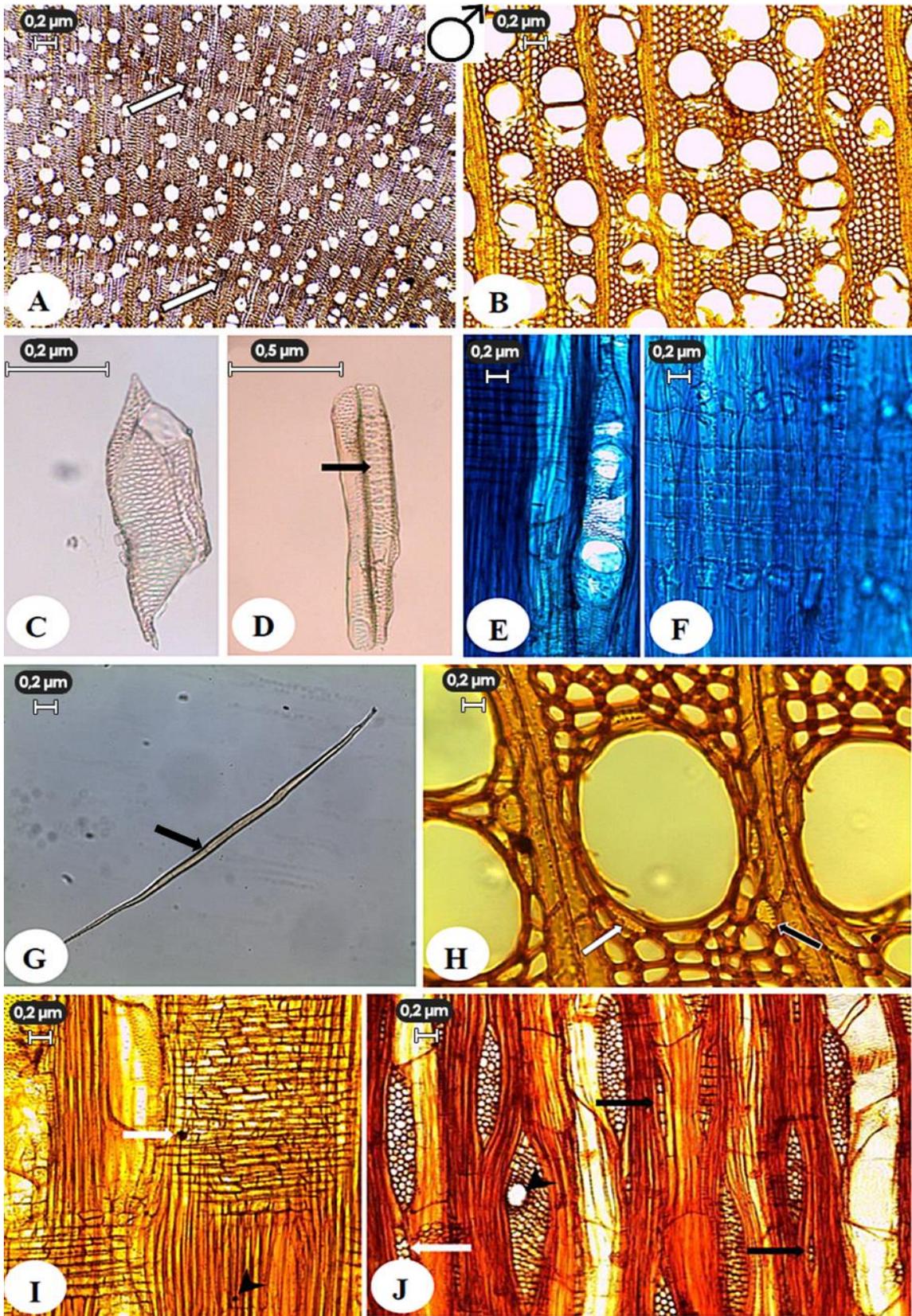


Figura 3. 1. Estructura de la madera en árboles masculinos de *Amphipterygium adstringens*. – A & B: Corte transversal. – A: Zonas de crecimiento (flechas) y madera con porosidad difusa. – B: Poros circulares con distribución principalmente solitaria. – C & D: Material disociado. – C: Elemento de vaso corto y ensanchado con presencia de ápices. – D: Elemento de vaso en forma alargada y sin ápices, con puntuaciones con punteaduras intervasculares alternas a opuestas (flecha negra). – E & F: Corte radial. – E: Elementos de vaso con placas de perforación simples. – F: Cristales prismáticos en células del parénquima axial. – G: Material disociado. – G: Fibras septadas (flecha negra) muy cortas con paredes de grosor delgado. – H: Corte transversal. – H: Parénquima axial apotraqueal difuso (flecha negra) y paratraqueal escaso (flecha blanca). – I: Corte radial. – I: Remanentes de goma en rayos homocelulares (flecha blanca) y fibras (punta de flecha negra). J: Corte tangencial. – J: Rayos uniseriados (flecha negra), biseriados (flecha blanca) y multiseriados en 4 a 5 filas; presencia de canal gomífero (punta de flecha negra).

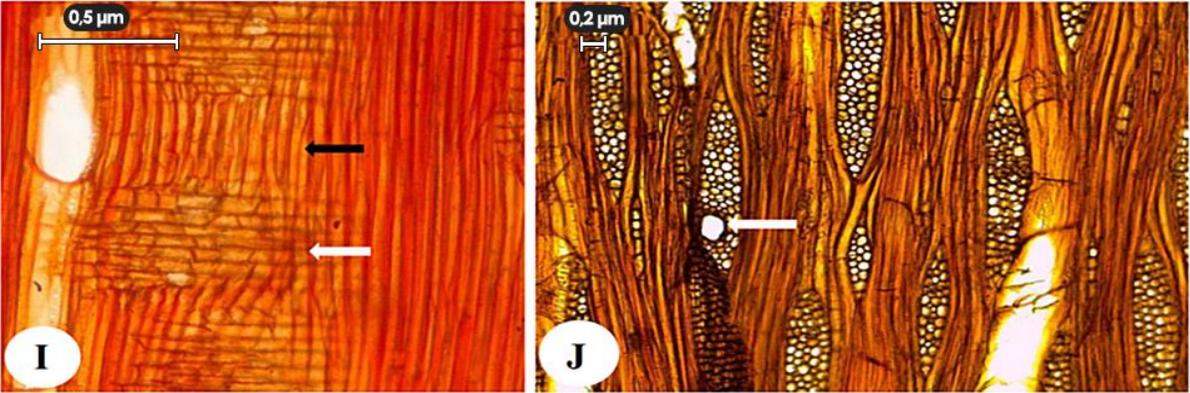
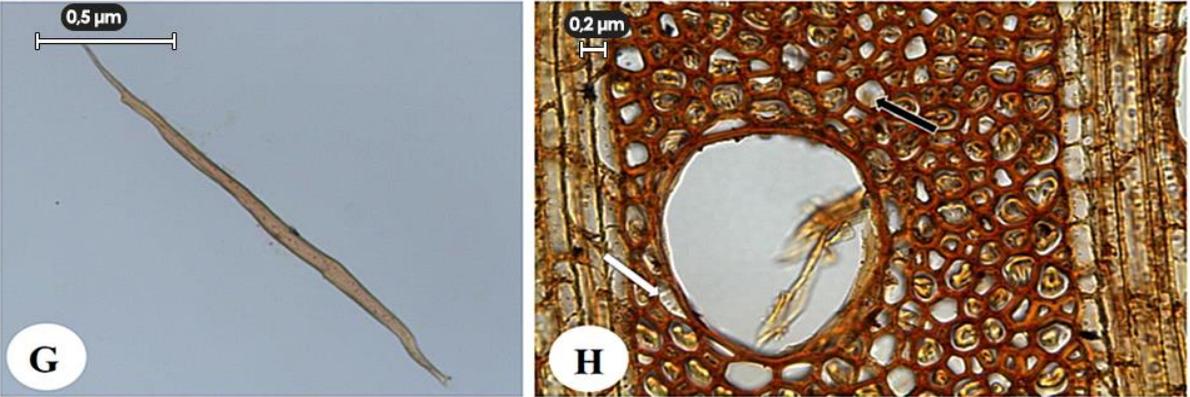
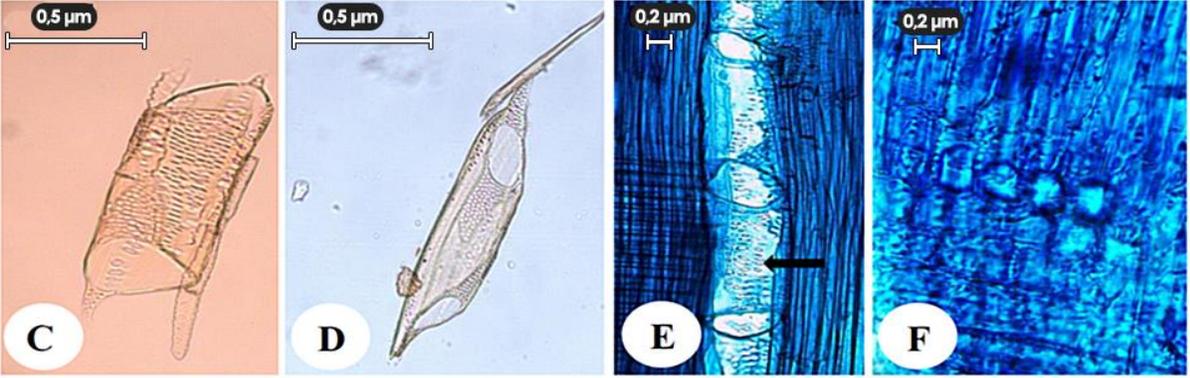
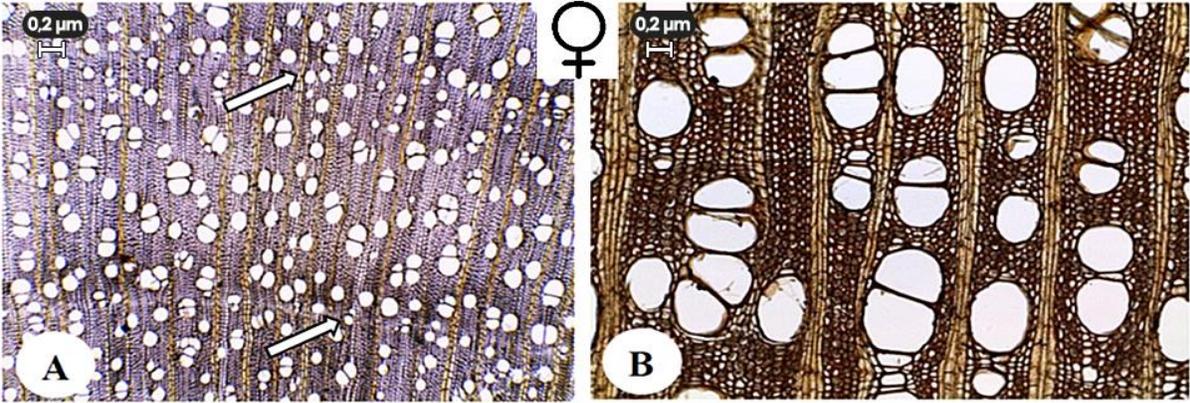


Figura 3. 2. Estructura de la madera en árboles femeninos de *Amphipterygium adstringens*. – A & B: Corte transversal. – A: Porosidad difusa y límites entre zonas de crecimiento (flechas). – B: Distribución de los poros. – C & D: Material disociado. – C: Elemento de vaso con forma de tambor y sin ápices. – D: Elemento de vaso en forma alargada y con presencia de ápices. – E & F: Corte radial. – E: Elemento de vaso con placa de perforación simple y punteaduras intervasculares alternas (flecha negra). – F: Cristales romboidales en células de parénquima axial. – G: Material disociado. – G: Fibra moderadamente corta con grosor de la pared muy delgado. – H: Corte transversal. – H: Arreglo del parénquima axial: apotraqueal difuso (flecha negra) y paratraqueal escaso (flecha blanca). – I: Corte radial. – I: Rayos heterocelulares con células erectas (flecha negra) e isodiamétricas (flecha blanca). J: Corte tangencial. – J: Rayos triseriados y multiseriados con canal gomífero (flecha blanca).

Los árboles masculinos y femeninos mostraron diferencias altamente significativas ($p < 0.0001$) en todos los caracteres anatómicos que fueron medidos (Cuadro 3. 1). Los árboles femeninos tuvieron las estructuras anatómicas más grandes, con excepción de la altura y ancho de los rayos (Cuadro 3. 1). También se encontraron diferencias significativas entre sexos ($p < 0.01$) con respecto a la eficiencia y seguridad en el transporte del agua. Los árboles masculinos tuvieron el mayor índice de vulnerabilidad, mientras que los femeninos una alta eficiencia en la conductividad hidráulica y en el índice de agrupamiento de vasos (Cuadro 3. 2).

Cuadro 3. 2. Índices funcionales del xilema secundario de *Amphipterygium adstringens*.

Índices	Masculinos	Femeninos
Índice de conductividad hidráulica relativa ($\mu\text{m}^4 \text{mm}^{-2} \times 10^6$)	45.72**	67.66**
Índice de vulnerabilidad	2.02*	1.7*
Índice de agrupamiento de vasos	1.35**	1.66**

Nivel de significancia: *0.05; **0.01

3.6. Discusión

3.6.1. Caracteres anatómicos del xilema secundario de *Amphipterygium adstringens*

La madera de los árboles femeninos y masculinos de *Amphipterygium adstringens* evaluada en este estudio tiene caracteres análogos a los observados en descripciones previas de los géneros *Amphipterygium* spp. y *Orthopterygium* sp. (Fritsch, 1908; Kramer, 1939; Stern, 1952; Youngs, 1955; Barajas-Morales y León, 1989). No obstante, en el presente estudio no se observó la presencia de tilosis, caracter común en la mayoría de los miembros de la familia Julianaceae (actualmente incluidos en la familia Anacardiaceae; Wannan, 1986, 2006). El bloqueo generado por la tilosis favorece que los poros sean impermeables, propiedad de importancia tecnológica; por el contrario, tiene un efecto negativo en la conductividad hidráulica debido a que induce cavitación (Kollmann y Côte, 1968; Forest Products Laboratory, 2010). Es posible que las condiciones ambientales en el área de estudio no sean tan estresantes como para promover un incremento en la presión de las células del parénquima, en comparación con los sitios de los cuales procedieron las muestras de madera utilizadas por otros autores (Fritsch, 1908; Kramer, 1939; Stern, 1952; Youngs, 1955), y por lo tanto, no se registró este tipo de inclusión en los poros de ninguno de los sexos.

Por el contrario, si se observaron cristales que variaron en dominancia de acuerdo al sexo en *A. adstringens* (prismáticos y abundantes en masculinos vs rómbicos y escasos en femeninos). Este tipo de contenidos minerales son un caracter diagnóstico en la familia Anacardiaceae (oxalato de calcio y cuerpos de sílice; Record, 1939; Terrazas 1994, 1999), comúnmente observado en el género *Amphipterygium* spp. en forma de filas longitudinales de células parenquimatosas delgadas (chambered cristal-fibras), más que cristales solitarios (Fritsch, 1908); y específicamente abundantes y con forma prismática en *A. adstringens* (Kramer, 1939; Barajas-Morales y León, 1989), semejante a lo observado en este estudio para árboles masculinos.

Otro hallazgo relevante de este trabajo fue la diferenciación del tipo de rayos entre sexos en *A. adstringens*, debido a que se observaron rayos tanto homocelulares (masculinos) como heterocelulares (femeninos), y de clase uniseriados a multiseriados. De acuerdo con Terrazas (1999), la familia Anacardiaceae se caracteriza por presentar rayos generalmente heterocelulares y uniseriados; pero enfatiza que géneros como *Amphipterygium* spp. tienen radios de 4 a 6 series. Algunos autores concuerdan que *A. adstringens* presenta rayos que van desde uniseriados a multiseriados (Stern, 1952; Barajas-Morales y León, 1989); pero únicamente Kramer (1939) menciona la presencia de rayos homocelulares con hasta seis hileras de ancho, que de acuerdo con nuestros resultados estas muestras debieron proceder de árboles masculinos.

Un caso similar se presentó con el parénquima axial, debido a que registramos para ambos sexos de *A. adstringens* parénquima tanto paratraqueal como apotraqueal, escaso y vascicéntrico. En cambio, en ningún otro estudio del grupo se había observado la presencia de parénquima apotraqueal (Fritsch, 1908; Record, 1939; Kramer, 1939; Stern, 1952; Youngs, 1955; Barajas-Morales y León, 1989; Schweingruber et al., 2011); y de acuerdo con Terrazas (1994), el parénquima axial en la familia Anacardiaceae es predominantemente paratraqueal, mientras que la presencia de parénquima apotraqueal en los géneros americanos es baja. Existen indicios de que las condiciones de aridez favorecen la presencia de ambos tipos de parénquima en las especies leñosas (Schweingruber et al., 2011), posible causa de su existencia en la madera de los árboles dióicos de *A. adstringens*.

Cabe destacar que los canales gomíferos observados en ambos sexos de *A. adstringens* son comunes en todo el género (Kramer, 1939), y tienen importancia taxonómica para delimitar a nivel de especie (Fritsch, 1908). Terrazas (1994) menciona que los canales radiales están presentes en cerca del 60% de los géneros de la familia Anacardiaceae y son un caracter

plesiomórfico, pero parece ser también un rasgo anatómico desarrollado durante la ontogenia del xilema secundario independientemente del sexo, debido a que no fueron observados en madera juvenil de los géneros *Orthopterygium* sp. y *Amphipterygium* spp. (Stern, 1952; Youngs, 1955). Sin embargo, es un rasgo que comparte únicamente con la familia Burseraceae, ambos del orden Sapindales, tanto en maderas tropicales de ambientes húmedos y cálidos (León, 2014), como aquellas exclusivas del bosque tropical caducifolio (Barajas-Morales, 1985; Barajas-Morales y León, 1989).

De igual forma, la porosidad difusa en *A. adstringens* no varió en nuestro trabajo en función de la dioecia, y coincide con lo observado por otros autores para el resto de especies de los géneros *Amphipterygium* spp. y *Orthopterygium* sp. (Kramer, 1939; Stern, 1952; Youngs, 1955); sin embargo, en todos estos estudios se indicaba que no existían anillos de crecimiento, salvo el estudio de Barajas-Morales y León (1989) en Chamela, Jalisco, en el cual se menciona que los anillos de *A. adstringens* son inconspicuos pero delimitados por fibras de pared gruesa, al igual que en nuestra investigación para ambos sexos de esta especie. De acuerdo con Terrazas (1994), la porosidad anular es un carácter derivado en la familia Anacardiaceae que se adquirió independientemente en tres linajes, por lo que se deduce que *Amphipterygium* spp. es un clado ancestral debido a la presencia de porosidad difusa, rasgo que en su momento debió ser dominante en el grupo.

De hecho, la propuesta de Webber (1941) respalda nuestro planteamiento. Con base en la similitud de algunos caracteres del xilema secundario entre las familias Burseraceae, Anacardiaceae, Julianaceae, Rutaceae, Simarubaceae y Meliaceae, este autor propuso la existencia de un complejo conformado por dos grupos de familias con un ancestro en común: una altamente evolucionada (Meliaceae, Simarubaceae y Rutaceae) y otra más primitiva (Anacardiaceae, Burseraceae y Julianaceae). El grupo más evolucionado tenía una estructura estratificada y canales intercelulares traumáticos, mientras que el grupo primitivo no presentaba estratificación y tenía canales intercelulares normales.

A su vez, la madera de las familias Anacardiaceae, Burseraceae y Julianaceae tienen otros caracteres en común, como canales intercelulares, rayos vasculares heterogéneos y fibras septadas; en tanto Burseraceae y Julianaceae difieren de Anacardiaceae en que todos los miembros tienen porosidad difusa, y Burseraceae se distingue de Anacardiaceae y Julianaceae en

que las puntuaciones intervasculares son alternas y las placas de perforación siempre simples (Webber, 1941; Gómez-Vázquez y Engleman, 1983; León, 2010, 2012, 2014).

De acuerdo con Stern (1952), también existen similitudes en los caracteres de la madera de las especies que componen el género *Amphipterygium* spp. No obstante, a pesar de que se reconoce que los miembros de este género así como los de su grupo hermano (*Orthopterygium*) son dioicos (Schlechtendal, 1843; Hemsley, 1908), en ninguna de las descripciones de la madera de estos grupos ha sido considerado el sexo como un carácter diagnóstico (Fritsch, 1908; Kramer, 1939; Stern, 1952; Youngs, 1955; Barajas-Morales y León, 1989; Aguilar, 2017). Dadas las diferencias (mensurables y no mensurables) en los caracteres del xilema secundario encontradas en este estudio para árboles femeninos y masculinos de *A. adstringens*, es posible que la variación intraespecífica e interespecífica registrada en estos géneros no solo se deba al efecto de la ontogenia del material analizado (Stern, 1952; Youngs, 1955), sino a la influencia de cada expresión sexual debido a su función ecofisiológica particular.

En un BTC de México, Cruz (2016) demostró que los caracteres anatómicos de la madera de *Bursera linanoe* (La Llave) Rzed., Calderón & Medina, diferían en función de la poligamodioecia (árboles dioicos y árboles monoicos) y de las características antropógenas de cada sitio de colecta (perturbado vs conservado). A su vez, en los bosques tropicales de China, Feng y Ping (1998) también encontraron diferencias entre sexos en tres especies dioicas, siendo los árboles femeninos los que tenían un mayor grosor en las paredes de las fibras y un menor número de fibras septadas y fibrotraqueidas. De manera que los hallazgos de nuestro estudio demuestran la importancia de analizar la madera tomando en cuenta la condición sexual de la especie.

3.6.2. Variación ecoanatómica y diferenciación sexual en la madera de *Amphipterygium adstringens*

Con respecto a la anatomía ecológica del leño de *A. adstringens*, ambos sexos presentaron porosidad difusa, rasgo que ha sido relacionado con un decremento paulatino en la conductividad hidráulica a medida que incrementa la presión negativa (Hacke et al., 2006; Gleason et al., 2016); lo que se considera una ventaja adaptativa que disminuye el riesgo abrupto a la cavitación en bosques tropicales estacionalmente secos. De hecho, *A. adstringens* comparte este carácter (porosidad difusa) con un alto porcentaje de especies a nivel mundial que habitan en estos

ambientes (Lindorf, 1994; Segala-Alves y Angyalossy-Alfonso, 2000; León, 2005, 2014; Wheeler et al., 2007; Zanne et al., 2010; Carlquist, 2012; Olson et al., 2014), indicio de la plasticidad del xilema ante condiciones estresantes por sequía.

Aun cuando el arreglo del xilema secundario de *A. adstringens* es similar entre sexos, las dimensiones de los conductos vasculares difirieron significativamente. Los árboles femeninos tuvieron elementos de vaso más largos y con mayor diámetro tangencial. De acuerdo con Carlquist (2012), el ensanchamiento del diámetro del lumen y una mayor longitud de los elementos de vaso maximizan la conductividad hidráulica, ya que la tasa del flujo volumétrico incrementa con la cuarta potencia del radio de los poros siguiendo la ley de Hagen-Poiseuille (Tyree y Zimmermann, 2002); lo que se traduce en una mejor eficiencia hidráulica en la conducción pero a costo de menor seguridad (Sperry, 2005). Este hallazgo hace suponer que los individuos femeninos de *A. adstringens* son más eficientes con respecto a los masculinos, mientras que los últimos muestran una mayor afinidad a la seguridad hidráulica.

Sin embargo, los árboles femeninos también presentaron una alta frecuencia de poros agrupados en cadenas radiales. Si bien en ambos sexos los poros solitarios superaron a los múltiples, la mayor presencia de vasos agrupados en las plantas femeninas podría ofrecer vías alternas para la conducción de agua en el caso de embolismos locales, confiriéndoles también seguridad (Tyree, 2003). Barajas-Morales (1985) encontró que cerca del 40% de las especies arbóreas de un bosque seco en México presentaban poros agrupados; en tanto que Aguilar (2017) registró que el 20% de los poros de *A. adstringens* tienen este arreglo. De hecho, la presencia de poros agrupados ha sido estrechamente asociada con ambientes estresados por sequía (Carlquist, 1966, 1984; Baas y Carlquist, 1985; Moglia y Gimenez, 1998; Lindorf, 1994; León, 2005), y reportada en taxa que carecen de traqueidas vascicéntricas y presentan fibras libriformes incapaces de conducir agua (Carlquist, 2001, 2012; Zanne et al., 2010), como es el caso del Cuachalalate.

Estos resultados confirman la información procedente de los índices hidráulicos. De acuerdo con Carlquist (2001), el menor valor que puede tomar el índice de agrupamiento de vasos (VGI) es la unidad, y esto ocurre cuando la madera presenta poros exclusivamente solitarios. Como se indicó previamente, la densidad de poros solitarios en ambos sexos del Cuachalalate es mayor con respecto a los poros múltiples, casi dos veces en árboles masculinos y tres veces en los femeninos. Esto haría suponer que los árboles femeninos debieron haber presentado un VGI más bajo; no obstante, el VGI no considera el número de vasos agrupados en su ecuación, sino el

número de grupos de vasos (Carlquist, 2001, 2012). De manera que el bajo número de grupos de poros registrado en los individuos femeninos de esta especie se compensa con el elevado número de áreas de contacto entre vasos adyacentes, posible estrategia tanto para incrementar las longitudes de desplazamiento de columnas de agua como para prevenir colapsos bajo condiciones de presión negativa (Carlquist, 1984, 2012; Zanne et al., 2010). Resultados similares se han reportado para los bosques tropicales caducifolios de Michoacán, México, en donde *A. adstringens* fue una de las especies (n=28) con menor valor para este índice (VGI=1.31), pero sin distinguir entre sexos (Aguilar, 2017).

La correlación positiva entre diámetro tangencial de poros y densidad de poros por mm² expresada en el índice de vulnerabilidad (VI) de *A. adstringens* contrasta con la teoría (Carlquist et al., 2001, 2012; Olson et al., 2014; Gleason et al., 2016). Diversos estudios han demostrado que en condiciones estresantes por sequía el diámetro del lumen tiende a disminuir mientras la densidad de poros a incrementar (Baas, 1973, 1985, 2004; Carlquist, 1966, 1977; Carlquist y Hoekman, 1985; Barajas-Morales, 1985; Lindorf, 1994; Moglia y Gimenez, 1998; León, 2005), lo que se asocia a maderas con caracteres xeromórficos. En las plantas femeninas de Cuachalalate el menor valor del VI se traduce como menor vulnerabilidad a la cavitación; es decir, mayor redundancia de vasos asociada a otros caracteres anatómicos de la madera como son vasos agrupados, alta densidad de poros, placas de perforación simple y presencia de puntuaciones, que en conjunto contribuyen a resistir la presencia de burbujas de aire en los conductos y asegurar el flujo constante (Carlquist, 1977, 2001).

De hecho, se ha indicado que la presencia de punteaduras intervasculares representa más del 50% de la resistencia hidráulica en angiospermas (Choat et al., 2008; Choat y Pittermann, 2009), y que el grosor de las membranas de las punteaduras es la principal característica del leño correlacionada con la resistencia a embolismos (Li et al., 2016). Si bien en este estudio no se cuantificó las dimensiones de las punteaduras de *A. adstringens*, diversos autores (Fritsch, 1908; Kramer, 1939; Stern, 1952; Youngs, 1955; Barajas-Morales y León, 1989; Terrazas, 1994, 1999) han registrado que éstas son tanto opuestas como alternas, rebordeadas, y de entre 10-12 µm de diámetro (pequeñas-medianas).

De acuerdo con León (2005), las punteaduras alternas son las más evolucionadas y, en consecuencia, más eficientes para la conducción; en tanto que la función de las puntuaciones rebordeadas es prevenir la entrada de burbujas de aire y patógenos entre conductos (Sperry y

Tyree, 1988; Choat et al., 2008; Pittermann, 2010), evitando el bloqueo del flujo de savia. Hacke et al (2006) demostraron experimentalmente que una mayor resistencia a la cavitación está asociada a una menor área de la membrana de la punteadura por vaso, rasgo que se asocia a su vez con un menor diámetro de poro y de longitud del elemento de vaso. Con base exclusivamente en este rasgo anatómico (punteaduras), es posible inferir que la madera de *A. adstringens* en términos generales podría ser tanto eficiente como segura, pero futuros estudios son necesarios para evaluar las diferencias en las punteaduras en cada sexo como medida explicativa de su adaptación al ambiente y de las estrategias que siguen para la conductividad hidráulica.

No obstante, de acuerdo con los caracteres mensurables y no mensurables del xilema secundario así como los índices hidráulicos utilizados en este estudio, es posible afirmar que la madera de los árboles femeninos de Cuachalalate tiende a ser tanto eficiente como segura, por lo que coexisten caracteres anatómicos relacionados con la xeromorfía (alta densidad de poros mm^2 y poros agrupados) y la mesomorfía (poros anchos y elementos de vaso largos) en este sexo. Algunos autores (Hacke et al., 2006; Poorter et al., 2009; Gleason et al., 2016) han planteado que la combinación de caracteres en el leño asociados a otras adaptaciones morfológicas y fisiológicas permiten a las especies arbóreas sobrevivir en ambientes hídricamente estresantes.

Lindorf (1994) en un bosque seco de Venezuela encontró que la xeromorfía está correlacionada con la senescencia, por lo que la pérdida de hojas evita llegar a potenciales negativos que ocasionan la cavitación y permite a la planta una mayor eficiencia hidráulica (Easmus y Prior, 2001; Giraldo y Hoolbrook, 2011), la cual es fundamental si se cuenta con un periodo corto de tiempo para el desarrollo y crecimiento de los árboles, como ocurre en ambientes estacionales con una marcada época de lluvias, tales como el bosque tropical caducifolio (Miles et al., 2006). De manera que la presencia de caracteres mesomórficos en una especie principalmente xérica, como son los individuos femeninos del Cuachalalate, permite plantear la existencia de un “efecto sexual mitigante” en esta especie, posiblemente debido a la plasticidad del xilema en respuesta a una explotación diferencial del nicho de acuerdo al sexo (Negrutiu et al., 2001; McKown et al., 2017) y a diferentes necesidades fisiológicas asociadas con la aptitud (Delph, 1999; Obeso, 2002; Barret y Hough, 2012).

De acuerdo con lo esperado, en esta investigación se encontraron diferencias en las dimensiones de las características microscópicas de la madera entre sexos. Sin embargo, los árboles masculinos de *A. adstringens* no presentaron estructuras anatómicas con mayores dimensiones

para el transporte de agua, y con respecto a los índices hidráulicos, tampoco fueron más eficientes (RHCI= 45.72 y VGI= 1.35) ni seguros (VI= 2.02). De igual modo, en todos los caracteres anatómicos del xilema secundario analizados en este estudio (con la excepción de la altura y ancho de los rayos), las estructuras celulares de los árboles femeninos fueron más grandes, y presentaron adaptaciones que les confieren cualidades para transportar eficientemente el agua con menor riesgo a cavitación, contrario a la hipótesis planteada (Bañuelos y Obeso, 2004; Montesinos et al., 2006; Iszkulo y Boratynski 2011).

Algunos autores mencionan que las diferencias en los requerimientos para la reproducción según el sexo pueden causar divergencias en el comportamiento fisiológico (Niklas, 1997; Dawson y Geber, 1999; Delph 1999; Obeso, 2002). De manera que las características que favorecen la adquisición de recursos o el uso eficiente de los mismos generalmente conllevan al decaimiento de otras, lo que impide la maximización simultánea de varias funciones (Obeso, 2002; Barret y Hough, 2012; Gleason et al., 2016). Esto sugiere que si bien anatómicamente los individuos femeninos de Cuachalalate muestran caracteres que los hacen ser tanto eficientes como seguros, una alta eficiencia en la conducción favorecería mayores tasas de transpiración, que a su vez incrementarían la tasas fotosintéticas y, por ende, habría un mayor ritmo de crecimiento y acumulación de biomasa (Pittermann, 2010; Gleason et al., 2016); pero a cambio, la translocación de recursos no priorizaría la reproducción en este sexo (Obeso, 2002; Barret y Hough, 2012).

De acuerdo con Dawson y Geber (1999), en especies dioicas las plantas femeninas experimentan presión de selección para minimizar el efecto negativo de tener mayor costo energético para la reproducción (que en *A. adstringens* se debe a la producción masiva de frutos; Luna-Nieves et al., 2017) y, por lo tanto, exhiben mayor capacidad fisiológica que los árboles masculinos (Obeso, 2002). Es posible que debido a esto los árboles femeninos de Cuachalalate presentan mayores tasas de crecimiento radial (Beltrán-Rodríguez, *en proceso de elaboración*), que si bien implican un uso menos eficiente del agua dada la alta demanda evaporativa por los conductos estomáticos (Dawson y Geber, 1999; Pittermann, 2010), permiten alcanzar con mayor rapidez el dosel superior e incrementar la capacidad competitiva de los árboles, lo que asegura la reproducción (Poorter et al., 2009; Wright et al., 2010; Zanne y Falster, 2010).

Por lo tanto, se plantea que existe un balance entre crecimiento radial y reproducción en los individuos femeninos de *A. adstringens*, en donde el alto costo energético implicado en la

producción masiva de frutos, asociado a la eficiencia hidráulica y la maximización en tamaño de los árboles, se compensa con menores dimensiones de las inflorescencias y flores femeninas así como un menor número de flores promedio (Cuevas-Figueroa, 2005) y de semillas viables por fruto (Cid de la Torre, 2008; Guzmán-Pozos y Cruz-Cruz, 2014). Resultados similares han sido reportados para otras especies perennes dioicas (Obeso, 2002; Barret y Hough, 2012), por lo que en concordancia con Delph (1999) y Mckown et al (2017), suponemos que las historias de vida de cada sexo en el Cuachalalate pueden ser una consecuencia de los patrones diferenciales de asignación de recursos en respuesta a necesidades ecofisiológicas específicas dadas sus estrategias reproductivas, que favorecen a ciertas tasas vitales y contribuyen a una ocupación especializada del espacio de crecimiento.

3.7. Conclusiones

La anatomía del xilema secundario funcional de los árboles masculinos y femeninos de *A. adstringens* fue similar a nivel de contenidos celulares, presentando caracteres análogos a otros grupos filogenéticamente relacionados (Burseraceae), mismos que les confieren ventaja adaptativa para sobrevivir en condiciones estresantes por sequía. No obstante, existen diferencias en el tamaño de cada estructura entre sexos. Las dimensiones de los vasos (longitud, diámetro y densidad por mm^2) y de las fibras (longitud y grosor de la pared) fueron significativamente mayores en los individuos femeninos; patrón opuesto a otros caracteres anatómicos como el largo y el ancho de los rayos, en donde los árboles masculinos tuvieron células más grandes. Contrario a lo esperado, los caracteres mensurables y no mensurables del xilema secundario así como los índices hidráulicos sugieren que la madera de los árboles femeninos de Cuachalalate es tanto eficiente como segura, debido a la alternancia de caracteres anatómicos relacionados con la xeromorfía (alta densidad de poros por mm^2 y elevada frecuencia de poros agrupados en cadenas radiales) y la mesomorfía (poros anchos y elementos de vaso largos). Este hallazgo permite comprender el balance energético requerido para diversos procesos biológicos de los individuos femeninos de Cuachalalate (crecimiento radial, tasas de regeneración del leño), y plantea la necesidad de documentar la diferenciación sexual en especies dioicas al describir la anatomía del xilema secundario, así como de evaluar los rasgos adaptativos de cada sexo como respuesta ecofisiológica en ambientes hídricamente estresantes.

3.8. Literatura citada

- Aguilar A. 2017. Comparación de los elementos conductores (vasos) de la madera entre un bosque tropical caducifolio del pacífico y del golfo de México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México.
- Baas P. 1973. The wood anatomical range in *Ilex* (Aquifoliaceae) and its ecological and phylogenetic significance. *Blumea* 21: 193-258.
- Baas P., Werker E., Fahn A. 1983. Some ecological trends in vessel characters. *IAWA Bulletin* n.s. 4 (2-3): 141-151.
- Baas P., Carlquist S. 1985. A comparison of the ecological wood anatomy of the Floras of Southern California and Israel. *IAWA Bulletin* n.s. 6(4): 349-353.
- Baas P., Ewers F.W., Davis S.D., Wheeler E.A. 2004. Evolution of xylem physiology. In Hemsley A.R., Poole I. (eds.). *The Evolution of Plant Physiology*. Elsevier, London. 273-295 pp.
- Baas P., Battipaglia G., De MiCco V., Lens F., Wheeler E. 2013. Wood Structure in Plant Biology and Ecology. *IAWA Journal* 34(4).
- Bañuelos M.J., Obeso J.R. 2004. Resource allocation in the dioecious shrub *Rhamnus alpinus*: the hidden costs of reproduction. *Evolutionary Ecology Research* 6: 397-413.
- Barajas-Morales J. 1985. Wood structural differences between trees of two tropical forests in Mexico. *IAWA Bulletin* n.s. 6(4): 355-364.
- Barajas-Morales J., León C. 1989. Anatomía de maderas de México: especies de una Selva Baja Caducifolia. *Publicaciones Especiales 1*. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 126 pp.
- Barret S., Hough J. 2012. Sexual dimorphism in flowering plants. *Journal of Experimental Botany* doi:10.1093/jxb/ers308.
- Bawa, K.S. y Opler, P.A. 1975. Dioecism in tropical trees. *Evolution* 29(1):167-179.
- Beltrán-Rodríguez L., Valdez-Hernández J., Luna-Cavazos M., Romero-Manzanares A., Pineda-Herrera E., Maldonado-Almanza B., Borja de la Rosa Ma., Blancas J. 2018. Estructura y diversidad arbórea de bosques tropicales caducifolios secundarios en la Reserva de la Biósfera Sierra de Huautla, Morelos. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 89(1).
- Bullock S.H. 1985. Breeding Systems in the Flora of a Tropical Deciduous Forest in Mexico. *Biotropica* 17(4): 287-301.

- Carlquist S. 1966. Wood anatomy of Compositae: A summary with comments on factors controlling wood evolution. *Aliso* 6: 25-44.
- Carlquist S. 1975. Ecological strategies of xylem evolution. University of California Press. 259 pp.
- Carlquist S. 1977. Ecological factors in wood evolution: a floristic approach. *American Journal of Botany* 64(7): 887-896.
- Carlquist S. 1980. Further concepts in ecological wood anatomy, with comments on recent work in wood anatomy and evolution. *Aliso* 9: 499-553.
- Carlquist S. 1984. Vessel grouping in dicotyledon wood: Significance and relationship to imperforate tracheary elements. *Aliso* 10(4): 505-525.
- Carlquist S., Hoekman D.A. 1985. Ecological wood anatomy of the woody Southern Californian Flora. *IAWA Bull. n.s.* 6(4): 319-347.
- Carlquist S. 2001. *Comparative Wood Anatomy. Systematic, Ecological, and Evolutionary Aspects of Dicotyledon Wood*. 2nd edition. Springer, Berlin, Heidelberg. 449 pp.
- Carlquist S. 2012. How wood evolves: a new synthesis. *Botany* 90: 901-940.
- Chattaway M.M. 1932. Proposed standards for numerical values used in describing woods. *Tropical Woods* 29: 20–28.
- Chattaway M.M. 1955. Crystals in woody tissues; Part I. *Tropical Woods* 102:55-74.
- Chattaway M.M. 1956. Crystals in woody tissues; Part II. *Tropical Woods* 104: 100–124.
- Choat B., Cobb A.R., Jansen S. 2008. Structure and function of bordered pits: new discoveries and impacts on whole-plant hydraulic function. *New Phytologist* 177: 608-626.
- Choat B., Pittermann J. 2009. New insights for bordered pit structure and cavitation resistance in angiosperms and conifers. *New Phytologist* 182: 557-560.
- Cid de la Torre K.S. 2008. Propagación sexual de Cuachalalalate (*Amphipterygium adstringens*), especie de uso medicinal. BSc Dissertation Thesis. Facultad de Ciencias, UNAM. México.
- Correia S de J., David J.P., David J. 2006. Metabólitos secundários de espécies de Anacardiaceae. *Química Nova* 29(6): 1287-1300.
- Cruz I. 2016. Polimorfismo sexual, germinación y anatomía de la madera de *Bursera linanoe* (La Llave) Rzed., Calderón & Medina. Master thesis. Postgrado en Ciencias Forestales, Colegio de Postgraduados, México. 48-68 pp.
- Cuevas X. 2005. A revision of the genus *Amphipterygium* (Julianiaceae). *Ibugana* 13(1): 27-47.

- Dawson T.E., Geber M.A. 1999. Dimorphism in Physiology and Morphology. In: Geber M.A., Dawson T.E., Delph L.F. (eds). Gender and sexual dimorphism in flowering plants. Springer-Verlag Berlin Heidelberg New York. 175-210 pp.
- Delph L.F. 1999. Sexual dimorphism in life history. In: Geber M.A., Dawson T.E., Delph L.F. (eds). Gender and sexual dimorphism in flowering plants. Springer-Verlag Berlin Heidelberg New York. 149-174 pp.
- Dong Z, Baas P. 1993. Wood anatomy of trees and shrubs from China. V. Anacardiaceae. IAWA Journal 14: 87-102.
- Easmus D., Prior L. 2001. Ecophysiology of Trees of Seasonally Dry Tropics: Comparisons among Phenologies. *Advances in Ecological Research* 32: 113-197.
- Fahn A. 1964. Some anatomical adaptations of desert plants. *Phytomorphology* 14: 93-102.
- Fahn A, Werker E, Baas P. 1986. Wood anatomy and identification of trees and shrubs from Israel and adjacent regions. *Isr Acad Sei Human*, Jerusalem. 212 pp.
- Fritsch F.E. 1908. The anatomy of the Julianiaceae considered from the systematic point of view. *Transactions of the Linnean Society of London* VII: 129-151.
- Franklin G. 1937. Permanent preparations of macerated wood fibres. *Tropical Woods* 49: 21-22.
- Gadek P.A., Fernando E.S., Quinn C.J., Hoot S.B., Terrazas T., Sheahan M.C., Chase M.W. 1996. Sapindales: molecular delimitation and infraordinal groups. *American Journal of Botany* 83: 802-811.
- García E. 2004. 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.
- Giraldo J.P., Hoolbrook M. 2011. Physiological mechanisms underlying the seasonality of leaf senescence and renewal in Seasonally Dry Tropical Forest Trees. In: Dirzo R., Young H.F., Mooney H.A., Ceballos G. (eds.). *Seasonally Dry Tropical Forests: Ecology and Conservation*. Island Press. Washington, DC, USA. 129-140 pp.
- Gleason S.M., Westoby M., Jansen S., Choat B., Hacke U.G., Pratt R.B., Bhaskar R., Brodribb T.J., Bucci, Kun-Fang C., Cochard H., Delzon S., Domec J., Ze-Xin F., Feild T.S., Jacobsen A.L., Johnson D.M., Lens F., Maherali H., Martínez-Vilalta J., Mayr S., McCulloh K.A., Mencuccini M., Mitchell P.J., Morris H., Nardini A., Pittermann J., Plavcová L., Schreiber S.G., Sperry J.S., Wright I.J., Zanne A.E. 2016. Weak tradeoff between xylem safety and

- xylem-specific hydraulic efficiency across the world's woody plant species. *New Phytologist* 209: 123–136.
- Gómez-Vázquez E.G., Engleman, E.M. 1983. Wood anatomy of *Bursera longipes* and *Bursera copallifera*. *IAWA Bulletin* n.s. 4(4): 207-212.
- Gregory M. 1994. Bibliography of Systematic Wood Anatomy of Dicotyledons. *IAWA Journal*. Supplement 1. 265 pp.
- Guzmán-Pozos A., Cruz-Cruz E. 2014. Características físicas de frutos de Cuachalalate (*Amphipterygium adstringens* (Schltfl.) Standl) de tres procedencias. *Revista Fitotecnia Mexicana* 37(3): 255-260.
- Hacke, U.G., Sperry, J.S., Wheeler J.K. y Castro, L. 2006. Scaling of angiosperm xylem structure with safety and efficiency. *Tree Physiology* 26: 689–701.
- Heilbut J. 2000. Lower species richness in dioecious clades. *American Naturalist* 156: 221-241.
- Hemsley W.B. 1906. On the Julianaceae, a New Natural Order of Plants. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 199: 169–197.
- IAWA Committee. 1989. IAWA List of Microscopic Features for Hardwood identification with an Appendix on Non-Anatomical information. *IAWA Bull.* n.s. 10(3): 219–332.
- Iszkuło G., Boratynski A. 2011. Initial period of sexual maturity determines the greater growth rate of male over female in the dioecious tree *Juniperus communis* subsp. *communis*. *Acta Oecologica* 37(2):99-102.
- Johnson D.M., McCulloh K.A., Woodruff D.R., Meinzer F.C. 2012. Hydraulic safety margins and embolism reversal in stems and leaves: Why are conifers and angiosperms so different?. *Plant Science* 195: 48-53.
- Kollmann F.F., Côte W.A. 1968. *Principles of Wood Science and Technology I. Solid Wood*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. 604 pp.
- Kramer P.R. 1939. The woods of *Billia*, *Cashalia*, *Henoonia*, and *Juliana*. *Tropical Woods* 58: 1-5.
- Kryn J.M. 1952. The anatomy of the wood of the Anacardiaceae and its bearing on the phylogeny and relationship of the family. Ph.D. thesis, Department of Forestry, University of Michigan. 331 pp.
- León W. 2005. Ecological anatomy of secondary xylem in a tropical dry forest of Venezuela. *Acta Botánica Venezuelica* 28(2): 257-273.

- León W. 2010. Anatomía de la madera de 18 especies de Sapindaceae de Venezuela. *Ernstia* 20(2): 107-139.
- León W. 2012. Anatomía de la madera de once especies de la familia Burseraceae en Venezuela. *Revista Forestal Venezolana* 56(1): 9-20.
- León W. 2014. Anatomía de maderas de 108 especies de Venezuela. *Pittieria* 42(1): 267. Publicación Especial.
- Li S., Lens F., Espino, S., Karimi Z., Klepsch M., Schenk H.J., Schmitt M., Schuldt B., Jansen S. 2016. Intervessel pit membrane thickness as a key determinant of embolism resistance in angiosperm xylem. *IAWA Journal* 37(2): 152-171.
- Lindorf H. 1994. Eco-anatomical wood features of species from a very Dry Tropical Forest. *IAWA Journal* 15(4): 361-376.
- Luna-Nieves A.L., Meave J.A., Cerdeira L.P., Ibarra-Manríquez G. 2017. Reproductive phenology of useful Seasonally Dry Tropical Forest trees: Guiding patterns for seed collection and plant propagation in nurseries. *Forest Ecology and Management* 393: 52–62.
- McKown A.D., Klápště J., Guy R.D., Soolanayakanahally R.Y., La Mantia J., Porth I., Skyba O., Unda F., Douglas C.J., El-Kassaby Y.A., Hamelin R.C., Mansfield S.D., Cronk Q.C.B. 2017. Sexual homomorphism in dioecious trees: extensive tests fail to detect sexual dimorphism in *Populus*. *Nature* 7: 1831: 1-14.
- Miles L., Newton A.C., DeFries R.S., Ravilious C., May I., Blyth S., Kapos V., Gordon J.E. 2006. A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *Journal of Biogeography* 33: 491–505.
- Mitchell J.D. 1990. The Poisonous Anacardiaceae Genera of the World. *Advances in Economic Botany* 8: 103-129.
- Moglia G., Gimenez A.M. 1998. Rasgos anatómicos característicos del Hidrosistema de las principales especies arbóreas de la Región Chaqueña Argentina. *Investigación Agraria: Sistemas y Recursos Forestales* 7 (1 y 2): 53-71.
- Montesinos D., De Luis M., Verdú M., Raventos J., García-Fayos P. 2006. When, how and how much: gender-specific resource-use strategies in the dioecious tree *Juniperus thurifera*. *Annals of Botany* 98: 885-889.

- Muellner A.N., Vassiliades D.D., Renner S.S. 2007. Placing Biebersteiniaceae, a herbaceous clade of Sapindales, in a temporal and geographic context. *Plant Systematic and Evolution* 266: 233-252.
- Navarrete A., Mata R. 2009. Monografías Científicas de Plantas Medicinales de México. Cuachalalate *Amphipterygium adstringens* Schiede ex Schltdl (Anacardiaceae). Pruebas de control de calidad (identidad y composición), eficacia y seguridad. Sentido Giratorio Ediciones. México. 23 pp.
- Negrutiu I., Vyskot B., Barbacar N., Georgiev S., Moneger F. 2001. Dioecious Plants. A Key to the Early Events of Sex Chromosome Evolution. *Plant Physiology* 127: 1418–1424.
- Niklas K.J. 1997. *The Evolutionary Biology of Plants*. University of Chicago Press, Chicago. 467 pp.
- Obeso J.R. 2002. The costs of reproduction in plants. *New Phytologist* 155: 321-348.
- Olson M., Anfodillo T., Rosell J., Petit G., Crivellaro A., Isnard S., León-Gómez C., Alvarado-Cárdenas L., Castorena M. 2014. Universal hydraulics of the flowering plants: vessel diameter scales with stem length across angiosperm lineages, habits and climates. *Ecology Letters* 17: 988-997.
- Ordoño A. 1998. Anatomía de la corteza de cuatro especies de la selva baja caducifolia del estado de Morelos: origen, desarrollo y regeneración. Tesis de Maestría. Programa de Botánica, Colegio de Postgraduados. México.
- Pell S.K. 2004. Molecular systematics of the cashew family (Anacardiaceae). Ph.D. thesis, Department of Biological Sciences, Louisiana State University, Baton Rouge. 193 pp.
- Pell S.K., Mitchell J.D., Miller A.J., Lobo T.A. 2011. Anacardiaceae. In: Kubitzki K (ed). *The Families and Genera of Vascular Plants. Flowering Plants Eudicots. Sapindales, Cucurbitales, Myrtaceae*. Volume X. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. 7-50 pp.
- Pittermann J. 2010. The evolution of water transport in plants: an integrated approach. *Geobiology* 8: 112-139.
- Poorter L, McDonald I, Alarcón A, Fichtler E, Licona J.C., Peña-Claros M, Sterck F, Villegas Z, Sass-Klaassen U. 2009. The importance of wood traits and hydraulic conductance for the performance and life history strategies of 42 rainforest tree species. *New Phytologist* 85(2): 481-92
- Record S.J. 1939. American woods of the family Anacardiaceae. *Tropical Woods* 60: 11-45.

- Renner S.S. 2014. The relative and absolute frequencies of angiosperm sexual systems: Dioecy, monoecy, gynodioecy, and an updated online database. *American Journal of Botany* 101: 1588-1596.
- Savolainen V., Fay M.F., Albach D.C., Backlund A., van der Bank M., Cameron K.M., Johnson S.A., Lledo M.D. Pintaud J., Powell M., Sheahan M.C., Soltis D.E., Soltis P.S., Weston P., Whitten W.M., Wurdack K.J., Chase M.W. 2000. Phylogeny of the eudicots: a nearly complete familial analysis based on rbcL gene sequences. *Kew Bulletin* 55: 257–309.
- Schlechtendal D.F.L. 1843. *Hypopterygium*. *Linnaea* 16: 635-638.
- Schweingruber F.H., Börner A., Schulze E. 2011. Atlas of Stem Anatomy in Herbs, Shrubs and Trees. Volume 1. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. 49-60 pp.
- Segala-Alves E., Angyalossy-Alfonso V. 2000. Ecological trends in the Wood anatomy of some Brazilian species. 1. Growth rings and vessels. *IAWA Journal* 21(1): 3-30.
- Servicio Meteorológico Nacional, 2010. Normales Climatológicas de la estación El Limón, periodo 1951-2010. Comisión Nacional del Agua. http://smn1.conagua.gob.mx/index.php?option=com_content&view=article&id=42&Itemid=75 (accessed 17 July 2016).
- Solares F. 1995. Capacidad de regeneración de la corteza y evaluación fitoquímica antes y después del descortezamiento en Cuachalalate. Tesis de Maestría. Programa Forestal, Colegio de Postgraduados. México.
- Sperry J.S. 2003. Evolution of water transport and xylem structure. *International Journal of Plant Sciences* 164: S115–S127.
- Sperry J.S., Hacke U.G., Wheeler J.K. 2005. Comparative analysis of end wall resistivity in xylem conduits. *Plant Cell Environment* 28(4): 456–465.
- Stern W.L. 1952. The comparative anatomy of the xylem and the phylogeny of the Julianiaceae. *American Journal of Botany* 39(3): 220-229.
- Strullu-Derrien C., Tafforeau P., Badel E., Cochard H., Kenrick P. 2013. An overview of the hydraulic systems in early land plants. *IAWA Journal* 34(4): 333-351.
- Terrazas T. 1994. Wood anatomy of the Anacardiaceae: ecological and phylogenetic interpretation. Ph.D. thesis, University of North Carolina at Chapel Hill, Chapel Hill, N.C. 321 pp.

- Terrazas T. 1999. Anatomía de la madera de Anacardiaceae con énfasis en los géneros americanos. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 64: 103-109.
- Tyree M.T., Sperry J.S. 1989. Vulnerability of xylem to cavitation and embolism. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 40: 19-38.
- Tyree M.T., Ewers F.W. 1991. The hydraulic architecture of trees and other woody plants. *New Phytologist* 119: 345-360.
- Tyree M.T., Davis S., Cochard H. 1994. Biophysical perspectives of xylem evolution -Is there a tradeoff of hydraulic efficiency for vulnerability to dysfunction? *IAWA Journal* 15: 335-360.
- Tyree M.T., Zimmermann M.H. 2002. Xylem structure and the ascent of sap. 2nd edition. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. 291 pp.
- Tyree M.T. 2003. Plant hydraulics: The ascent of water. *Nature* 423: 923.
- Young R. 1955. The xylem anatomy of *Orthopterygium* (Julianaceae). *Tropical Woods* 101: 29-43.
- Forest Products Laboratory. 2010. Wood handbook. Wood as an engineering material. General Technical Report FPL-GTR-190. Department of Agriculture, Forest Service, Forest Products Laboratory. Madison, WI, USA. 508 pp.
- Wannan B.S. 1986. Systematics of the Anacardiaceae and its allies. Ph.D. thesis, School of Botany, University of New South Wales. 214 pp.
- Wannan B.S. 2006. Analysis of generic relationships in Anacardiaceae. *Blumea* 51: 165-195.
- Webber I.E. 1941. Systematic anatomy of the woods of Burseraceae. *Lilloa* 6: 441-465.
- Wheeler E.A., Baas P., Rodgers S. 2007. Variations In Diect Wood Anatomy: A Global Analysis Based on the Insidewood Database. *IAWA Journal* 28(3): 229-258.
- Wheeler E.A. 2011. InsideWood - a web resource for hardwood anatomy. *IAWA Journal* 32(2): 199-211.
- Wright S.J., Kitajima K., Kraft N.J.B., Reich P.B., Wright I.J., Bunker D.E., Condit R., Dalling J.W., Davies S.J., Díaz S., Engelbrecht B.M.J., Harms K.E., Hubbell S.P., Marks C.O., Ruiz-Jaem R.M., Salvador C.M., Zanne A.E. 2010. Functional traits and the growth–mortality trade-off in tropical trees. *Ecology* 91(12): 3664–3674.
- Feng Z. y Ping C. 1998. Structural comparison of dioecious wood among three species of the broadleaved trees. *Acta Botanica Yunnanica* 20(4): 424-428.

- Zanne A.E., Westoby M., Falster D., Ackerly D.D., Loarie S.R., Arnold S.E.J., Coomes D.A. 2010. Angiosperm Wood structure: Global patterns in vessel anatomy and their relation to Wood density and potential conductivity. *American Journal of Botany* 97(2): 207-215.
- Zanne A.E., Falster D. 2010. Plant functional traits - Linkages among stem anatomy, plant performance and life history. *New Phytologist* 185(2): 348-51.

CAPITULO IV. IMPACTO DEL DESCORTEZAMIENTO SOBRE LA REGENERACIÓN Y SOBREVIVENCIA DE *Amphipterygium adstringens* (ANACARDIACEAE) EN MÉXICO: IMPLICACIONES PARA EL MANEJO

4.1. Resumen

El descortezamiento comercial con fines medicinales representa una de las principales amenazas para las especies arbóreas tropicales, particularmente cuando se desconoce el impacto de esta práctica sobre sus tasas de regeneración y sobrevivencia. *Amphipterygium adstringens* (Anacardiaceae) es un árbol endémico y dioico altamente cosechado en México por su corteza, actividad que ha generado extinciones locales-regionales de este recurso debido a que no se cuenta con información que permita establecer criterios para su aprovechamiento sostenible. En la presente investigación se caracterizó la regeneración del leño entre árboles de diferente sexo, y se evaluó el efecto del sexo, diámetro de los árboles, tratamientos de descortezamiento y épocas de corte sobre la capacidad de regeneración y la sobrevivencia. Se observó un proceso similar de regeneración de leño entre sexos, pero diferencias altamente significativas en la capacidad de regeneración de esta estructura entre épocas de corte (lluvias vs sequía), tanto en árboles masculinos ($W = 24280$, $p < 0.0001$) como femeninos ($W = 25026$, $p < 0.0001$), con mayor regeneración durante la temporada de lluvias. También se encontró que los individuos femeninos tienen una tasa promedio de regeneración significativamente mayor ($W = 250306$, $p < 0.001$) con respecto a los masculinos, 0.54 ± 0.39 cm año⁻¹ (0.13 ± 0.17 cm año⁻¹ en sequía y 0.77 ± 0.31 cm año⁻¹ en lluvias), aun cuando ningún árbol, independientemente de la época de corte, grosor o tratamiento de descortezamiento, regeneró el 100% de la herida durante los dos años de evaluación. El Análisis de la Varianza Factorial Univariante indicó que las interacciones dobles Temporada*Tratamiento ($p \leq 0.031$) y Sexo*Diámetro ($p \leq 0.006$) tuvieron una influencia significativa sobre la regeneración del leño. De los 72 individuos descortezados el 86.1% sobrevivieron, mientras que el 60% de la mortalidad se registró al descortezar en sequía. El modelo lineal generalizado indicó que la interacción Temporada (sequía)*Tratamiento de descortezamiento al 50% fue significativa ($p = 0.012$) para explicar la sobrevivencia. Se propone que descortezar árboles femeninos con un diámetro ≥ 20.1 cm al 50% del fuste limpio (dejando dos secciones longitudinales intactas) durante la época de lluvias tiene un impacto positivo sobre la regeneración del leño y la sobrevivencia de *A. adstringens*. Esta información representa la base

para la planificación de prescripciones silvícolas enfocadas al aprovechamiento y manejo sostenible de este producto forestal no maderable.

Palabras clave: Aprovechamiento sostenible, Corteza, cosecha óptima, Cuachalalate, Prescripciones silvícolas, Sobrevivencia.

4.2. Abstract

Commercial debarking for medicinal purposes represents one of the main threats to tropical tree species, particularly when the impact of this practice on their bark re-growth and survival rates is unknown. *Amphipterygium adstringens* (Anacardiaceae) is a dioic and endemic tree species highly harvested in Mexico for its bark, activity that has generated local-regional extinctions of this resource because there is no information to establish criteria for sustainable use. In this research, the bark re-growth between sexes was characterized, and the effect of seasons, sex, stem diameter and intensity of debarking on bark re-growth capacity and survival were evaluated. A similar process of bark re-growth between sexes was found; nevertheless, we detected highly significant differences in the bark re-growth capacity of this structure between seasons (rain vs dry seasons), both in male ($W = 24280$, $p < 0.0001$) and female trees ($W = 25026$, $p < 0.0001$), with greater bark re-growth during the rainy season. It was also found that female trees have a significantly higher average bark re-growth rate ($W = 250306$, $p < 0.001$) with respect to male trees, 0.54 ± 0.39 cm year⁻¹ (0.13 ± 0.17 cm year⁻¹ in dry and 0.77 ± 0.31 cm year⁻¹ in rain seasons, respectively), even though none tree, regardless the season, stem diameter and intensity of debarking, regenerated 100% of the wound during the two years of evaluation. The Univariate Factorial Analysis of Variance showed that the double interactions Season*Intensity of debarking ($p \leq 0.031$) and Sex*Stem diameter ($p \leq 0.006$) had a significant influence on the bark re-growth. Of the 72 debarked trees, 86.1% survived, whereas 60% of mortality was recorded when debarking happened during the dry season. The GLM indicated that the interaction Season (drought)*Intensity of debarking at 50% was significant ($p = 0.012$) to explain tree survival. This research suggested that debarking female trees with a stem diameter ≥ 20.1 cm to 50% of the clear bole height (leaving two intact longitudinal sections) during the rainy season has a positive impact on the bark re-growth and survival of *A. adstringens*. This information represents the

basis for the planning of silvicultural prescriptions focused on the sustainable use and management of this non-timber forest product.

Keywords: Sustainable harvesting, bark, optimal harvest, Cuachalalate, silvicultural prescriptions, survival.

4.3. Introducción

La recolección insostenible de productos forestales no maderables (PFNM) es una de las principales causas de su agotamiento a nivel mundial (Shackleton et al., 2011; Ticktin, 2015), particularmente en especies medicinales con demanda intensiva y cuya estructura aprovechable (la corteza) es fundamental para la sobrevivencia y actividad fisiológica de los individuos (Hall y Bawa, 1993; Ticktin, 2004, 2015). Debido a esta situación, se ha propuesto que determinar la tasa máxima de cosecha sostenible de las especies sometidas a descortezamiento podría aportar información clave para su manejo y conservación (Delvaux et al., 2009, 2010a; Cunningham et al., 2014).

En México se comercian alrededor de 800 especies como PFNM, 25% de las cuales se consumen por las propiedades medicinales de su corteza y se distribuyen en mercados locales, regionales y nacionales, e incluso se exportan a norteamérica y europa (Blancas et al., 2017). De manera que la cosecha de estos recursos frecuentemente llega a ser excesiva, lo que ha originado la disminución de sus poblaciones o incluso generado casos de extinciones a diferentes escalas (Fierro et al., 2000; Linares y Bye, 2016). Beltrán-Rodríguez et al (2017a) documentaron que las especies medicinales más amenazadas en una de las principales regiones abastecedoras de PFNM en México eran precisamente aquellas en las que se cosecha la corteza, todas procedentes del bosque tropical caducifolio y carentes de normatividad que regule su aprovechamiento.

Si bien de acuerdo con Delvaux et al (2009) la capacidad de resiliencia ante el descortezamiento varía en función de cada especie, lo determina también la cantidad de corteza removida, la profundidad de la herida, la velocidad de regeneración de la corteza (Delvaux et al., 2009, 2010a; Monteiro et al., 2011; Soares et al., 2017), así como la época del corte, la fisiología de las plantas, el microclima y la presencia de exudados (Cunningham y Mbenkum, 1993; Baldauf y Maës dos Santos, 2014).

Delvaux et al (2009) mencionan que la cosecha de corteza de baja intensidad (sin dañar el cámbium vascular) en Benin, África, incrementa la velocidad de regeneración y el número de individuos regenerados, y que la mortalidad por ataque de insectos en árboles descortezados está directamente relacionada con la velocidad de regeneración de las heridas. En otro estudio, Delvaux et al (2010a) demostraron que la mortalidad de 12 especies arbóreas incrementa al descortezar el 100% del fuste en época de lluvias; en tanto la tasa de regeneración de corteza fue significativamente mayor a medida que incrementa el diámetro de los individuos y la cantidad de corteza cosechada por árbol, principalmente durante las lluvias. De hecho, Biggs (1986) estudió la lignificación y suberización de *Prunus persica* (L.) Batsch en el proceso de regeneración de la corteza, y encontró que la disponibilidad de agua, en adición con la temperatura y estatus nutricional de la planta, influyen en la regeneración después de un daño.

En cambio, en los bosques secos de Brasil, Monteiro et al (2011) y Soares et al (2017) encontraron que la velocidad de regeneración de la corteza de *Myracrodruon urundeuva* Allemão y *Stryphnodendron rotundifolium* Mart., respectivamente, no está correlacionada con la precipitación, pero sí con la intensidad de cosecha, ya que a mayor superficie descortezada incrementa la tasa de regeneración en estas especies. En la India, Pandey y Mandal (2011) demostraron que la regeneración de la corteza en *Terminalia arjuna* (Roxb. ex DC.) Wight & Arn. y *Litsea glutinosa* (Lour.) C.B. Rob. varía entre individuos, de acuerdo con el diámetro, la técnica de cosecha y la época en que se descorteza.

A pesar del impacto negativo que puede generar el descortezamiento no sostenible sobre las especies de mayor interés cultural-económico, existe limitada información en México para el manejo de estos recursos, ya que solo dos especies (*Hintonia latiflora* (DC.) Bullock y *Amphipterygium adstringens* (Schltdl.) Standl.) de las 199 registradas por el uso de su corteza han sido estudiadas (Solares et al., 2006; Beltrán-Rodríguez et al., 2015, 2017b; Blancas et al., 2017). Particularmente, *A. adstringens* es la especie medicinal con mayor vulnerabilidad a la extinción en México por su demanda comercial (Beltrán-Rodríguez et al., 2017a), con alrededor de 57.5 ton año⁻¹ de corteza procedentes de una pequeña región del país (Solares et al., 2012).

Solares et al (2006) estudiaron la respuesta al descortezamiento mecánico en *A. adstringens* con fines de manejo, y encontraron que esta especie tiene buena capacidad de regeneración, particularmente cuando el descortezamiento afecta el cámbium vascular y se lleva a cabo en la época de lluvias, sin importar el diámetro de los árboles. No obstante, estos autores no

consideraron el efecto diferencial que podrían tener los sexos de esta especie sobre la regeneración del leño (corteza interna y externa así como xilema secundario funcional), ya que como se ha sugerido para otras especies dioicas, como es el caso de *A. adstringens*, los árboles femeninos podrían presentar una tasa de regeneración más baja debido a que invierten más recursos en la reproducción comparados con los masculinos (Monteiro et al., 2011). A su vez, tampoco evaluaron el umbral de descortezamiento óptimo de *A. adstringens*, es decir, el límite máximo de leño cosechable por individuo en forma sostenible (Solares, 1995; Solares et al., 2006).

Estos vacíos de información aunados al bajo tamaño de muestra ($n=20$) y a los datos no balanceados en el diseño experimental para el análisis de la regeneración de corteza entre épocas de corte y sexos con esta especie (Solares, 1995; Solares et al., 2006), permiten plantear la necesidad de estudios más robustos e integrales para *A. adstringens*, con el objeto de establecer criterios sólidos para su manejo que consideren diversos factores relacionados con la regeneración del leño y la sobrevivencia de los individuos.

Con base en lo expuesto, este estudio plantea los siguientes objetivos: i) caracterizar y comparar la regeneración del leño entre sexos; ii) evaluar el efecto del sexo, diámetro de los árboles, tratamientos de descortezamiento y épocas de corte, sobre la capacidad de regeneración del leño y la sobrevivencia de individuos de *A. adstringens* y; iii) proponer prescripciones silvícolas para el aprovechamiento de este PFNM. Se hipotetiza que la capacidad de regeneración y la sobrevivencia sean diferentes entre sexos, de manera que los individuos masculinos serán más resilientes que los femeninos, particularmente en árboles de mayor diámetro y con más leño removido en la época de lluvias.

4.4. Materiales y métodos

4.4.1. Área de estudio

La investigación se llevó a cabo en una región del bosque tropical caducifolio ($18^{\circ}33'17.3''$ - $18^{\circ}29'5.4''$ N y $98^{\circ}57'43.2''$ - $98^{\circ}54'10.1''$ O) ubicada al sureste del estado de Morelos, en la Reserva de la Biósfera Sierra de Huautla (REBIOSH), México. El área de estudio presenta variación altitudinal (650 a 1,790 m), y de acuerdo con García (2004) tiene un clima cálido subhúmedo con régimen de lluvias de verano y hasta 6 meses de sequía. La temperatura media anual es de 22.7°C y la precipitación total promedio de 863 mm, 90% registrada entre mayo y

octubre (Servicio Meteorológico Nacional, 2014). El bosque tropical caducifolio es el ecosistema dominante en la región con más del 90% de la superficie total, principalmente conformado por fragmentos de bosques secundarios en diferentes fases de sucesión (Beltrán-Rodríguez et al., 2018).

4.4.2. Especie de estudio

Amphipterygium adstringens (Schltdl.) Standl. (Anacardiaceae) es un árbol dioico conocido como “Cuachalalate”, endémico de México, y con distribución restringida al bosque tropical caducifolio (Cuevas, 2005), ecosistema en el cual es una de las especies dominantes, con una densidad promedio de 136 ind. ha⁻¹ (Beltrán-Rodríguez et al., 2018). El leño de esta especie se comercializa en mercados locales y regionales del país por su importancia en la medicina tradicional mexicana para el tratamiento de 23 diferentes padecimientos (Argueta, 1994), de los cuales se ha comprobado fitoquímica y farmacológicamente su eficacia como anticancerígeno, antigástrico, adstringente e hipocolesterolémico (Olivera et al., 1999; Oviedo-Chávez et al., 2004; Navarrete y Mata, 2009); principales móviles de su demanda industrial nacional e internacional (Solares et al., 2012). La corteza externa (peridermis) del Cuachalalate es café-grisácea, con un grosor de hasta 1-2 cm, y con formación de ritidoma únicamente en las protuberancias (Solares, 1995; Orduño, 1998). La corteza interna (floema secundario funcional y cámbium vascular) tiene un color cremoso-rosado a blanquecino en árboles masculinos y rojizo en árboles femeninos (Beltrán-Rodríguez, *en proceso de elaboración*), con un grosor de 0.4-0.8 cm (Solares, 1995; Orduño, 1998). Tradicionalmente se prefiere la recolecta de corteza rojiza, debido a que se asocia a una mayor eficacia por la concentración de compuestos activos (Solares, 1995; Navarrete y Mata, 2009).

4.4.3. Descortezamiento experimental y evaluación de la regeneración de corteza

El descortezamiento experimental de *A. adstringens* se llevó a cabo en 72 individuos (36 de cada sexo) distribuidos en una superficie de 6 ha dentro del bosque tropical caducifolio de la región, agrupados en dos categorías diamétricas: árboles con diámetro normal ≤ 20 cm (DN, diámetro medido a 1.30 m sobre el nivel del suelo), e individuos con $DN \geq 20.1$ cm (hasta 35 cm, que fue el DN máximo registrado). La cosecha consistió en retirar manualmente con un machete piezas rectangulares de leño de la parte superior del fuste limpio a la base del suelo, dañando corteza

externa (peridermis) e interna (floema secundario funcional y cámbium vascular), hasta llegar al xilema secundario funcional (madera). Debido a que aparentemente en *A. adstringens* la capacidad de regeneración de la corteza se relaciona positivamente con la intensidad del daño mecánico (Solares et al., 2006), en este estudio se buscó determinar la tasa máxima de cosecha sostenible de la especie.

Con el propósito de incluir la variedad de prácticas tradicionales de cosecha registradas en la zona de estudio para esta especie (Hersch-Martínez, 1999; Rodríguez, 2003; Solares, 1995; Solares et al., 2006), expresadas en el porcentaje de leño retirado del fuste limpio de cada árbol, se aplicaron tres diferentes intensidades de descortezamiento (ID) a cada categoría diamétrica por temporada de corte (lluvias y sequía): ID1=25%, ID2=50% e ID3=75% de leño cosechado; esto es, tres árboles (réplicas) por ID (tres ID) de cada categoría (dos categorías diamétricas) y sexo (dos sexos) en dos épocas del año (lluvias y sequía; n=72). Para ello, el fuste limpio de cada individuo seleccionado fue dividido hipotéticamente en cuatro partes iguales (25%, 50%, 75% y 100%), y en todos los tratamientos el leño fue retirado por ambos lados (este y oeste) del fuste en forma homogénea, lo que implica que las secciones norte y sur no fueron aprovechadas para favorecer la regeneración (Figura 4. 1A, B y C). No se aplicaron tratamientos del 100% de leño removido debido a que no habría tejidos de la corteza externa e interna en la periferia de la herida que indujeran la regeneración (Delvaux et al., 2010ab).

Los 36 individuos (18 femeninos y 18 masculinos; nueve de cada sexo por categoría diamétrica) descortezados durante la época de lluvias (junio 2015) y los otros 36 árboles (18 femeninos y 18 masculinos) cosechados en sequía (marzo 2016) fueron monitoreados 24 horas después del descortezamiento y posteriormente cada dos meses durante dos años. Para cada individuo se registró la tasa de regeneración del leño en grosor (cm), la sobrevivencia o mortalidad (un individuo muerto fue aquél con decrepitud morfológica visible y sin savia al momento de realizar una herida con navaja) y, las posibles causas de muerte.

La regeneración en grosor fue entendida como el nuevo tejido vivo en crecimiento sobre la superficie de la herida, y se midió mediante el uso de alfileres entomológicos inoxidables, a través de la diferencia entre la longitud inicial conocida del alfiler (obtenida al momento de hacer la herida e incrustar el alfiler en el xilema secundario funcional) y la longitud registrada bimestralmente con un vernier digital (Absolute Solar Digimatic, Mitutoyo); lo que implica que el alfiler fue cubierto por el tejido regenerado en grosor (Figura 4. 1D). Se colocaron 12 alfileres

por árbol dispuestos en forma de zig-zag a lo largo de la herida (seis por herida en cada lado del árbol), con una separación homogénea en función de la longitud del fuste limpio. La tasa de regeneración en grosor se calculó cada dos meses mediante el promedio (12 mediciones por individuo) del tejido vivo (cm) que cubrieron los alfileres. De acuerdo con las recomendaciones de Delvaux et al (2009, 2010a) y Solares (1995), también se observó la tasa de regeneración lateral (cm) del leño en *A. adstringens*, pero sólo se cuantificó la presencia de tejido vivo desarrollado en los bordes de la herida en dirección al centro en uno de los 72 individuos descortezados, razón por la que se omitió el registro de este parámetro.

4.4.4. Análisis de datos

Para determinar si existen diferencias ($p \leq 0.05$) en la capacidad de regeneración del leño entre épocas de corte dentro y entre sexos, se aplicó una Prueba de Wilcoxon para muestras independientes. Los individuos descortezados siguieron una mezcla de cuatro factores y nueve tratamientos: i) intensidades de descortezamiento (25%, 50% y 75%); ii) categorías diamétricas (DN I y DN II); iii) épocas de corte (lluvias y sequía) y; iv) sexo (femenino vs masculino). Para evaluar si existe un efecto de los factores sobre la capacidad de regeneración del leño en grosor (cm), se aplicó un Análisis de Varianza Factorial Univariante (Mead et al., 1993) que incluyó interacciones entre factores y tratamientos. Posteriormente se realizaron las pruebas *post hoc* únicamente para aquellas interacciones que resultaron estadísticamente significativas ($p \leq 0.05$), y se hizo el ajuste para comparaciones múltiples mediante la corrección de Bonferroni (Stemmler, 2014) y la prueba de contrastes de coeficientes de los tratamientos de cada factor (Mead et al., 1993). Los análisis se efectuaron en el programa SPSS v. 21 (IBM, 2012).

Para probar si la intensidad de descortezamiento, época de corte, sexo y categorías diamétricas influyen significativamente en la sobrevivencia de los individuos una vez cosechados, se utilizó un modelo lineal generalizado con distribución binomial y función liga logit (Agresti, 2007), y para ajustar el modelo y evitar que la estimación de la curva logística fuera incierta debido a la “separación completa” de los datos, se aplicó el método de reducción del sesgo de Firth's (Firth, 1992) mediante el uso del paquete “logistf” en el programa R (R Core Team, 2017).

4.5. Resultados

La regeneración del leño de *A. adstringens* fue similar en ambos sexos, independientemente del diámetro y los diferentes tratamientos de descortezamiento, con notoria influencia de la época de corte. Minutos después del descortezamiento experimental cada árbol secretó abundante látex blanquecino para recubrir la herida y evitar tanto la desecación como el ataque de hongos o patógenos (Figura 4. 1D). Veinticuatro horas después la superficie total de la herida se mantuvo cubierta por látex seco, alternada con la secreción continua de este exudado, formando una capa protectora de apariencia pegajosa (Figura 4. 1E). También se secretaron gomas que recubrían la periferia de la herida y eran adherentes al tacto, las cuales daban un aspecto brillante al tejido verde (felodermis) de la corteza externa (Figura 4. 1F); más abundantes durante las lluvias.

A los 65 días después del descortezamiento realizado en la época de sequía, sólo en un individuo femenino se observó regeneración lateral, con abundante tejido parenquimatoso de color rojizo-pardo en la periferia de la herida e indicios de desecación y pudrición en la zona central, con un tono negruzco (Figura 4. 2A). La coloración de las heridas en el resto de los árboles mostró variación en función del gradiente de humedad en que éstos se distribuían, rojiza-negruzca en individuos que habitaban en la cañada y/o fueron descortezados en lluvias (Figura 4. 2B) y rojiza-pardo en plantas asociadas a sitios con menor humedad y/o descortezados durante la sequía (Figura 4. 2C); en todos los casos se observó un recubrimiento de la herida con abundante goma, pegajosa y adherente al tacto, de olor dulce, secretada en mayores cantidades durante la época de lluvias (Figura 4. 2D).

Todos los árboles mostraron patrones de grietas en diferentes direcciones (vertical, horizontal e indeterminado) (Figura 4. 2B), con dominancia de la vertical (Figura 4. 2C), debido a la pérdida de humedad en la madera (contracción) al quedar expuesta la herida y a su eventual rehidratación (expansión) una vez establecido el temporal de lluvias. De manera que, de acuerdo con las observaciones, la orientación de la herida hecha en los árboles (este u oeste) no determina la coloración del tronco ni el patrón de fisuras. Otra característica observada fue la presencia de goma color café oscuro al interior de las grietas, indicio de la capacidad interna en esta especie para recubrir las heridas (Figura 4. 2E). También se observó el desprendimiento de la corteza externa en los bordes de la herida, proceso generado por la actividad de regeneración por debajo de la superficie dañada (Figura 4. 2F).

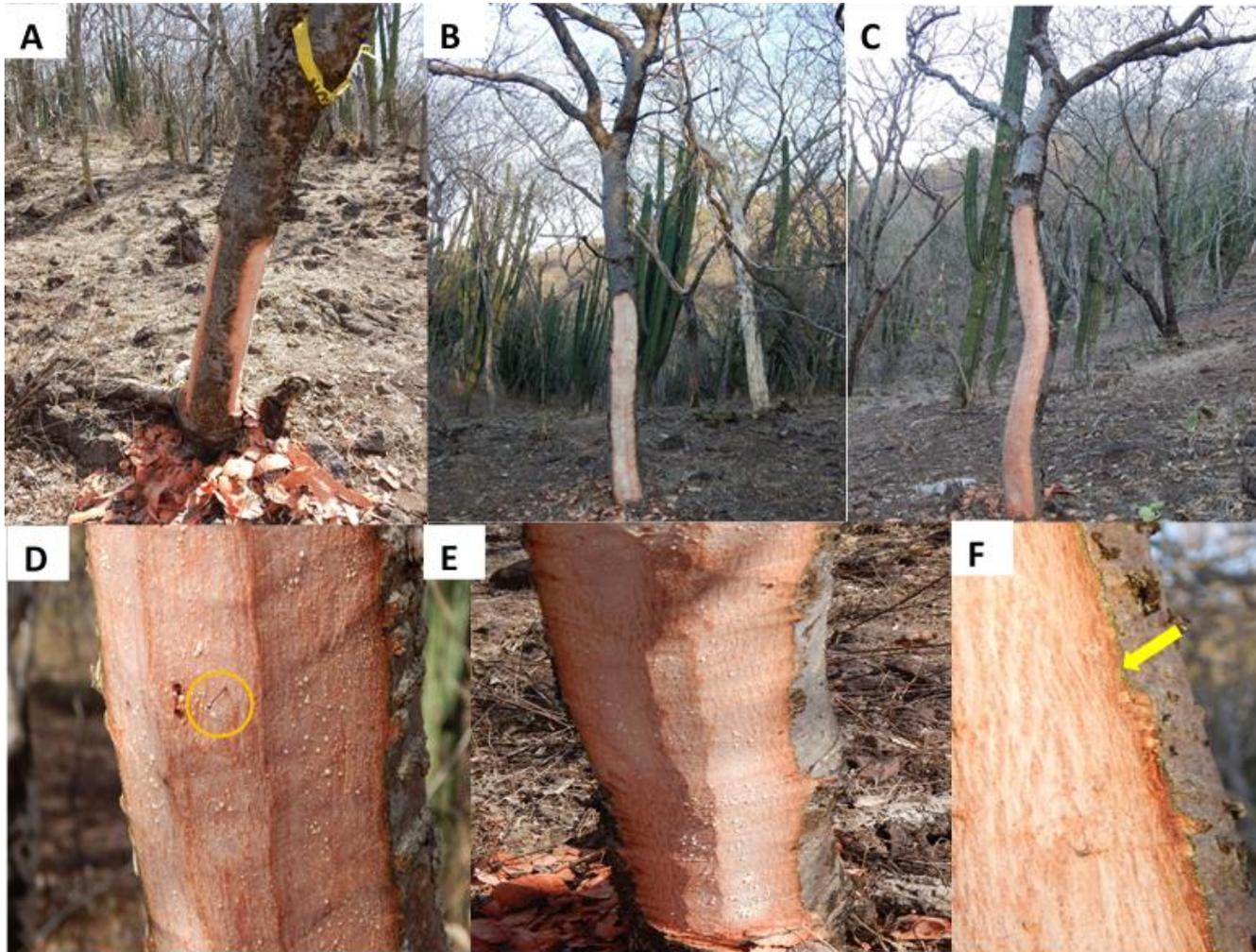


Figura 4. 1. Tratamientos de descortezamiento y respuesta al corte de madera y corteza en *A. adstringens*. Cosecha de leño al: A) 2x25%; B) 2x50%; C) 2x75%; D) Alfiler en madera para medir la regeneración en grosor y presencia de abundante látex blanquecino minutos después del descortezamiento; E) Presencia de látex 24 horas después del descortezamiento; F) Recubrimiento de la corteza externa (tejido verde brillante) en la periferia de la herida.

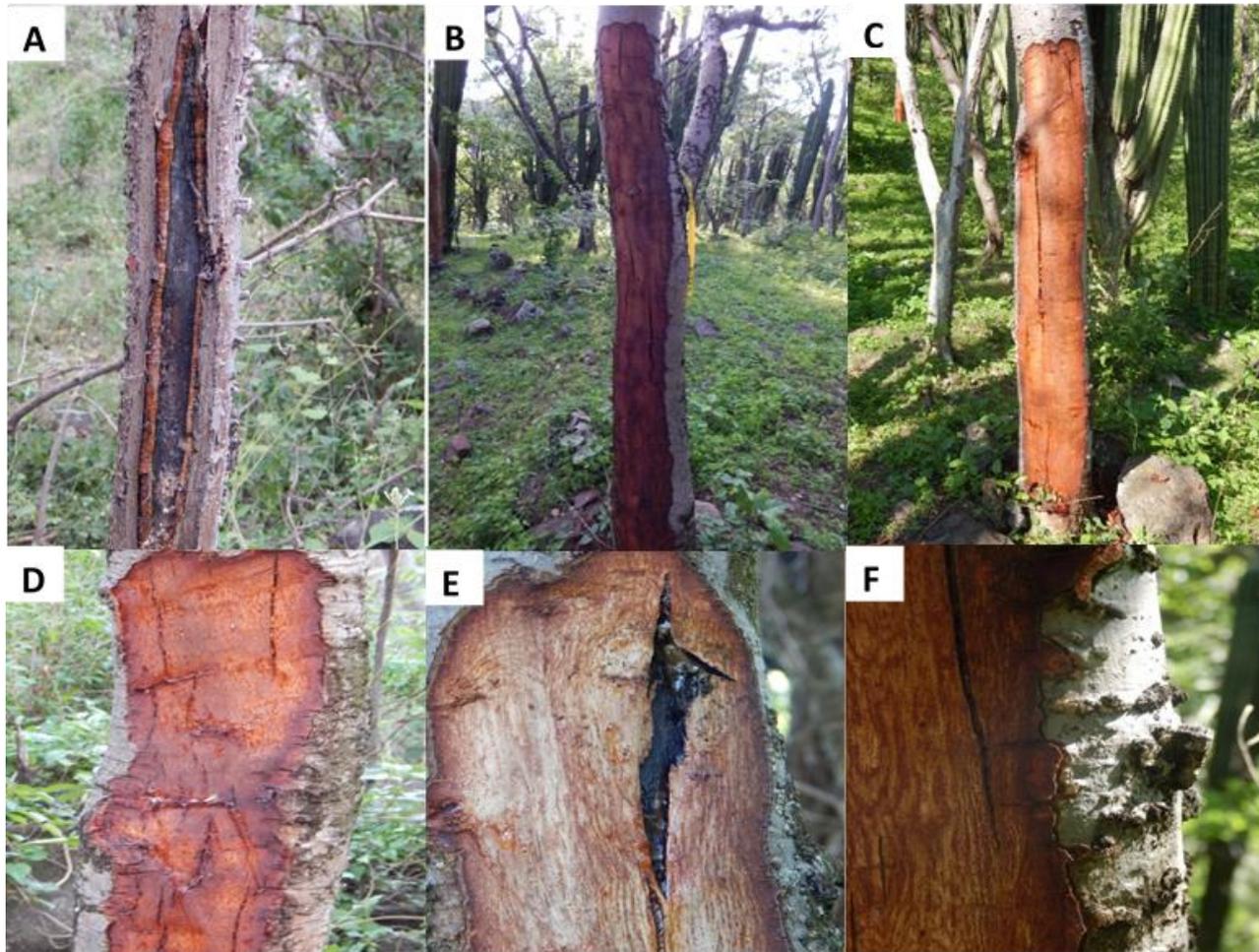


Figura 4. 2. Tipos de regeneración del leño en *A. adstringens*: A) Cicatrización lateral; B) Herida lisa y seca (sin goma), con tonalidad rojizo-negrusco y patrón indeterminado de grietas; C) Herida lisa y seca, de color rojizo-pardo y grieta vertical; D) Herida cubierta con goma rojiza, pegajosa y adherente al tacto; E) Herida cubierta principalmente con goma rojiza y en algunas zonas de la madera presenta goma café-negrusca que recubre el interior de la herida; F) Corteza externa regenerada con respecto a la no descortezada.

Independientemente de la similitud en las tendencias cualitativas de regeneración del leño entre sexos, se encontraron diferencias altamente significativas en la capacidad de regeneración de esta estructura entre épocas de corte (lluvias vs sequía), tanto en árboles masculinos ($W= 24280$, $p < 0.0001$) como femeninos ($W= 25026$, $p < 0.0001$), con mayor regeneración durante la temporada de lluvias. También se registraron diferencias entre sexos ($W = 250306$, $p < 0.001$) con respecto a su habilidad para sanar las heridas, teniendo los individuos femeninos una tasa de regeneración promedio significativamente mayor $0.54 \pm 0.39 \text{ cm año}^{-1}$ ($0.13 \pm 0.17 \text{ cm año}^{-1}$ en sequía y $0.77 \pm 0.31 \text{ cm año}^{-1}$ en lluvias) con respecto a los masculinos $0.46 \pm 0.35 \text{ cm año}^{-1}$ ($0.09 \pm 0.10 \text{ cm año}^{-1}$ se presentó en la sequía y $0.69 \pm 0.28 \text{ cm año}^{-1}$ en las lluvias) (Cuadro 4. 1). Todos los individuos que sobrevivieron al descortezamiento cicatrizaron las heridas, pero la regeneración en grosor mostró variación con respecto a la profundidad del corte efectuada a cada árbol en función de su diámetro. De manera que en promedio, los árboles masculinos regeneraron el 40% de la corteza removida en dos años cuando el descortezamiento se realizó durante la sequía, en tanto los árboles femeninos regeneraron el 45%. Para la época de lluvias la tasa de regeneración incrementó, con el 89% en árboles masculinos y el 93% en los femeninos.

Cuadro 4. 1. Estadística descriptiva de la regeneración del leño en árboles masculinos y femeninos de *A. adstringens*, considerando la estacionalidad: lluvias vs sequía; el diámetro: DN1 \leq 20 cm y DN2 \geq 20.1-35 cm; y los tratamientos de descortezamiento: T1=2x25%, T2=2x50% y T3=2x75%. La media representa el valor promedio del crecimiento del leño (cm) de tres individuos durante dos años de medición.

Sexo	Época de corte	Diámetro	Tratamiento	Media	Error estándar	C.V.	Mediana	Varianza
Masculinos	Sequía	DN1	T1	0.15	0.01	60.02%	0.15	0.008
		DN1	T2	0.14	0.02	95.23%	0.09	0.010
		DN1	T3	0.13	0.01	70.80%	0.10	0.008
		DN2	T1	0.13	0.01	61.12%	0.12	0.006
		DN2	T2	0.13	0.01	62.14%	0.13	0.007
		DN2	T3	0.10	0.01	91.50%	0.10	0.008
	Lluvias	DN1	T1	0.70	0.03	36.05%	0.74	0.063
		DN1	T2	0.76	0.03	27.47%	0.81	0.043
		DN1	T3	0.74	0.03	27.75%	0.78	0.043
		DN2	T1	0.41	0.05	99.20%	0.39	0.171
		DN2	T2	0.76	0.03	27.39%	0.79	0.043
		DN2	T3	0.78	0.03	27.69%	0.80	0.04
Femeninos	Sequía	DN1	T1	0.23	0.03	91.08%	0.17	0.040
		DN1	T2	0.05	0.01	164.23%	0.01	0.007
		DN1	T3	0.15	0.02	97.21%	0.14	0.023
		DN2	T1	0.30	0.03	61.53%	0.34	0.035
		DN2	T2	0.16	0.02	82.18%	0.17	0.019
		DN2	T3	0.26	0.03	66.53%	0.22	0.030
	Lluvias	DN1	T1	0.65	0.06	70.11%	0.87	0.208
		DN1	T2	0.86	0.03	24.4%	0.89	0.044
		DN1	T3	0.71	0.05	56.15%	0.87	0.161
		DN2	T1	0.78	0.02	26.48%	0.82	0.043
		DN2	T2	0.79	0.02	25.63%	0.82	0.041
		DN2	T3	0.87	0.03	27.34%	0.95	0.05

El Análisis de la Varianza Factorial Univariante indicó que de todas las variables evaluadas, únicamente las interacciones dobles Temporada*Tratamiento ($p \leq 0.031$) y Sexo*Diámetro ($p \leq 0.006$) tuvieron una influencia significativa sobre la regeneración del leño de *A. adstringens*, aun cuando el valor de Eta Cuadrado Parcial fue relativamente bajo (Cuadro 4. 2).

Cuadro 4. 2. Prueba de los efectos del Análisis de Varianza Factorial Univariante sobre la regeneración en grosor del leño (cm) de *Amphipterygium adstringens*, México.

Origen	Suma de los Cuadrados del Error de Tipo III	gl	Cuadrado Medio	F	Valor de P	Eta Cuadrado Parcial
Modelo corregido	10.195 ^a	23	0.443	7.183	0.000	0.775
Intercepto	27.355	1	27.355	443.241	0.000	0.902
Temporada	8.080	1	8.080	130.924	0.000	0.732
Sexo	0.084	1	0.084	1.362	0.249	0.028
Diámetro	0.039	1	0.039	0.635	0.429	0.013
Tratamiento	0.062	2	0.031	0.504	0.607	0.021
Temporada:Sexo	0.000	1	0.000	0.006	0.940	0.000
Temporada: Diámetro	0.009	1	0.009	0.151	0.699	0.003
Temporada:Tratamiento	0.463	2	0.232	3.751	0.031	0.135
Sexo:Diámetro	0.507	1	0.507	8.210	0.006	0.146
Sexo:Tratamiento	0.141	2	0.070	1.140	0.328	0.045
Diámetro:Tratamiento	0.118	2	0.059	0.956	0.392	0.038
Temporada:Sexo:Diámetro	0.064	1	0.064	1.031	0.315	0.021
Temporada:Sexo:Tratamiento	0.089	2	0.045	0.724	0.490	0.029
Temporada:Diámetro: Tratamiento	0.142	2	.071	1.149	0.325	0.046
Sexo:Diámetro:Tratamiento	0.209	2	0.105	1.696	0.194	0.066
Temporada:Sexo:Diámetro: Tratamiento	0.187	2	0.094	1.518	0.229	.060
Error	2.962	48	0.062	-	-	-
Total	40.513	72	-	-	-	-
Total corregido	13.158	71	-	-	-	-

^aR² = 0.775; R² ajustada = 0.667

Con respecto a la interacción Tratamiento*Temporada de corte, la prueba *post hoc* indicó que existen diferencias significativas en la regeneración del leño en grosor entre los tratamientos al 25% vs 50% ($p=0.014$) y 50% vs 75% ($p \leq 0.0001$), no así entre 25% vs 75% ($p=0.087$). También demostró que, independientemente del sexo, los mejores valores de regeneración del leño se obtienen al cosechar durante la temporada de lluvias, particularmente cuando el descortezamiento se efectúa sobre el 50% del fuste limpio por ambas caras (Figura 4. 3A). En cuanto a la interacción Sexo*Diámetro, el ajuste para comparaciones múltiples mediante la corrección de Bonferroni indicó que descortezar árboles femeninos con diámetros normales ≥ 20.1 cm es significativamente mejor ($p \leq 0.05$) para regenerar el leño comparado con el descortezamiento de diámetros inferiores y de árboles masculinos; patrón contrario al que presentan los árboles del masculinos (Figura 4. 3B).

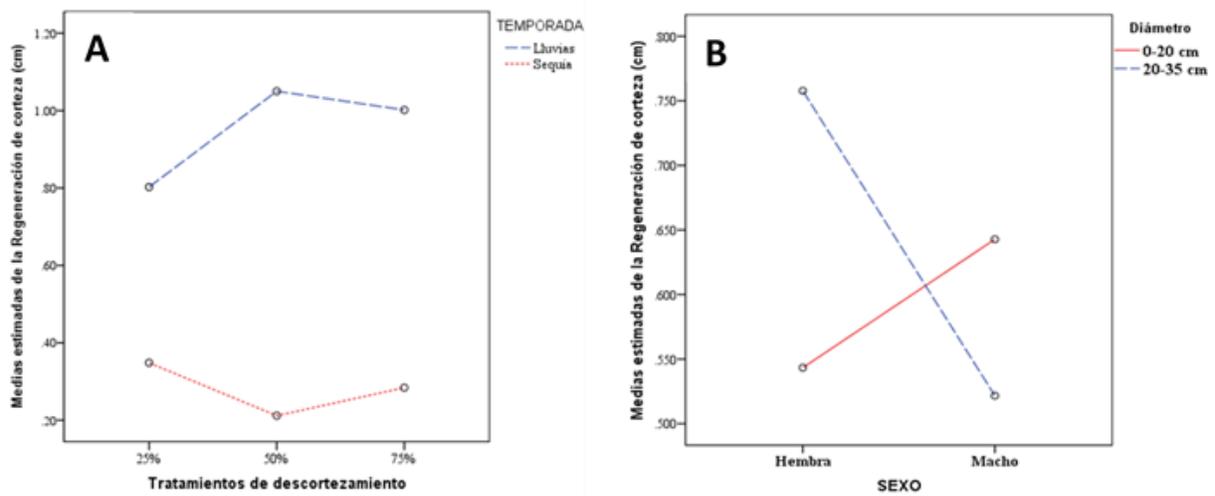


Figura 4. 3. Pruebas *post hoc* de las interacciones significativas con relación a la capacidad de regeneración del leño en grosor (cm) de *Amphipterygium adstringens*. A) Diferencias entre tratamientos de descortezamiento (2 x 25%; 2 x 50% y 2 x 75%) y épocas de corte (Lluvias y sequía). B) Diferencias entre sexos (femeninos vs masculinos) y diámetros normales ($DN \leq 20$ cm vs $DN \geq 20.1$ cm).

De los 72 individuos descortezados experimentalmente (36 masculinos y 36 femeninos), el 86.1% sobrevivieron durante los dos años posteriores a la cosecha; y aquellos que murieron lo hicieron durante la sequía más que en las lluvias (6 individuos vs 4 individuos, respectivamente), particularmente árboles femeninos (n=6). De hecho, la resiliencia de las plantas descortezadas en lluvias se observa también en el tiempo, puesto que, ocho meses después de la cosecha del leño se registró el primer individuo muerto, mientras que para el periodo de sequía la mortalidad ocurrió a solo dos meses del aprovechamiento; en ambos casos los individuos fueron femeninos. Los resultados del modelo lineal generalizado indican que únicamente la interacción Temporada (sequía)*Tratamiento de descortezamiento al 50% fue significativa ($p=0.012$) para explicar la sobrevivencia de los individuos cosechados, pero el coeficiente fue negativo (Cuadro 4. 3).

Cuadro 4. 3. Variables asociadas a la sobrevivencia de individuos cosechados de *Amphipterygium adstringens* mediante un modelo lineal generalizado con distribución binomial y función liga logit.

Origen	Coefficiente	Error estándar (Coeficiente)	Límite inferior (95%)	Límite superior (95%)	X ²	p valor
Intercepto	0.845	1.087	-1.019	3.277	0.767	0.381
Temporada (sequía)	1.892	1.749	-1.125	8.845	1.368	0.242
Sexo (masculino)	0.584	1.422	-2.188	3.681	0.185	0.667
Diámetro (≥ 20 cm)	0.584	1.422	-2.188	3.681	0.185	0.667
Tratamiento (50%)	0.793	1.675	-2.368	5.842	0.241	0.624
Tratamiento (75%)	0.075	1.442	-2.898	2.939	0.003	0.956
Temporada (sequía):Sexo (masculino)	-0.039	1.602	-6.039	3.993	0.000	0.985
Temporada (sequía):Diámetro (≥ 20 cm)	-0.039	1.602	-6.039	3.993	0.000	0.985
Temporada (sequía):Tratamiento 50%	-4.424	2.093	-12.586	-0.832	6.258	0.012
Temporada (sequía):Tratamiento 75%	-2.363	1.750	-8.013	0.739	2.166	0.141
Sexo (masculino):Diámetro (≥ 20 cm)	-2.041	1.361	-4.789	0.477	2.528	0.112
Sexo (masculino): Tratamiento (50%)	1.448	1.991	-3.314	8.481	0.365	0.546
Sexo (masculino): Tratamiento (75%)	0.821	1.751	-3.307	6.371	0.178	0.673
Diámetro (≥ 20 cm): Tratamiento (50%)	1.448	1.991	-3.314	8.481	0.365	0.546
Diámetro (≥ 20 cm): Tratamiento (75%)	0.821	1.751	-3.307	6.371	0.178	0.673

Prueba de razón de verosimilitud =12.121 con 14 grados de libertad; p=0.5965, n=72

4.6. Discusión

4.6.1. Regeneración y resiliencia de *Amphipterygium adstringens* ante el descortezamiento

El proceso de regeneración del leño de *Amphipterygium adstringens* se llevó a cabo principalmente sobre el tejido afectado del xilema funcional (regeneración en grosor) más que a nivel del cámbium vascular presente en la periferia de las secciones longitudinales no descortezadas (regeneración lateral). Este hallazgo es contrario al patrón de regeneración registrado para diversas especies tropicales en el mundo, en las que se ha documentado que el cierre de las heridas inicia generalmente a partir de los bordes de éstas (Vermeulen y Geldenhuys, 2004; Mariot et al., 2014; Guedje et al., 2016), y posteriormente se combina con un proceso de regeneración en grosor (Pandey y Mandal, 2012; Soares et al., 2017).

De acuerdo con Vermeulen y Geldenhuys (2004), las diferencias en el tipo de regeneración que se pueden presentar a nivel de especies e individuos se deben a la intensidad del daño en los tejidos y a la época del corte, debido a que el patrón de regeneración lateral está asociado con un daño más extensivo y profundo realizado durante la época de sequía, en tanto que la regeneración en grosor se presenta bajo descortezamientos superficiales llevados a cabo durante las lluvias (Baldauf y Maës dos Santos; 2014). Con base en estos planteamientos se hubiese esperado una mayor proporción de regeneración lateral en *A. adstringens*; sin embargo, el 98.6% de los árboles regeneraron su corteza en grosor independientemente de la época de corte.

Estas diferencias en el proceso de regeneración indican claramente que el patrón explicado por estos autores (Vermeulen y Geldenhuys, 2004) no es concluyente, pues como han señalado Romero y Bolker (2008) y Delvaux et al (2010a) también está determinado por un balance entre restricciones ambientales, fisiológicas y filogenéticas que influyen en el mecanismo de compartimentalización anatómico de la corteza y madera de cada especie (Shigo, 1984; Stobbe et al., 2002; Mwangi et al., 2003; Ngubeni et al., 2017). De hecho, investigaciones recientes han evidenciado patrones semejantes de regeneración como el observado para *A. adstringens*. Geldenhuys et al (2007) encontraron que 17 de 22 especies arbóreas de Sudáfrica presentaron un bajo o nulo crecimiento lateral de la corteza; al igual que Delvaux et al (2009), quienes demostraron que únicamente 2 de 12 especies arbóreas descortezadas en Benin, África, regeneraron completamente la herida en forma lateral. De igual modo, Baldauf y Maës dos Santos (2014) encontraron que el 99% de los individuos de *H. drasticus* en Brasil regeneraron la corteza únicamente en grosor.

Particularmente para *A. adstringens*, Orduño (1998) demostró que existen diferencias en el proceso de regeneración de acuerdo a la profundidades del corte, sugiriendo que la formación del callo en el daño superficial (sin daño al cambium vascular) se origina a partir de las células presentes en la corteza interna (parénquima radial y axial, y de la vaina de los canales), y que la nueva peridermis se forma a los 20 días después del descortezamiento; mientras que en el daño profundo (retirando corteza externa e interna) ocurre hasta los 102 días y se genera a partir del cambium remanente ubicado en los bordes de las heridas y del parénquima axial y radial presente en áreas cercanas al cambium. De manera que aun cuando la regeneración de la corteza de *A. adstringens* fue cinco veces más rápida en el daño superficial, esta especie también es capaz de cerrar las heridas ante un daño profundo, como el generado experimentalmente en la presente investigación.

De hecho, como lo propusieron Zimmermann y Brown (1971) y Stobbe et al (2002), en condiciones de sequía y bajo estrés celular después del descortezamiento, el callo se origina a partir de los remanentes de cámbium ubicados en la periferia de la herida, y nuevo cámbium es generado del cambium vascular existente no dañado; como lo demostró Orduño (1998) durante el proceso de compartimentalización celular de *A. adstringens*. En cambio, Shigo (1984) y Nelly (1988) han sugerido que después de un descortezamiento algunas especies de ecosistemas templados son capaces de formar callo relativamente rápido y en forma uniforme si existiera proliferación de células radiales en el xilema, aun cuando el cambium vascular y el floema asociado hayan sido completamente removidos, como en el caso de los tratamientos realizados en este estudio; lo que sugiere que *A. adstringens* es altamente resiliente ante el descortezamiento, y, por lo tanto, es factible aprovechar un mayor volumen de corteza por individuo en forma sostenible.

Esta alta capacidad de regeneración de la corteza de *A. adstringens*, aun removiendo el cambium vascular, sólo había sido observada en un limitado número de especies a nivel mundial (Cunningham and Mbenkun, 1993; Romero et al., 2014). De éstas, *Adansonia digitata* L. exhibe un mecanismo de compartimentalización celular (Fisher, 1981) similar al de *A. adstringens* Orduño (1998), que impacta positivamente en una alta tasa de sobrevivencia y regeneración en *A. digitata* (Romero et al., 2014), como el reportado en el presente estudio. En cambio, la mayor proporción de especies descortezadas con fines medicinales en el mundo presentan tasas de mortalidad cercanas al 100% cuando la cosecha implica la remoción del cambium vascular, así

como un proceso de regeneración considerablemente más lento (Geldenhuys et al., 2007; Romero y Bolker, 2008; Vermeulen et al., 2012; Guedje y Tchamou, 2017).

Por lo tanto, se considera que la alta resiliencia que presenta *A. adstringens* puede deberse a la combinación de diversos factores fisiológicos, morfológicos y anatómicos del leño. Por ejemplo, presenta una corteza externa (10-20 mm) e interna (4-6 mm) gruesas con alta producción de exudados y abundante parénquima axial en el xilema (ver Capítulo III); atributos que se han relacionado con la eficiente regeneración de siete especies arbóreas de la Amazonía Boliviana (Romero y Bolker, 2008). Además, el grosor de la zona de conducción del floema (tubos cribosos y parénquima axial) es una de las variables más importantes que influyen en el cierre de las heridas (Delvaux et al., 2013), y aun cuando en el presente estudio este aspecto no se evaluó, Orduño (1998) demostró que *A. adstringens* posee considerables dimensiones para estas estructuras.

Otro tópico interesante asociado a la resiliencia de esta especie refiere a la respuesta anatómica post-descortezamiento. De acuerdo con Delvaux et al (2010b), después de la cosecha experimental hasta xilema de 10 especies arbóreas tropicales de Benin, África, todas presentaron poros de menor área comparados con los árboles no descortezados, pero incrementaron su densidad, proceso que influyó en el decremento del área de conductividad específica para el 80% de los taxa y, en consecuencia, redujo la producción de tejido para el cierre de las heridas. En *A. adstringens* se demostró que existen diferencias en la composición anatómica de la madera, siendo los individuos femeninos los que presentan una mayor densidad y diámetro de poros, así como los que muestran un mayor índice de conductividad hidráulica (ver Capítulo III).

De manera que en concordancia con los planteamientos de Delvaux et al (2010b), se sugiere que los caracteres anatómicos de la madera en los individuos femeninos de *A. adstringens* le confieren la capacidad para regenerar con mayor rapidez las heridas en comparación con los árboles masculinos, debido a que contribuyen con un mayor flujo de agua y nutrimentos a través del xilema funcional; además de que por la organización de los poros (múltiples), los árboles de este sexo también presentan vías alternas para la conducción, confiriéndoles seguridad al evitar embolismos locales (ver Capítulo III). En consecuencia, el presente hallazgo enfatiza la necesidad de analizar las historias de vida de cada sexo en especies dioicas sujetas a descortezamiento comercial, debido a que evidencian respuestas diferentes con respecto a la capacidad de regeneración del leño.

Pese a la resiliencia que presenta esta especie ante el descortezamiento, durante los dos años del estudio ningún individuo, independientemente del sexo, grosor del árbol, tratamiento de descortezamiento y época de corte, regeneró el 100% del leño cosechado inicialmente; tendencia observada en otros estudios sobre descortezamiento comercial a nivel mundial (Fasola y Egunyomi, 2002; Vermeulen y Geldenhuys, 2004; Mariot et al., 2014; Guedje et al., 2016; Soares et al., 2017). No obstante, si fue posible evidenciar que la época de corte, específicamente las lluvias, impactan positivamente en la regeneración del leño de ambos sexos (89% del leño total cosechado en masculinos y 93% en femeninos), que en términos de superficie representan $0.69 \pm 0.28 \text{ cm año}^{-1}$ y $0.77 \pm 0.31 \text{ cm año}^{-1}$, respectivamente. De manera que con base en la relación porcentaje promedio de regeneración del leño y profundidad de la herida realizada por árbol, se estima que los individuos de esta especie tardarían alrededor de 3 años en regenerar completamente el leño si el descortezamiento se realiza durante el periodo de lluvias y 5 años si se lleva a cabo en sequía, independientemente del sexo.

Este tiempo óptimo de regeneración del leño registrado en *A. adstringens* es opuesto al turno de aprovechamiento sugerido por Baldauf y Maës dos Santos (2014) para *Himatanthus drasticus* (Apocynaceae), quienes propusieron un lapso de 5 años al descortezar en sequía y de 6.5 años cuando se cosecha en lluvias, con una tasa anual promedio de regeneración de $0.32 \pm 0.09 \text{ cm}$. En cambio, nuestro resultado es de 2 a 15 veces menor con respecto al gradiente de regeneración propuesto por Delvaux et al (2010a) para cinco especies tropicales, cuya tasa de regeneración va de 1.7 a 15.8 cm año^{-1} . De manera que de acuerdo con la clasificación de este autor (Delvaux et al., 2010a), tanto los árboles masculinos como los femeninos de *A. adstringens* se ubicarían en el grupo con menor velocidad de regeneración ($\leq 1 \text{ cm año}^{-1}$) comparado con otras especies medicinales descortezadas comercialmente, como es el caso de *Khaya senegalensis* (Desr.) A. Juss., que registró una tasa de $11.7 \pm 0.8 \text{ cm año}^{-1}$ en la temporada de lluvias; situación que plantea la necesidad de comprender qué otras variables podrían influir favorablemente en la regeneración del leño de *A. adstringens*, a fin de favorecer su cosecha sostenible.

4.6.2. Factores que afectan la regeneración de *Amphipterygium adstringens*

En este estudio se demostró que las interacciones dobles época de corte:tratamiento de descortezamiento y sexo:diámetro tienen un efecto positivo sobre la regeneración del leño de *A. adstringens*. Estos resultados difieren de otros estudios debido a que principalmente se había

analizado el efecto simple de algunas variables (grosor del árbol, tratamiento de descortezamiento, época de corte, intensidad de luz, calidad de sitio) sobre la capacidad de regeneración del leño (Delvaux et al., 2009, 2010a; Monteiro et al., 2011; Pandey y Mandal, 2012; Baldauf y Maës dos Santos, 2014; Soares et al., 2017), salvo algunas excepciones (Mariot et al., 2014; Guedje y Tchamou, 2017); por lo que este es el primer estudio a nivel mundial (publicado a la fecha) que evalúa el efecto de las interacciones entre factores incluyendo la posible influencia del sexo, el cual, de acuerdo a nuestros resultados, muestra diferencias entre árboles femeninos y masculinos.

Tales interacciones indican que en términos de favorecer la regeneración del leño de *A. adstringens*, es significativamente mejor descortezar en el periodo de lluvias bajo un tratamiento del 50% del fuste limpio, dejando dos franjas longitudinales intactas, que de acuerdo con algunos autores (Pandey y Mandal, 2012; Baldauf y Maës dos Santos, 2014; Guedje y Tchamou, 2017) estimulan la regeneración lateral de corteza, aún cuando en el presente estudio nuestros resultados indicaron que esta especie regenera principalmente en grosor. A su vez, *A. adstringens* también presenta mejores tasas de regeneración cuando se descortezan árboles femeninos de un diámetro ≥ 20.1 cm.

Con respecto a la influencia de la precipitación, algunas investigaciones han demostrado que la regeneración no está correlacionada con la humedad (Monteiro et al., 2011; Ngubeni et al., 2017; Soares et al., 2017), mientras que otras indican que las condiciones de sequía estimulan este proceso (Pandey y Mandal, 2012; Baldauf y Maës dos Santos, 2014). Como se mencionó previamente, para *A. adstringens* descortezar los árboles durante el temporal de lluvias influye positivamente en el cierre de las heridas de ambos sexos, similar a los planteamientos de Solares et al (2006) para la misma especie, así como a los de Delvaux et al (2010b) para cinco árboles tropicales de África. De hecho, se ha sugerido que conservar la humedad de la superficie expuesta es el principal factor para una exitosa regeneración (Zimmerman y Brown, 1971; Guedje y Tchamou, 2017). De acuerdo con Stobbe et al (2002), descortezar en lluvias (periodo vegetativo) incrementa la velocidad de regeneración debido a una mayor proporción de xilema no diferenciado en la superficie de la herida el cual formará el callo, así como altas concentraciones de ácido indolacético y abscísico que participan en los procesos celulares de la regeneración (Mwange et al., 2003).

A su vez, contrario a lo indicado por Delvaux et al (2010b) para especies caducifolias, como es el caso de *A. adstringens*, aun cuando su foliación inicia con las primeras lluvias (Luna-Nieves et al., 2017) y el crecimiento radial ocurre posterior a la expansión foliar, esta especie destina recursos para el cierre de las heridas en sincronía con el crecimiento. Esto puede deberse a la reactivación del cambium vascular y a una mayor actividad metabólica durante las lluvias, lo que incrementa la movilidad de fotosintatos hacia las zonas averiadas (Zimmerman y Brown, 1971; Delvaux et al., 2013). Por lo que la alta resiliencia de *A. adstringens* posiblemente se explica por las estrategias de vida que presenta (rápido crecimiento y demandante de luz), semejantes a las de *K. senegalensis*, una de las especies con mayor resiliencia registradas en la literatura internacional (Delvaux et al., 2010b). En consecuencia, estas características intrínsecas podrían estar asociadas a un factor filogenético, dado que otras especies de la familia Anacardiaceae también muestran una buena tasa de regeneración durante las lluvias (Fasola y Egunyomi, 2002; Romero y Bolker, 2008; Delvaux et al., 2009, 2010b).

En cuanto a las prescripciones de descortezamiento, si bien el tratamiento intermedio (50% del fuste limpio) resultó ser el mejor para regenerar el leño de *A. adstringens* en ambos sexos, le siguió en orden de importancia la cosecha más intensiva (75%). Estos resultados concuerdan con otras investigaciones (Delvaux et al., 2010b; Soares et al., 2017; Guedje y Tchamou, 2017) en las que se sugiere una correlación positiva entre la intensidad de descortezamiento y la tasa de regeneración; en tanto que Pandey y Mandal (2012) y Mariot et al (2014) señalan un patrón contrario. Como lo sugiere Romero (2014), es factible que después de un daño severo se incremente la actividad hormonal estimulada por el estrés fisiológico que sufre la planta, esto con el objeto de restablecer la conductividad hidráulica y cerrar la herida lo antes posible, disminuyendo así el riesgo por vulnerabilidad ante el ataque de plagas y enfermedades. De hecho, los árboles adultos y con mayores dimensiones tienen una mejor respuesta ante el descortezamiento (Delvaux et al., 2010b; Ngubeni et al., 2017), como se registró en el presente estudio para *A. adstringens*; sin embargo, contrario a la hipótesis planteada, los hallazgos de este estudio demuestran que los árboles femeninos y de mayor grosor regeneran mejor su leño.

4.6.3. Impacto del descortezamiento en la sobrevivencia de *Amphipterygium adstringens*

De acuerdo con Neely (1988), las especies de rápido crecimiento tienen una baja tasa de regeneración de la heridas, lo que a su vez se ha relacionado con una limitada capacidad de

producción de exudados como defensa química contra el ataque de insectos y patógenos (Romero y Bolker, 2008; Ngubeni et al., 2017). No obstante, los resultados de la presente investigación contradicen estos supuestos, pues a pesar de que *A adstringens* es una especie pionera (Beltrán-Rodríguez et al., 2018), produjo abundantes cantidades de exudados (látex y gomas). La presencia de estos exudados ha sido relacionada con incrementos en las tasas de sobrevivencia y regeneración de corteza (Cunningham, 2001; Romero y Bolker, 2008), lo que podría explicar parcialmente la alta resiliencia y el cierre de las heridas en esta especie, pues las secreciones evitan infecciones y desecación del tejido xilemático, previniendo así posibles cavitaciones (Romero, 2014).

Esta tendencia en la regeneración del leño se mantiene aun considerando el efecto del factor sexo, pues si bien los árboles femeninos de *A adstringens* tienen un mayor crecimiento radial comparados con los masculinos (Beltrán-Rodríguez, *en proceso de elaboración*), también presentan las mejores tasas de regeneración. Este resultado es contrario al sugerido por Guariguata y Gilbert (1996) para seis especies arbóreas tropicales perennes y de lento crecimiento de Panamá, quienes demostraron que no existe una relación entre el crecimiento y el cierre de las heridas, pero sí entre la presencia de exudados (látex y gomas) y un incremento en la tasa de regeneración del daño. Nuestro hallazgo también contradice lo planteado por Geldenhuys et al (2007) y Delvaux et al (2009), quienes registraron una estrecha correlación negativa entre el cierre de las heridas y el ataque de insectos en especies arbóreas medicinales de África.

Esta diferencia de comportamiento entre especies puede deberse a que ningún estudio a nivel mundial sobre la capacidad de crecimiento radial, regeneración de corteza y defensa química en especies arbóreas había considerado el dioicismo como variable explicativa (Cunningham et al., 2014). Sin embargo, analizar el tipo sexual es relevante debido a que se ha demostrado que en especies dioicas cada expresión tiene estrategias ecofisiológicas y reproductivas particulares (Bañuelos y Obeso, 2004; Montesinos et al., 2006; Iszkulo y Boratynski 2011), las cuales podrían afectar la capacidad de sobrevivencia y regeneración del leño.

Particularmente para *A. adstringens* esta distinción es de gran importancia, debido a que permite apreciar trueques entre sexos y dentro de cada sexo. Así, los árboles femeninos tienen mayor velocidad de crecimiento radial y de regeneración de corteza aun cuando invierten más recursos en la reproducción comparados con los masculinos (Beltrán-Rodríguez, *en proceso de elaboración*); contrario a lo sugerido por Monteiro et al (2011) para especies arbóreas dioicas. No

obstante, también registran la mayor tasa de mortalidad, principalmente por el ataque de insectos barrenadores (*Olenosus serrimanus* Bates y *Lagocheirus obsoletus* Thomson; Beltrán-Rodríguez, *en proceso de elaboración*) durante la época de sequía; por lo que se infiere que los árboles de este sexo enfocan su energía a crecer en grosor y sanar los tejidos dañados más que a producir defensas químicas contra alguna infestación.

Se ha planteado que la mortalidad post-descortezamiento se debe a la interrupción del flujo de agua y nutrimentos a través del xilema y floema funcionales (Delvaux et al., 2010ab; Guedje et al., 2016), pero nuestro estudio parece sugerir que el debilitamiento fisiológico de los árboles, producto de esta práctica, también genera una mayor atracción de insectos consumidores de madera y corteza que inducen la mortalidad, los cuales tienen un mayor impacto sobre los individuos femeninos de *A. adstringens* en la época de sequía, independientemente del grosor de los árboles y la cantidad de leño removido.

Estos resultados apoyan los planteamientos de estudios previos desarrollados con diversas especies arbóreas de importancia medicinal (Delvaux et al., 2010a; Baldauf y Maës dos Santos, 2014; Guedje et al., 2016), en los que se demuestra que si bien el diámetro de los árboles no afecta la sobrevivencia, el grosor de la corteza si influye en este parámetro. Sin embargo, no coincide en cuanto a la importancia de la cantidad de corteza removida por individuo, debido a que parece existir un gradiente de resiliencia, en donde por un lado los descortezamientos parciales con machete favorecen la tasa de sobrevivencia (Guedje et al., 2016), mientras que la cosecha del 50 al 100% del fuste limpio muestra un patrón contrario (Delvaux et al., 2010a; Baldauf y Maës dos Santos, 2014). Resultado que sugiere que tanto la capacidad de regeneración del leño así como la sobrevivencia son dependientes de la especie (Delvaux et al., 2009) e individuos (Guedje y Tchamou, 2017), y en el caso de *A. adstringens*, también del sexo.

Por otro lado, de acuerdo con Romero (2014) la disminución de exudados favorece la invasión de plagas y beneficia el establecimiento de patógenos y hongos, lo cuales infestan árboles generalmente débiles; pero también se ha sugerido que los compuestos defensivos de los árboles hospederos sirven como precursores para la atracción de escarabajos descortezadores del sexo opuesto (Hofstetter, 2012), incrementando las tasas de daño. A su vez, las condiciones de sequía generan cambios en la dinámica poblacional de los insectos y patógenos, lo que influye en la mortalidad de algunas especies forestales, mismas que por las condiciones de estrés hídrico son más susceptibles al ataque de dichas plagas (McDowell et al, 2008).

De manera que los prolongados periodos de sequía (6 a 8 meses) del bosque tropical caducifolio en el que habita *A. adstringens*, caracterizados por la reducción del abastecimiento de agua en el suelo y el incremento de la demanda evaporativa (Mass y Burgos, 2011), asociados al descortezamiento durante esta época del año, podrían alterar su condición anatómica-fisiológica e incidir en la sobrevivencia; como ocurrió con *Garcinia lucida* Vesque en los bosques húmedos del Atlántico africano (Guedje et al., 2016). Esto explicaría el coeficiente negativo de la interacción temporada:tratamiento de descortezamiento obtenido en el modelo lineal generalizado del presente estudio, y permitiría establecer que descortezar los árboles de *A. adstringens* durante la época de sequía incrementa la mortalidad, principalmente por un mayor ataque de insectos barrenadores en árboles debilitados por la cosecha.

En términos generales, Delvaux et al (2010a) encontraron para 12 especies arbóreas con corteza medicinal de Benin, África, que el 69.4% de los 72 individuos muertos (50% de éstos entre los 6 y 18 meses posterior a la cosecha) se descortezaron en las lluvias, mientras que la mortalidad post-descortezamiento durante la época de sequía fue dos veces menor. Estos resultados contrastan con la respuesta de *A. adstringens*, especie que presentó una tasa de mortalidad de 23.9% a los dos años del estudio, 60% de la cual ocurrió en la sequía durante los primeros seis meses después del descortezamiento. Tales diferencias pueden deberse a las condiciones climáticas en las que se desarrolló cada estudio, debido a que la mayor humedad de los bosques de Benin, con una precipitación anual promedio de 1,190.7 mm repartida en dos periodos por año (es decir, 300 mm anuales más con respecto al presente estudio), incrementan la presencia de plagas y enfermedades, que representan uno de los principales móviles de mortalidad para dos de las 12 especies (Delvaux et al., 2009).

4.7. Conclusiones

La magnitud del descortezamiento hasta el xilema secundario funcional influyó favorablemente sobre la regeneración del leño de *A. adstringens*, obteniéndose una mejor tasa de regeneración en el tratamiento 2 x 50% de leño removido del fuste limpio, particularmente cuando se cosechan árboles femeninos con un diámetro ≥ 20.1 cm en el periodo de lluvias. Se encontró también un efecto diferencial del descortezamiento sobre la tasa de sobrevivencia de individuos femeninos y masculinos de *A. adstringens*, siendo más afectados los árboles femeninos, principalmente debido al debilitamiento fisiológico generado por la cosecha durante el periodo de sequía,

independientemente del grosor de los árboles y la cantidad de leño removido. Por lo tanto, se propone que existe un comportamiento diferencial en cuanto al impacto del descortezamiento de *A. adstringens* sobre sus tasas de regeneración y sobrevivencia, derivado principalmente de las características anatómicas de madera en cada sexo y de la influencia del grosor de los árboles, la intensidad de cosecha y la época de corte. Esta información representa la base para la planificación de prescripciones silvícolas enfocadas al aprovechamiento y manejo sostenible de este producto forestal no maderable.

4.8. Literatura citada

- Agresti, A. 2007. An Introduction to Categorical Data Analysis Second Edition. John Wiley & Sons, Inc., Hoboken, New Jersey.
- Argueta, A. 1994. Atlas de las Plantas de la Medicina Tradicional Mexicana. Tomo I, II y III. Instituto Nacional Indigenista. México.
- Baldauf, C. y Maës dos Santos, F. 2014. The effect of management systems and ecosystems types on bark regeneration in *Himatanthus drasticus* (Apocynaceae): recommendations for sustainable harvesting. *Environmental Monitoring and Assessment* 186: 349-359.
- Bañuelos, M.J. y Obeso, J.R. 2004. Resource allocation in the dioecious shrub *Rhamnus alpinus*: the hidden costs of reproduction. *Evolutionary Ecology Research* 6: 397-413.
- Beltrán-Rodríguez, L., Manzo-Ramos, F., Maldonado-Almanza, B., Martínez-Ballesté, A. y Blancas, J. 2017a. Wild Medicinal Species Traded in the Balsas Basin, Mexico: Risk Analysis and Recommendations for Their Conservation. *Journal of Ethnobiology* 37(4):743-764.
- Beltrán-Rodríguez, L., Romero-Manzanares, A., Luna-Cavazos, M. y García-Moya, E. 2017b. Variación arquitectónica y morfológica de *Hintonia latiflora* (Rubiaceae) en relación a la cosecha de corteza y factores ambientales. *Revista de Biología Tropical* 65 (3): 900-916.
- Beltrán-Rodríguez, L., Valdez-Hernández, J., Luna-Cavazos, M., Romero-Manzanares, A., Pineda-Herrera, E., Maldonado-Almanza, B., Borja de la Rosa, Ma. y Blancas-Vázquez. 2018. Estructura y diversidad arbórea de bosques tropicales caducifolios secundarios en la Reserva de la Biósfera Sierra de Huautla, Morelos. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 89: 108-122.
- Biggs, A. 1986. Phellogen regeneration in injured peach tree Bark. *Annals of Botany* 57: 463-470.
- Blancas, J., Caballero, J. y Beltrán-Rodríguez, L. 2017. Los Productos Forestales No Maderables de México. Fascículo 1: Panorama General. Red Temática Productos Forestales No Maderables. Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT No. 280901). México, D.F. pp. 106.
- Cuevas, X., 2005. A revision of the genus *Amphipterygium* (Julianiaceae). *Ibugana*. 13(1), 27-47.
- Cunningham, A. y Mbenkum, F. 1993. Sustainability of harvesting *Prunus africana* bark in Cameroon: A medicinal plant in international trade. *People and Plants. Working Papers* 2. Paris, UNESCO. pp. 1-29.
- Cunningham, A., Campbell, B. y Luckert, M. 2014. Bark: Use, Management, and Commerce in Africa. *Advances in Economic Botany* 17: 1-288.

- Delvaux, C., Sinsin, B., Darchambeau, F. y Van Damme, P. 2009. Recovery from bark harvesting of 12 medicinal tree species in Benin, West Africa. *Journal of Applied Ecology* 46: 703–712.
- Delvaux, C., Sinsin, B. y Van Damme, P. 2010a. Impact of season, stem diameter and intensity of debarking on survival and bark re-growth pattern of medicinal tree species, Benin, West Africa. *Biological Conservation* 143: 2664–2671.
- Delvaux, C., Sinsin, B., Van Damme, P. y Beeckman, H. 2010b. Wound reaction after bark harvesting: microscopic and macroscopic phenomena in ten medicinal tree species (Benin). *Trees* 24:941–951.
- Delvaux, C., Sinsin, B., Van Damme, P. y Beeckman, H. 2013. Size of conducting phloem: The “key” factor for bark recovery of 12 tropical medicinal tree species. *Flora* 208: 111-117.
- Fasola, T. y Egunyomi, A. 2002. Bark extractivism and uses of some medicinal plants. *Nigerian Journal of Botany* 15: 26-36.
- Fierro, A., Guerrero, C., Hersch-Martínez, P. y Pérez, A. 2000. Algunas cortezas medicinales silvestres de importancia comercial, provenientes de la selva baja caducifolia en la Cuenca del Río Balsas: Efecto de la recolecta en su densidad poblacional. En: Monroy, R., Colín, H. y Boyas, C (eds.). *Los Sistemas Agroforestales de Latinoamérica y la Selva Baja Caducifolia en México* Ed. IICA, INIFAP, UAEMor, Morelos, México. pp. 533-541.
- Firth D. 1992. Bias reduction, the Jeffreys prior and GLIM. En: Fahrmeir, L., Francis, B., Gilchrist, R. y Tutz, G. (eds). *Advances in GLIM and Statistical Modelling*. New York: Springer-Verlag. pp. 91-100.
- Fisher, J. 1981. Wound healing by exposed secondary xylem in *Adansonia* (Bombacaceae). *IAWA Bulletin n.s. 2*: 193-199.
- García, E., 2004. 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.
- Geldenhuys, C., Syampungani, S., Meke, G. y Vermeulen, W. 2007. Response of different species to bark harvesting for traditional medicine in Southern Africa. In Bester, J, Seydack, A., Vorster, T., Van der Merwe, I. y Dzivhani, S. (eds.). *Multiple use management of natural forests and woodlands: policy refinement and scientific progress*. Pretoria: Department of Water Affairs and Forestry. pp. 55–62.

- Guariguata, M. y Gilbert, G. 1996. Interspecific variation rates of trunk wound closure in a Panamanian Lowland Forest. *Biotropica* 28(1): 23-29.
- Guedje, N., Tchamou, N. y Lejoly, J. 2016. Tree response to bark harvest: the case of a medicinal species, *Garcinia lucida*, as source of raw materials for plant-based drug development. *Journal of Applied Biosciences* 99: 9476-9491.
- Guedje, N. y Tchamou, N. 2017. Strategies towards sustainable bark sourcing as raw material for plant-based drug development: a case study on *Garcinia lucida* tree species. *Journal of Applied Biosciences* 115: 11502-11512.
- Hall, P. y Bawa, K. 1993. Methods to assess the impact of extraction of Non-Timber Tropical Forest Products on Plant Populations. *Economic Botany* 47(3): 234-247.
- Hersch-Martínez, P. 1999. Destino común: Los recolectores y su flora medicinal. El comercio de flora medicinal silvestre desde el suroccidente poblano. Ed. Colección Biblioteca del Instituto Nacional de Antropología e Historia, D.F., México, pp. 262.
- Hofstetter, R. W., Gaylord, M.L., Martinson, S. y Wagner, M.R. 2012. Attraction to monoterpenes and beetle-produced compounds by syntopic *Ips* and *Dendroctonus* bark beetles and their predators. *Agricultural and Forest Entomology* 14(2): 207-215.
- IBM Corp. Released 2012. IBM SPSS Statistics for Windows, Version 21.0. Armonk, NY: IBM Corp.
- Iszkulo, G. y Boratynski, A. 2011. Initial period of sexual maturity determines the greater growth rate of male over female in the dioecious tree *Juniperus communis* subsp. *communis*. *Acta Oecologica* 37(2):99-102.
- Linares, E. y Bye, R. 2016. Traditional Markets in Mesoamerica: A Mosaic of History and Traditions. En: Lira, R., Casas, A. y Blancas, J. (eds.). *Ethnobotany of Mexico. Interactions of Peoples and Plants in Mesoamerica*. Springer-Verlag, New York. pp. 151–178.
- Luna-Nieves, A., Meave, J., Morellato, L. e Ibarra-Manríquez, G. 2017. Reproductive phenology of useful seasonally dry tropical forest trees: Guiding patterns for seed collection and plant propagation in nurseries. *Forest Ecology and Management* 393 52-62.
- Mariot, A., Mantovani, A. y Dos Reis, M. 2014. Bark harvesting systems of *Drymis brasiliensis* Miers in the Brazilian Atlantic Rainforest. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 86(3): 1315-1326.

- Mata, R., Calzada, F., Navarrete, A., Del Río, F. y Delgado, G. 1991. Long Chain phenols from the bark of *Amphipterygium adstringens*. *Journal of Ethnopharmacology* 34: 147-154.
- Mass, M. y Burgos, A. 2011. Water Dynamics at the Ecosystem Level in Seasonally Dry Tropical Forests. Chapter 9. En: Dirzo, R., Young, H., Mooney, H. y Ceballos, G. (eds.). *Seasonally Dry Tropical Forests. Ecology and Conservation*. Island Press. Washington, DC, USA. pp. 141-156.
- McDowell, N., Pockman, W., Allen, C., Breshears, D., Cobb, N., Kolb, T., Plaut, J., Sperry, J., West, A., Williams, D. y Yepe, E. 2012. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought?. *New Phytologist* 178: 719-739.
- Mead, R., Curnow, R. y Hasted, A. 1993. *Statistical Methods in Agriculture and Experimental Biology*. Second edition. Springer-Science-Business Media. New Delhi.
- Monteiro, J., Lins, E., de Lima, E., Amorim, E. y Albuquerque, U. 2011. Bark regeneration and tannin content in *Myracrodruon urundeuva* Allemão after simulation of extractive damages- Implications to management. *Environmental Monitoring and Assessment* 180: 31-39.
- Montesinos D., De Luis M., Verdú M., Raventos J., García-Fayos P. 2006. When, how and how much: gender-specific resource-use strategies in the dioecious tree *Juniperus thurifera*. *Annals of Botany* 98: 885-889.
- Mwange, K., Hou, H. y Cui, K. 2003. Relationship between endogenous indole-3acetic acid and abscisic changes and bark recovery in *Eucommia ulmoides* Oliv. after girdling. *Journal of Experimental Botany* 54(389): 1889-1907.
- Navarrete, A. y Mata, R. 2009. Monografía Científica de Plantas Medicinales de México. Cuachalalate *Amphipterygium adstringens*. Pruebas de Control de Calidad (identidad y composición), eficacia y seguridad. 23 p.
- Neely, D. 1988. Wound closure rates on trees. *Journal of Arboriculture* 14(10): 250-254.
- Ngubeni, N., Jacobs, S., Seydack, A., Vermeulen, W., Sass, G. y Seifert, T. 2017. Trade-off relationships between tree growth and defense: a comparison of *Ocotea bullata* and *Curtisia dentata* following bark harvesting in an evergreen moist South African Forest. *Trees* 31(1): 339-348.

- Olivera, A.G., Soto, M., Martínez, M., Terrazas, T. y Solares, F. 1999. Phytochemical study of cuachalalate (*Amphipterygium adstringens*, Schiede ex Schlecht). *Journal of Ethnopharmacology* 68:109-113.
- Orduño, A. 1998. Anatomía de la corteza de cuatro especies de la selva baja caducifolia del estado de Morelos: Origen, desarrollo y regeneración. Tesis de Maestría. Colegio de Postgraduados. Montecillo, México, pp. 88.
- Oviedo-Chavez, I., Ramírez-Apan, T.R, Soto-Hernández, M. y Martínez-Vázquez, M. 2004. Principles of the bark of *Amphipterygium adstringens* (Julianaceae) with anti-inflammatory activity. *Phytomedicine* 11: 436-445.
- Pandey, A. y Mandal, A. 2012. Sustainable Harvesting of *Terminalia arjuna* (Roxb.) Wight & Arnot (Arjuna) and *Litsea glutinosa* (Lour.) Robinson (Maida) Bark in Central India. *Journal of Sustainable Forestry* 31:294–309.
- R Core Team. 2017. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Rodríguez T. 2003. Manejo y conservación de las plantas medicinales comerciales en el municipio de Copalillo, Guerrero. Tesis de Maestría, Universidad Nacional Autónoma de México, México, pp. 161.
- Romero, C. y Bolker, B. 2008. Effects of stem anatomical and structural traits on responses of stem damage: and experimental study in the Bolivian Amazon. *Canadian Journal of Forest Research* 38(3): 611-618.
- Romero, C. 2014. Bark: Structure and Functional Ecology. *Advances in Economic Botany* 17: 5-26.
- Romero, C., Dovie, D., Gambiza, J., Luoga, E., Schmitt, S. y Grundy I. 2014. Effect of comercial bark harvesting on *Adansonia digitata* (Baobab) in the Save-Odzi Valley, Zimbabwe, with considerations for its management. *Advances in Economic Botany* 17: 95-114.
- Servicio Meteorológico Nacional. 2014. Datos climáticos. Departamento de información estadística. Comisión Nacional del Agua. México, D.F.
- Shackleton, S., Shackleton, C. y Shanley, P. 2011. Non-Timber Forest Products in the Global Context. *Tropical Forestry Series*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. pp. 289.
- Shigo, A. 1984. Compartmentalization: a conceptual framework for understanding how trees grow and defend themselves. *Annual Review of Phytopathology* 22 (1): 189-214.

- Soares, I., Sobral, A., Monteiro, J., Lima, E. y Albuquerque, U. 2017. Impact of collection on bark regeneration from *Stryphnodendron rotundifolium* Mart. in northeastern Brazil. *Environmental Monitoring and Assessment* 189: 234.
- Solares, F. 1995. Capacidad de regeneración de la corteza y evaluación fitoquímica antes y después del descortezamiento en Cuachalalate. Tesis de Maestría. Colegio de Postgraduados. Montecillo, México, pp. 97.
- Solares, F., Jasso, J., Vargas-Hernández, J., Soto, M. y Rodríguez, C. 2006. Capacidad de regeneración en grosor y lateral en corteza de Cuachalalate (*Amphipterygium adstringens* Schiede ex Schlecht.) en el estado de Morelos. *Ra Ximhai Revista de Sociedad, Cultura y Desarrollo Sustentable* 2(2): 481-495.
- Solares, F., Vázquez-Alvarado, J. y Gálvez-Cortés, Ma. 2012. Canales de comercialización de la corteza de Cuachalalate (*Amphipterygium adstringens* Schiede ex Schlecht.) en México. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales* 3(12): 29-42.
- Stemmler, M. 2014. *Person-Centered Methods: Configural Frequency Analysis (CFA) and Other Methods for the Analysis of Contingency Tables*. Springer Cham Heidelberg, New York.
- Stobbe, H., Schmitt, U., Eckstein, D. y Dujesiefken, D. 2002. Developmental stages and fine structure of surface callus formed after debarking of living Lime Trees (*Tilia* sp.). *Annals of Botany* 89: 773-782.
- Ticktin, T. 2004. The ecological implications of harvesting non-timber forest products. *Journal of Applied Ecology* 41: 11-21.
- Ticktin, T. 2015. The ecological sustainability of non-timber forest product harvest: principles and methods. En: Shackleton, C., Pandey, A. y Ticktin, T. (eds.). *Ecological Sustainability for Non-timber Forest Products. Dynamics and Case Studies of Harvesting. People and Plants International-Conservation Series*. Earthscan from Routledge. pp. 31-53.
- Vermeulen, W. y Geldenhuys, C. 2004. Experimental protocols and lessons from strip harvesting of bark for medicinal use in the southern Cape forests. *FRP-DFID Project R8305 Report* (pp. 14). UK: Wild Resources Limited.
- Vermeulen, W., Geldenhuys, C. y Esler, K. 2012. Response of *Ocotea bullata*, *Curtisia dentata* and *Rapanea melanophloeos* to medicina bark stripping in the Southern Cape, South Africa: implications for sustainable use. *Southern Forest* 74(3): 183-193.

Zimmermann, M. y Brown, C. 1971. Trees: Structure and Function. Springer Verlag. New York.
336 p.

CONCLUSIONES GENERALES

- *Amphipterygium adstringens* (Schltdl.) Standl., “Cuachalalate”, es un elemento arbóreo estructuralmente representativo en los bosques tropicales caducifolios secundarios del ejido El Limón de Cuauchichinola, Morelos. Con base en la dominancia (136 ind. ha⁻¹) de esta especie en el estrato medio y superior en sitios con diferentes historiales de perturbación, particularmente de edades iniciales e intermedias (≤ 45 años), así como en los índices de valor de importancia relativo (IVIR) = 20.9 y de valor forestal relativo (IVFR) = 17.0, con el 80% de los individuos con diámetros normales ≤ 25 cm, se sugiere que *A. adstringens* es un recurso con amplio potencial para su aprovechamiento comercial.
- El análisis demográfico indica claramente que la tasa de crecimiento poblacional de *A. adstringens* está condicionada por un proceso estocástico, determinado por el gradiente diferencial de precipitación entre años de estudio y el efecto de la intervención humana en ambas condiciones: exclusión (cercado, sin ganadería y aprovechamiento forestal) vs perturbación (bajo aprovechamiento maderable y no maderable así como ganadería extensiva). En general, las probabilidades de crecimiento y fecundidad del Cuachalalate incrementan a mayor precipitación, en tanto la sobrevivencia es independiente de este factor. A su vez, debido a que la sobrevivencia fue el proceso demográfico que más contribuye a λ , y las plántulas presentan la mayor mortalidad y únicamente se contabilizaron en la condición excluida, se recomienda la ejecución de intervenciones silvícolas que favorezcan su establecimiento en la condición perturbada así como su transición a otros estadios de desarrollo. Estos hallazgos sugieren que comprender el efecto de la variabilidad ambiental y del régimen de manejo del bosque es fundamental para proponer esquemas de manejo en especies sujetas a aprovechamiento comercial.
- Los caracteres anatómicos de la madera de árboles masculinos y femeninos de *A. adstringens* son diferentes, al igual que su capacidad para transportar agua a través del xilema secundario funcional. Al presentar una mayor densidad de poros solitarios y múltiples por mm², además de elementos de vaso y fibras con mayor longitud y grosor, los árboles femeninos resultaron ser más exitosos en términos de la eficiencia y seguridad en la conducción hídrica. Este hallazgo se asocia a estrategias funcionales de cada sexo para explotar diferentes hábitats y evitar competencia intraespecífica, así como a trueques

entre el desempeño reproductivo, tasas de crecimiento radial y velocidad de regeneración del leño.

- Existe una relación inversa entre la velocidad de regeneración del leño y la tasa de sobrevivencia entre sexos. Los árboles femeninos evidencian una mayor capacidad de cierre de las heridas post-descortezamiento, pero la cosecha, particularmente en sequía, debilita a las plantas y ocasiona el ataque de insectos barrenadores, lo que incrementa la mortalidad en este sexo. Por lo tanto, el punto de equilibrio entre cosecha óptima y sobrevivencia sugiere descortezar árboles femeninos con un diámetro normal ≥ 20.1 cm a una intensidad del 50 % del fuste limpio, dejando dos secciones longitudinales intactas que promuevan la regeneración, particularmente durante el periodo de lluvias.
- Este es el primer estudio a nivel mundial (publicado a la fecha) que demuestra la relevancia de evaluar en forma independiente las historias de vida de cada sexo en especies dioicas sometidas a cosecha comercial del leño, ya que como se indicó previamente, las diferencias anatómicas de la madera entre los sexos de *A. adstringens* influyen en su respuesta ecofisiológica, y por lo tanto, podrían estar a su vez relacionadas con el mayor crecimiento radial y tasa de regeneración del leño que registraron las plantas femeninas. En consecuencia, los hallazgos de esta investigación sugieren que el aprovechamiento de esta especie es factible, pero es recomendable descortezar mayoritariamente árboles femeninos bajo la prescripción antes descrita, dada la respuesta favorable de este sexo.