

Informe final* del Proyecto BS004
Abundancia, distribución y estado de conservación de *Guaiacum sanctum* L. en México

Responsable: Dr. Miguel Martínez Ramos
Institución: Universidad Nacional Autónoma de México
Centro de Investigaciones en Ecosistemas
Departamento de Ecología de los Recursos Naturales
Dirección: Antigua Carretera a Pátzcuaro # 8701, Ex-Hacienda de San José de la Huerta, Morelia, Mich. 58190, México
Correo electrónico: mmartine@oikos.unam.mx
Teléfono/Fax: Tel.: 01 (443) 322 2706 ó (55) 562 32706 Fax: (443) 322 2719 ó (55) 562 32719
Fecha de inicio: Agosto 15, 2003.
Fecha de término: Abril 13, 2011.
Principales resultados: Hojas de cálculo, informe final y cartografía
Forma de citar el informe final y otros resultados:** Martínez-Ramos, M., Oyama, K. y L. López-Toledo, 2011. Abundancia, distribución y estado de conservación de *Guaiacum sanctum* L. en México. Universidad Nacional Autónoma de México. Centro de Investigaciones en Ecosistemas. **Informe final SNIB-CONABIO proyecto No. BS004.** México D. F.
Forma de citar hoja de cálculo Martínez-Ramos, M., Oyama, K., & López-Toledo, L. 2012. Abundancia, distribución y estado de conservación de *Guaiacum sanctum* L. en México. Universidad Nacional Autónoma de México. Centro de Investigaciones en Ecosistemas. **Hoja de cálculo SNIB-CONABIO proyecto No. BS004.** México. D. F.

Resumen:

La presente propuesta de investigación está dirigida a documentar la distribución, abundancia, dinámica de poblaciones y manejo de *Guaiacum sanctum* en México. El objetivo principal es el de evaluar el estado de conservación y la disponibilidad de esta especie en el país. Esta especie, al igual que las demás especies del género *Guaiacum*, se encuentra dentro del Apéndice II de la CITES y Sujeta a Protección Especial bajo la NOM-059-ECOL-2001. En la evaluación se incluirá a la especie congénere *G. coulteri*, en lugares donde ocurre simpátricamente con *G. sanctum*. Ambas especies son conocidas con el nombre genérico de "Guayacán" y son empleadas para una amplia variedad de fines entre los que destaca el farmacéutico. Además de evaluar aspectos de historia natural y condición (conservada, fragmentada, degradada) de los ambientes en los que se encuentran estas especies, se plantea la necesidad de desarrollar estudios de genética de poblaciones y biología reproductiva con el fin de complementar a aquellos de índole demográfico en la búsqueda de indicadores robustos del grado de conservación (o deterioro) y viabilidad de las poblaciones remanentes de Guayacán en México.

-
- * El presente documento no necesariamente contiene los principales resultados del proyecto correspondiente o la descripción de los mismos. Los proyectos apoyados por la CONABIO así como información adicional sobre ellos, pueden consultarse en www.conabio.gob.mx
 - ** El usuario tiene la obligación, de conformidad con el artículo 57 de la LFDA, de citar a los autores de obras individuales, así como a los compiladores. De manera que deberán citarse todos los responsables de los proyectos, que proveyeron datos, así como a la CONABIO como depositaria, compiladora y proveedora de la información. En su caso, el usuario deberá obtener del proveedor la información complementaria sobre la autoría específica de los datos.

REPORTE FINAL DEL PROYECTO BS004

**“ABUNDANCIA, DISTRIBUCIÓN Y ESTADO DE
CONSERVACIÓN DE *Guaiacum sanctum* L. EN
MÉXICO”**

Responsable: Dr. Miguel Martínez-Ramos

Colaboradores:

Dr. Ken Oyama Nakagawa

Dr. Leonel López-Toledo

Centro de Investigaciones en Ecosistemas
Universidad Nacional Autónoma de México
Séptimo (segundo del II Fase) y último informe

Septiembre de 2010

INTRODUCCION

En este séptimo informe del proyecto “Abundancia, distribución y estado de conservación de *Guaiacum sanctum* L. en México” se presentan los resultados finales de su fase II. El informe está organizado en cuatro partes: (1) la primera parte presenta un análisis de la dinámica de poblaciones de *Guaiacum sanctum* que estuvo dirigido a explorar principios ecológicos para una tala sostenible de árboles de esta especie; (2) la segunda parte presenta los resultados del estudio de genética de poblaciones realizados en el área de distribución de esta especie en México; (3) en tercer lugar, con base en los resultados alcanzados por todo el proyecto, se ofrecen lineamientos específicos para la conservación y uso racional de la especie; (4) finalmente, se presenta una sección sobre los productos logrados por el proyecto.

PARTE I

DINÁMICA DE POBLACIONES DE *Guaiacum sanctum* EN CAMPECHE

Los resultados de esta parte provienen de un estudio de tres años de monitoreo demográfico de poblaciones de *Guaiacum sanctum* en el estado de Campeche. Como ya se mencionó, este estudio estuvo dirigido a establecer principios ecológicos útiles para el manejo sustentable de poblaciones de *G. sanctum*. Específicamente, en esta sección se presenta una síntesis de los patrones demográficos surgidos del seguimiento de poblaciones de la especie que se encontraron bajo tres condiciones de uso: 1) aprovechamiento reciente, un año después de la última tala de árboles, 2) aprovechamiento previo, 20 años desde la última tala de árboles y 3) sin aprovechamiento, población protegida sin tala de árboles. Con base en este seguimiento, se llevaron a cabo análisis de modelación demográfica con el fin de contestar a las siguientes preguntas:

- 1) ¿Difiere la dinámica de poblaciones de *G. sanctum* entre estas tres condiciones de uso?
- 2) ¿Cuáles son los estadios de vida demográficamente más importantes para el crecimiento futuro de las poblaciones de *G. sanctum*?
- 3) ¿Existe algún impacto negativo de la tala de árboles sobre la persistencia a largo plazo de las poblaciones de *G. sanctum* manejadas?

Finalmente, se aportan recomendaciones útiles para establecer programas de cosecha sustentable y de conservación de poblaciones de *G. sanctum*.

MÉTODOS

Sitios de estudio

En la Fase I del proyecto se determinó que la Ampliación Forestal del Ejido Pich (AFEP) y la Reserva de la Biósfera Calakmul (RBC) tienen abundantes poblaciones de *Guaiacum sanctum* adecuados para los objetivos de este proyecto (Martínez-Ramos *et al.*, 2006, López-Toledo *et al.*, 2010). La AFEP es una propiedad de 44,000 ha localizada en la región Central de Campeche (19°03'14.9" N-90°00'16.2" W), a una altitud de 100 m.s.n.m. En esta localidad existe una precipitación de lluvia promedio anual de 1100 mm (con una variación de lluvia anual entre 787 y 1950 durante el periodo comprendido de 1961 a 1997), existiendo una estación seca entre los meses de noviembre a mayo (con menos del 30% del total de la lluvia anual). La temperatura promedio anual es de 25 °C. La vegetación dominante es el bosque tropical deciduo.

La RBC se encuentra en la parte sur del estado Campeche. Esta constituye a la reserva de bosque tropical más grande (723,185 ha) en México. La vegetación varía entre bosque semi-decídúo, bosque decídúo, bosque subperennifolio y bosque perennifolio (Martínez y Galindo, 2002). En promedio, esta localidad recibe 1,250 mm de lluvia al año, existiendo una marcada estación seca entre los meses de noviembre y abril (con menos del 25% de la lluvia total anual). La temperatura media anual es alrededor de 24 °C. La altitud es de alrededor de 100 m.s.n.m. Lomeríos bajos de suelos kársticos cubren la mayoría del área aunque también áreas planas son comunes. Las poblaciones de *G. sanctum* es principalmente confinadas a los lomeríos bajos (Martínez y Galindo, 2002).

Aprovechamiento de *Guaiacum sanctum*

El aprovechamiento forestal de *G. sanctum* en México y en el mundo sólo se lleva en el AFEP. Esta es la única actividad permitida por acuerdo comunal en las 44,000 ha de reserva forestal que posee este ejido. Durante el periodo de 2008 a 2024, tres mil hectáreas estarán bajo aprovechamiento forestal. En forma rotativa, aproximadamente 300 ha se aprovechan cada año, las cuáles se dejaran en descanso por 20 años antes del próximo aprovechamiento. La corta de árboles de *G. sanctum* en AFEP se ha llevado a cabo desde hace seis décadas y

existen áreas del bosque que han sido explotadas en dos a tres ocasiones. El manejo incluye cosecha de todos los árboles adultos con troncos rectos que tienen un diámetro a la altura del pecho de 35 o más centímetros (que llamaremos de aquí en adelante “árboles comercializables”). Cada árbol talado se saca del bosque a través caminos que se hacen cortando a otros árboles de *G. sanctum* (de tamaño menor al comercial) y de otras especies. Al iniciarse el aprovechamiento de una nueva área, se abren nuevos caminos cortando más árboles tanto de guayacán como de otras especies. La cosecha de árboles se lleva a cabo por los pobladores del Ejido Pich que trabajan para la compañía maderera que es responsable de implementar el programa de manejo forestal de *G. sanctum*. Este manejo forestal es autorizado y supervisado por las autoridades ambientales del gobierno de México (SEMARNAT-PROFEPA) y por la autoridad científica CITES en México (CONABIO). El programa de manejo no incluye la reforestación de las áreas aprovechadas. Hasta hace algunos años, un área cercana al Ejido Pich también estuvo bajo manejo de *G. sanctum*, pero fue declarada como reserva estatal y actualmente ya no se permite ninguna explotación forestal (SECOL, 2001). En RBC, *G. sanctum* y otras especies fueron explotadas aproximadamente hace 30 años (Martínez y Galindo, 2002), pero desde que fue declarada esta reserva de la Biosfera en 1985 no ha habido ningún aprovechamiento forestal.

Parcelas permanentes de monitoreo

Para llevar a cabo este estudio se establecieron tres parcelas permanentes de monitoreo demográfico, una en la RBC y dos en el AFEP (Cuadro 1). Cada parcela cubrió una hectárea de extensión. En la RBC, la parcela se estableció en un área sin evidencias de disturbios humanos recientes (PRBC). Una de las parcelas en el AFEP se estableció en una población que fue manejada en el año de 2003 (P1-AFEP). La otra parcela en el AFEP fue establecida en un área que fue aprovechada en el año de 1983 (P2-AFEP). Estas dos últimas parcelas incluyeron claros creados por la cosecha de árboles, tocones de árboles cortados, así como caminos primarios y secundarios usados para la extracción de los árboles talados. En estas dos parcelas, cada árbol fue registrado como no dañado, muerto en pie, desenraizado, cortado (tocón) y con rebrotes. En febrero-marzo del año de 2004, para la P1-AFEP y PRBC (y en 2005 para la P2-AFEP) se localizaron, etiquetaron y midieron (en altura y DAP) a todos los árboles de *G. sanctum* con un diámetro al pecho (1.5 m por encima del suelo, DAP) de un centímetro o más. En los siguientes tres años (2005, 2006 y 2007) se llevaron a cabo censos de estas poblaciones para cuantificar el número de árboles muertos y reclutados (i.e. aquellos

que alcanzaron la talla mínima de 1 cm de DAP), el crecimiento en DAP de los árboles sobrevivientes y la producción de semillas de los árboles reproductivos. Además, en subparcelas establecidas dentro de cada hectárea de estudio, se registraron a los árboles con un DAP menor a 1 cm para hacer el mismo seguimiento descrito para los árboles con DAP \geq 1cm; en este caso los árboles reclutados fueron las nuevas plántulas que emergieron de la germinación de las semillas. Detalles del establecimiento de las parcelas permanentes se pueden encontrar en el tercer informe del proyecto a CONABIO (Martínez-Ramos *et al.*, 2005).

Cuadro 1.- Características de las parcelas permanentes de monitoreo

Parcela	Ubicacion	Año de establecimiento	Precipitación anual	Manejo
P1-AFEP	Ejido Pich	2004	1100 mm	Tala en 2003
P2-AFEP	Ejido Pich	2005	1100 mm	Tala en 1983
PRBC	Reserva Calakmul	2004	1250 mm	Reserva en 1989

Con la información recabada y con el fin de cuantificar las tasas vitales (mortalidad, crecimiento y reproducción) que se presentan a lo largo del ciclo de vida de *G. sanctum* se utilizaron 11 categorías de tamaños. Las cuatro más pequeñas corresponden a categorías de altura y siete las restantes a categorías de DAP (Cuadro 2). Para cada categoría, la tasa de mortalidad se calculó como la proporción de árboles muertos en el periodo entre el número original de árboles al comenzar el periodo. La tasa de crecimiento por categoría de tamaño se calculó como la diferencia en DAP entre el final y el inicio de cada periodo. Para los árboles con una altura menor que 150 cm, la tasa de crecimiento se cuantificó como el incremento en altura por unidad de tiempo. Las tasas de fecundidad para los estadios adultos fueron estimadas calculando el número promedio de semillas producidos por árbol en cada clase de DAP, basados en los registros de producción de semillas de cada árbol durante los tres años observación.

Cuadro 2. Categoría de tamaños de utilizadas para describir el ciclo de vida de *G. sanctum*

Categoría	Tamaño
Plántulas	<25.0 cm altura
Juveniles 1	<50.0 cm de altura
Juveniles 2	<100.0 cm de altura
Juveniles 3	<150.0 cm de altura
Adultos 1	1.0-5.0 cm DAP
Adultos 2	5.1-10.0 cm DAP
Adultos 3	10.1-15.0 cm DAP
Adultos 4	15.1-20.0 cm DAP
Adultos 5	20.1-25.0 cm DAP
Adultos 6	25.1-35.1 cm DAP
Adultos 7	>35.1 cm DAP

Análisis de la dinámica de las poblaciones

Para estimar la tasa finita de crecimiento (λ) de las poblaciones estudiadas se utilizaron modelos matriciales de Lefkovich de la siguiente forma: $n_{(t+1)} = \mathbf{A}n_{(t)}$, donde $n_{(t)}$ y $n_{(t+1)}$ son vectores que contienen el número de individuos en cada una de las 11 categorías de tamaño al año (t) y al año ($t+1$), respectivamente. \mathbf{A} es una matriz cuadrada de (11 filas x 11 columnas) con 121 a_{ij} elementos que representan la probabilidad de transición de individuos entre la categoría j -th a la i -th, después de un periodo de un año (Caswell, 2001). (Debido a un reducido tamaño de muestra, para la parcela RBC no se tuvo la categoría de adultos 7, quedando integrada una matriz de 10 x 10.) La diagonal principal de la matriz corresponde a las probabilidades de permanencia en un mismo estadio (P_{ij}), las cuales se obtienen dividiendo el número de individuos sobrevivientes que permanecieron en la categoría entre el número de individuos originales en esa categoría. Los elementos a_{ij} ubicados por debajo de la diagonal principal representan probabilidades de progresión (G_{ij}) de los individuos de una categoría dada a uno o más categorías posteriores; estas probabilidades se obtienen dividiendo del número de individuos sobrevivientes que avanzaron a una categoría siguiente entre el número de individuos originales en la categoría inicial. Finalmente, la primera fila de la matriz contiene los elementos de fecundidad (F_{ij}). La fecundidad se expresa como el número promedio de plántulas producidas por árbol de cada categoría de tamaño. Este valor se estimó a través de la fórmula $(S/N)*PE$, donde S es el número de semillas producidas por los árboles de una categoría dada durante un año, N es el número de árboles vivos al inicio del año y PE es la proporción de semillas que dan lugar a plántulas durante el año. Para cada una de las tres

poblaciones se obtuvo una matriz por cada periodo anual, excepto la población P2-AFEP de la cual solamente se tuvieron dos años de estudio. En total se tuvieron ocho matrices.

Una vez obtenidas la matriz A y la estructura de tamaños $n(t)$ de cada población, se emplearon técnicas de iteración (Caswell, 2001) para obtener la tasa finita de crecimiento de la población (λ) en cada parcela de estudio. Se empleó un modelo Montecarlo para calcular valores de intervalo de confianza de λ (López-Hoffman y Martínez-Ramos, no publicado). Cuando el valor de λ es < 1 se considera que la densidad de la población disminuye con el tiempo, si λ es > 1 la población aumenta con el tiempo y si $\lambda = 1$ la densidad de la población permanece constante a través del tiempo. Además de λ , siguiendo los métodos descritos en Caswell (2001), se calculó un índice de la sensibilidad relativa de λ a cambios proporcionales en los elementos de la matriz (a_{ij}). Este índice de elasticidad se obtuvo con la siguiente ecuación $e_{ij} = (a_{ij} / \lambda) (v_i w_j / (vw))$, donde v_i representa el elemento i en el vector de valor reproductivo (v), w_j es el elemento j en el vector de la estructura estable de tamaños (w), (vw) es el producto escalar entre estos dos vectores, a_{ij} representa un elemento de la matriz y λ es la tasa finita de crecimiento de la población (De Kroon *et al.*, 2000; Caswell, 2001). Este índice de elasticidad varía entre 0 y 1, de modo que el elemento a_{ij} con el mayor valor de elasticidad implica que si se realiza algún cambio relativo en el valor de ese elemento el valor de λ tendría un cambio relativo mayor. De este modo, es posible identificar a los parámetros demográficos relativamente más importantes para la dinámica de la población.

Se obtuvieron valores promedio y de intervalo de confianza de e_{ij} para cada uno de las 10-11 categorías de tamaño y cada componente demográfico (permanencia, progresión, fecundidad) de cada una de las tres poblaciones estudiadas. Este cálculo se efectuó a través del programa Montecarlo antes mencionado y siguiendo el método de percentiles (*sensu* Caswell 2001). Finalmente, se calculó la elasticidad global de componente demográfico (P_{ij} , G_{ij} y F_{ij} , *sensu* Franco y Silvertown 2004) sumando los valores e_{ij} de todas categorías de tamaño para cada componente.

Cosecha óptima sostenible

Para explorar los efectos de regímenes de cosecha hipotéticos sobre λ construimos modelos matriciales de simulación por computadora empleando la información demográfica de la parcela recientemente aprovechada (P1-AFEP). Se exploraron los efectos sobre λ de tres variables independientes:

i) *NCAC o Nivel de cosecha de adultos comerciales*. Se refiere a la cosecha de árboles en la categoría de adultos 7 ($DAP \geq 35$ cm). Se simularon cosechas del 20, 40, 60, 80 y 100% del total de árboles de esta categoría por evento de cosecha.

ii) *DNC o Daño de adultos no comerciales*. Se refiere al nivel de mortalidad causado sobre los árboles pequeños que es producido por la apertura de los caminos que se usan para la extracción de los árboles comerciales talados. Se usaron como referencia a los porcentajes de mortalidad causados por este daño observados en los árboles de las categorías de adulto 1 a adultos 5 en P1-AFEP (los árboles de tamaño 6 no son dañados). Se simularon porcentajes de mortalidad de 0, 2, 4, 8, 16 y 32% por evento de cosecha.

iii) *FC o Frecuencia de cosecha*. Se refiere al número de años transcurridos entre eventos de cosecha. Se simularon frecuencias de cosecha cada 2, 4, 8, 16 y 32 años. En el AFEP los árboles de *G. sanctum* se cosechan cada 18-20 años en una misma área, pero estos intervalos de tiempo han sido establecidos empíricamente y sin ninguna evaluación formal.

Modelo 1. Para simular regímenes contrastantes de cosecha, resultado de la combinación de las tres variables independientes, se utilizó la matriz de transición y la estructura de tamaños correspondiente a la población P1-AFEP, aquella que tenía un año de descanso desde la última y única cosecha de árboles de *G. sanctum*. Después de iterar el modelo por un número fijo de años (*FC*), se simuló un evento de cosecha combinando un cierto valor de *NCAC* y un cierto valor de *DNC*. En total, combinando cinco niveles de *NCAC* (20, 40, 60, 80 y 100%), seis niveles de *DNC* (0, 2, 4, 8, 16 y 32% de daño) y cinco valores de *FC* (2, 4, 8, 16 y 32 años) se simularon 150 regímenes hipotéticos de cosecha. La variable de respuesta en estas simulaciones fue el valor de λ . Para cada régimen, el valor de λ en la estabilidad se obtuvo proyectando el modelo matricial a través de 256 iteraciones (años) y obteniendo el cociente de la densidad de la población al año 256 dividido por la densidad de la población al año 255 (aunque en todas las simulaciones notamos que el valor de λ se estabilizaba a un tiempo mucho menor). Se consideró que un régimen de cosecha sostenible sería aquel en el que el valor de λ fuese igual o mayor a 1.

Modelo 2. Un segundo grupo de simulaciones tuvo como variable de respuesta al número de árboles comerciales (≥ 35 cm dap) que potencialmente pueden ser cosechados bajo los mismos regímenes de cosecha anteriormente descritos. Para este caso se usó como variable de respuesta al vector que define la estructura de tamaños $n(t)$ de la población. Se simuló cuantos árboles comerciales por hectárea se podrían cosechar durante los primeros 32 años si la cosecha se efectuase a cada 2, 4, 8, 16 y 32 años considerando diferentes niveles de *NCAC* y *DNC*. Estas simulaciones se realizaron para determinar el régimen óptimo de cosecha que maximiza el aprovechamiento de árboles manteniendo a la población en crecimiento o en equilibrio (i.e. $\lambda \geq 1$).

RESULTADOS Y DISCUSION

Mortalidad.- La tasa de mortalidad promedio por año disminuyó con el tamaño en los árboles con menos de 150 cm de altura (Figura 1); la parcela recién cosechada (P1-AFEP) mostró la mayor tasa de mortalidad mientras que la parcela conservada (PRBC) mostró la menor. Para los árboles grandes con DAP > 1 cm la mortalidad fue muy baja en las tres parcelas durante los tres años de monitoreo. En total, en las poblaciones aprovechadas solo se registraron entre 3 y 5 árboles muertos en la categoría de adultos 1 (1-5 cm DAP) juntando a las dos poblaciones de AFEP, mientras que para la parcela RCB no se registró ningún árbol muerto. Este patrón de disminución de la tasa de mortalidad con el tamaño de los árboles es común para especies de ciclo de vida largo (*G. sanctum* llega a vivir más de 500 años). Las tasas de mortalidad encontradas son de las menores registradas hasta ahora para especies arbóreas de selvas (Martínez-Ramos y Álvarez-Buylla, 1995).

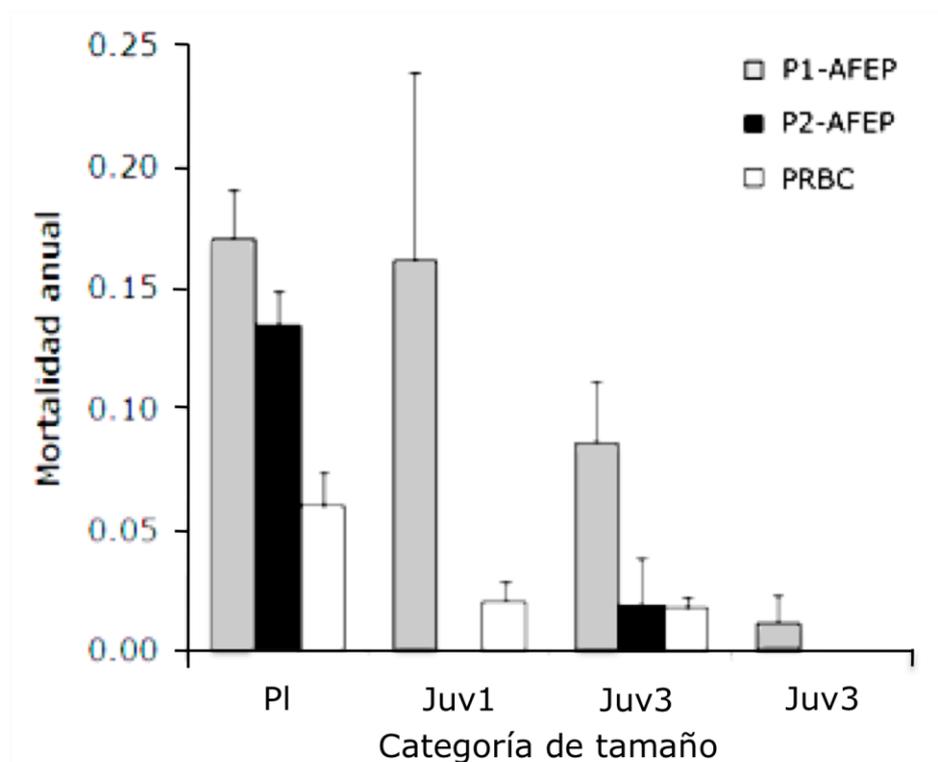


Figura 1.- Tasa de mortalidad anual de individuos con menos de 150 cm de altura en tres poblaciones de *Guaiacum sanctum* de Campeche.

La Figura 2 muestra una curva de supervivencia, ajustada a un modelo exponencial, construida a partir de la proporción de árboles con $DAP \geq 1$ cm encontrados en diferentes categorías de edad (ver Martínez-Ramos y colaboradores 2005 para detalles de la estimación de la edad) para la población P1-AFEP. La pendiente de esta curva indica la tasa de mortalidad anual. Según esta curva, la tasa de mortalidad promedio es constante a lo largo del ciclo de vida y tendría un valor de 1% por año.

Crecimiento.- Durante los tres años de monitoreo se encontró un crecimiento anual en altura de 2 a 6 cm para individuos ≤ 150 cm altura (Figura 3). Este crecimiento aumentó con el tamaño de las plantas. Esta misma tendencia se encontró en las tres poblaciones y no se encontraron diferencias significativas entre las parcelas.

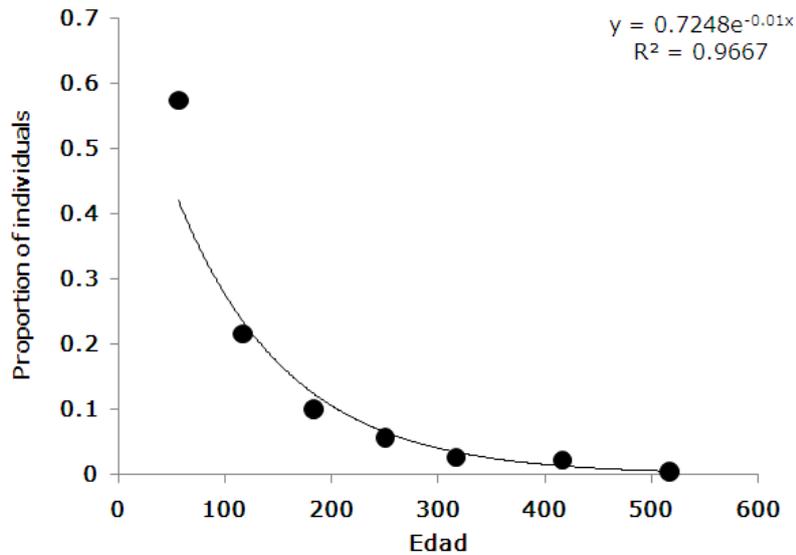


Figura 2.- Curva de supervivencia de *Guaiacum sanctum* en la parcela P1-AFEP, Campeche. Cada punto representa la proporción del total de árboles con DAP ≥ 1 cm encontrada en diferentes categorías de edad. La línea representa el modelo exponencial que fue ajustado a los puntos (ecuación en la parte superior derecha de la figura). Ver texto para mayores detalles.

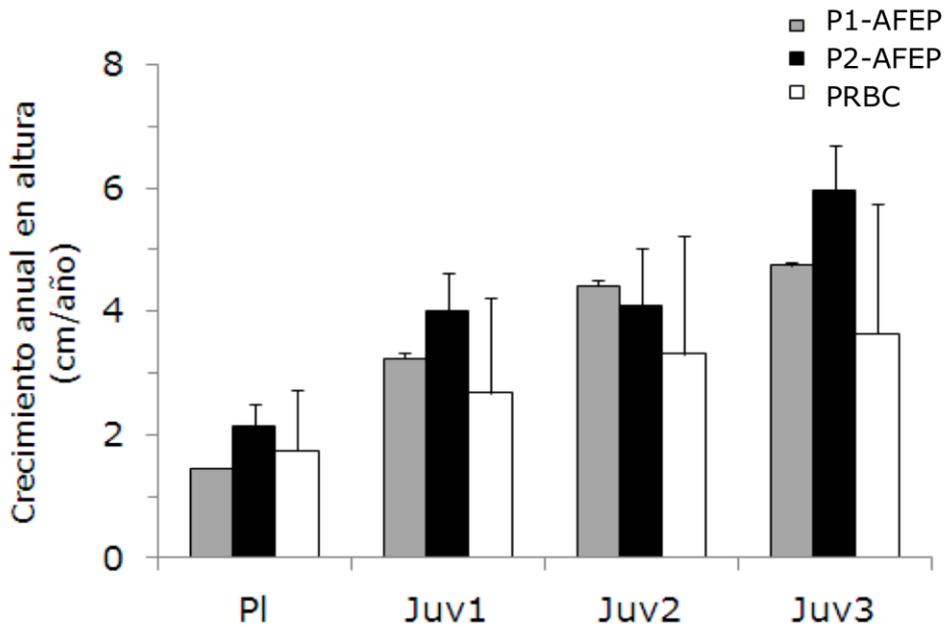


Figura 3.- Crecimiento promedio en altura de árboles con una altura igual a 150 cm en tres poblaciones de *Guaiacum sanctum* en Campeche. PI: plántulas (5-25 cm altura), Juv1: juveniles 1 (25.1-50 cm), Juv2: juveniles 2 (50.1-100 cm), Juv3: juveniles 3 (100.1-150 cm). Las líneas verticales en cada barra indican un error estándar.

Los árboles con un DAP ≥ 1 cm tuvieron una tasa de crecimiento promedio en DAP menor a 1.8 mm por año. En las tres poblaciones, el crecimiento en DAP se redujo con el tamaño de los árboles (Figura 4). La población P1-AFEP mostró las mayores tasas de crecimiento en la mayoría de las categorías de DAP, probablemente como una respuesta a la apertura del dosel por la cosecha de árboles comerciales.

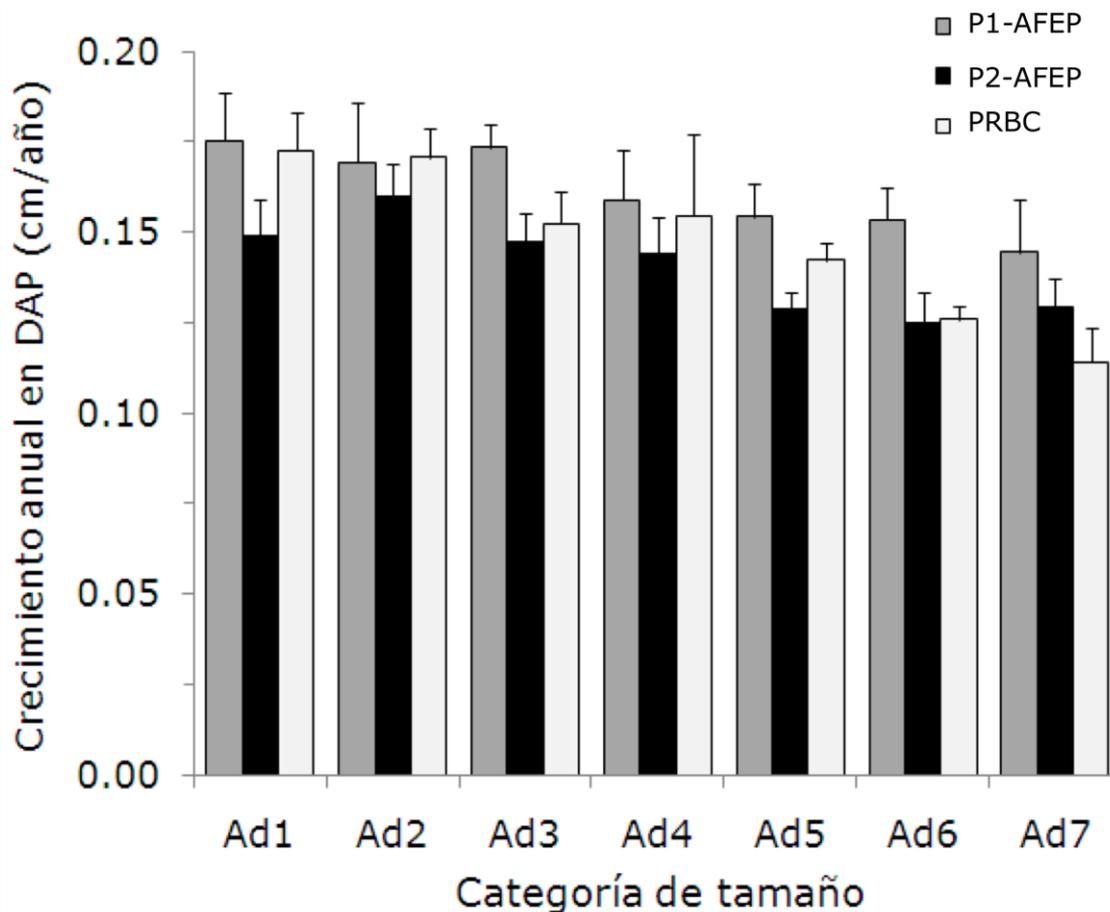


Figura 4. Crecimiento promedio en DAP de árboles en tres poblaciones de *Guaiacum sanctum* en Campeche. Categorías de tamaño (DAP en centímetros): Ad1 (árboles con 1-5), Ad2 (5.1-10), Ad3 (10.1-15.0), Ad4 (15.1-20), Ad5 (20.1-25), Ad6 (25.1-35.0) y Ad7 (> 35.0). Las líneas verticales en cada barra indican el valor de un error estándar.

Reproducción.- El tamaño mínimo de los árboles reproductivos de *G. sanctum* fue de 1 cm de DAP (equivalente a 35-40 años de edad). En las dos poblaciones de la AFEP la producción anual de semillas por árbol (tasa de fecundidad) aumentó exponencialmente con el DAP, mientras que en aquella de la PRBC la fecundidad fue máxima en los árboles de 15-20 cm y disminuyó progresivamente en los árboles de mayor tamaño (Figura 5). La tasa de fecundidad a tamaños específicos fue más alta en las dos poblaciones aprovechadas (AFEP) que en la

población PRCB. En las dos poblaciones del AFEP el número de semillas por fruto (2.5) fue mayor que en la población de la PRBC (1.0). En las tres parcelas, las dos clases de DAP más grandes (Ad6 y Ad7) contribuyeron con el mayor porcentaje de las semillas producidas por toda la población (ca. 50% en la PRBC y 75-80% en la AFEP). El hecho de que la población PRBC haya presentado una menor fecundidad y un menor número de semillas por fruto puede indicar que en esta localidad existen una limitación de recursos (luz, nutrientes importantes, polinizadores) que son importantes para la actividad reproductiva de los árboles de *G. sanctum*.

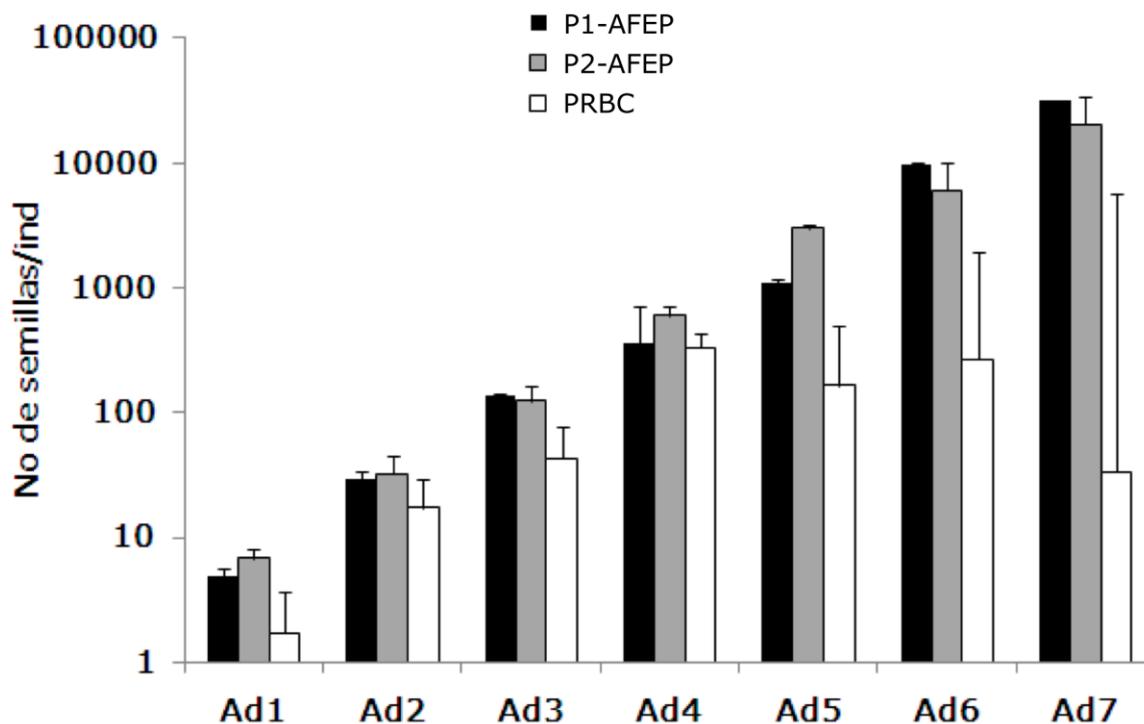


Figura 5.- Tasa de fecundidad anual a tamaños específicos de árboles adultos en tres poblaciones de *Guaicum sanctum* en Campeche. Categorías de tamaño (DAP en centímetros): Ad1 (árboles con 1-5), Ad2 (5.1-10), Ad3 (10.1-15.0), Ad4 (15.1-20), Ad5 (20.1-25), Ad6 (25.1-35.0) y Ad7 (> 35.0). Las líneas verticales en cada barra indican el valor de un error estándar.

Dinámica de las poblaciones

Tasa de crecimiento de la población.- En general, los árboles de las poblaciones aprovechadas (P1-AFEP, P2-AFEP) tuvieron una mayor fecundidad (F_{ij}) pero menores probabilidades de permanencia (P_{ij}) y progresión (G_{ij}) que los árboles de la población RBC. Este mismo patrón ya se había encontrado con los datos recabados para un solo año para las

poblaciones P1-AFEP y PRCB (Martínez-Ramos *et al.*, 2005). En las tres parcelas se encontraron valores de λ mayores que 1 durante los tres años de monitoreo (Figura 6). Este resultado indica que de mantenerse las mismas probabilidades de transición, las poblaciones tenderían a aumentar en su densidad. El año 2005-2006 representó el mejor año para el crecimiento de las tres poblaciones, pero se requieren de más años de estudio para evaluar si estos cambios anuales se deben a variación del clima u a otros factores ambientales. La población recién cosechada (P1-AFEP) tuvo una lambda promedio menor que aquella que fue cosechada hace 20 años (P2-AFEP). La mayor tasa de crecimiento poblacional se encontró en el sitio conservado en la parcela PRCB (Figura 7).

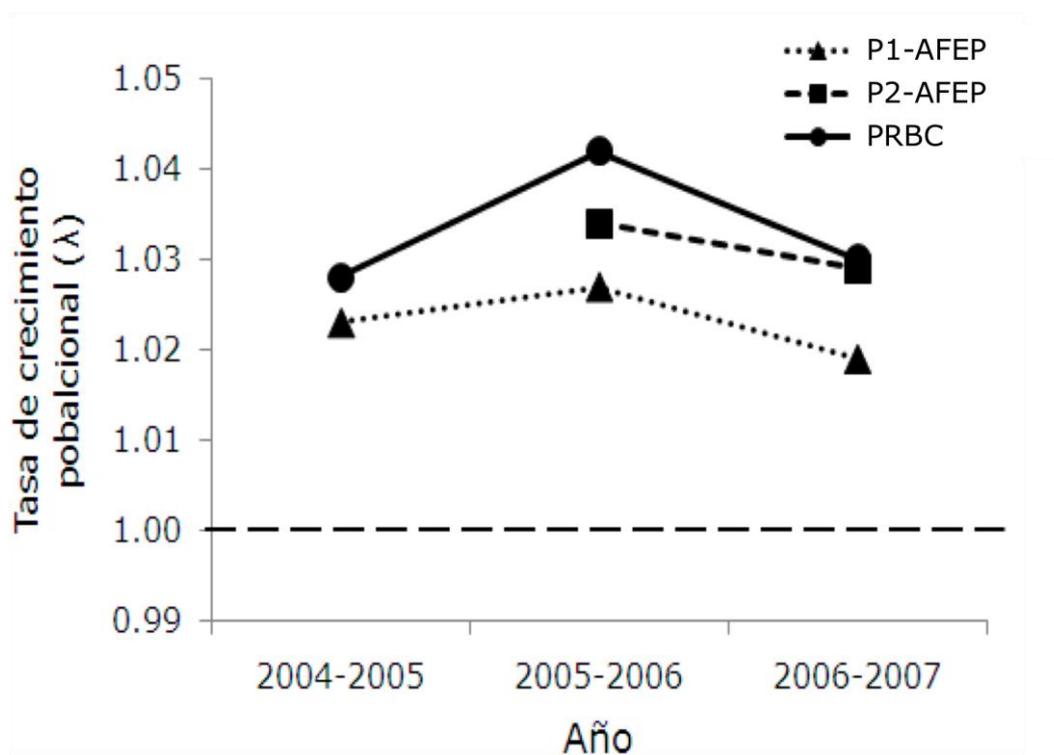


Figura 6.- Variación entre años de la tasa de crecimiento poblacional (λ) en una población recién aprovechada (P1-AFEP), en una población aprovechada hace 20 años (P2-AFEP) y en una población sin aprovechamiento (conservada, PRCB) en Campeche. Para P2-AFEP solo se presentan de 2005 a 2007 debido a que esta parcela se estableció un año mas tarde que las otras dos (Detalles se pueden encontrar en el tercer informe del proyecto a CONABIO, Martínez-Ramos *et al.* 2005).

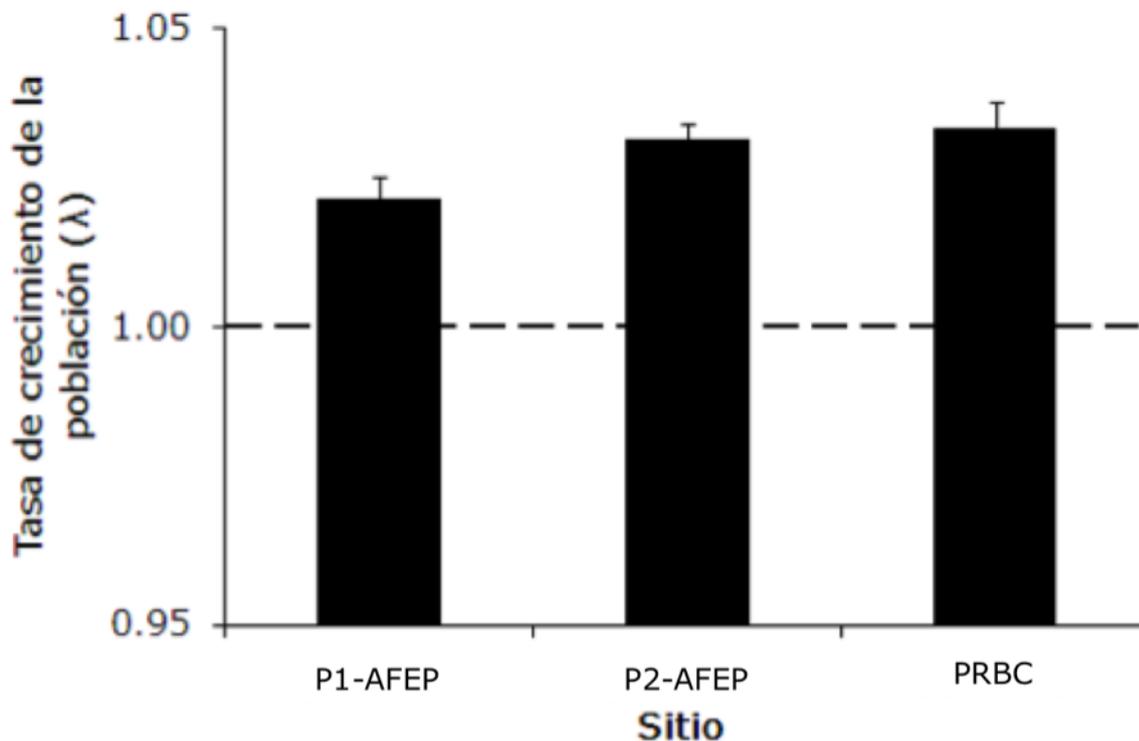


Figura 7.- Tasa promedio de crecimiento poblacional (λ) en tres poblaciones de *Guaiacum sanctum* en Campeche. El promedio fue obtenido de tres años de monitoreo para las poblaciones P1-AFEP y PRBC y de dos años para la población P2-AFEP.

Elasticidad.- La Figura 8 presenta valores de elasticidad (e_{ij}) a tamaños específicos para la población P1-AFEP (las otras dos poblaciones mostraron patrones semejantes). La probabilidad de permanencia (P_{ij}) fue el componente demográfico con la mayor elasticidad en todas las categorías de tamaño. Esto quiere decir que la supervivencia de los árboles tiene una importancia relativa elevada para la tasa de crecimiento de la población, sobre todo en los tamaños adultos ($DAP \geq 1$ cm) donde e_{ij} fue máxima. Este resultado es muy relevante para los propósitos de encontrar principios ecológicos para el diseño de prácticas de tala óptima sostenible de árboles. Específicamente, el elevado valor de elasticidad para la supervivencia de los árboles adultos indica que cambios en supervivencia en estas categorías de tamaño tienen fuertes repercusiones para el crecimiento futuro de la población. El aprovechamiento forestal de *G. sanctum* ocasiona una disminución de la supervivencia de los adultos a través de la tala de los árboles comerciales (árboles con $DAP \geq 35$ cm) y a través de los daños causados a los adultos de menor tamaño (árboles con $DAP < 35$ cm) durante la cosecha y extracción de estos adultos comerciales. Como se verá más adelante, la disminución en la

probabilidad de supervivencia de los árboles adultos no comerciales tiene grandes consecuencias para la dinámica de poblaciones y el aprovechamiento de la especie.

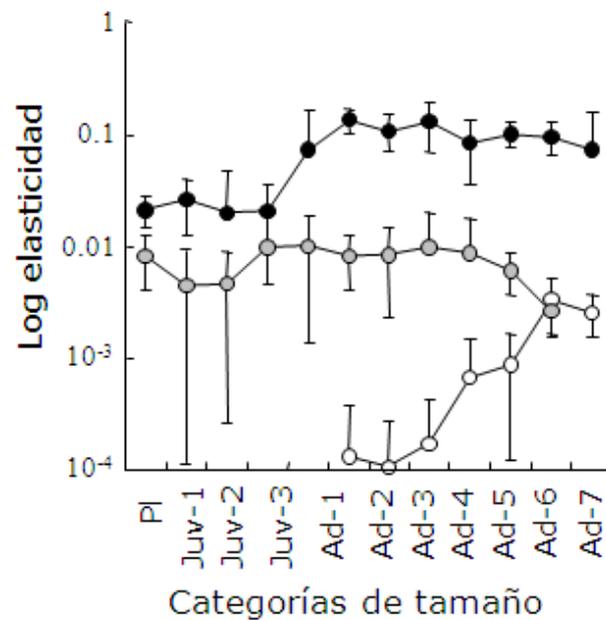


Figura 8.-Valores de elasticidad de *Guaiacum sanctum* en la población P1-AFEP en Campeche. Círculos negros indican valores de elasticidad de probabilidades de permanencia (P_{ij}), los grises los de probabilidades de progresión (G_{ij}) y los blancos los de fecundidad (F_{ij}). Note la escala logarítmica en el eje Y. Las barras de error estándar representan 1 desviación estándar. Para ver las equivalencia de las categorías de tamaño ver Cuadro 1.

En contraste con las probabilidades de permanencia, cambios en las probabilidades de progresión (P_{ij}) y sobre todo en la fecundidad (F_{ij}), de los árboles adultos pequeños (con DAP de 1 a 15 cm, categorías Ad-1 a Ad-3) tendrían poco efectos sobre tasa de crecimiento de la población (Figura 8). Esto es común para especies de ciclo de vida largo como *Guaiacum sanctum* (Martínez-Ramos y Álvarez-Buylla, 1995).

Modelos de simulación sobre la cosecha de árboles

Modelo 1.- Durante la temporada de cosecha 2003, 40% de los árboles adultos comerciales (> 35 cm dap) fueron cortados y aproximadamente entre el 1% y el 14% de los adultos no comerciales (de las categorías Ad1-Ad5) murieron como resultado de la maniobra de cosecha y la extracción de los troncos. Estos niveles de mortalidad se consideraron como referencia en la modelación de los diferentes regímenes de cosecha.

Los patrones de elasticidad arriba descritos (Figura 8) muestran que la supervivencia de los adultos no-comerciales (1-25 cm dap) es tan importante como aquella de los árboles comerciales (> 35 cm dap) para el crecimiento futuro de la población. Los resultados obtenidos de los análisis de simulación indican que la mortalidad de los adultos no comerciales son más importantes para λ que la cosecha de adultos comerciales, este resultado se mantuvo incluso cuando se simuló una cosecha del 100%. Por ejemplo, una cosecha sin considerar ningún efecto del manejo forestal sobre la tasa de mortalidad de los adultos no comerciales (DNC= 0%, en la Figura 9), un alto nivel de cosecha (100%) y una frecuencia de cosecha cada 2 años reduciría λ de 1.022 (población sin cosecha) a 1.018. Un escenario más realista, similar al observado en la población P1-AFEP, (16% DNC, ver Figura 9) llevaría a λ de 1.022 a 0.985, lo que resulta un régimen de cosecha de árboles que no sustentable en términos demográficos.

Modelación-1. Las simulaciones demográficas, combinando diferentes niveles de cosecha (*NCAC*), mortalidad de árboles pequeños (*DNC*) y la frecuencia de cosecha (*FC*), indican que regímenes sustentables de cosecha ($\lambda > 1$) pueden alcanzarse cuando *DNC* es menor al 4% por año bajo cualquier valor de *NCAC* y *FC*. Para valores de *DNC* mayores al 4%, es decir cuando aumenta el nivel de mortalidad debido al manejo forestal sobre los árboles pequeños, la cosecha de adultos comerciales (*NCAC*) y la frecuencia de cosecha (*FC*) necesitan disminuir. Por ejemplo, cuando *DNC* es muy alto (32%), la tasa de crecimiento de la población solamente puede ser positiva con una frecuencia (*FC*) de 16 o más años a cualquier nivel de cosecha de adultos (*NCAC*).

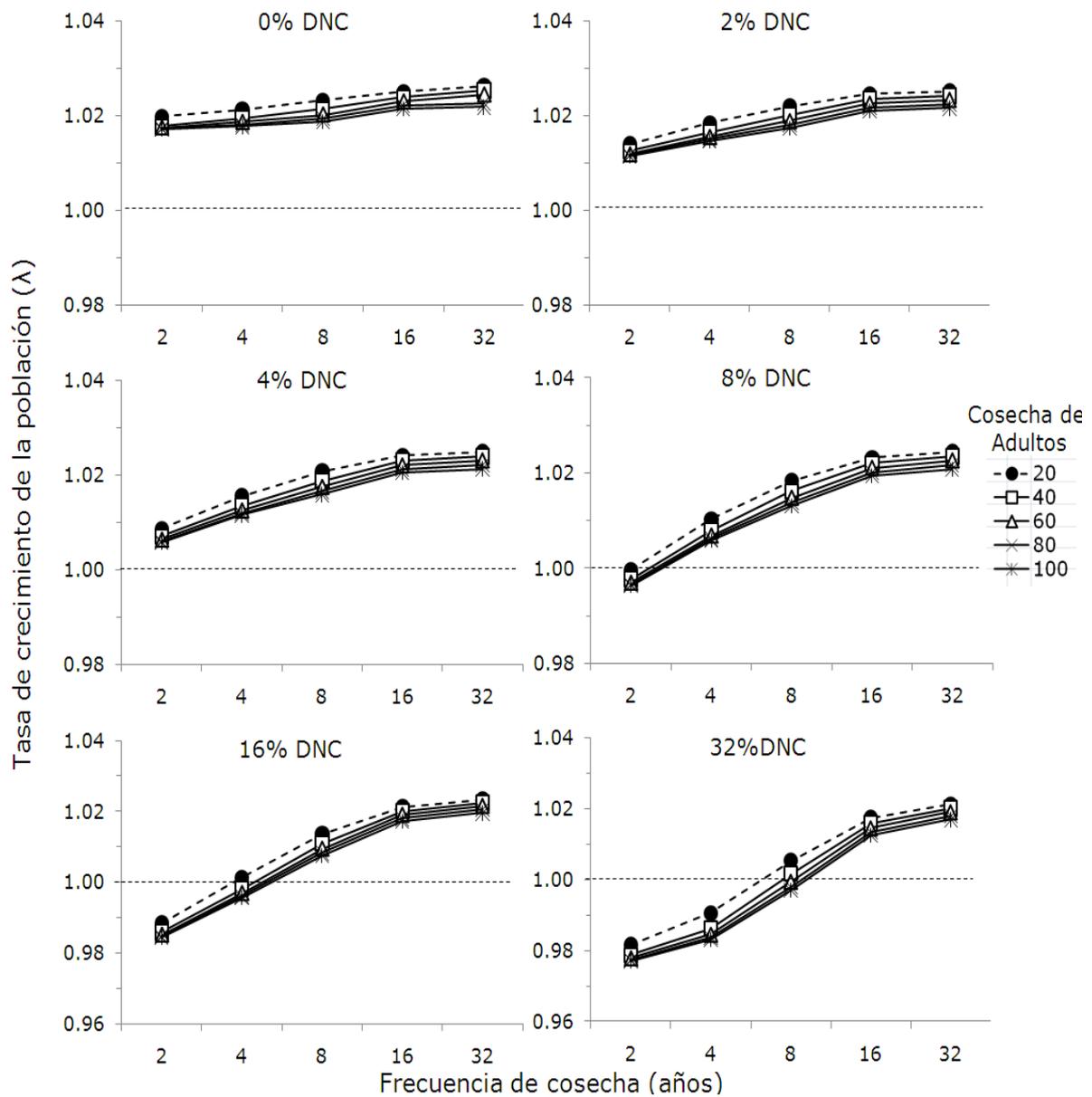


Figura 9.- Tasa de crecimiento de poblaciones bajo diferentes regímenes hipotéticos de cosecha. Esta simulación está basada en la matriz de transiciones de la población de *Guaiacum sanctum* en el sitio ejido Pich1. Esta simulación incluye i) *NCAC* o *Cosecha de adultos comerciales* (20, 40, 60, 80, y 100%), ii) *Daño a adultos no comerciales* (DNC mostrado en las seis diferentes gráficas) y iii) *FC* o *frecuencia de cosecha* en el eje X (Ver Métodos). La línea horizontal punteada representa $\lambda=1$. Esta simulación está basada en la matriz de transición de la población Ejido Pich1.

Modelación-2.- La Figura 10 muestra la importancia de reducir al máximo posible la mortalidad causada por el manejo forestal a los árboles no comerciales (*DNC*). El máximo número de árboles que se pueden cosechar (en 32 años por hectárea) se alcanzaría cuando esta mortalidad fuese nula ($DNC = 0\%$), se tuviese un nivel alto de cosecha (80-100%) y se

cosechase cada 1-2 años. Esta es una situación irreal ya que sería prácticamente imposible no producir la muerte de árboles pequeños de *G. sanctum* con el manejo forestal.

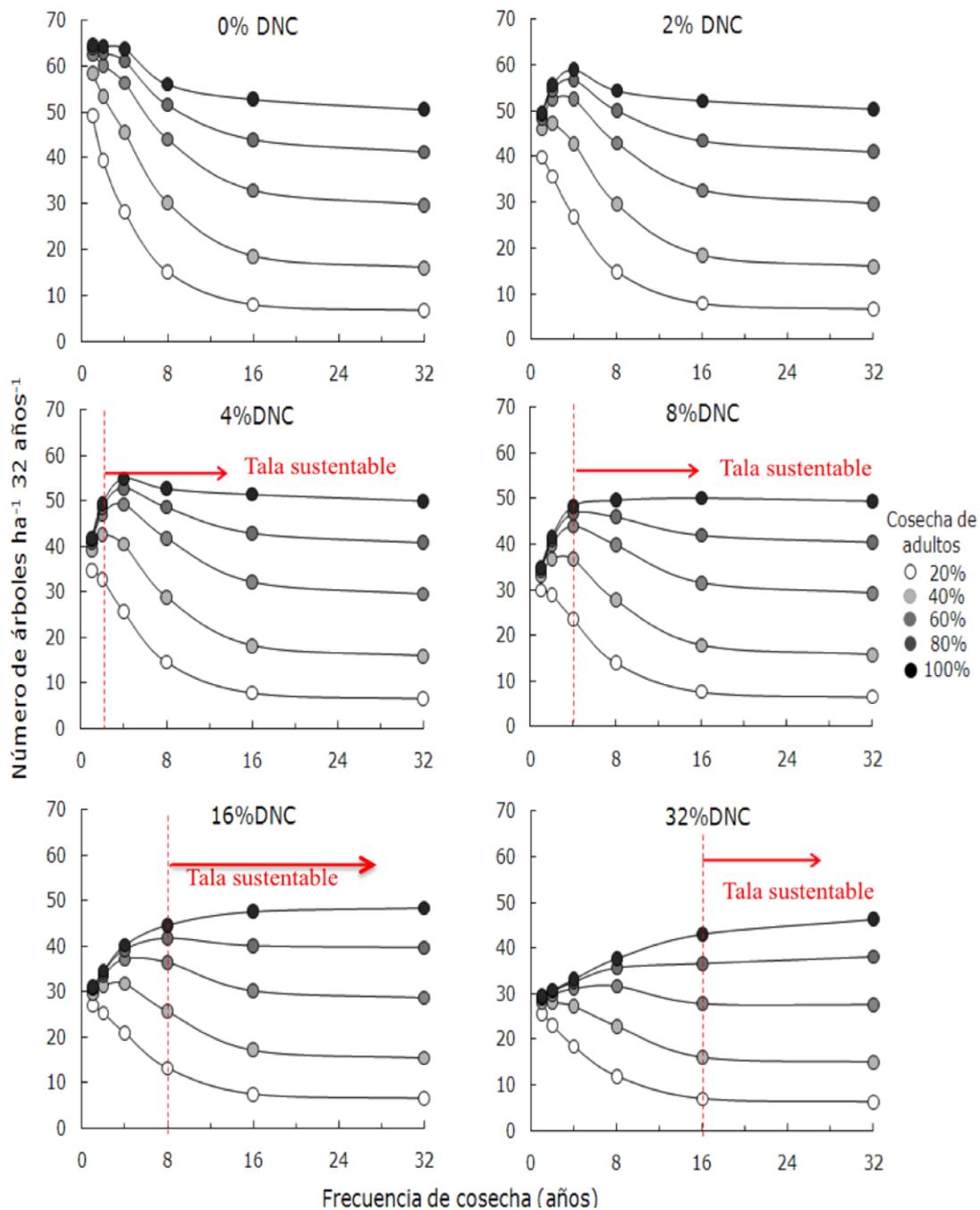


Figura 10.- Número de adultos comerciales que podrían cosecharse bajo diferentes regímenes de cosecha por en los primeros 32 años. Los regímenes de cosecha consideran: i) *NCAC* o *Cosecha de adultos comerciales*, ii) *Daño a adultos no comerciales* y iii) *FC* o *frecuencia de cosecha* en el eje X. Regímenes de cosecha a la derecha de la línea vertical punteada en color rojo representan escenarios de cosecha sustentables cuando $\lambda \geq 1$. Esta simulación está basada en la matriz de transiciones de la población P1-AFEP.

Los modelos analizados sugieren que la cantidad máxima de árboles a cosechar tiende a decrecer a medida que el valor de mortalidad de árboles no comerciales (DNC) aumenta, aún cuando se establezca un nivel alto de cosecha de adultos (NCAC = 75-100%; Figura 10). Asimismo, cuando el valor de DNC es elevado se requiere aumentar el tiempo entre cosechas (periodo de descanso) para que el régimen de cosecha sea sustentable ($\lambda \geq 1$, línea vertical punteada en las gráficas de la Figura 10). Por ejemplo, si se considera un 16% de mortalidad inducida por el manejo forestal sobre los árboles no comerciales (DNC), entonces se requeriría tener en evento de cosecha cada 16 o años; si el daño del manejo forestal es del 32% de mortalidad de árboles no comerciales, entonces el régimen de cosecha óptimo sustentable debe considerar una cosecha de árboles en más de 16 años.

CONCLUSIÓN

Los modelos demográficos que hemos desarrollado sugieren que es de crucial importancia establecer un plan de manejo forestal que considere de manera clara acciones para reducir, tanto como sea posible, el daño sobre los árboles pequeños no comerciales. Se deberán tener técnicas forestales que eviten, el daño y la muerte de los árboles pequeños de *G. sanctum* al momento de la tala de los árboles comerciales y la corta de árboles pequeños cuando se abran los caminos para extraer del bosque a los troncos de los árboles comerciales cortados.

PARTE II

GENÉTICA DE LAS POBLACIONES

En esta sección se reportan los resultados obtenidos de los estudios de genética de poblaciones de *Guaiacum sanctum* en la Península de Yucatán. El objetivo de esta parte del proyecto fue explorar la condición de conservación de las poblaciones de *G. sanctum* en su ámbito de distribución en México a nivel genético. Para esta parte se presenta en primer lugar una síntesis de los métodos empleados y posteriormente los resultados alcanzados, finalizando con conclusiones que emergen de estos estudios, enfatizando aquellas poblaciones que son de importancia primordial para la conservación de la especie.

Métodos

Colecta de material de poblaciones de *Guaiacum sanctum*.- A partir de los sitios registrados en la fase I del proyecto CONABIO, se llevó a cabo la colecta de material biológico en diferentes localidades (poblaciones) de la distribución geográfica de *G. sanctum* en México. El muestreo se llevó a cabo en el año de 2009 (Martínez-Ramos *et al.*, 2009). En el estado de Yucatán se colectaron 6 poblaciones, en el estado de Campeche 8 poblaciones y en el estado de Quintana Roo 4 poblaciones, sumando un total de 18 poblaciones (Cuadro 3). En la Figura 11 se muestra la ubicación geográfica de las poblaciones estudiadas en la Península de Yucatán. En cada población se colectó material foliar de 10 a 14 individuos, lo que resultó en el muestreo total de 203 individuos. De cada árbol se colectaron por lo menos 10 hojas, depositándolas en tubos “falcon” con silica gel para su deshidratación, preservación y transporte al laboratorio.

Cuadro 3. Lista de las localidades (poblaciones) de *Guaiacum sanctum* muestreadas en la Península de Yucatán, México. En la columna de comentarios se dan detalles de la localización y características de los sitios y de las poblaciones, así como de la cantidad de individuos muestreados (colecta de hojas para su posterior análisis genético en el laboratorio).

Población de <i>G. sanctum</i>	Localidad (Estado)	Latitud	Longitud	Comentarios
1	Yucatán Reserva Rio Lagartos	21°34'18.5"	88°09'30.0"	Entronque hacia las coloradas, fragmento de selva baja espinosa (caducifolia con cactáceas) Entrada a la Reserva Rio Lagartos. Banco de Piedras a 150 m del entronque de Rio Lagartos. 14 Individuos
2	Yucatán Rancho Santa Rosa	21°33'52.3"	88°05'046"	Carretera Rio Lagartos hacia las coloradas a 7.8 km. Del entronque. 10 individuos.
3	Yucatán	21°19'24.6"	89°01'36.7"	Población localizada entre Dtidtantun-Santa Clara a 5.4 km. Área afectada por el huaracan Isidoro, permaneció inundado por tres meses, por lo que el matorral se encuentra en reparación, se observaron arboles de poca altura. Matorral espinoso. 10 individuos.
4	Yucatán Rancho chun-jaabin	21°18'28.2"	89°10'48.9"	Población localizada en la carretera que va de San Crisanto a Sinanché km 4. 5 Se observan cambios en la arquitectura de la vegetación (árboles de mayor altura 4 m o más y frondosos. Buen sitio de análisis. 10 individuos.
5	Yucatán Telchac	21°18'06.3"	89°15'50.8"	Población localizada en la carretera de Telchac -Puerto a Telchac- Pueblo en el km

				4.1 Entrada a un rancho, usado como potrero. Matorral espinoso. 14 individuos.
6	Yucatán	21°16'34.9"	89°19'15.9"	Carretera San Benito-Dzimul km. 7 Buena población, muy abundante. Selva baja. 13 individuos.
7	Campeche Localidad de Pich. Mpio. De Campeche	19°28'57.4"	90°08'39.5"	Población localizada en un rancho carretera Edzna-pich, 1.5 km. Antes de llegar al pueblo de Pich. Mayor cantidad de lluvia, suelo rocoso drenado. Población abundante en Altos. Selva mediana subcaducifolia. 13 individuos.
8	Campeche Localidad Nayarit.	19°12'46"	90°14'57"	Población localizada a 100 m. De la laguna parte alta. Pocos individuos, poca frecuencia de plantas. Selva alta perennifolia. Pocos adultos, poca frecuencia de plantas. Pocos individuos. 11 individuos.
9	Campeche Loc. Carlos Salinas Mpio. De Champoton	19°08'22.6"	90°14'22.2"	Carretera Carlos Salinas de Gortari a Chilam 1 km. Después del entronque a Carlos Salinas, Rancho padilla. Arboles adultos. Selva mediana subcaducifolia, muy abundante. Arboles muy viejos y jóvenes. 7,8,9 suelos rocosos. Encontrados en altillos. 10 individuos.
10	Campeche Loc. Felipe Carrillo Puerto Mpio. De Champoton	18°56'55.2"	90°15'07"	Ampliación de Felipe Carrillo Puerto a 5.5 Km. Del entronque chilam- Yohaltum hacia centenario. 1.3 km. de la carretera hacia el poniente. Región conservada muy abundante. 12 individuos.
11	Campeche Ejido Centenario Mpio. De Escarcega	18°41'24.2"	90°16'46"	Muestreo realizado en la carretera Centenario-Chilam. Entrada a las parcelas a 500 m de la carretera hacia las parcelas. Pocos individuos. Selva alta perennifolia. 11 individuos.
12	Campeche Ejido Silvituc Mpio. De Escarcega	18°27'47.9"	90°11'52.2"	Población localizada a 27 km de Silvituc. 2.4km. al sur de chanlaguna entre la selva a orillas del ojo de agua. Selva alta perinifolia. Población muy abundante. 13 individuos.
13	Campeche Mpio. De Escarcega	18°35'05"	90°03'33.5"	Población localizada en la carretera constitución-conhuas en el km 9. Cercana a la construcción del puente del lado derecho, 300 m. Hacia el monte. Selva baja caducifolia. Población abundante. Suelo muy rocoso. 10 individuos.
14	Campeche Reserva de Calakmul	18°19'09.7"	89°51'33.7"	Colecta realizada a 25 km. Del entronque hacia la zona arqueológica de Calakmul. 5 km. Pasando la caseta de la CONANP. Población muy abundante. Selva Mediana subperenifolia. 12 individuos.
15	Quintana Roo	19°09'39.4"	88°03'13.8"	Población Localizada en bajos a 10 km del

	Localidad Andrés Quintana Roo			poblado hacia el Este, tomando el camino hecho por Pemex, cerca de la laguna. Selva baja.
16	Quintana Roo Ejido X-hazil	19°23'32.2"	88°00'04.2"	Colecta realizada a 1 km. Del entronque X- hazil-U-may. Ejido localizado a 5 km hacia el Este, en bajos. Población poco frecuente. Selva mediana subperenifolia. Suelo inundable. 12 individuos.
17	Quintana Roo. Mpio. De Felipe Carrillo Puerto	19°51'49.9"	87°51'16.7"	Población localizada en la carretera Carrillo Puerto hacia Tulum. De Carrillo puerto pasando el cruce a tres reyes en el km 36. De 15 a 20 m de la carretera hacia la selva. Suelo inundable rocoso. Selva mediana subperenifolia. 14 individuos.
18	Quintara Roo Parque Natural Kabah	21°08'27.6"	86°50'29.1"	Población localizada en el Parque de Kabah en can-cun. Selva mediana subperenifolia. Muy abundante. Buen sitio de estudio. 14 individuos.

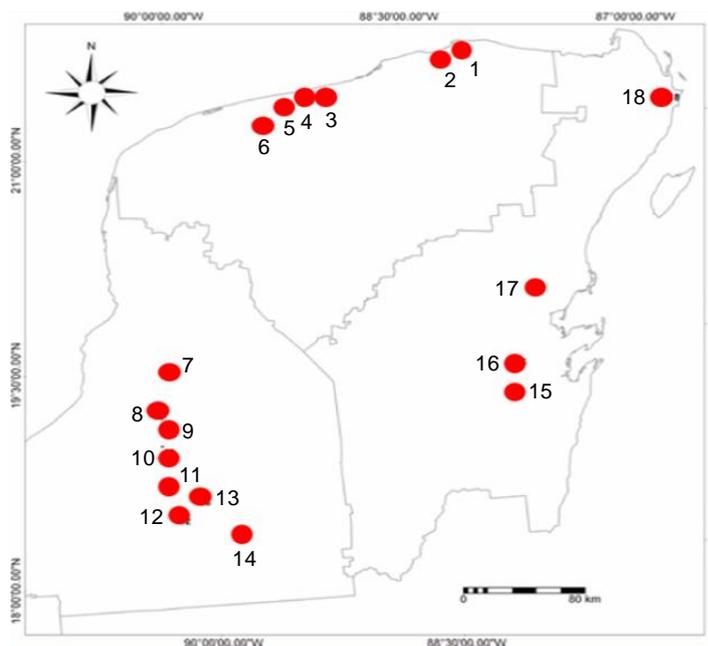


Figura 11. Mapa de localización de las poblaciones de *Guaiacum sanctum* que se estudiaron a nivel genético en la Península de Yucatán, México. Los números indican a las poblaciones según la lista mostrada en el Cuadro 2.

Extracción de ADN.- Se extrajo el ADN de las hojas de cada individuo *G. sanctum* muestreado. Para ello, las hojas fueron molidas con nitrógeno líquido siguiendo el protocolo propuesto por Lefort y Douglas (1999) con modificaciones menores para hacer una limpieza adicional del ADN con una solución de fenol/cloroformo 50/50. La Figura 11 ejemplifica el ADN obtenido de hojas de 15 individuos de *G. sanctum*.

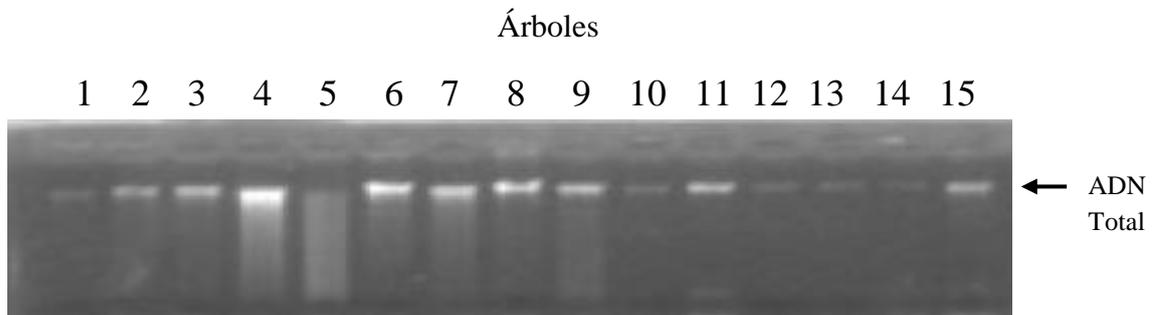
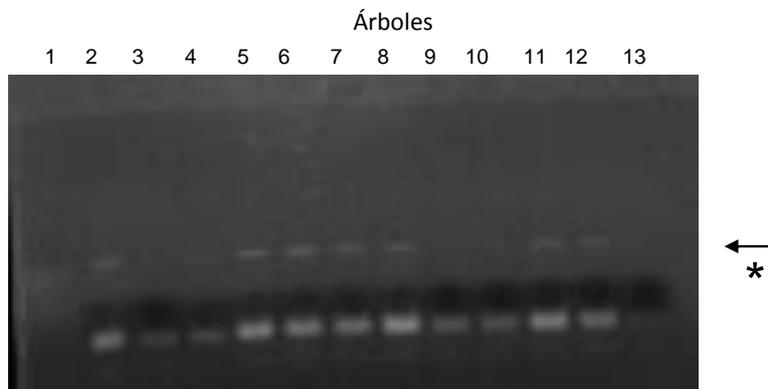


Figura 11. Muestra de extracción de ADN de material foliar de 15 árboles de poblaciones de *Guaiacum sanctum* en la Península de Yucatán, México.

Amplificación de marcadores moleculares (microsatélites).- Los microsatélites son pequeñas regiones de ADN con repetidos en tandem (STR por sus siglas en inglés) y han sido los marcadores moleculares más populares y poderosos para identificar *loci* polimórficos (Awise, 1994). Estas secuencias se transfieren de padres a hijos de forma mendeliana (Figura 12).

Para este estudio se utilizaron a 9 primers descritos por McCauley *et al.* (2008). Las amplificaciones fueron hechas por reacción en cadena de la polimerasa (PCR) en volúmenes de 5 μ l que contenían 10-50 ng/ μ l de ADN templado, 1x amortiguador de reacción (200 mM Tris-HCl, 500 mM KCl, pH 8.4; Invitrogen), 0.5 U de *Taq* polimerasa, 0.5 μ l de BSA, 2 mM de MgCl₂, 1 μ M de cada primer y 60 μ M de una mezcla de dNTP. Las reacciones de PCR se llevaron a cabo en un termociclador *Eppendorf Mastercycler gradient*. Las condiciones de PCR fueron las siguientes: 15' de desnaturalización a 95°C, 30'' 94°C, 30'' de alineamiento a 55, 56 58, 58 59 y 60°C, 30'' de extensión a 72°C, 7' 72° C, 20° C, con 35. Se han realizado ensayos de amplificación con los diferentes pares de oligos, también se realizaron ensayos para la reacción multiplex agrupando reacciones de primers con las temperaturas de alineamiento similares. En el sexto reporte a CONABIO (Martínez-Ramos *et al.*, 2009) se describen los detalles de las técnicas empleadas para la amplificación en PCR de los primers con el fin de detectar variantes genéticas en las poblaciones de estudio.



* Producto de amplificación.

Figura 12. Ejemplo de una amplificación en PCR de un loci polimórfico en 13 árboles de *Guaiacum sanctum*. Nótese la variación genética entre individuos en la banda indicada con un asterisco.

Análisis de datos

Para la caracterización de la estructura genética de las poblaciones se emplearon los siguientes índices:

Haplotipo.- Este término se refiere a una combinación de alelos ligados a múltiples *loci* que se transmiten juntos de una generación a otra. También se define como el conjunto de genes que determinan un cierto fenotipo (Hamilton 2009).

Loci.- Este término refiere a diferentes localidades de un cromosoma que están compuestos por un arreglo determinado de nucleótidos. Cada localidad se le conoce como locus y al arreglo de nucleótidos como alelo. Cada locus puede, o no (alelo neutral), determinar una característica del individuo y esta característica puede variar entre individuos que poseen diferentes alelos para ese locus (Hamilton 2009).

Loci polimórficos (polimorfismo).- Este es una medida de la variación genética presente en una población y mide la proporción de los locus que tienen más de un alelo. Una población con un polimorfismo de 1 posee una elevada diversidad genética ya que todos los locus analizados tienen más de un alelo. Una población con un polimorfismo de 0 no tiene variación genética ya que todos los locus tienen un solo alelo (Hamilton 2009).

Números de alelos por locus.- Este índice ayuda a evaluar la calidad que se tiene en el material genético disponible para caracterizar la estructura genética de una población y su semejanza genética con otras poblaciones; entre mayor el número de alelos por locus mayor es el nivel de precisión que puede lograrse sobre la distancia (semejanza) génica entre dos poblaciones de una misma especie (Hamilton 2009).

Índice de heterocigosis (F): Este es un indicador de variación genética de una población. El índice varía entre -1 a +1. Cuando F tiene un valor positivo, significativamente mayor que 0 ($F > 0$), se dice que existe una deficiencia de individuos heterocigos (menor variación genética en la población) respecto a lo que se esperaría de acuerdo a un apareamiento aleatorio entre los individuos (según el modelo de Hardy-Weinberg, (Wright 1969). Si el valor es negativo, significativamente menor que 0 ($F < 0$), se dice que existe un exceso de heterocigos (mayor variación genética en la población).

Índice de heterocigosis (F_{IS}). Este índice mide la variación genética dentro de una población. De otra manera, también mide indirectamente el nivel de consanguinidad en una población. El valor de este índice varía entre -1 (máxima diversidad genética en la población) y +1 (consanguinidad completa, sin diversidad) (Hamilton 2009).

Índice de fijación genética (F_{ST}).- Este es un índice que se basa en genes polimórficos y cuantifica la diferenciación genética (distancia genética) entre poblaciones. Su valor varía entre 0 y 1. Cuando el valor es de 0 existe un entrecruzamiento completo (panmixia) entre los individuos de las diferentes poblaciones. Cuando el valor es máximo ($F_{ST} = 1$) las poblaciones están totalmente separadas genéticamente, es decir solo se entrecruzan individuos de la misma población (Hamilton 2009).

Índice de heterocigosis (F_{IT}). Este índice mide la variación genética a nivel de todas las poblaciones, incorporando la variación genética existente dentro y entre poblaciones (Hamilton 2009).

Distancia genética (índice de Nei): Este índice mide la semejanza genética entre dos poblaciones. Este índice varía entre 0 e infinito. Cuando este índice toma el valor de 0, las dos poblaciones tienen las mismas frecuencias alélicas, es decir, la misma estructura genética (Nei 1978, Hamilton 2009).

Número efectivo de alelos.- Es el inverso del índice de homocigosis. Entre mayor el número de alelos efectivos mayor es la diversidad genética de la población (Hamilton 2009).

Flujo génico.- Este índice (N_m) define el número de alelos que se mueve entre las poblaciones como producto del entrecruzamiento de los individuos de las diferentes poblaciones. Los valores de N_m varían entre 0 (no existe flujo) y mayores que 0. Un valor mayor que 0 indica el número de nuevos individuos inmigrantes que ingresan a una población por generación. La distancia genética está relacionado con el flujo génico; entre menor es el flujo génico, mayor

es la diferenciación entre las poblaciones (mayor el valor de F_{ST}) y viceversa (Hamilton 2009).

Tamaño efectivo de la población: Este índice (N_e), mide la cantidad de individuos que contribuyen a aumentar la población (los individuos reproductivamente activos) y que son requeridos para que no se presenten problemas de deriva génica (es decir, pérdida de diversidad genética por eventos aleatorios) (Hamilton 2009).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

El **Apéndice 1** muestra la información base generada por el análisis genético realizado para poblaciones de *Guaiacum sanctum* presentes en la Península de Yucatán. En este Cuadro se lista a los 9 *loci* empleados (indicados con la clave Gcoul_x, donde x toma valores entre 1 y 15) en la caracterización de la estructura genética de las poblaciones; cada *locus* posee varios alelos (indicados por diferentes números) cuya frecuencia relativa (calculada como el número de individuos con un alelo dado entre el total de individuos muestreados en una población) se indica para cada una de las 17 poblaciones estudiadas. Debido a problemas con el material biológico de la población número 15 no se pudo hacer la caracterización de esta población. Del Cuadro 3 puede notarse que en cada *locus* de las diferentes poblaciones se detectaron varios alelos. De hecho el índice de polimorfismo varió entre 78% a 100%, con un promedio de 92% ($\pm 2\%$) entre las 17 poblaciones (Cuadro 4), lo cual indica la existencia de un alto nivel de variación genética presente en las poblaciones estudiadas.

Cuadro 4. Porcentaje de polimorfismo en 17 poblaciones de *Guaiacum sanctum* presentes en la Península de Yucatán, México.

Población	%P
1	89
2	89
3	100
4	100
5	100
6	89
7	100
8	100
9	89
10	78
11	89
12	89
13	89
14	78
16	100
17	78
18	100

Promedio	92
EE	2

El Cuadro 5 muestra una síntesis de los componentes empleados para caracterizar la variación genética dentro y entre las poblaciones estudiadas de *G. sanctum*. Esta información muestra la existencia de una importante variación genética en estas poblaciones. Puede notarse que en todas las poblaciones se tuvieron más de 4 individuos muestreados por *locus*, existieron más de dos alelos efectivos por *locus* y el índice de fijación F tuvo un valor negativo en todas las poblaciones, siendo en cinco de ellas significativamente menor a 0 (cuatro en Campeche y una en Quintana Roo). El promedio general para todas poblaciones tuvo un valor de F significativamente menor que 0 (Cuadro 6), lo que sugiere la existencia de mecanismos que favorecen la selección de individuos heterocigotos y el mantenimiento de la diversidad genética en las poblaciones. Estos resultados muestran claramente que en las poblaciones estudiadas de *Guaiacum sanctum* no existen problemas de deriva génica o consanguinidad que pongan en riesgo la viabilidad genética de estas poblaciones.

Cuadro 5. Componentes empleados para la medición de la variación genética de 17 poblaciones de *Guaiacum sanctum* en la Península de Yucatán, México. N = número de árboles muestreados por locus, Na = número de alelos por locus, Ne = número efectivo de alelos, I = índice de diversidad de Shannon-Wiener, Ho = heterocigocidad observada, He = heterocigocidad esperada (según modelo de Hardy-Weinberg, UHe = heterocigocidad esperada no sesgada, F = índice de fijación. Los valores indican promedios y un error estándar (en cursivas). Valores de F en negritas son significativamente ($P < 0.05$) menores que 0.

Población	N	Na	Ne	I	Ho	He	UHe	F
1	8.222 <i>0.778</i>	5.556 <i>1.271</i>	3.816 <i>0.905</i>	1.255 <i>0.252</i>	0.665 <i>0.131</i>	0.596 <i>0.093</i>	0.636 <i>0.097</i>	-0.081 <i>0.170</i>
2	9.444 <i>0.294</i>	6.444 <i>1.260</i>	4.142 <i>0.792</i>	1.384 <i>0.268</i>	0.677 <i>0.128</i>	0.616 <i>0.108</i>	0.651 <i>0.114</i>	-0.102 <i>0.081</i>
3	10.111 <i>0.455</i>	7.000 <i>1.312</i>	4.665 <i>1.017</i>	1.516 <i>0.239</i>	0.684 <i>0.098</i>	0.666 <i>0.086</i>	0.702 <i>0.091</i>	-0.018 <i>0.062</i>
4	8.444 <i>0.377</i>	6.333 <i>1.118</i>	4.333 <i>0.750</i>	1.438 <i>0.250</i>	0.639 <i>0.102</i>	0.643 <i>0.101</i>	0.684 <i>0.108</i>	-0.019 <i>0.065</i>
5	11.222 <i>0.278</i>	6.778 <i>1.077</i>	4.091 <i>0.722</i>	1.481 <i>0.189</i>	0.697 <i>0.087</i>	0.675 <i>0.068</i>	0.706 <i>0.071</i>	-0.027 <i>0.061</i>
6	10.667 <i>0.850</i>	6.000 <i>1.424</i>	3.871 <i>0.931</i>	1.267 <i>0.269</i>	0.576 <i>0.113</i>	0.576 <i>0.108</i>	0.605 <i>0.113</i>	-0.026 <i>0.092</i>
7	6.556 <i>0.580</i>	3.333 <i>0.373</i>	2.398 <i>0.268</i>	0.943 <i>0.124</i>	0.534 <i>0.076</i>	0.531 <i>0.062</i>	0.582 <i>0.064</i>	-0.015 <i>0.082</i>
8	8.000 <i>0.782</i>	3.889 <i>0.484</i>	3.002 <i>0.393</i>	1.124 <i>0.141</i>	0.728 <i>0.079</i>	0.608 <i>0.059</i>	0.658 <i>0.067</i>	-0.212 <i>0.081</i>
9	4.778 <i>0.596</i>	3.889 <i>0.824</i>	3.142 <i>0.747</i>	1.030 <i>0.223</i>	0.648 <i>0.130</i>	0.537 <i>0.096</i>	0.641 <i>0.115</i>	-0.228 <i>0.150</i>

10	4.000 <i>0.850</i>	3.556 <i>0.766</i>	2.760 <i>0.595</i>	0.965 <i>0.238</i>	0.517 <i>0.140</i>	0.488 <i>0.116</i>	0.552 <i>0.131</i>	-0.031 <i>0.091</i>
11	6.111 <i>0.676</i>	3.444 <i>0.530</i>	2.569 <i>0.307</i>	0.964 <i>0.160</i>	0.694 <i>0.109</i>	0.542 <i>0.078</i>	0.602 <i>0.084</i>	-0.307 <i>0.125</i>
12	5.889 <i>0.754</i>	4.333 <i>1.027</i>	3.320 <i>0.830</i>	1.078 <i>0.241</i>	0.690 <i>0.130</i>	0.541 <i>0.101</i>	0.588 <i>0.109</i>	-0.283 <i>0.113</i>
13	4.556 <i>0.338</i>	3.222 <i>0.434</i>	2.591 <i>0.359</i>	0.939 <i>0.173</i>	0.652 <i>0.138</i>	0.519 <i>0.090</i>	0.588 <i>0.103</i>	-0.209 <i>0.123</i>
14	3.667 <i>0.527</i>	2.667 <i>0.553</i>	2.202 <i>0.457</i>	0.773 <i>0.192</i>	0.583 <i>0.141</i>	0.435 <i>0.102</i>	0.499 <i>0.117</i>	-0.332 <i>0.087</i>
16	4.667 <i>0.373</i>	3.889 <i>0.512</i>	3.241 <i>0.487</i>	1.131 <i>0.187</i>	0.693 <i>0.131</i>	0.589 <i>0.088</i>	0.670 <i>0.103</i>	-0.131 <i>0.099</i>
17	5.000 <i>0.577</i>	3.778 <i>0.830</i>	3.300 <i>0.740</i>	1.036 <i>0.245</i>	0.633 <i>0.141</i>	0.528 <i>0.113</i>	0.596 <i>0.128</i>	-0.194 <i>0.056</i>
18	6.000 <i>0.687</i>	4.889 <i>0.935</i>	3.754 <i>0.723</i>	1.239 <i>0.236</i>	0.654 <i>0.129</i>	0.600 <i>0.098</i>	0.674 <i>0.112</i>	-0.063 <i>0.087</i>

Cuadro 6. Valores promedio de los componentes empleados para la medición de la variación genética de 17 poblaciones de *Guaiacum sanctum* en la Península de Yucatán, México. Ver significado de las diferentes componentes en el Cuadro 5. Los valores indican promedios y un error estándar (en cursivas). El valor de F fue significativamente menor que 0 ($P < 0.05$).

	N	Na	Ne	I	Ho	He	UHe	F
Promedio	6.902	4.647	3.365	1.151	0.645	0.570	0.626	-0.130
EE	0.237	0.240	0.167	0.053	0.028	0.022	0.024	0.024

Un 85% de la variación genética se encontró dentro de las poblaciones mientras que el 15% fue producto de un cierto nivel de diferenciación entre las poblaciones. Este último porcentaje muestra que en las poblaciones estudiadas existió un cierto nivel de diferenciación genética. De hecho el valor promedio de F_{ST} varió entre 0.115 y 0.575, con un medio de 0.24 considerando todos los locus (Cuadro 7), corroborando tal diferenciación entre las poblaciones. No obstante, se obtuvieron valores importantes de flujo génico (empleando cada locus o considerando el promedio de todos los *loci*). Nuestros resultados indican que por cada generación entran, en promedio, a las poblaciones 1.06 nuevos genotipos. Tal flujo de genes impediría teóricamente problemas de viabilidad genética por problemas de fijación de genes por selección natural, deriva génica o consanguineidad.

Cuadro 7. Valores del índice de fijación genética (dentro de las poblaciones (F_{IS}), entre las poblaciones (F_{ST}) y en todas las poblaciones (F_{IT}) y de flujo de génico (N_m) para poblaciones de *Guaiacum sanctum* en la Península de Yucatán, México.

Locus	F_{IS}	F_{ST}	F_{IT}	N_m
Gcoul_1	0.009	0.169	0.177	1.228
Gcoul_2	-0.135	0.301	0.206	0.582
Gcoul_3	0.014	0.214	0.224	0.919
Gcoul_5	0.003	0.164	0.166	1.278
Gcoul_10	-0.187	0.115	-0.050	1.917
Gcoul_11	0.111	0.575	0.622	0.185
Gcoul_12	-0.147	0.215	0.100	0.915
Gcoul_14	-0.336	0.315	0.085	0.544
Gcoul_15	-0.284	0.113	-0.138	1.960
Promedio	-0.106	0.242	0.155	1.059
EE	0.050	0.048	0.071	0.201

Los cálculos de la distancia genética entre poblaciones usando el índice de Nei (1978) muestran que las poblaciones de Yucatán (sobre todo las etiquetadas con los números 1, 2, 3 y 4) son más semejantes entre sí y están más diferenciadas con el resto de las poblaciones en Campeche y Quintana Roo. En el Cuadro 8 puede notarse que los valores de índice de Nei para las parejas formadas por las poblaciones de Yucatán (poblaciones 1 a 6) varían entre 0.12 y 0.59 mientras que los valores de este índice para parejas de poblaciones de Yucatán y la población 7 (en Campeche) varían entre 0.48 y 1.04.

Cuadro 8. Distancia genética entre las 17 poblaciones de *Guaiacum sanctum* estudiadas en la Península de Yucatán. Los valores corresponden al índice de distancias genéticas de Nei. Este índice varía entre 0 (poblaciones genéticamente iguales) a 1 (poblaciones totalmente diferenciadas).

Poblaciones	Poblaciones																	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	16	17	18	
1	0.00																	
2	0.13	0.00																
3	0.22	0.13	0.00															
4	0.23	0.13	0.12	0.00														
5	0.59	0.42	0.37	0.37	0.00													
6	0.58	0.54	0.41	0.46	0.17	0.00												
7	1.0	0.93	0.92	0.95	0.56	0.48	0.00											
8	0.82	0.66	0.61	0.71	0.36	0.42	0.53	0.00										
9	0.87	0.77	0.67	0.79	0.31	0.36	0.61	0.21	0.00									
10	0.83	0.79	0.74	0.80	0.38	0.32	0.46	0.48	0.32	0.00								
11	0.78	0.80	0.69	0.73	0.44	0.48	0.74	0.33	0.38	0.41	0.00							
12	0.77	0.82	0.73	0.77	0.54	0.47	0.66	0.59	0.55	0.33	0.31	0.00						
13	0.86	0.77	0.74	0.75	0.38	0.39	0.53	0.37	0.37	0.35	0.41	0.49	0.00					
14	0.62	0.72	0.65	0.71	0.44	0.38	0.63	0.55	0.46	0.36	0.30	0.23	0.44	0.00				
16	0.50	0.62	0.60	0.65	0.33	0.23	0.55	0.52	0.36	0.32	0.41	0.37	0.46	0.30	0.00			
17	0.61	0.59	0.63	0.60	0.29	0.24	0.58	0.49	0.37	0.37	0.51	0.57	0.46	0.43	0.32	0.00		
18	0.51	0.59	0.56	0.62	0.40	0.32	0.65	0.47	0.49	0.56	0.62	0.65	0.54	0.49	0.45	0.26	0.00	

Un análisis de ordenación por componentes principales de las poblaciones, realizado usando los valores del índice de Nei contenidos en el Cuadro 8, muestra que sobre componente principal 1 (CP-1) las poblaciones de Yucatán están más diferenciadas genéticamente de aquellas de Campeche que las de Quintana Roo (Figura 13). Estas últimas también presentan un cierto nivel de diferenciación genética con respecto a aquellas de Campeche. Sin embargo el bajo número de poblaciones muestreadas en Quintana Roo no permite llegar a una conclusión sólida al respecto.

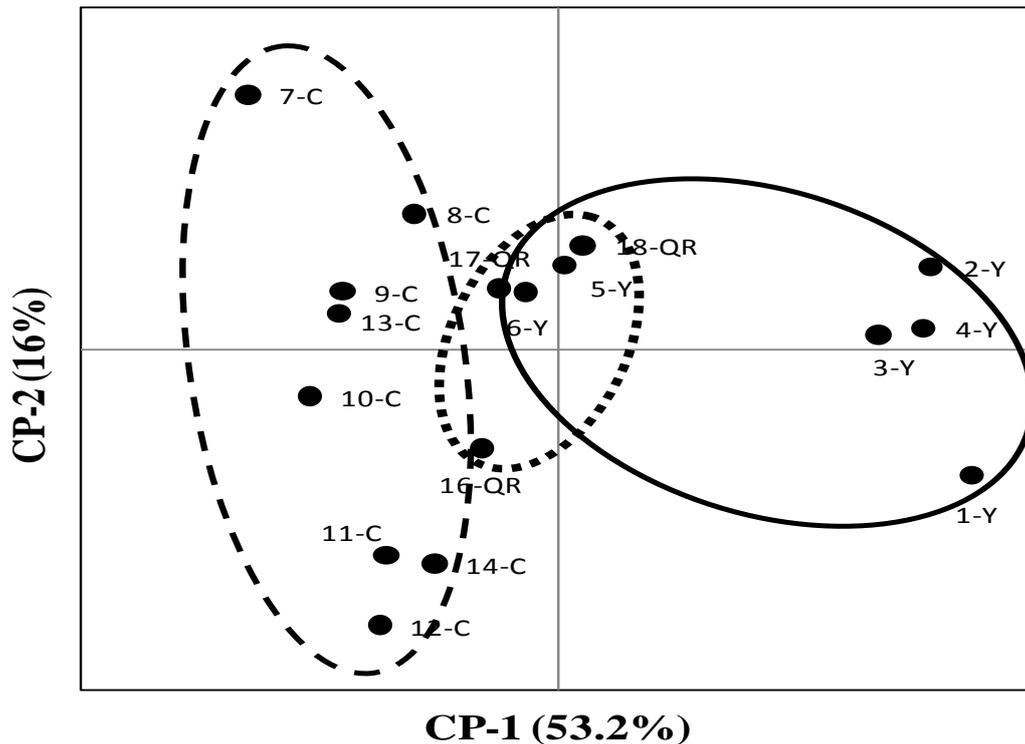


Figura 13. Ordenación de las poblaciones de estudio de *Guaiacum sanctum* con base en la distancia genética calculada con el índice de Nei. La poblaciones del estado de Yucatán se indican una Y, las de Campeche con una C y las de Quintana Roo con QR.

Algunas de las razones que explican la diferenciación genética encontrada entre las poblaciones son las siguientes. Primero, la distancia física puede provocar que el flujo génico entre las poblaciones más alejadas sea menor que entre las poblaciones proximales. Como ya se mencionó anteriormente, la distancia genética (índice de Nei) entre las poblaciones de Yucatán y las de Campeche son las mayores lo que corresponde con el hecho de que estas poblaciones están más distanciadas geográficamente. Un análisis formal del efecto de distancia sobre la diferenciación genética de las poblaciones se muestra en la Figura 14. Puede notarse que el nivel de diferenciación genética aumenta (*i.e.* es mayor el índice de Nei) a medida que aumenta la distancia geográfica entre las poblaciones.

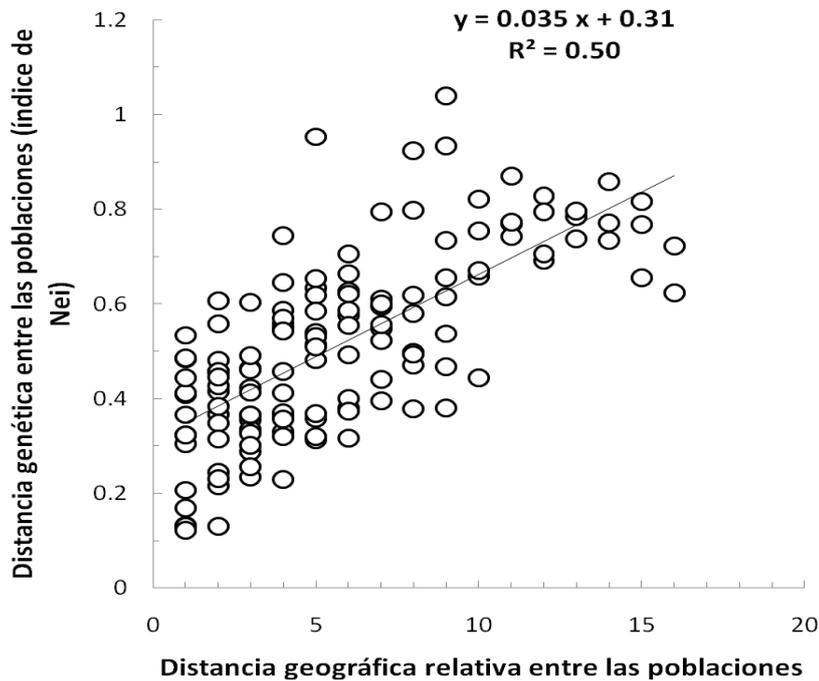


Figura 14. Relación entre la distancia genética (índice de Nei) entre poblaciones y la distancia geográfica entre poblaciones de *Guaiacum sanctum* presentes en la Península de Yucatán, México. La distancia geográfica tiene una escala relativa donde 1 es la distancia más cercana y 17 la más lejana entre dos poblaciones. Cada punto representa una comparación en la distancia genética y la distancia geográfica entre dos poblaciones. Todos los puntos resultan de la comparación por parejas de las 17 poblaciones estudiadas.

Además de disminuir el flujo génico con la distancia geográfica, la diferenciación puede producirse si existen presiones ambientales que tienden a seleccionar diferentes arreglos genéticos en diferentes localidades. Como ya se discutió anteriormente, en varias poblaciones existió un exceso de heterócigos, respecto a la frecuencia esperada por azar (modelo Hardy-Weinberg, Wright 1969), sugiriendo la existencia de mecanismos de selección de individuos heterócigos. A través de la distribución de *Guaiacum sanctum* en la Península de Yucatán, se presenta un gradiente de clima que va de ambientes más húmedos en la parte sur de Campeche y Quintana Roo a más seco en la parte norte del estado de Yucatán, donde se encontraron las poblaciones muestreadas en ese estado (ver Figura 11). En el reporte cinco a CONABIO (Martínez-Ramos *et al.*, 2006), mostramos este patrón climático. El tamaño de los árboles de *G. sanctum* así como el tamaño y número de folíolos de las hojas, disminuye significativamente con la cantidad de lluvia a lo largo de este gradiente climático (Martínez-Ramos *et al.*, 2004). Es posible entonces, que la diferenciación entre las

poblaciones responda tanto a una disminución en el flujo génico como a una selección diferencial de genotipos en función de la variación geográfica del clima (y otros factores aún desconocidos).

Finalmente, debe mencionarse que las poblaciones estudiadas en el estado de Yucatán se encontraron en remanentes de bosques físicamente separados de los bosques que contienen a las poblaciones estudiadas en Campeche y Quintana Roo (ver quinto informe a CONABIO, Martínez-Ramos *et al.*, 2006). Este aislamiento puede estar jugando también un papel en la diferenciación genética observada entre las poblaciones. Sin embargo, los resultados obtenidos muestran niveles importantes de variabilidad genética entre las poblaciones de Yucatán (ver valores de F en el Cuadro 4 y de polimorfismo en el Cuadro 5 para las poblaciones 1 a 6). Por un lado, estos resultados indican que estas poblaciones no muestran problemas de consanguineidad o deriva génica debido a tal aislamiento. Por otro lado, la existencia de variabilidad genética entre las poblaciones indica que es necesario proteger los bosques que contienen poblaciones de *G. sanctum* a través de su ámbito de distribución geográfica en México con el fin conservar la variabilidad genética de la especie. El establecimiento de áreas naturales protegidas con poblaciones de esta especie es de gran prioridad en Yucatán donde hasta el momento no existe ninguna reserva dedicada a este fin.

Un estudio realizado en Costa Rica con 7 poblaciones (se muestrearon sólo árboles adultos) de *Guaiacum sanctum* encontradas en selva continuas y fragmentadas (Fuchs y Hamrick, 2010) encontró resultados muy similares a los aquí reportados. En esas poblaciones también se encontraron niveles importantes de variación genética expresada en altos niveles de polimorfismo, varios alelos por locus, un exceso de heterocigosis, alto nivel de variación genética dentro de las poblaciones y una diferenciación genética pequeña entre las poblaciones. No se encontraron evidencias de pérdida de diversidad genética por el aislamiento de las poblaciones encontradas en las selvas fragmentadas, ni diferencias genéticas entre las poblaciones de la selva continua y fragmentada. La diferenciación genética encontrada entre las poblaciones se atribuyó a un proceso de divergencia debido a una separación geográfica ancestral.

CONCLUSIÓN

Los resultados del estudio de genética de poblaciones de árboles adultos aplicado a *Guaiacum sanctum* en su principal área de distribución geográfica en México muestra la existencia de niveles importantes de variación genética en términos de polimorfismo, heterocigocidad (dentro y entre las poblaciones) y flujo génico entre las poblaciones. No se encontró evidencia de deficiencias genéticas en las poblaciones de árboles adultos. Sin embargo, de acuerdo con los 9 marcadores moleculares empleados, existe un cierto nivel de diferenciación genética entre las poblaciones. Tal diferenciación puede deberse a una reducción del flujo génico con la distancia geográfica entre las poblaciones, a mecanismos de selección relacionado con un gradiente climático. Finalmente, cabe resaltar que es muy importante preservar poblaciones a lo largo de la distribución geográfica de la especie con el fin de conservar la variabilidad genética presente entre las diferentes poblaciones. Este aspecto cobra particular relevancia para el estado de Yucatán, donde no existen bosques protegidos con árboles de *Guaiacum sanctum*.

PARTE III

Considerando la parte de demografía, dinámica de las poblaciones y de genética de las poblaciones, se pueden puntualizar las siguientes conclusiones del presente reporte que son importantes para la conservación uso sustentable de poblaciones de *Guaiacum sanctum*:

- *Guaiacum sanctum* en la región central de Campeche es una especie de larga vida (más de 400 años de vida, ver tercer informe a CONABIO, Martínez-Ramos *et al.*, 2005).
- *Guaiacum sanctum* sufre las mayores tasas anuales de mortalidad natural durante la fase de semilla, plántula y juvenil (< 100 cm de altura) y muy reducidas (menores al 1% por año) durante las fases adultas (DAP < 1 cm).
- Los árboles de *Guaiacum sanctum* crecen a ritmos lentos, ganando en promedio por año menos de 1.8 mm en DAP cuando alcanzan tallas mayores a 1 cm en DAP.
- Los árboles de *Guaiacum sanctum* tienen su primera reproducción entre los 30 y 40 años de vida (cuando los árboles alcanzan 1 cm de DAP). La probabilidad de reproducción y la fecundidad aumentan de manera notable con el aumento del tamaño de los árboles.

- Los modelos demográficos indican que las poblaciones estudiadas en ambientes conservados o manejados forestalmente se encuentran en crecimiento. Estas poblaciones son viable demográficamente.
- El componente demográfico relativamente más importante para el crecimiento futuro de las poblaciones es la supervivencia de los árboles adultos.
- Modelos de simulación demográfica sugieren que la tala selectiva de árboles comerciales tiene bajo o nulo impacto sobre el crecimiento futuro de la población.
- Estos modelos también sugieren que cambios en la tasa de mortalidad en los árboles adultos pequeños (1-25 cm de DAP) tienen un efecto mucho mayor que cambios en la tasa de mortalidad de los árboles comerciales (DAP > 35 cm) sobre el crecimiento futuro de la población. Por ello, minimizar la muerte de estos árboles pequeños durante el proceso de manejo forestal es fundamental para lograr una cosecha sostenible de árboles comerciales.
- Las simulaciones también sugieren que cuando la tasa de mortalidad de árboles pequeños aumenta es necesario aumentar el periodo de descanso entre años de cosecha para lograr un aprovechamiento óptimo sostenible de las poblaciones de *Guaiacum sanctum*.
- Las poblaciones de árboles adultos de *Guaiacum sanctum* en la Península de Yucatán poseen niveles importantes de variación genética. No se encontraron evidencias de que en las poblaciones haya pérdida de viabilidad genética a nivel de individuos adultos.
- Se encontró cierto nivel de diferenciación genética entre las poblaciones. Tal diferenciación puede deberse a una reducción del flujo génico con la distancia geográfica entre las poblaciones, a mecanismos de selección ambiental relacionado con un gradiente climático y al aislamiento entre algunas poblaciones debido a la fragmentación de la cobertura forestal.
- Se recomienda conservar poblaciones de *Guaiacum sanctum* a través de su ámbito de distribución geográfica con el fin de preservar la variabilidad genética existente entre estas poblaciones.

Literatura citada

Avise, J.C. 1994. *Molecular Markers, Natural History and Evolution*. Chapman and Hall, New York, USA.

- Caswell, H. 2001. *Matrix Population Models*, 2^a ed. Sinauer Associates, Inc. Publishers. Mass., USA.
- De Kroon, H., Plaisier, A., van Groenendael, J. & Caswell, H. 1986. The relative contribution of demographic parameters to population growth rate. *Ecology* 67: 1427-1431.
- Franco, Miguel & Silvertown, J. 2004. A Comparative demography of plants based upon elasticities of vital rates. *Ecology* 85: 531–538.
- Fuchs, J.S. & Hamrick, J.L. 2010. Genetic diversity in the endangered tropical tree, *Guaiacum sanctum* (Zygophyllaceae). *Journal of Heredity* 101:284–291.
- Hamilton, M. 2009. Population Genetics. Wiley-Blackwell. 2^a ed. New York. USA.
- Lefort, F. & Douglas, G.C. 1999. An efficient micro-method of DNA isolation from mature leaves of four hardwood tree species *Acer*, *Fraxinus*, *Prunus* and *Quercus*. *Ann. For. Sci.* 56, 259-263.
- López-Toledo, L., D. Burslem, C. González-Salazar & M. Martínez-Ramos. 2010. Conservation assessment of *Guaiacum sanctum* and *G. coulteri* in Mexico: historic distribution and future trends. *Biotropica*. Doi: 10.1111/j.1744-7429.2010.00682.x
- McCauley R.A., Cortés-Palomec, A.C. & Oyama, K. 2008. Isolation, characterization, and cross-amplification of polymorphic microsatellite loci in *Guaiacum coulteri* (Zygophyllaceae). *Molecular Ecology Resources* 8: 671-674.
- Martínez, E. & Galindo-Leal, C. 2002. La vegetación de Calakmul, Campeche, México: clasificación, descripción y distribución. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 71: 7-32.
- Martínez-Ramos, M. & Álvarez-Buylla, E. 1995. Ecología de poblaciones de plantas en selvas húmedas de México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 56: 121-153.
- Martínez-Ramos, M., Ibarra-Manríquez, G., Pérez Salicrup, D., Quesada, M., Oyama, K., López-Toledo, L. & Pineda, F. 2004. Primer informe del proyecto “Abundancia, distribución y estado de conservación de *Guaiacum sanctum* L. en México”. Centro de Investigaciones en Ecosistemas, UNAM, CONABIO, México, DF.
- Martínez-Ramos, M., Ibarra-Manríquez, G., Pérez Salicrup, D., Quesada, M., Oyama, K., López-Toledo, L. & Pineda, F. 2005. Tercer informe del proyecto “Abundancia, distribución y estado de conservación de *Guaiacum sanctum* L. en México”. Centro de Investigaciones en Ecosistemas, UNAM, CONABIO, México, DF.
- Martínez-Ramos, M., Ibarra-Manríquez, G., Pérez Salicrup, D., Quesada, M., Oyama, K., López-Toledo, L. & Pineda, F. 2006. Quinto informe del proyecto “Abundancia,

- distribución y estado de conservación de *Guaiacum sanctum* L. en México”. Centro de Investigaciones en Ecosistemas, UNAM, CONABIO, México, DF.
- Martínez-Ramos, M., Ibarra-Manríquez, G., Pérez Salicrup, D., Quesada, M., Oyama, K., López-Toledo, L. & Pineda, F. 2009. Sexto informe del proyecto “Abundancia, distribución y estado de conservación de *Guaiacum sanctum* L. en México”. Centro de Investigaciones en Ecosistemas, UNAM, CONABIO, México, DF.
- Nei, M. 1978. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics* 89: 583-590.
- Secretaría de Ecología (SECOL) del Estado de Campeche. 2001. Reserva Estatal Balam-Kin.
- Wright, S. 1969. Evolution and the genetics of populations. Vol II: The theory of gene frequencies. University of Chicago Press. Chicago, USA.

PARTE IV
PRODUCTOS LOGRADOS POR EL PROYECTO

Artículos publicados, en prensa y en revisión

- McCauley R.A., A.C., Cortés-Palomec, y K. Oyama. 2008. Isolation, characterization, and cross-amplification of polymorphic microsatellite loci in *Guaiacum coulteri* (Zygophyllaceae). *Molecular Ecology Resources* 8: 671-674.
- López-Toledo, L., D. Burslem, C. González-Salazar y M. Martínez-Ramos. 2010. Conservation assessment of *Guaiacum sanctum* and *G. coulteri* in Mexico: historic distribution and future trends. *Biotropica*. Doi: 10.1111/j.1744-7429.2010.00682.
- McCauley R. A., A. C. Cortés-Palomec, y K. Oyama. 2010. Genetic diversity, and conservation of a rare microendemic hardwood species, *Guaiacum unijugum* (Zygophyllaceae) in the Cape Region of Baja California, Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. En prensa.
- López, L., M. Martínez y M. Martínez -Ramos. 2010. Conservación y aprovechamiento del Guayacán en el Estado de Campeche. En: La Biodiversidad en el Estado de Campeche: Estudio de caso. ECOSUR-CONABIO. En prensa.
- López-Toledo, L, A.G. Murillo, Ibarra-Manríquez, M. Martínez-Ramos y D. Pérez-Salicrup. Demographic effects of legal timber harvesting on *Guaiacum sanctum* an endangered neotropical tree: implications for conservation. *Interciencia*. En revisión.
- López-Toledo, L, F. Pineda, E. Martínez-Salas, D. Burslem, G. Ibarra-Manríquez y M. Martínez-Ramos. Site selection for conservation of *Guaiacum sanctum* L. (Zygophyllaceae) forests on the Yucatan Peninsula, Mexico. *Diversity and Distributions* en revisión.
- López-Toledo, L. & Martínez-Ramos, M. 2011. El guayacán, centenario guardian de los bosques campechanos. *Revista FOMIX-Campeche*. En revision.

Publicaciones en preparación

- López-Toledo, L. y M. Martínez-Ramos. Demography of *Guaiacum sanctum* (Zygophyllaceae) in Southeast Mexico: finding ecological bases for sustainable harvesting. Será enviado a *Journal of Applied Ecology*.
- López, L., D. Burslem y M. Martínez-Ramos. Timber harvesting effects on germination and survival and growth of seedlings of *Guaiacum sanctum* (Zygophyllaceae) in Southeast Mexico. Será enviado a *Forest Ecology and Management*.
- Oyama, K. Population genetic structure of *Guaiacum sanctum* (Zygophyllaceae) in Southeast Mexico. Será enviado a *Journal of Heredity*.

Tesis

- Murillo, A. 2006. Estructura demográfica de *Guaiacum sanctum* en Campeche. Tesis de Licenciatura. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Morelia, Michoacán.
- López, L. 2008. Conservation of *G. sanctum* in Mexico. Tesis Doctoral, bajo la asesoría del Dr. Miguel Martínez-Ramos y Dr. David Burslem. Universidad de Aberdeen, Reino Unido.

Presentaciones en congresos

- López, L., F. Pineda, M. Martínez-Ramos, G. Ibarra y D. Pérez. Análisis de la distribución, abundancia y estado de conservación de poblaciones de guayacán (*Guaiacum sanctum* L.) en México. XVI Congreso Mexicano de Botánica, Oaxaca, México. Octubre de 2004.
- López, L., D. Burslem y M. Martínez-Ramos. Distribution, abundance and demography of *Guaiacum sanctum* in managed and conserved areas of Mexico. Congreso Anual de la Ecological Society of America. Montreal, Canada. Agosto de 2005.
- López, L. 2007. Conservation status of *Guaiacum sanctum* in Mexico: Distribution and the demographic effects of management. Congreso de Tropical Ecology Group of British Ecological Society. Leeds, Reino Unido.

- López-Toledo, D. Burslem y M. Martínez-Ramos. 2007. Regeneration of an endangered timber tree species after harvesting in southeast Mexico. Congreso de la Association for Tropical Biology and Conservation. Morelia, México.
- López-Toledo, L., D. Burslem y M. Martínez-Ramos. 2007. Conservación y aprovechamiento de especies amenazadas: el caso de *Guaiacum sanctum* en México. Simposio de “Plantas Mexicana Amenazadas: su conservación desde la perspectiva de la ecología”. XVII Congreso Mexicano de Botánica. Zacatecas, México.
- Martínez-Ramos, M., L. López, J.C. Hernández y R. Brienen. 2007. Modelos matriciales de dinámica de poblaciones y el manejo de especies forestales. Simposio “Ecología del Manejo de Recursos Forestales. XVII Congreso Mexicano de Botánica. Zacatecas, México.

Reportes técnicos

- López-Toledo, L., Burslem, D. & Martínez-Ramos, M. 2008. Lignum vitae (*Guaiacum sanctum*): a case study in Mexico. International Expert Workshop on CITES Non-Detriment Findings.
http://www.conabio.gob.mx/institucion/cooperacion_internacional/TallerNDF/wg1.html
- López, L., M. Martínez y M. Martínez-Ramos. 2010. Propuesta para la inclusión de Guayacán (*Guaiacum coulteri*) como especie amenazada en la lista mexicana de especies en peligro de extinción (NOM-059-SEMARNAT). Propuesta presentada ante el INE-SEMARNAT. En proceso de publicación.
- López, L., M. Martínez y M. Martínez-Ramos. 2010. Propuesta para la inclusión de Guayacán (*Guaiacum sanctum*) como especie amenazada en la lista mexicana de especies en peligro de extinción (NOM-059-SEMARNAT). Propuesta presentada ante el INE-SEMARNAT. En proceso de publicación.

APÉNDICE 1

Apéndice 1. Frecuencias alélicas encontradas en 9 *loci* (macrosatélites) de 17 poblaciones de *Guaiacum sanctum* de la Península de Yucatán, México. N indica el número de individuos muestreados por población. Cada *locus* (columna de la izquierda extrema) se indica por el acrónimo Gcoul_t_x, donde x varía entre 1 y 15 (diferentes marcadores moleculares). Para cada alelo de cada locus, se indica su frecuencia relativa (proporción calculada como el cociente del número de individuos con ese alelo dividido entre el total de individuos de la población por locus). La suma de las frecuencias relativas de todos los alelos de un locus por población suma 1.

Población	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	16	17	18	
Locus	N	14	10	10	10	14	13	13	11	10	12	11	13	10	12	12	14	14
Gcoul_t_1	Alelo																	
243	0.00	0.10	0.05	0.33	0.08	0.04	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.07
244	0.00	0.00	0.00	0.00	0.04	0.04	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.08	0.00
246	0.00	0.05	0.05	0.00	0.08	0.04	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
247	0.00	0.05	0.05	0.06	0.04	0.11	0.00	0.00	0.00	0.13	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.00	0.07	
248	0.25	0.25	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
249	0.10	0.05	0.00	0.06	0.04	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.20	0.00	0.17	0.07	
250	0.10	0.00	0.05	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
251	0.05	0.00	0.05	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
252	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.33	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
253	0.00	0.00	0.09	0.00	0.17	0.07	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
254	0.05	0.05	0.14	0.00	0.00	0.18	0.00	0.00	0.20	0.38	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
255	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.13	0.00	0.00	0.00	0.00	0.14
256	0.00	0.00	0.00	0.06	0.00	0.04	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
257	0.00	0.00	0.14	0.06	0.00	0.04	0.07	0.17	0.10	0.00	0.00	0.38	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.07
258	0.05	0.00	0.00	0.00	0.00	0.04	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
259	0.15	0.05	0.14	0.00	0.08	0.18	0.64	0.33	0.00	0.00	0.00	0.06	0.50	0.00	0.17	0.00	0.36	
260	0.05	0.10	0.00	0.06	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.10	0.00	0.00	0.00	0.00
261	0.00	0.00	0.00	0.00	0.25	0.00	0.14	0.42	0.30	0.13	0.42	0.00	0.00	0.00	0.17	0.33	0.07	
262	0.00	0.00	0.05	0.11	0.00	0.04	0.00	0.00	0.00	0.00	0.08	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
263	0.00	0.10	0.05	0.00	0.04	0.07	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.06	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.14
264	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.07	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
265	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.30	0.00	0.00	0.00	0.00
266	0.00	0.05	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.13	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
267	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.25	0.25	0.30	0.00	0.00	0.00	0.00
268	0.10	0.15	0.00	0.06	0.04	0.04	0.14	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
269	0.05	0.00	0.00	0.06	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.33	0.00	0.00	0.00

270	0.00	0.00	0.05	0.00	0.04	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
271	0.00	0.00	0.05	0.11	0.04	0.04	0.00	0.08	0.40	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.25	0.00
272	0.00	0.00	0.09	0.00	0.04	0.00	0.00	0.00	0.00	0.13	0.00	0.00	0.00	0.10	0.17	0.17	0.00	0.00
273	0.05	0.00	0.00	0.06	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.06	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
274	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.13	0.00	0.06	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
280	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.13	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
360	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.13	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Gcoult_2	Alelo	11.00	10.00	10.00	9.00	12.00	13.00	7.00	9.00	5.00	4.00	6.00	1.00	5.00	5.00	5.00	5.00	7.00
236	0.00	0.00	0.00	0.06	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
246	0.00	0.05	0.10	0.00	0.21	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
248	0.05	0.35	0.30	0.28	0.33	0.15	0.21	0.72	0.60	0.25	0.42	0.00	0.70	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
250	0.55	0.45	0.45	0.44	0.42	0.54	0.29	0.28	0.30	0.13	0.00	0.00	0.00	0.20	0.30	0.80	0.93	0.00
252	0.41	0.15	0.15	0.22	0.04	0.31	0.50	0.00	0.10	0.63	0.50	1.00	0.30	0.80	0.70	0.20	0.07	0.00
258	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.08	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Gcoult_3	Alelo	8.00	10.00	11.00	9.00	11.00	11.00	7.00	9.00	6.00	8.00	8.00	8.00	6.00	4.00	6.00	8.00	9.00
201	1.00	1.00	0.91	0.94	0.86	0.95	0.43	0.83	0.92	0.94	1.00	0.94	0.92	1.00	0.92	1.00	0.94	0.00
202	0.00	0.00	0.00	0.00	0.09	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
209	0.00	0.00	0.09	0.06	0.05	0.05	0.57	0.17	0.08	0.06	0.00	0.00	0.08	0.00	0.08	0.00	0.06	0.00
224	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.06	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Gcoult_5	Alelo	10.00	10.00	11.00	9.00	12.00	13.00	7.00	8.00	5.00	3.00	6.00	8.00	4.00	5.00	4.00	6.00	6.00
131	0.05	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
137	0.10	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
212	0.00	0.05	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
214	0.00	0.05	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
216	0.00	0.00	0.05	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
222	0.00	0.25	0.09	0.33	0.46	0.31	0.29	0.19	0.10	0.17	0.00	0.13	0.25	0.00	0.38	0.25	0.00	0.00
223	0.20	0.05	0.00	0.11	0.08	0.00	0.00	0.00	0.20	0.00	0.08	0.00	0.13	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
224	0.05	0.00	0.05	0.00	0.00	0.00	0.00	0.31	0.10	0.00	0.42	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
225	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.10	0.00	0.00	0.00	0.00	0.20	0.00	0.00	0.00	0.00
226	0.05	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
227	0.05	0.00	0.00	0.06	0.00	0.23	0.00	0.00	0.00	0.00	0.08	0.06	0.00	0.00	0.25	0.00	0.33	0.00
228	0.00	0.10	0.09	0.00	0.08	0.00	0.00	0.00	0.10	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
229	0.00	0.05	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.06	0.00	0.00	0.00	0.58	0.33	0.00
230	0.00	0.00	0.09	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
231	0.15	0.20	0.27	0.06	0.08	0.12	0.14	0.06	0.10	0.00	0.00	0.06	0.00	0.20	0.00	0.00	0.17	0.00
232	0.00	0.00	0.05	0.00	0.00	0.00	0.21	0.00	0.10	0.00	0.00	0.00	0.13	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
233	0.00	0.00	0.00	0.06	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.13	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
234	0.05	0.05	0.00	0.00	0.04	0.04	0.36	0.00	0.10	0.50	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.17	0.00
235	0.15	0.00	0.00	0.11	0.00	0.04	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
236	0.00	0.05	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.13	0.13	0.10	0.00	0.00	0.00	0.00
237	0.05	0.00	0.00	0.00	0.00	0.04	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.13	0.00	0.00	0.00
238	0.05	0.00	0.05	0.11	0.00	0.04	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
239	0.00	0.10	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.25	0.00	0.00	0.00
240	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.13	0.00	0.00	0.25	0.00	0.00	0.10	0.00	0.00	0.00	0.00
242	0.00	0.05	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
243	0.00	0.00	0.05	0.06	0.04	0.15	0.00	0.25	0.10	0.17	0.00	0.06	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
245	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.06	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
246	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.06	0.00	0.40	0.00	0.00	0.00	0.00
247	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.06	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
250	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.04	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
251	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.19	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
252	0.00	0.00	0.00	0.00	0.08	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.38	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
253	0.05	0.00	0.09	0.00	0.04	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00

254	0.00	0.00	0.14	0.06	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	
258	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.06	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	
260	0.00	0.00	0.00	0.06	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	
277	0.00	0.00	0.00	0.00	0.08	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	
Gcoult_10	Alelo	9.00	9.00	11.00	9.00	10.00	10.00	7.00	10.00	7.00	4.00	8.00	6.00	6.00	4.00	6.00	5.00	7.00
171	0.00	0.06	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.38	0.13	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	
174	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.05	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	
176	0.28	0.39	0.32	0.33	0.30	0.10	0.64	0.00	0.07	0.13	0.25	0.25	0.25	0.38	0.08	0.30	0.07	
178	0.22	0.28	0.23	0.22	0.30	0.15	0.00	0.20	0.14	0.25	0.00	0.42	0.25	0.38	0.17	0.10	0.29	
180	0.00	0.06	0.18	0.22	0.20	0.35	0.21	0.40	0.43	0.25	0.19	0.25	0.17	0.25	0.33	0.30	0.00	
182	0.39	0.22	0.18	0.17	0.00	0.30	0.07	0.25	0.07	0.00	0.00	0.00	0.33	0.00	0.17	0.30	0.21	
184	0.00	0.00	0.09	0.06	0.05	0.05	0.07	0.00	0.00	0.00	0.44	0.08	0.00	0.00	0.17	0.00	0.00	
188	0.06	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.15	0.29	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.08	0.00	0.07	
190	0.00	0.00	0.00	0.00	0.05	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	
192	0.00	0.00	0.00	0.00	0.10	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	
194	0.06	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.07	
196	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.14	
276	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.07	
282	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.07	
Gcoult_11	Alelo	4.00	8.00	9.00	7.00	11.00	8.00	7.00	8.00	3.00	1.00	4.00	6.00	4.00	4.00	5.00	3.00	4.00
182	0.00	0.00	0.06	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	
192	0.75	0.94	0.83	0.93	0.14	0.00	0.00	0.06	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	
194	0.00	0.06	0.06	0.07	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	
196	0.25	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	
268	0.00	0.00	0.00	0.00	0.05	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	
282	0.00	0.00	0.00	0.00	0.05	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	
290	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.08	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	
292	0.00	0.00	0.06	0.00	0.73	1.00	0.93	0.63	1.00	1.00	0.75	0.67	1.00	0.88	0.90	1.00	0.63	
293	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.07	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	
294	0.00	0.00	0.00	0.00	0.05	0.00	0.00	0.31	0.00	0.00	0.25	0.25	0.00	0.13	0.00	0.00	0.38	
296	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.10	0.00	0.00	
Gcoult_12	Alelo	8.00	10.00	10.00	9.00	11.00	11.00	7.00	8.00	6.00	7.00	7.00	4.00	5.00	0.00	3.00	6.00	7.00
171	0.06	0.30	0.05	0.06	0.05	0.23	0.43	0.25	0.08	0.07	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.14	
172	0.00	0.00	0.10	0.00	0.00	0.00	0.00	0.13	0.17	0.36	0.36	0.50	0.50	0.00	0.00	0.08	0.00	
173	0.06	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.21	
174	0.00	0.05	0.00	0.00	0.05	0.00	0.00	0.00	0.00	0.07	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	
175	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.07	
182	0.00	0.00	0.00	0.11	0.05	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.07	
184	0.25	0.05	0.15	0.17	0.00	0.05	0.00	0.00	0.00	0.07	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.08	0.14	
185	0.00	0.00	0.05	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	
186	0.19	0.05	0.05	0.00	0.09	0.05	0.00	0.00	0.08	0.14	0.07	0.00	0.00	0.00	0.17	0.08	0.14	
188	0.31	0.25	0.40	0.22	0.18	0.23	0.00	0.00	0.00	0.00	0.07	0.00	0.00	0.00	0.33	0.08	0.00	
190	0.00	0.05	0.10	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.00	0.00	
194	0.00	0.00	0.05	0.11	0.00	0.14	0.29	0.00	0.00	0.14	0.00	0.00	0.20	0.00	0.00	0.00	0.07	
196	0.06	0.10	0.00	0.00	0.09	0.05	0.00	0.19	0.33	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.00	0.07	
197	0.00	0.00	0.00	0.06	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	
198	0.00	0.00	0.00	0.00	0.18	0.00	0.00	0.31	0.25	0.14	0.00	0.00	0.20	0.00	0.00	0.00	0.00	
200	0.00	0.05	0.00	0.06	0.23	0.09	0.00	0.00	0.00	0.00	0.36	0.50	0.00	0.00	0.00	0.08	0.00	
201	0.00	0.05	0.00	0.22	0.05	0.18	0.07	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.07	
202	0.06	0.00	0.05	0.00	0.05	0.00	0.00	0.00	0.08	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.08	0.00	
203	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.21	0.06	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	
204	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.06	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	
213	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.10	0.00	0.00	0.00	0.00	

238	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.07	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	
243	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.07	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	
294	0.00	0.05	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	
Gcoult_14	Alelo	5.00	8.00	7.00	6.00	10.00	6.00	2.00	3.00	1.00	0.00	2.00	6.00	4.00	3.00	5.00	3.00	2.00
205	0.00	0.00	0.07	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
214	0.00	0.06	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
218	0.00	0.00	0.07	0.08	0.05	0.08	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
222	0.00	0.13	0.36	0.25	0.35	0.67	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.08	0.00	0.00	0.10	0.17	0.00	0.00
224	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.00	0.00	0.00	0.00
228	0.60	0.38	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.40	0.17	0.00	0.00
230	0.10	0.19	0.00	0.08	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.00	0.00	0.00	0.33	0.00	0.00
232	0.10	0.06	0.07	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.13	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
235	0.10	0.00	0.00	0.08	0.00	0.08	0.00	0.17	0.00	0.00	0.00	0.00	0.13	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
237	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.33	0.50	0.00	0.50	0.17	0.38	0.33	0.20	0.33	0.25	0.00
239	0.00	0.00	0.07	0.00	0.00	0.00	0.00	0.33	0.00	0.00	0.50	0.33	0.00	0.50	0.00	0.00	0.00	0.00
240	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.25	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
241	0.00	0.00	0.00	0.08	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.25	0.00	0.00	0.10	0.00	0.00	0.00
242	0.00	0.00	0.07	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
243	0.00	0.00	0.14	0.00	0.10	0.08	0.00	0.00	0.50	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.20	0.00	0.00	0.00
245	0.00	0.00	0.00	0.08	0.00	0.00	0.75	0.17	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
249	0.00	0.00	0.00	0.08	0.10	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
251	0.00	0.00	0.00	0.17	0.35	0.08	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
252	0.10	0.06	0.07	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
253	0.00	0.00	0.07	0.00	0.05	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.25
255	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.25
258	0.00	0.06	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
259	0.00	0.00	0.00	0.08	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.38	0.00	0.00	0.00	0.00	0.25
260	0.00	0.06	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Gcoult_15	Alelo	9.00	10.00	11.00	9.00	12.00	10.00	8.00	11.00	5.00	5.00	8.00	6.00	3.00	3.00	5.00	3.00	5.00
136	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.06	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
139	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.27	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
142	0.00	0.00	0.09	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
145	0.00	0.00	0.00	0.06	0.08	0.00	0.13	0.00	0.00	0.20	0.06	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.00	0.00
147	0.06	0.00	0.00	0.11	0.00	0.10	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
148	0.00	0.10	0.09	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
149	0.50	0.30	0.36	0.39	0.33	0.35	0.00	0.05	0.10	0.00	0.44	0.08	0.33	0.50	0.30	0.17	0.30	0.00
152	0.39	0.40	0.36	0.28	0.33	0.40	0.50	0.55	0.50	0.30	0.44	0.50	0.17	0.33	0.30	0.17	0.40	0.00
155	0.06	0.00	0.00	0.00	0.08	0.00	0.19	0.14	0.40	0.20	0.00	0.25	0.00	0.17	0.20	0.00	0.10	0.00
158	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.10
161	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.06	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
167	0.00	0.05	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.20	0.00	0.00	0.00
168	0.00	0.00	0.09	0.06	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.00	0.00
171	0.00	0.10	0.00	0.11	0.17	0.10	0.13	0.00	0.00	0.20	0.00	0.00	0.50	0.00	0.00	0.33	0.10	0.00
174	0.00	0.05	0.00	0.00	0.00	0.05	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
178	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.10	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00

APÉNDICE 2

Apéndice 2. Matrices generadas para cada una de las parcelas de muestreo durante los tres años de estudio. Para la P2-AFEP solamente se tienen dos matrices debido a que dicha parcela se estableció en 2005, un año posteriormente al establecimiento de P1-AFEP y PRBC. P1 y P2 AFEP se refiere a las parcelas establecidas en la Ampliación Forestal del Ejido Pich, Campeche y PRBC a la parcela establecida en la Reserva de la Biosfera Calakmul.

Parcela P1-AFEP
Matriz de transición 2004-2005

PI	Juv1	Juv2	Juv3	Ad1	Ad2	Ad3	Ad4	Ad5	Ad6	Ad7
PI	0.75	0	0	1.8	5.8	63.1	124.2	376.4	###	###
Juv1	0.01	0.78	0	0	0	0	0	0	0	0
Juv2	0	0.12	0.81	0	0	0	0	0	0	0
Juv3	0	0	0.01	0.83	0	0	0	0	0	0
Ad1	0	0	0	0.06	0.98	0	0	0	0	0
Ad2	0	0	0	0.02	0.99	0	0	0	0	0
Ad3	0	0	0	0	0.01	0.97	0	0	0	0
Ad4	0	0	0	0	0	0.03	0.95	0	0	0
Ad5	0	0	0	0	0	0	0.04	0.97	0	0
Ad6	0	0	0	0	0	0	0	0.03	0.97	0
Ad7	0	0	0	0	0	0	0	0	0.00	0.99

Parcela P1-AFEP
Matriz de transición 2005-2006

PI	Juv1	Juv2	Juv3	Ad1	Ad2	Ad3	Ad4	Ad5	Ad6	Ad7
PI	0.79	0	0	1.1	9.0	19.9	24.7	101.6	###	###
Juv1	0.01	0.77	0	0	0	0	0	0	0	0
Juv2	0	0.10	0.81	0	0	0	0	0	0	0
Juv3	0	0	0.11	0.92	0	0	0	0	0	0
Ad1	0	0	0	0.08	0.97	0	0	0	0	0
Ad2	0	0	0	0.02	0.95	0	0	0	0	0
Ad3	0	0	0	0	0.05	0.97	0	0	0	0
Ad4	0	0	0	0	0	0.03	0.94	0	0	0
Ad5	0	0	0	0	0	0	0.00	0.92	0	0
Ad6	0	0	0	0	0	0	0	0.08	0.97	0
Ad7	0	0	0	0	0	0	0	0	0.03	0.99

Parcela P1-AFEP
Matriz de transición 2006-2007

PI	Juv1	Juv2	Juv3	Ad1	Ad2	Ad3	Ad4	Ad5	Ad6	Ad7
PI	0.80	0	0	0.1	0.6	3.4	25.2	66.6	###	###
Juv1	0.02	0.62	0	0	0	0	0	0	0	0
Juv2	0	0.07	0.83	0	0	0	0	0	0	0
Juv3	0	0	0.04	0.89	0	0	0	0	0	0
Ad1	0	0	0	0.07	0.98	0	0	0	0	0
Ad2	0	0	0	0.02	0.98	0	0	0	0	0
Ad3	0	0	0	0	0.02	0.98	0	0	0	0
Ad4	0	0	0	0	0	0.02	0.95	0	0	0
Ad5	0	0	0	0	0	0	0.05	0.97	0	0
Ad6	0	0	0	0	0	0	0	0	0.97	0
Ad7	0	0	0	0	0	0	0	0	0.03	0.99

Parcela PRBC
Matriz de transición 2004-2005

PI	Juv1	Juv2	Juv3	Ad1	Ad2	Ad3	Ad4	Ad5	Ad6	Ad7
PI	0.89	0	0	0.3	5.9	21.5	0.0	26.8	23.9	71.6
Juv1	0.08	0.86	0	0	0	0	0	0	0	0
Juv2	0	0.03	0.90	0	0	0	0	0	0	0
Juv3	0	0	0.10	0.93	0	0	0	0	0	0
Ad1	0	0	0	0.07	0.99	0	0	0	0	0
Ad2	0	0	0	0	0.00	0.96	0	0	0	0
Ad3	0	0	0	0	0	0.00	0.97	0	0	0
Ad4	0	0	0	0	0	0	0.00	0.80	0	0
Ad5	0	0	0	0	0	0	0.20	0.97	0	0
Ad6	0	0	0	0	0	0	0	0.00	0.97	0
Ad7	0	0	0	0	0	0	0	0	0.00	0.99

Parcela PRBC
Matriz de transición 2005-2006

PI	Juv1	Juv2	Juv3	Ad1	Ad2	Ad3	Ad4	Ad5	Ad6	Ad7
PI	0.81	0	0	0.39	8.06	29.2	0	36.5	32.45	97.37
Juv1	0.12	0.92	0	0	0	0	0	0	0	0
Juv2	0	0.07	0.97	0	0	0	0	0	0	0
Juv3	0	0	0.02	0.95	0	0	0	0	0	0
Ad1	0	0	0	0.05	0.99	0	0	0	0	0
Ad2	0	0	0	0	0.00	0.89	0	0	0	0
Ad3	0	0	0	0	0.07	0.89	0	0	0	0
Ad4	0	0	0	0	0	0.08	0.94	0	0	0
Ad5	0	0	0	0	0	0	0.02	0.97	0	0
Ad6	0	0	0	0	0	0	0	0.01	0.97	0
Ad7	0	0	0	0	0	0	0	0	0.01	0.99

Parcela PRBC
Matriz de transición 2006-2007

PI	Juv1	Juv2	Juv3	Ad1	Ad2	Ad3	Ad4	Ad5	Ad6	Ad7
PI	0.76	0	0	2.97	18.8	58.4	97.4	281	389	0
Juv1	0.11	0.78	0	0	0	0	0	0	0	0
Juv2	0	0.09	0.83	0	0	0	0	0	0	0
Juv3	0	0	0.05	0.82	0	0	0	0	0	0
Ad1	0	0	0	0.06	0.96	0	0	0	0	0
Ad2	0	0	0	0	0.01	0.89	0	0	0	0
Ad3	0	0	0	0	0.02	0.89	0	0	0	0
Ad4	0	0	0	0	0	0.02	0.94	0	0	0
Ad5	0	0	0	0	0	0	0.01	0.97	0	0
Ad6	0	0	0	0	0	0	0	0.01	1	0
Ad7	0	0	0	0	0	0	0	0	0.01	1

P2-AFEP
Matriz de transición 2004-2005

PI	Juv1	Juv2	Juv3	Ad1	Ad2	Ad3	Ad4	Ad5	Ad6	Ad7
PI	No se tienen datos, ya que la parcela fue establecida hasta 2005									
Juv1										
Juv2										
Juv3										
Ad1										
Ad2										
Ad3										
Ad4										
Ad5										
Ad6										
Ad7										

P2-AFEP
Matriz de transición 2005-2006

PI	Juv1	Juv2	Juv3	Ad1	Ad2	Ad3	Ad4	Ad5	Ad6	Ad7
PI	0.86	0	0	1.2	6.0	20.5	47.9	277.0	###	###
Juv1	0.02	0.71	0	0	0	0	0	0	0	0
Juv2	0	0.09	0.77	0	0	0	0	0	0	0
Juv3	0	0	0.09	0.69	0	0	0	0	0	0
Ad1	0	0	0	0.09	0.98	0	0	0	0	0
Ad2	0	0	0	0	0.02	0.96	0	0	0	0
Ad3	0	0	0	0	0.03	0.96	0	0	0	0
Ad4	0	0	0	0	0	0.04	0.99	0	0	0
Ad5	0	0	0	0	0	0	0.01	0.98	0	0
Ad6	0	0	0	0	0	0	0	0.02	0.97	0
Ad7	0	0	0	0	0	0	0	0	0.00	0.99

P2-AFEP
Matriz de transición 2006-2007

PI	Juv1	Juv2	Juv3	Ad1	Ad2	Ad3	Ad4	Ad5	Ad6	Ad7
PI	0.79	0	0	0.5	1.8	9.9	117.3	534.5	###	###
Juv1	0.02	0.80	0	0	0	0	0	0	0	0
Juv2	0	0.02	0.81	0	0	0	0	0	0	0
Juv3	0	0	0.06	0.79	0	0	0	0	0	0
Ad1	0	0	0	0.19	0.94	0	0	0	0	0
Ad2	0	0	0	0	0.03	0.96	0	0	0	0
Ad3	0	0	0	0	0.02	0.95	0	0	0	0
Ad4	0	0	0	0	0	0.03	0.97	0	0	0
Ad5	0	0	0	0	0	0	0.03	0.98	0	0
Ad6	0	0	0	0	0	0	0	0.02	0.97	0
Ad7	0	0	0	0	0	0	0	0	0.01	0.99