

## Informe final\* del Proyecto FQ006

### Ecología, genética y conservación de la caoba (*Swietenia macrophylla*): herramientas para un manejo adaptativo de la selva Maya de Quintana Roo, México

<b>Responsable:</b>	Dr. Raúl Ernesto Alcalá Martínez
<b>Institución:</b>	Universidad Autónoma del Estado de Morelos Centro de Investigación en Biodiversidad y Conservación
<b>Dirección:</b>	Av. Universidad # 1001, Chamilpa, Cuernavaca, Mor, 62210 , México
<b>Correo electrónico:</b>	<a href="mailto:raul.alcala@buzon.uaem.mx">raul.alcala@buzon.uaem.mx</a>
<b>Teléfono/Fax:</b>	(777)329 7019
<b>Fecha de inicio:</b>	Agosto 15, 2007.
<b>Fecha de término:</b>	Abril 6, 2011.
<b>Principales resultados:</b>	Informe final, Hojas de cálculo
<b>Forma de citar** el informe final y otros resultados:</b>	Alcalá Martínez, R. E. 2011. Ecología, genética y conservación de la caoba ( <i>Swietenia macrophylla</i> ): herramientas para un manejo adaptativo de la selva Maya de Quintana Roo, México. Universidad Autónoma del Estado de Morelos. Centro de Investigación en Biodiversidad y Conservación. <b>Informe final SNIB-CONABIO proyecto No. FQ006.</b> México, D.F.
<b>Forma de citar hojas de cálculo</b>	Alcalá Martínez, R. E. 2011. Ecología, genética y conservación de la caoba ( <i>Swietenia macrophylla</i> ): herramientas para un manejo adaptativo de la selva Maya de Quintana Roo, México. Universidad Autónoma del Estado de Morelos. Centro de Investigación en Biodiversidad y Conservación. <b>Hojas de cálculo SNIB-CONABIO proyecto No. FQ006.</b> México, D.F.

#### Resumen:

Realizar un buen manejo de los recursos siempre resultará más redituable que restaurar los ecosistemas después de estrategias fallidas de uso. En este sentido, en el presente proyecto proponemos la obtención de datos relacionados con la estructura poblacional, regeneración, dispersión así como de la diversidad y estructura genética de la caoba. Al mismo tiempo se plantea seleccionar y comprar una serie de árboles semilleros elegidos con bases ecológicas y genéticas, de tal manera que se maximice el potencial de conservación de la especie. Los datos generados permitirán ofrecer estrategias de manejo de la caoba y su ecosistema lo que redituará en la conservación de la Selva Maya de Quintana Roo. Los procedimientos seguidos en este proyecto, pueden ser adaptados para el estudio de diferentes especies de interés comercial y de conservación en las selvas tropicales.

- 
- \* 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](http://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.

# **CONABIO**

## **Proyecto FQ 006**

**Ecología, genética y conservación de la caoba (*Swietenia macrophylla*): herramientas para un manejo adaptativo de la Selva Maya de Quintana Roo, México**

## **INFORME FINAL**

octubre de 2010

**Dr. Raúl E. Alcalá**  
**Responsable**

**Dr. Gabriel Gutiérrez-Granados**  
**Corresponsable**

## CONTENIDO

RESUMEN.....	3
OBJETIVOS.....	3
CAPÍTULO 1. <i>Marco Teórico</i> .....	4
Ecología de la caoba .....	5
Estudios genéticos sobre la caoba .....	6
Manejo de la caoba en la Zona Maya.....	7
Zona de estudio.....	7
CAPÍTULO 2. <i>Ecología de la caoba</i> .....	9
Métodos .....	9
Resultados.....	14
Discusión .....	22
CAPÍTULO 3. <i>Diversidad y estructura genética</i> .....	24
Métodos .....	24
Resultados.....	26
Discusión .....	34
CAPÍTULO 4. <i>Trabajo de participación comunitaria</i> .....	36
Métodos .....	36
Resultados.....	38
Discusión.....	40
CAPÍTULO 5. <i>Conclusiones Finales</i> .....	41
CAPÍTULO 6. <i>Observaciones al plan de Manejo Forestal</i> .....	42
Introducción.....	42
Historia del aprovechamiento de la caoba en Quintana Roo.....	42
Ecología y genética de la caoba: Implicaciones en el manejo forestal de la Zona Maya.....	43
El efecto de la extracción selectiva sobre la diversidad genética.....	45
Posibles repercusiones del plan de manejo forestal actual.....	46
ÍNDICE DE FIGURAS.....	49
INDICE DE TABLAS.....	50
LITERATURA CITADA.....	51

## **RESUMEN**

Realizar un buen manejo de los recursos siempre resultará más redituable que restaurar los ecosistemas después de estrategias fallidas de uso. En este sentido, en el presente proyecto proponemos la obtención de datos relacionados con la estructura poblacional, regeneración, dispersión así como de la diversidad y estructura genética de la caoba. Al mismo tiempo se plantea seleccionar y comprar una serie de árboles semilleros elegidos con bases ecológicas y genéticas, de tal manera que se maximice el potencial de conservación de la especie. Los datos generados permitirán ofrecer estrategias de manejo de la caoba y su ecosistema lo que reeditarán en la conservación de la Selva Maya de Quintana Roo. Los procedimientos seguidos en este proyecto, pueden ser adaptados para el estudio de diferentes especies de interés comercial y de conservación en las selvas tropicales.

Palabras clave: Árboles semilleros, Caoba, Diversidad Genética, Dispersión, Manejo Adaptativo, Regeneración, Remoción de semillas.

## **OBJETIVOS**

### Objetivo General

Caracterizar la estructura poblacional y la dinámica de la regeneración de la caoba en zonas sujetas a extracción selectiva, así como determinar el potencial para usar árboles y reservas semilleras en la Zona Maya de Quintana Roo que contribuyan a la conservación de este recurso forestal y su ecosistema.

### Objetivos particulares

Determinar la estructura poblacional de la caoba en áreas con manejo forestal.

1. Determinar el potencial de regeneración de la caoba en zonas con manejo forestal previo.
2. Determinar las principales causas de mortalidad de las plántulas de caoba.
3. Determinar la estructura genética y los niveles de diversidad genética intra poblacional.
4. Con base en la información ecológica y genética evaluar el potencial para determinar árboles y áreas.
5. Con base en la investigación básica realizada en este proyecto y con el conocimiento ya existente tanto por manejadores del recurso como por los ejidatarios, proponer una actualización al programa de manejo para la caoba.

## CAPÍTULO 1. Marco Teórico

Los bosques tropicales presentan la mayor diversidad de especies arbóreas en el planeta, pero también son los biomas más amenazados debido, principalmente, a la elevada tasa de deforestación y la consecuente fragmentación (Dirzo y Raven 2003). Las especies tropicales de árboles presentan características intrínsecas entre las que destaca su baja densidad, ya que frecuentemente se reporta un sólo individuo adulto por hectárea (Condit *et al.* 2002) que las hacen especialmente susceptibles a estas presiones.

La extracción forestal selectiva es una actividad económica pantropical y se ha argumentado que es una práctica de utilización de los recursos forestales menos agresiva; y por lo tanto, más compatible con programas enfocados hacia la sustentabilidad (pero ver Asner *et al.* 2005). Sin embargo, el éxito de estos programas depende fuertemente del crecimiento, reproducción y regeneración de los árboles que sobreviven a diversos ciclos de corta (Smith *et al.* 1997).

Esta práctica de manejo, basada en la extracción de los individuos adultos (los más rentables económicamente) presenta una serie de efectos negativos a diferentes niveles. Por ejemplo, a un nivel jerárquico mayor, afecta la estructura y composición florística de la selva (White 1994, Webb 1997, Parrota *et al.* 2002, Villela *et al.* 2006, Gutiérrez-Granados y Dirzo datos no publicados) cuyos efectos puede ser percibidos a partir de imágenes satelitales (Stone y Lefebvre 1998, Asner *et al.* 2005). Por otra parte, a nivel poblacional, reduce la densidad de individuos lo que incrementa a su vez la distancia entre las parejas potenciales (Murawski *et al.* 1994, Lemes *et al.* 2003, Hall *et al.* 2003). Asimismo, los árboles seleccionados para la corta son los de mayor edad y los que presentan un potencial reproductivo alto, por lo que su extracción limita fuertemente la producción de polen y de semillas, disminuyendo el potencial de regeneración (Snook 1996, Young *et al.* 1996, Makana y Thomas 2005). Además de estos efectos directos, la pérdida de los elementos arbóreos de las selvas puede alterar la composición de la comunidad de polinizadores y dispersores de semillas reduciendo aún más la fecundidad de las plantas (Ghazoul *et al.* 1998, Dick 2001). Aunado a esto, se ha visto que la regeneración después de la corta es pobre o inexistente bajo diferentes condiciones (Brown *et al.* 2003). De manera interesante, se ha registrado que diferentes especies de la familia Meliaceae suelen mostrar limitada regeneración como resultado de la extracción de individuos (Veríssimo *et al.* 1995, Gullison *et al.* 1996, Dickinson y Whigham 1999, Mostacedo y Fredericksen 1999, Fredericksen y Mostacedo 2000, Grogan *et al.* 2003b, Schulze 2003).

Aunque en términos generales los árboles tropicales suelen mostrar una alta variación genética intrapoblacional, relacionada a su sistema de apareamiento predominantemente de entrecruza y al elevado potencial de flujo genético (Hamrick y Loveless 1989, Hamrick 1992, Álvarez-Buylla y Garay 1994), se ha mostrado que el conjunto de efectos negativos que ocurren a nivel ecológico en las poblaciones sujetas a extracción selectiva puede redundar en un empobrecimiento genético debido a que la remoción de adultos reduce el tamaño efectivo. La reducción del número de individuos que contribuye con genes a la siguiente generación incrementa el efecto erosivo de la deriva genética y de

la endogamia (Hamrick y Murawski 1991, Ledig 1992, Hall *et al.* 1994, Murawski *et al.* 1994, Lee *et al.* 2002). Así, la pérdida de diversidad genética producto de la extracción selectiva es relevante ya que se relaciona negativamente con el grado de adaptabilidad y la sobrevivencia a largo plazo de las poblaciones de árboles (Hamrick 1994, Lowe *et al.* 2003).

En este sentido es necesario realizar estudios enfocados a conocer la dinámica de la regeneración de los árboles tropicales ligada a un contexto genético con el fin de contribuir al establecimiento de programas eficientes de manejo de las especies y de su ecosistema en general.

## **La caoba, *Swietenia macrophylla***

### **Ecología de la caoba**

La caoba (*Swietenia macrophylla* King) (Meliaceae) es la especie maderable más importante del neotrópico, su extracción se tiene registrada desde hace dos siglos (Snook 1996). Esta especie tiene una distribución geográfica a nivel continental, desde Brasil hasta el sur de México estando reportada en las selvas de Chiapas, Campeche, Tabasco, Yucatán y Quintana Roo así como al sur y al este de Veracruz. En términos generales, las poblaciones de esta especie, desde México hasta Colombia, han sido devastadas y en algunos casos se encuentran localmente extintas (FAO 2001). En las regiones en las que la caoba mantiene poblaciones grandes generalmente están sujetas a programas de extracción selectiva.

En particular, los estudios que han evaluado diferentes aspectos asociados con la capacidad de regeneración de la caoba son abundantes, existiendo desde aquellos que han explorado de manera independiente alguno de estos efectos, hasta otros que han incluido evaluaciones temporales considerando desde aspectos de la fructificación hasta la mortalidad de plántulas, pero para poblaciones con condiciones diferentes a las encontradas en México (Gullison *et al.* 1996, Brown *et al.* 2003).

Los trabajos muestran en general que la caoba tiene un potencial de regeneración bajo. Se ha mostrado que la distancia media de dispersión de las semillas es alrededor de 30 metros a partir de las plantas madre, con una proporción alta de semillas cayendo a distancias muy cortas (Gullison *et al.* 1996). Este patrón de dispersión puede estar asociado con una elevada mortalidad de plántulas que varía entre el 40 y el 70% (Negreros-Castillo *et al.* 2003, Gullison *et al.* 1996). Sin embargo, la caracterización de la calidad de las semillas que llegan al suelo es insuficiente (e.g. maduras, abortadas, dañadas por consumidores), así como de los factores asociados con la dispersión secundaria. Por otro lado, existen reportes que documentan una alta capacidad de resistencia de germinación y establecimiento de plántulas, incluso con capacidad de regeneración en potreros (Gerhardt 1996), mientras que otros indican que son necesarias características micro ambientales propias de un dosel cerrado (Grogan y Galvão 2006).

## Estudios genéticos sobre la caoba

Se ha mostrado mediante el uso de diversos marcadores moleculares que la estructura genética y la diversidad genética de la caoba han sido afectadas a lo largo de su distribución, tanto por eventos históricos como por efectos antropogénicos (Gillies *et al.* 1999, White *et al.* 1999 y 2002, Céspedes *et al.* 2003, Lowe *et al.* 2003, Novick *et al.* 2003, Lemes *et al.* 2010). El conjunto de la información genética disponible sitúa a las poblaciones mexicanas como relevantes en varios sentidos; y de manera particular muestran que los componentes históricos que han moldeado la estructura genética tienen una conexión directa con la sustentabilidad de las poblaciones.

Se ha registrado que las poblaciones Mesoamericanas de caoba presentan menor diversidad genética que las ubicadas en Sudamérica. Esta diferencia en diversidad genética se ha explicado bajo la hipótesis de que la caoba se originó en Sudamérica y que ha colonizado hacia el norte hasta alcanzar el sur de México (Lemes *et al.* 2003, Novick *et al.* 2003). Existe evidencia de la diversidad genética contenida en las poblaciones mantiene una relación negativa con el grado de perturbación antropogénica. De acuerdo a los datos de Gillies *et al.* (1999) la explotación forestal es uno de los factores involucrados en el hecho de que las poblaciones mexicanas presenten una diversidad genética 40% menor que la observada en el resto de las poblaciones evaluadas en Mesoamérica.

Adicionalmente, estos análisis muestran que las poblaciones de caoba ubicadas en México son genéticamente distinguibles de las Centroamericanas. Las diferencias genéticas, son tan marcadas, que dependiendo del estudio, las separa hasta de las más cercanas ubicadas en Belice (Gillies *et al.* 1999, Novick *et al.* 2003). La diferenciación genética de las poblaciones mexicanas puede estar asociada al hecho de que éstas se encuentran en el límite norte de la distribución de la especie. Al ser consideradas como poblaciones periféricas, se hipotetiza que podrían presentar un mayor grado de aislamiento y un menor flujo genético con respecto a poblaciones ubicadas más cercanas al centro de la distribución (Eckstein *et al.* 2006).

Asimismo, existe evidencia de que algunas características intrínsecas de la caoba podría generar una disminución de la heterocigosis. Por ejemplo, a pesar de que las caobas son especies de entrecruza y que presentan sistemas genéticos de auto incompatibilidad, se ha mostrado recurrentemente un déficit de heterocigotos que varía entre el 1 y el 20% en las diferentes poblaciones, proponiendo a la endogamia como la causa más probable asociada a la baja dispersión de las semillas que genera una distribución agrupada de individuos emparentados, la coincidencia en la floración dentro de grupos genéticamente relacionados de árboles, o la conducta de forrajeo de los polinizadores (White *et al.* 1999, Céspedes *et al.* 2003, Lemes *et al.* 2003, Lowe *et al.* 2003, Novick *et al.* 2003).

Debido a que las poblaciones mexicanas se distinguen genéticamente de las Centroamericanas, a que sostienen niveles menores de diversidad genética producto de la extracción selectiva y a la presencia de endogamia, es preponderante que los estudios con objetivos de conservación integren tanto la caracterización de la estructura genética de las poblaciones, como la de los factores determinantes del potencial de regeneración

(dispersión y germinación de semillas, la mortalidad de las plántulas) bajo el esquema de manejo que se realiza en la Selva Maya de Quintana Roo.

### **Manejo de la caoba en la Zona Maya**

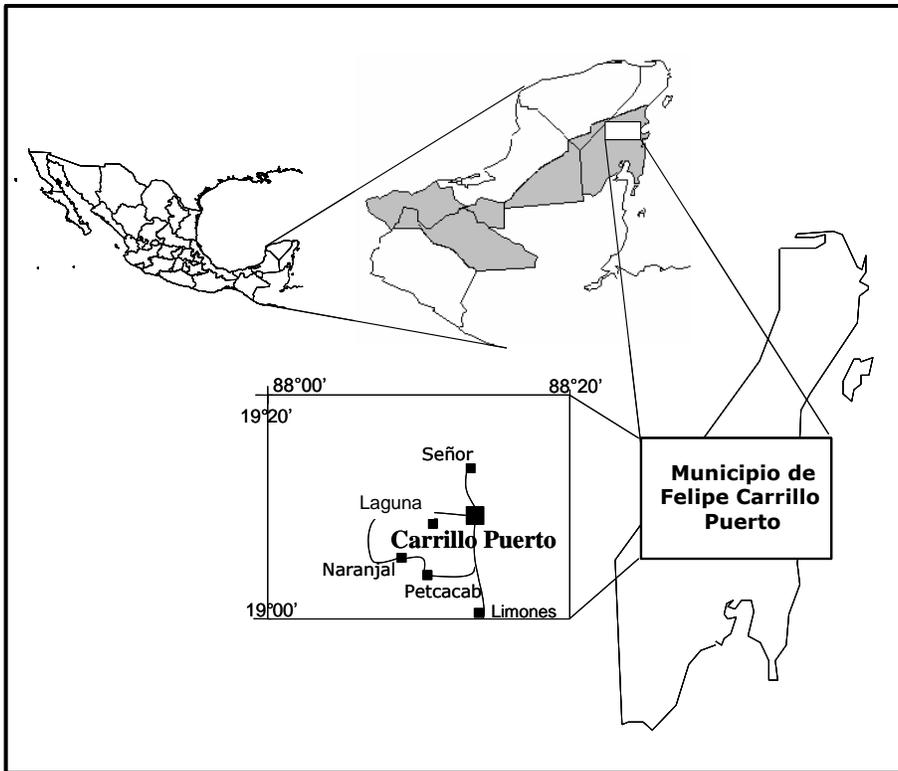
En la zona Maya existe un antecedente de alrededor de 20 años de trabajo social enfocado en la concienciación de los ejidatarios sobre la necesidad de conservar los recursos maderables. Esto ha dado como resultado que los dueños del recurso hayan participado activamente en un esquema de manejo que se ha ido acoplado a las nuevas condiciones sociales y naturales que se han presentado en estas dos décadas, lo que ha llevado a la zona a ser un “experimento” de manejo adaptativo (*sensu* Bray 2004). Sin embargo, el aspecto ecológico ha sido atendido de manera intermitente.

La generación de conocimiento básico en la zona es fundamental dada que la información disponible para la caoba sugiere por un lado, un potencial limitado de regeneración, y por otro, valores bajos de diversidad genética que podrían ser característicos de las poblaciones mexicanas producto de la historia evolutiva de la especie y de efectos antropogénicos. De esta manera, tanto los dueños como los manejadores del recurso coincidieron en la necesidad de seguir generando conocimiento científico que mejore el manejo forestal. Por lo tanto, este es el escenario ideal para conjuntar herramientas sociales, ecológicas y genéticas en programas de manejo tomando como especie guía a la caoba.

### **Zona de estudio**

Los estudios ecológicos se realizaron en el área conocida como La Zona Maya. De los diversos ejidos que realizan extracción selectiva en esta área se seleccionaron tres pertenecientes al municipio de Felipe Carrillo Puerto, Quintana Roo (88°00' - 88°20' O y 19°00' - 20°00' N). Los ejidos denominados Señor (X-Maben), Laguna Kana y Naranjal Poniente, fueron seleccionados debido a que cuentan con un plan de manejo forestal que permite conocer con cierta precisión la historia reciente de explotación. En general, el manejo forestal se realiza bajo un programa establecido en tres ciclos de corta de 25 años. Cada ejido cuenta con 25 áreas de aproximadamente 100 ha en la que se explota una cada año con dos turnos más y con un período de descanso de 25 años. De estas 25 áreas o rodales, seleccionamos aquellas correspondientes a la extracción forestal realizada a la mitad del ciclo de corta (rodales 1996 y 1997) en cada ejido.

Por otra parte, con el fin de tener una estimación representativa de la diversidad genética, adicionalmente se colectó follaje de caoba en cuatro poblaciones ubicadas en los estados de Quintana Roo, Campeche, Chiapas y Veracruz.



**Figura 1.** Área de distribución natural de la caoba en México (región en gris) y localización de algunas zonas forestales cercanas al Municipio de Felipe Carrillo Puerto en Quintana Roo.

## CAPÍTULO 2. *Ecología de la caoba*

### Métodos

El objetivo principal de los estudios ecológicos en este proyecto fue determinar el potencial de regeneración de la caoba, por lo que se realizó la caracterización de los siguientes aspectos clave de su dinámica poblacional: La determinación de la estructura de tamaños, la estimación de la dispersión primaria y secundaria de las semillas, la identificación de las condiciones que favorezcan la germinación, así como la detección de las principales causas de mortalidad de las plántulas.

#### *Estructura de tamaños*

La caracterización de la estructura de tamaños se realizó a lo largo de varias visitas realizadas durante febrero y octubre de 2008 para cada uno de los tres ejidos a través del establecimiento de seis parcelas permanentes de 100 × 50 m. La determinación de esta superficie se realizó con base en el análisis de la metodología empleada en diversos estudios en donde se ha evaluado la estructura poblacional (Münzbergová y Ehrlén 2005, Hernández-Apolinar *et al.* 2006). Este método de muestreo se traduce en un área muestreada por ejido de 30 000 m<sup>2</sup> y una total en la Zona Maya de 90 000 m<sup>2</sup>. Además permitió la comparación de zonas de reserva y zonas con manejo forestal.

Dentro de las parcelas, cada individuo se registró en una de seis categorías de edad (adaptados de Nebel y Meilby 2005): 1) adultos reproductivos (DAP > 50 cm); 2) sub-adultos II (25 > DAP < 50 cm); 3) sub-adultos I (10 > DAP < 25 cm); 4) juveniles (1 > DAP < 10 cm); 5) brinzales (DAP < 1cm y altura > 50 cm) y 6) plántulas (altura < 50cm). A partir de estos datos se obtuvo la estructura y dinámica poblacional de la caoba en los ejidos de estudio e identificó la susceptibilidad de las poblaciones al manejo forestal que se realiza.

#### *Dispersión primaria y secundaria*

Para alcanzar los objetivos de esta sección, así como los de las secciones de *Germinación y Dinámica de plántulas*, se realizaron varias actividades entre 2008 y 2009.

La estimación de la dispersión primaria se realizó durante marzo de 2009. Primeramente se seleccionaron 9 árboles en la zona forestal del ejido Señor, para esto, se hizo un recorrido visitando el total de árboles que anteriormente ya habíamos marcado durante la realización de otras etapas del proyecto. El recorrido se realizó para detectar los árboles que estaban fructificando y para estimar aquellos que probablemente soltarían sus semillas en los siguientes días. Una vez seleccionados, éstos se visitaron diariamente durante una semana para establecer cuáles de ellos iban tirando sus semillas. En cada

individuo seleccionado se procedió a establecer cuatro transectos con orientación norte, sur, este y oeste con una longitud de 35 metros por un metro de ancho (treinta cuadros de un  $1 \times 1$  m). En cada cuadro se contaron y marcaron todas las semillas presentes. El marcaje se realizó con banderines de madera (30 cm) enterrados de tal manera que quedaran tocando las semillas para facilitar su localización en censos posteriores. Con el objetivo de hacer eficiente la búsqueda posterior de semillas, se realizó el mapeo de cada semilla en cada uno de los cuadros en cada uno de los transectos. Para evaluar el destino de las semillas (*i.e.*, si fueron depredadas, infestadas por patógenos, si fueron removidas o si germinaron) se realizó un censo tres meses después (julio 2009). En esta visita se revisó cada semilla determinando mediante su inspección visual y física algún signo de daño. Las semillas que no fueron encontradas junto al palito de madera se consideraron como removidas.

Para alcanzar los objetivos asociados con la *Dispersión secundaria*, así como los de las secciones de *Germinación* y *Dinámica de plántulas*, se requirió de la colecta de alrededor de 2 000 semillas. Las semillas se colectaron durante marzo de 2008 directamente del suelo bajo la copa de tres árboles localizados en el ejido de Señor. Con el objeto de quedarnos con las semillas sanas, cada semilla fue revisada en términos de su consistencia evaluada mediante una ligera presión con los dedos (textura dura indicaba buen estado, textura suave indicaba daño al embrión por patógenos o insectos), y presencia externa de patógenos, herbivoría y anomalías en el tamaño o estructura. Las semillas sanas fueron guardadas herméticamente para reducir la pérdida de humedad hasta el momento de su utilización.

La estimación de la dispersión secundaria y la identidad del dispersor (grupo funcional) más eficiente se realizó a partir de un experimento que se montó durante el mes de abril de 2008, consistió en exponer, a los removedores potenciales, 6 semillas de caoba colocadas en el suelo en una superficie de  $40 \times 20$  cm. Las semillas se distribuyeron uniformemente y a cada semilla se le adhirió un hilo nylon con una marca en el extremo contrario, para posteriormente buscarla alrededor de la parcela de exclusión. El grado de exposición varió de acuerdo a tres tratamientos:

1) Exclusión: Consistió de la colocación de las semillas rodeadas por una jaula de malla de gallinero (1 cm de luz). De esta manera evitamos fueran removidas por toda clase de vertebrados e insectos. Este tratamiento permite evaluar la condición de las semillas simulando que no fueran removidas o depredadas.

2) Exclusión parcial: Colocación de las semillas rodeadas por malla de gallinero (1 cm de luz) con dos aberturas laterales de unos  $8 \times 8$  cm que permitieron el acceso a vertebrados pequeños (p. ej. roedores), grupo que remueve hasta el 70% de las semillas disponibles (Gutiérrez-Granados datos no publicados).

3) Control: Semillas expuestas sin la malla. En este caso solo se colocaron 4 indicadores de la posición de cada esquina para facilitar la ubicación de las semillas en censos subsiguientes.

El diseño experimental incluyó el empleo de tres series de tripletes de tratamientos en cada parcela. Cada triplete consistió de la colocación de los tratamientos en una línea recta con una separación de cinco metros entre ellos. La distancia entre las líneas de los tripletes fue de 20 m. Cada unidad experimental se visitó en dos ocasiones a los 30 (mayo) y a los 70 días (julio) de haber iniciado el experimento. En cada visita, se cuantificó el

número de semillas depredadas, germinadas y dispersadas; la posición de cada semilla germinada encontrada fue marcada con el fin de darle seguimiento a la plántula (Guariguata *et al.* 2002).



Cada semilla utilizada en los experimentos de remoción fue marcada con listón para facilitar su búsqueda en visitas posteriores. Las semillas fueron transportadas al campo en cajas para no dañarlas.



Tratamiento control en el que solo se marcó la posición de las esquinas para facilitar censos futuros; en el tratamiento semi-abierto o exclusión parcial, las jaulas presentaron dos aberturas laterales.

### *Germinación*

Para determinar las características que favorecen la germinación de las semillas de caoba durante abril de 2008, se realizó un experimento que evaluó tres condiciones que podrían afectar el potencial de regeneración. Por un lado, se evaluó el efecto del requerimiento de luz sobre la germinación, comparando la que se presenta dentro de la selva con respecto a la que ocurre en sitios más abiertos como son los caminos o en claros. Además, se evaluó el efecto de la exposición de las semillas, considerando si germinaban protegidas por hojarasca o directamente sobre el suelo. Finalmente comparamos la germinación en sitios

de reserva y con manejo forestal. La unidad experimental consistió de dos grupos de 10 semillas, uno fue colocado sobre el suelo y el otro fue cubierto por una capa de hojarasca, esto con el fin de simular una posible remoción y enterramiento de la semilla por un dispersor secundario. Para evitar la remoción natural de las semillas, se protegieron con una jaula de malla de gallinero de  $60 \times 40 \times 20$  cm. En cada parcela se colocaron cuatro jaulas, dos directamente sobre los caminos o claros y dos metidos dentro de la selva. La distancia máxima entre cada par (camino vs. dosel) fue de aproximadamente 20 m.

En este experimento consideramos que una semilla germinó cuando los cotiledones estuvieran visibles. En el tratamiento con hojarasca, fue necesario removerla para realizar la inspección y posteriormente fue colocada sobre las semillas. Las unidades experimentales se revisaron en dos ocasiones a los 30 (mayo) y a los 70 días (julio) de haber iniciado el experimento.



Se colocaron dos grupos de 10 semillas, uno cubierto por hojarasca (lado izquierdo) y el otro sobre ésta (lado derecho). Posteriormente, fueron cubiertos por una jaula para evitar la pérdida de semillas.

### *Dinámica de plántulas*

La causas principales de mortalidad de las plántulas en árboles tropicales se asocian a las interacciones bióticas, por el ataque de patógenos (p. ej. hongos) así como de diferentes herbívoros (Cruz-Rodríguez y López-Mata 2004). Particularmente las plántulas de caoba parecen mantener niveles bajos-moderados de herbivoría, sin embargo, en algunos casos pueden llegar a ser completamente defoliadas.



Cerca de 700 semillas se colocaron para su germinación en bolsas de vivero (20 cm de largo) conteniendo suelo del bosque. Siguiendo las recomendaciones de algunos miembros de la Comunidad de Señor participantes en los programas de manejo de la caoba, las semillas fueron separadas del ala e introducidas en el suelo verticalmente unos 2 cm. Después de algunas semanas, las semillas germinaron y fueron mantenidas con riego abundante cada tercer día hasta que alcanzaron unos 25 cm.

Con el objeto de caracterizar el efecto de la herbivoría sobre el crecimiento de las plántulas, en agosto de 2008 se realizó un experimento en condiciones controladas aplicando herbivoría artificial con una perforadora. Se realizaron orificios de 5 mm de diámetro, similares a los encontrados en hojas de plántulas de diversas especies dentro del bosque. Posteriormente, para representar el efecto de la pérdida de tejido foliar en las primeras etapas ontogenéticas, el daño se realizó cuando las plántulas tenían aproximadamente una longitud inicial de 25 cm. El daño se realizó a tres intensidades diferentes, daño cero, 20% y 50% del área foliar total con 30 plántulas en cada tratamiento. Al inicio del experimento, se midió la longitud del tallo y el número de folíolos iniciales. Ambas variables fueron medidas nuevamente a los dos meses para obtener los valores de la tasa de crecimiento.



Algunas de las plántulas se sometieron a un experimento para simular el efecto de la pérdida de área foliar por herbívoros variando la cantidad de daño ocasionado artificialmente. Otras plántulas fueron llevadas al ejido de Señor para cuantificar *in situ* la herbivoría natural y para evaluar el efecto de la cantidad de luz sobre su crecimiento.

Adicionalmente, con el objeto de evaluar la respuesta a la herbivoría en condiciones naturales, se realizó un experimento colocando plántulas obtenidas a partir de germinación en condiciones *ex situ*. Las plántulas se introdujeron en la selva en oquedades hechas con pala conservando el suelo de la cada bolsa. El diseño experimental consistió en colocar nueve plántulas en sitios abiertos (sobre caminos o claros) y otras nueve bajo el dosel, con tres réplicas separadas por una distancia de 20 m. Las plántulas fueron revisadas 2 meses después de haber sido trasplantadas. Las variables analizadas fueron la herbivoría natural acumulada durante este tiempo, el crecimiento en longitud y en el número de folíolos. El daño por herbívoros se midió mediante un índice de herbivoría puntual (IH) basado en seis categorías de daño (%) en la lámina foliar (Dirzo y Domínguez 1995): 0 = hoja intacta; 1 = hoja con daño < 6 %; 2 = daño entre 6 y 12%; 3 = entre 12 y 25 %; 4 = entre 25 y 50 % y 5 = con daño mayor al 50 %. Así el IH se define como:

$IH = \sum(n_i / i) / N$ , donde:

$n_i$ = número de hojas en la categoría  $i$

$c_i$ = categoría de daño

$N$ = número total de hojas

Esta estimación se realizó para cada folíolo presente al momento del censo.

## Resultados

### *Estructura de tamaños*

Para la estimación de la estructura de tamaños se establecieron 18 parcelas dentro de las cuales se ha registrado un total de 108 árboles. La variación en el número y talla de individuos de caoba es marcada entre ejidos e incluso entre parcelas establecidas en un mismo ejido reflejando la alta variabilidad que hay en la distribución general de la caoba en la zona.

En las seis parcelas permanentes establecidas en el ejido Señor se registraron un total de 36 individuos de caoba. El promedio de DAP  $\pm 1$  desviación estándar para la zona con manejo forestal en el ejido Señor fue de  $33.6 \pm 13.8$  cm con un ámbito de tamaños entre 1.4 – 52.3 cm. En el área sin manejo forestal (Chanchen), sólo registramos cuatro árboles con un DAP promedio de  $130 \pm 45.2$  cm con un ámbito de tamaños de entre 66 – 136 cm. En la zona de extracción forestal de Naranjal en total hemos censado 11 individuos con un DAP promedio de  $151.7 \pm 48$  cm y los tamaños van de 16 – 244 cm, mientras que en la zona de reserva se censaron un total de 18 árboles con un DAP promedio de  $68.3 \pm 19.3$  y un ámbito de 38 – 95 cm. Asimismo, en Laguna Kana registramos un total de 40 árboles con un promedio de  $124 \pm 38.3$ . El ámbito de variación del tamaño de los árboles estuvo entre 47 – 195 cm.

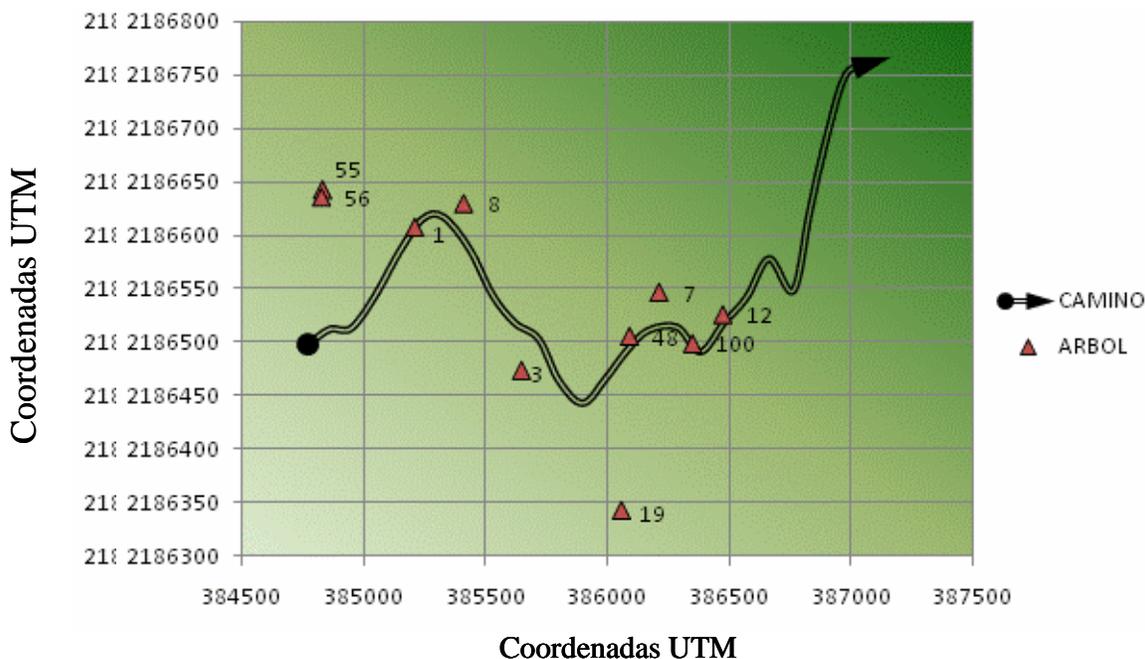
En cuanto a la regeneración, se registraron 33 individuos juveniles con una altura promedio de  $62.5 \pm 23.9$  cm en los ejidos de Señor, Naranjal y Laguna. (Tabla 1).

**Tabla 2.1.** Distribución general por categoría de tamaños del número de individuos de caoba muestreados en 18 parcelas permanentes de 100 x 50 m montadas en los tres ejidos considerados para este estudio: Señor, Naranjal Poniente y Laguna Kana.

Categoría de tamaño	Número de Individuos		
	Señor	Naranjal	Laguna
Plántulas (altura < 50cm)	23	10	0
Brinzales (DAP < 1cm y altura > 50 cm)	4	0	1
Juveniles (1 > DAP < 10 cm)	0	0	0
Sub-adultos I (10 > DAP < 25 cm)	6	0	4
Sub-adultos II (25 > DAP < 50 cm)	21	15	29
Adultos reproductivos (DAP > 50 cm)	10	16	7

*Dispersión primaria*

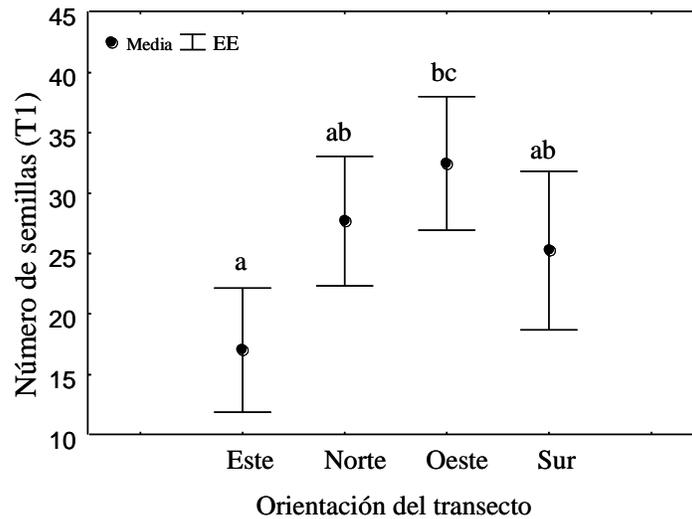
Para documentar el patrón de dispersión de semillas de caoba en el campo se montó un censo de la sombra de semillas de 9 árboles independientes geográficamente, excepto por los árboles etiquetados como 55 y 56, los cuales tuvieron la sombra de semillas sobre lapada Fig. 2.1. Para evaluar el destino de las semillas se realizó un censo más en el que se registró la condición de las semillas (*i.e.*, germinadas, infestadas por patógenos, depredadas por animales).



**Figura 2.1.** Distribución de los árboles muestreados en la zona forestal del ejido de Señor.

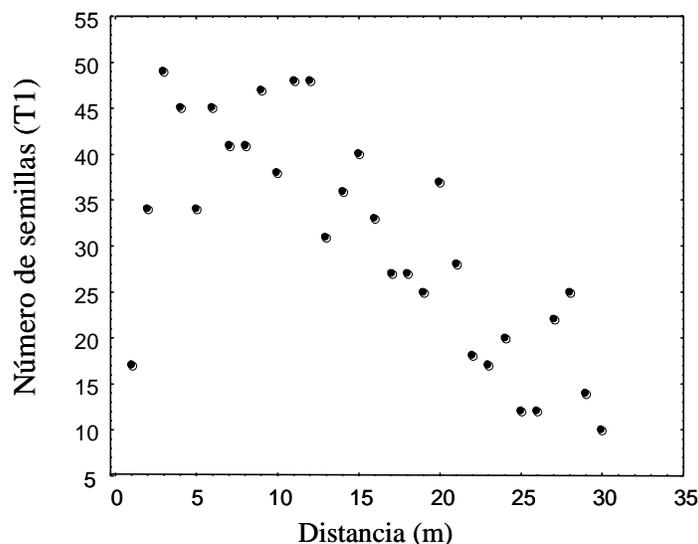
Con respecto al primer censo, (tiempo 1; T1), en los cuarenta transectos se marcó un total 921 semillas. Los análisis mostraron que el promedio por árbol ( $102 \pm 12.2$  semillas) varió entre los diferentes individuos muestreados ( $F = 8.38_{(8,24)}$ ;  $P = 0.001$ ) con diferencias de hasta un orden de magnitud entre los individuos (21 – 216 semillas).

Por otra parte, se encontró un efecto significativo de la orientación del transecto sobre el número de semillas dispersadas ( $F = 3.31_{(3,24)}$ ;  $P = 0.03$ ). Particularmente, las diferencias estadísticas se establecieron entre los transectos Este y Oeste en los que se encontró el menor y el mayor número de semillas, respectivamente (Tukey  $P < 0.05$ ; Fig. 2.2).



**Figura 2.2.** Número de semillas (T1) de acuerdo con la orientación del transecto.

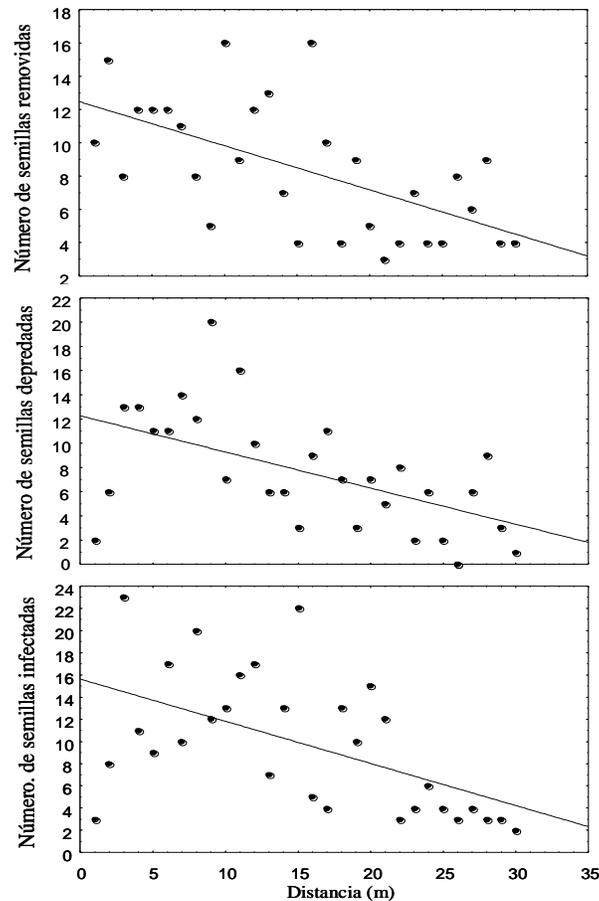
El análisis más detallado de los transectos permitió establecer la existencia de un efecto significativo del cuadrante sobre el número de semillas presentes en T1 ( $F = 3.02_{(29, 960)}$ ;  $P = 0.0001$ ). Debido a que la interacción estadística entre cuadros y árboles censados no fue significativa, este resultado es independiente del árbol censado y por lo tanto generalizable para la zona ( $F = 0.64_{(87, 960)}$ ;  $P = 0.99$ ). Un análisis de regresión, realizado de manera independiente, permitió corroborar que 50% de la variación observada entre cuadros se explicó mediante la variación en la distancia del cuadro con respecto al árbol madre, evidenciando una relación negativa entre ambas variables ( $F = 30.37_{(1,28)}$ ;  $P = 0.001$ ; Fig. 2.3).



**Figura 2.3.** Relación entre el promedio de semillas censadas por árbol y la distancia con respecto al árbol madre.

Como resultado del análisis de los datos obtenidos durante el último censo, se muestra que *S. macrophylla* tiene un potencial muy limitado de regeneración natural, ya que 902 semillas fueron depredadas y sólo rastros de la semilla se contaron o bien no se encontró la semilla, y por lo tanto fueron consideradas removidas. De éstas, 37% fueron atacadas por hongos, 32% depredadas ya sea por roedores o insectos y 29% fueron removidas. El promedio de semillas remanentes por árbol fue de  $5.5 \pm 2.1$ . En este caso no hubo diferencias significativas entre el número de semillas remanentes entre árboles ( $F = 1.53_{(8,24)}$ ;  $P = 0.19$ ), ni entre la orientación del transecto ( $F = 2.28_{(3,24)}$ ,  $P = 0.10$ ).

Los tres análisis de regresión realizados de manera independiente sobre los tres tipos de daño, mostraron un efecto negativo de la distancia al árbol madre sobre la probabilidad de daño. En cuanto al número de semillas removidas, la distancia al árbol madre explicó el 35% de la variación de los datos (pendiente = -0.26;  $F = 15.4_{(1,28)}$ ;  $P = 0.0001$ ). Por otra parte; la distancia explicó el 27% de la varianza total en el número de semillas depredadas (pendiente = -0.29;  $F = 11.9_{(1,28)}$ ;  $P = 0.001$ ); y de 26% para las infestadas por hongos (pendiente = -0.37;  $F = 11.4_{(1,28)}$ ;  $P = 0.001$ )(Fig. 2.4). Por tipo de agente no existieron diferencias significativas entre árboles u orientación del transecto ( $P > 0.06$ ).

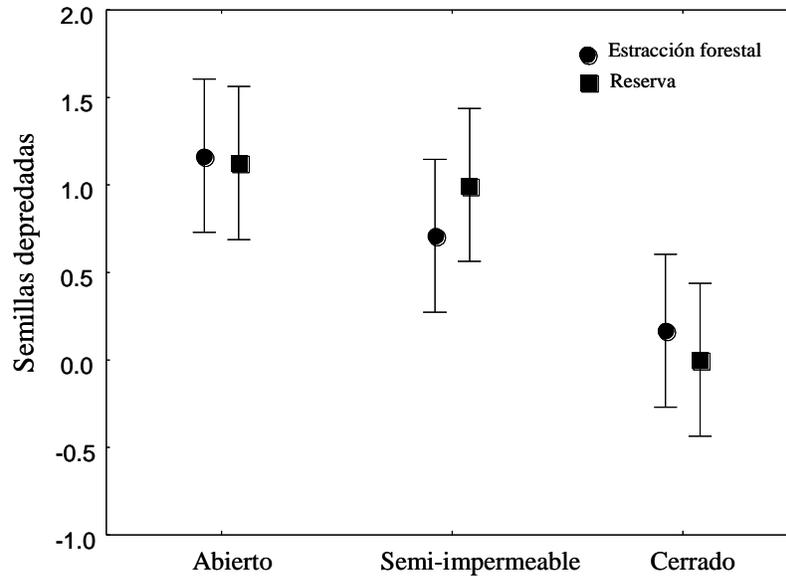


**Figura 2.4.** Relación entre la distancia y la probabilidad de daño de las semillas de caoba.

Realizamos un ANOVA de medidas repetidas con el fin de saber si había diferencias significativas entre el número de semillas presentes en el T1 y en el T2. Se documentaron diferencias en el número de semillas presentes en el tiempo, tanto entre árboles ( $F = 26.8_{(8,27)}$ ;  $P = 0.0001$ ), como en la orientación del transecto ( $F = 7.6_{(3,27)}$ ;  $P = 0.0001$ ).

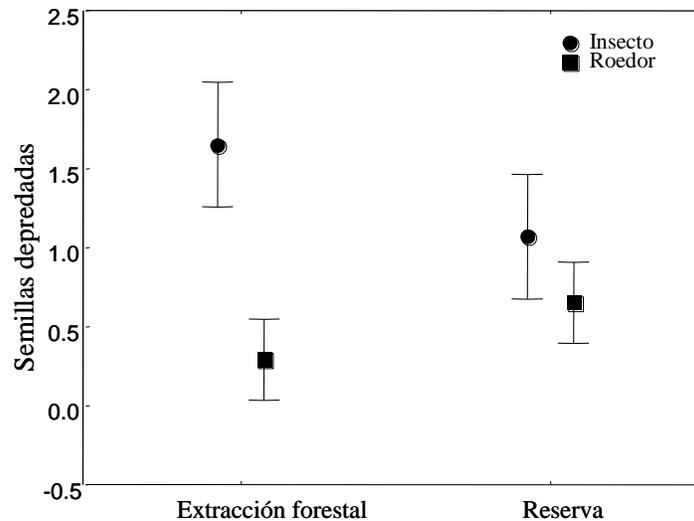
#### *Dispersión secundaria*

En total colocamos 864 semillas de caoba en los experimentos de exclusión. De éstas, el número de semillas depredadas fue similar entre condiciones de manejo ( $F = 0.02_{(1,138)}$ ;  $P = 0.87$ ; Fig 7). Entre exclusiones existieron diferencias significativas, encontrando un mayor número de semillas depredadas en el tratamiento abierto (con acceso a todo tipo de depredador) ( $F = 28.9_{(1,138)}$ ;  $P = 0.001$ ; Fig. 2.5).



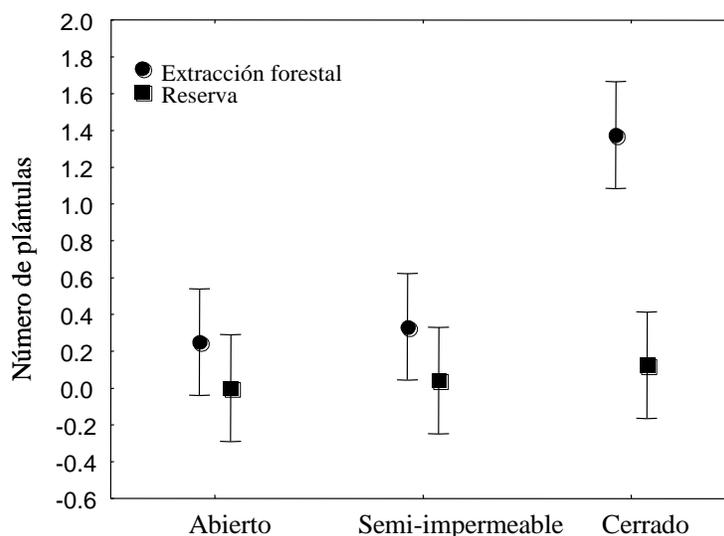
**Figura. 2.5.** Promedio ( $\pm 1$  desviación estándar) de semillas de caoba depredadas en las zonas de extracción forestal y de reserva bajo los tres tratamientos experimentales de exclusión.

Aun cuando no se encontraron diferencias estadísticas en la depredación de semillas entre condiciones de manejo, un patrón interesante se desprende del experimento. Encontramos diferencias en el grupo de organismos que depredaron las semillas por condición de manejo. En las zonas de reserva, la depredación de semillas fue principalmente realizada por roedores, mientras que en las áreas de extracción forestal la depredación fue realizada por insectos ( $F = 3.98_{(2,137)}$ ;  $P = 0.03$ ; Fig. 2.6).



**Figura. 2.6.** Promedio ( $\pm 1$  desviación estándar) de semillas de caoba depredadas por tipo de depredador en las zonas de extracción forestal y en reservas.

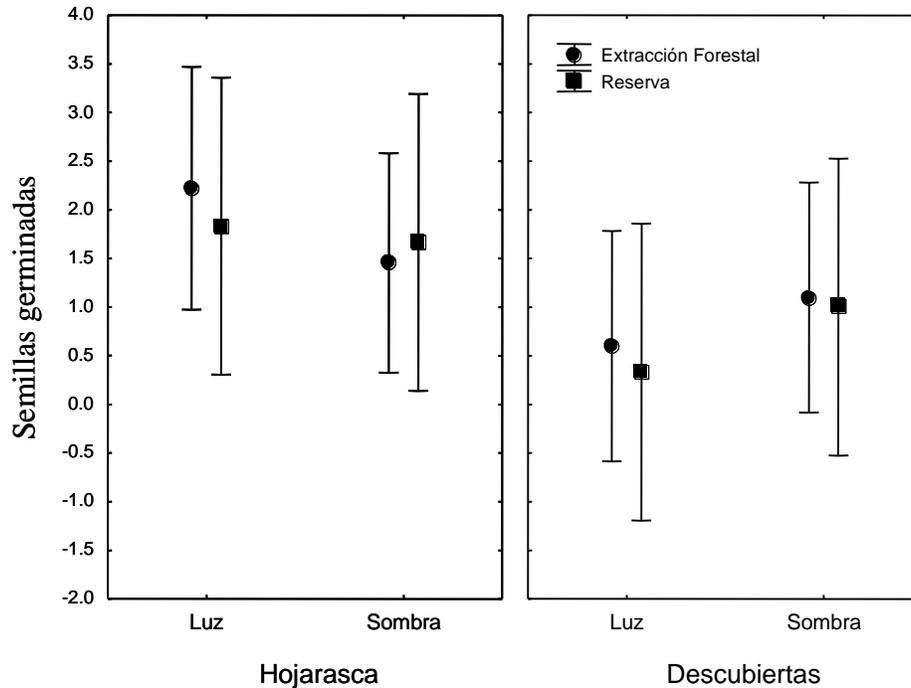
En cuanto al número de plántulas que emergieron de las semillas colocadas y dispersadas se dio, en general, una mayor germinación en las zonas de extracción forestal ( $F = 24.9_{(1,138)}$ ;  $P = 0.0002$ ; Fig. 2.7). Estas diferencias son estadísticamente significativas en el tratamiento cerrado, donde las diferencias fueron de aproximadamente el 90 %. El número de semillas dispersadas (localizadas fuera de las parcelas experimentales) fue muy pequeño (4) como para poder analizar alguna tendencia en esta variable.



**Figura 2.7.** Promedio ( $\pm 1$  desviación estándar) de plántulas de caoba en las zonas de extracción forestal y en zonas de reserva, por tipo de exclusión.

### *Germinación*

El diseño experimental original para evaluar el efecto de la condición de manejo, la exposición de las semillas y de la cantidad de luz sobre la germinación no pudo ser mantenido debido a que en la zona de reserva del ejido Naranjal Poniente se perdieron muchos datos debido al robo de la mayoría de las jaulas. El análisis de los datos disponibles mostró que no existieron diferencias significativas en la germinación de las semillas entre condiciones de manejo ( $F = 0.07_{(1,56)}$ ;  $P = 0.77$ ), ni entre condición de apertura del dosel ( $F = 0.01_{(1,56)}$ ;  $P = 0.93$ ). En el caso de las semillas que fueron colocadas debajo de hojarasca, éstas germinaron más que las que permanecieron expuestas ( $F = 4.6_{(1,56)}$ ;  $P = 0.036$ ; Fig. 2.8). Estos datos deberán de manejarse con cautela debido al desbalance del diseño original.



**Figura 2.8.** Promedio ( $\pm 1$  desviación estándar) de semillas de caoba germinadas por condición de manejo, apertura del dosel y exposición a depredadores en la selva Maya de Quintana Roo.

Por otra parte, con respecto a la calidad de las semillas, no existieron diferencias significativas entre la condición final de éstas: intactas, con presencia de hongos, depredadas por insectos y depredadas por roedores; entre las tres condiciones experimentales ( $P > 0.05$ ). Sin embargo, si se excluye el efecto de la apertura del dosel y condición de exposición a depredadores, el comportamiento de los datos cambia. Por ejemplo, hubo un mayor número de semillas aparentemente intactas en las zonas sin extracción forestal (Mann-Whitney  $Z = 2.3$ ,  $P = 0.01$ ), mientras que el número de semillas invadidas por patógenos fue mayor en las zonas donde hay extracción forestal (Mann-Whitney  $Z = 3.0$ ,  $P = 0.002$ ). El número de semillas depredadas por insectos y roedores continúan sin diferencias estadísticas.

#### *Dinámica de plántulas*

El crecimiento de las plántulas en condiciones *ex situ* fue en promedio de 3.4 cm en un mes aunque el ámbito de crecimiento fue muy amplio (2 - 19 cm). La mortalidad *ex situ* fue de ca. 5 %. En el momento del transplante a condiciones naturales (*in situ*) el promedio de altura fue de  $25.1 \pm 6.6$  cm, un mes después de transplantadas, la altura promedio fue de  $27.8 \pm 7.6$  cm, al igual que cuando fueron transplantadas la variación en tamaños fue muy marcada (7 - 59 cm). En cuanto al crecimiento, no existieron diferencias significativas entre ambas condiciones de dosel ( $F = 0.94_{(1,103)}$ ;  $P = 0.33$ ), ni entre tipo de manejo ( $F = 2.2_{(1,103)}$ ;  $P = 0.14$ ).

La dinámica de plántulas de caoba es afectada por diferentes variables. Una de éstas es el daño por herbívoros. El promedio del índice de herbivoría (IH) fue de 1.6

correspondiente a un daño de entre 1 y 5%, lo que sugiere que el daño que causan los herbívoros invertebrados es bajo. Sin embargo, un 10 % de las hojas analizadas tuvieron un daño severo (> 50 %). Relacionado con esto, el 100% de las plántulas transplantadas, y que originalmente no presentaban daño por herbívoros, presentaron un índice de 0.66, el cual es menor al documentado en las plántulas censadas en condiciones naturales. Es importante señalar que cinco plantas fueron completamente defoliadas aparentemente por hormigas del género *Atta*. No hubo diferencias significativas en el grado de herbivoría ni entre condiciones de manejo o del dosel ( $P > 0.05$ ).

## Discusión

La estructura poblacional de la caoba documentada en la zona de estudio representa una estructura típica de una especie que tiene comprometida su regeneración natural (Lawes *et al.* 2007). La baja abundancia de juveniles (excepto por Señor donde todas las plántulas se censaron en un parche) indica que el aporte de juveniles es mínimo. Esta característica podría comprometer aún más la regeneración natural ya que se ha mostrado que la extracción de los adultos semilleros reduce la probabilidad de establecimiento (Lawes *et al.* 2007, Lobo *et al.* 2007). Por otra parte *ca.* 30% de los adultos y sub-adultos censados han pasado o están por pasar a la categoría de corte (>55 cm) lo que va a limitar aun más la capacidad de regeneración de la especie, ya que una población se vuelve particularmente sensible a la extinción (total o local) cuando existen eventos periódicos de extracción de adultos (Naujokaitis-Lewis *et al.* 2009). Esto presenta dos retos principales para el manejo 1) lograr que la extracción de los árboles de caoba se haga sobre árboles de tallas mayores para así asegurar el mayor número de fructificaciones por árbol y 2) documentar a largo plazo los procesos de regeneración de la caoba con el fin de incorporar, si es necesario, medidas de silvicultura, algunas de las cuales ya han sido propuestas y analizadas experimentalmente (Gerhardt y Fredriksson 1995, Snook y Negreros-Castillo 2004).

La dispersión primaria de semillas es el proceso natural por el cual una planta coloniza nuevos lugares donde germinar (Müller-Landau *et al.* 2001). En el caso de la caoba el agente dispersor primario es el viento. En general en este tipo de dispersión la mayor cantidad de semillas caen en sentido de los vientos principales. Esto no lo sustentan estos autores. En la zona de estudio la mayor parte de las semillas de caoba fueron encontradas en sentido este-oeste, dirección de los vientos dominantes, resultados similares fueron documentados por Grogan (2001) y Norghauer *et al.* (2006) para la caoba en Brasil. Independientemente de la dirección de caída de las semillas documentamos que la mayor cantidad de estas cae entre los 5 y 10 m de distancia de la madre. Esta distancia corta puede ser el resultado de la disminución de la velocidad del viento dentro del dosel (Medjibe y Hall 2002). Adicionalmente documentamos efectos denso-dependientes de acuerdo a la relación negativa entre la depredación de la semilla y la distancia a la que está del árbol madre. Este patrón determina que aquellas semillas que están cercanas al árbol productor y a altas densidades, van a estar bajo una mayor presión de depredación, y por lo tanto tener unas probabilidades bajas de establecerse (Harms y Paine 2003). Este resultado tiene implicaciones importantes para el manejo ya que sugiere por un lado que las semillas y/o plántulas que se siembren para reforestación deben de estar lo suficientemente espaciadas

como para evitar los efectos denso-dependientes y por el otro alejadas de árboles productores de semillas para evitar los efectos distancia-dependientes (Norghauer *et al.* 2006).

Un filtro mas por el que pasan las semillas antes de germinar es la depredación postdispersión. En este caso, aunque no hubo diferencias entre ambas condiciones de manejo, sí documentamos un cambio en el agente depredador. En las zonas de reserva los principales depredadores fueron roedores, mientras que en las zonas de extracción forestal fueron los insectos (larva de lepidóptero). Experimentos similares en otras regiones tropicales reportan que las semillas son depredadas por roedores de diferentes especies y no documentan depredación por insectos (Grogan 2001, Norghauer *et al.* 2006). Esto hace este dato relevante ya que este insecto puede estar amenazando la regeneración natural de la caoba en las zonas de extracción forestal de Quintana Roo. Asociado a este resultado puede estar el hecho de que no haya mayor remoción de semillas en las zonas de extracción forestal, como se ha documentado para la caoba y otras especies en los neotrópicos (Lambert *et al.* 2005, Gutiérrez 2009).

Sin embargo al respecto existe poca información. Se ha propuesto que el establecimiento como plántula de la caoba es mas eficiente en claros que bajo dosel (Gerhardt y Fredriksson 1995, Mexala *et al.* 2002, Snook y Negreros-Castillo 2004) o en áreas que presentan una perturbación a gran escala como puede ser los huracanes (Brown *et al.* 2003, Snook 2003, Lemes *et al.* 2010). En el caso de la Zona Maya, el establecimiento de las plántulas de caoba no fue diferente en ninguna de las dos condiciones de manejo. Si bien esto sugiere que potencialmente las plántulas de caoba pueden desempeñarse bien tanto en claros como bajo dosel, se requieren estudios a largo plazo con el fin de documentar cual de las dos zonas favorece el paso a juveniles y con esto disminuir las probabilidades de morir (Müller-Landau *et al.* 2001).

## CAPÍTULO 3. *Diversidad y estructura genética*

### Métodos

Con el objeto de estimar la estructura genética a lo largo de la distribución de la caoba en México, se muestrearon cuatro poblaciones provenientes de las diversas zonas en las que se distribuye dicha especie. Los sitios de colecta se eligieron a partir de una base de datos de CONABIO, la cual contiene las colectas registradas entre los años 1937-2004 de diferentes herbarios del país: Herbario Nacional de México (IBUNAM), Herbario Fanerogámico Jerzy Rzedowski y Graciela Calderón de Rzedowski (ENCB), Herbario del INECOL, Herbario Alfredo Barrera Marín (FMVZ-UADY), Herbario Nacional Forestal Biól. Luciano Vela Gálvez (INIFAP), Herbario ECOSUR unidad San Cristóbal y unidad Chetumal, Herbario U Najil Takin Xiw (CICY) y el Banco Nacional de Germoplasma (UACH), U.S. National Fungus Collections (SBML). En particular, la localización física de las poblaciones se realizó mediante la información obtenida a partir del contacto con las autoridades estatales, municipales y ejidales, así como con las asociaciones encargadas del aprovechamiento forestal.

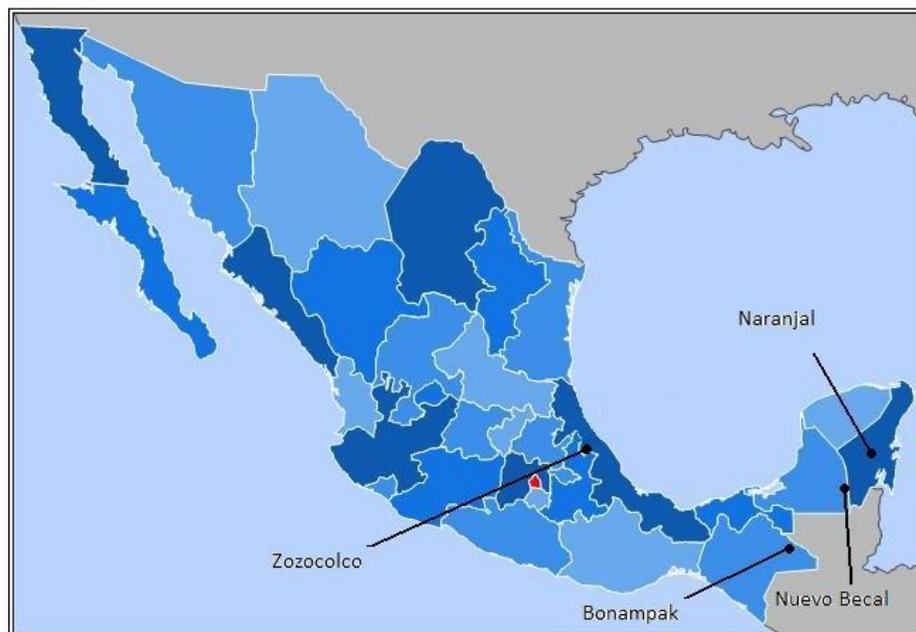
Se colectó tejido foliar de 98 árboles con un DAP > 37 cm repartidos en las 4 poblaciones (Tabla 3.1, Fig. 3.1). Los individuos de Naranja (Quintana Roo), Zozocolco (Veracruz), Nuevo Becal (Campeche) y Bonampak (Chiapas) fueron colectados en febrero, abril, agosto y octubre de 2008, respectivamente. La colecta se realizó considerando una separación de al menos 100 metros entre dos individuos para reducir posibles sesgos en la información genética asociados con el muestreo de individuos emparentados (Gillies *et al.* 1999). De cada árbol se registró su posición geográfica (Garmin e Trex H) y el diámetro a la altura del pecho (1.30 cm).

Debido a la altura de los árboles, se procedió a colectar el follaje con una resortera profesional, usando piedras (3-4 cm  $\phi$ ) como proyectiles. Una persona disparaba hacia el follaje y tres personas más observaban la caída de las hojas para recuperarlas. Las hojas de la caoba tienen una lámina asimétrica presentando una curvatura peculiar y un color verde claro que permitía distinguirlas fácilmente de las hojas presentes en la hojarasca. Las hojas colectadas estuvieron libres de daño por patógenos y por herbívoros. Las hojas colectadas se guardaron en una bolsa hermética con silica gel para su desecación; cada bolsa fue etiquetada con el número del árbol y su población correspondiente.

Los análisis genéticos se realizaron con base en *loci* microsatelitales previamente publicados para la especie (Lemes *et al.* 2002). Los microsatélites son marcadores codominantes con herencia mendeliana que permiten estimar eficientemente la proporción de individuos heterocigotos y con ello una determinación precisa de la estructura genética. Muestran una tasa muy alta de mutación por lo que son marcadores clave para revelar el polimorfismo genético. En este estudio se reportan los resultados obtenidos con cuatro *primers*, aquellos que produjeron amplificaciones claras en la mayoría de los individuos para todas las poblaciones consideradas.

La diversidad genética se estimó mediante el número de alelos por locus, la heterocigosis esperada bajo el supuesto de apareamiento aleatorio. Las desviaciones de las proporciones de Hardy-Weinberg se estimaron mediante pruebas exactas de Fisher. En los análisis de la estructura genética se considerarán tanto el modelo mutacional por pasos, propio de los microsatélites (Goldstein *et al.* 1995), como el basado en el modelo de alelos infinitos (Nei 1987). Para evaluar el patrón en el cual se reparte la variación genética se realizó un análisis de varianza molecular de acuerdo a Weir y Cocherham (1984) y a Slatkin (1995), para los modelos mutacionales de alelos infinitos y por pasos, respectivamente. El número promedio de migrantes promedio por generación se estimó indirectamente a partir de los valores globales de diferenciación genética. Adicionalmente se calcularon los valores de diferenciación genética y de flujo genético entre los pares de poblaciones.

Para evaluar la asociación de los parámetros genéticos con el espacio geográfico, se realizó una serie de análisis de correlación entre los promedios por población de la heterocigosis observada, la heterocigosis esperada, el número de alelos y los coeficientes de endogamia contra la variación en la posición latitudinal de las poblaciones. Por otra parte, se evaluó la relación entre la magnitud de la diferenciación genética entre pares de poblaciones con respecto a la separación geográfica entre éstas mediante una prueba de correlación de Mantel (1967) considerando la matriz de distancias genéticas y la de distancias geográficas. Complementariamente se evaluó la similitud genética entre las poblaciones mediante un análisis de conglomerados con el algoritmo de medias aritméticas no ponderadas (UPGMA).



**Figura 3.1.** Mapa de localización geográfica de las poblaciones colectadas de *S. macrophylla*.

## Resultados

En la tabla 3.1 se muestra la información con respecto al estado y localidad de los individuos colectados en las cuatro poblaciones de caoba, así como a la posición geográfica y al tamaño de los árboles. Las poblaciones muestreadas variaron en cuanto al diámetro de los árboles mostrando diferencias en el promedio de hasta 60 cm ( $F_{(3,91)} = 45.43$ ;  $P = 0.0001$ ). Los árboles más grandes se encontraron en Chiapas (promedio  $\pm 1$  desviación estándar;  $139.816 \pm 44.71$ ) y los más pequeños en Campeche ( $48.15 \pm 5.86$ ). Las poblaciones de Quintana Roo ( $79.36 \pm 22.69$ ) y de Veracruz ( $82.99 \pm 22.47$ ) mantienen árboles de tamaño intermedio.

A partir de la colecta de follaje de estos árboles, en el laboratorio se extrajo el ADN mediante el procedimiento CTAB (Doyle y Doyle 1987) y mediante un kit comercial (Qiagen). Se realizó la electroforesis en geles de agarosa de todas las muestras con ADN total para corroborar la existencia de ADN en todos los tubos.

Las reacciones de PCR consistieron de un volumen total de 15  $\mu$ l que contenía buffer 1 $\times$ ,  $MgCl_2$  1 mM, dNTP's 0.2mM, 1U de *Taq* (todos los reactivos marca Vivantis), y ~ 50 ng de ADN. Las condiciones del termociclador en el caso del *primer* sm47 fueron: 95°C por 1 min y 30 ciclos de 95°C por 1 min, 56°C por 1 min y 72 °C por 1 min, seguido de un tiempo de elongación final de 10 min a 72°C. Para el resto de los *primers* fueron: 94°C por 3 min y 30 ciclos de 94°C por 1 min, 56°C por 1 min y 72 °C por 4 s sin tiempo de elongación final. Aquellos individuos que no amplificaron al hacer el PCR se limpiaron con el kit GENE CLEAN<sup>®</sup>.

### *Diversidad genética*

Para los cuatro *loci* examinados se identificaron 38 alelos en una muestra de entre 81 y 90 individuos. No todos los alelos se encontraron en todas las poblaciones. Por ejemplo, del total evaluado, el 34.21% están ausentes en Zozocolco, el 21.05% en Naranja, 18.42% en Bonampak y el 15.79 % en Nuevo Becal. Se encontraron más de 5 alelos por locus y todas las frecuencias fueron mayores al 1.5 % (Tabla 3.2).

**Tabla 3.1.** Número de árboles, posición geográfica y DAP de los cuales se ha colectado follaje para realizar análisis genéticos en los estados de Campeche, Veracruz, Chiapas y Quintana Roo.

Estado	Población	Individuo	Latitud	Longitud	DAP (cm)
Veracruz	Zozocolco	22	2230099	646638	73.5
		23	2230064	646682	72.4
		24	2229982	646749	51.8
		25	2229436	645624	132.6
		26	2231855	646828	78.5
		27	2231754	646815	36.0
		28	2231951	646886	48.4
		29	2232019	646969	44.5
		30	2232114	647107	95.0
		31	2231685	647454	47.0
		32	2231685	647536	48.5
		33	2224911	648930	97.0
		34	2224854	648974	91.5
		35	2224790	648909	102.4
		36	2224802	648822	94.0
		37	2224803	649071	131
		38	2224972	648931	72.5
		39	2225554	648648	95.5
		40	2225989	648711	109.0
		41	2226760	648749	98.7
		42	2226710	648646	68.5
		43	2225490	648494	67.5
		44	2224901	648693	73.5
		45	2225393	648744	88.0
		46	2225628	649372	87.0
		47	2225606	649458	162.5
		48	2225497	649481	71.8
		49	2225405	649529	77.4
		50	2225511	649759	81.5
		51	2225424	649896	91.5
		52	2225643	649830	72.0
		53	2225611	649641	91.5
		54	2228347	649784	80.6
		55	2228574	650200	88.7
Quintana Roo	Naranjal Poniente	76	2140821	346731	37.5
		77	2140736	346716	121.4
		78	2140630	346789	46.7
		79	2140549	346736	92.0
		80	2140428	346861	59.0
		81	2140239	346795	69.0
		82	2140780	346783	110.5
		83	2140496	346918	61.4
		84	2140297	346763	67.6
		85	2140304	346689	85.8
		86	2140872	346446	62.0
		87	2140768	346361	102.5

---

		88	2140689	346288	65.5
		89	2140600	346229	99.4
		90	2140489	346202	100.0
		91	2140338	346177	99.5
		92	2140602	346099	71.0
		93	2140909	346165	71.5
		94	2140778	346163	84.4
		95	2140704	346137	80.6
Campeche	Nuevo Becal	1	2069246	267310	54.7
		2	2069177	267294	48.5
		3	2069085	267351	42.0
		4	2068832	267230	42.5
		5	2068711	267211	61.8
		6	2068602	267200	51.4
		7	2068380	267141	51.0
		8	2068341	267258	50.5
		9	2068270	267344	48.7
		10	2068314	267442	51.3
		11	2068240	267470	39.2
		12	2067705	266922	55.5
		13	2067623	266851	39.0
		14	2067816	266768	50.0
		15	2067485	266985	39.2
		16	2067414	267080	46.8
		17	2067436	267168	46.4
		18	2067174	267056	53.3
		19	2070572	267551	44.5
		20	2070628	267502	45.5
		21	2070736	267542	49.5
Chiapas	Bonampak	56	1852219	700243	128.5
		57	1851682	700459	139.0
		58	1851654	700505	164.0
		59	1851409	700537	144.5
		60	1851383	700574	123.4
		61	1851150	700636	107.6
		62	1851155	700601	105.5
		63	1851090	700640	117.5
		64	1850981	700558	161.8
		65	1850873	700524	50.7
		66	1851799	700282	80.8
		67	1851726	700034	127.6
		68	1851825	699462	171.3
		69	1852017	699207	167.6
		70	1853384	702117	140.0
		71	1853317	702016	152.0
		72	1851875	702514	171.5
		73	1851345	703214	150.0
		74	1849347	705494	167.7
		75	1851234	703417	225.3

---

**Tabla 3.2.** Frecuencias alélicas para los cuatro *loci* microsatelitales en las poblaciones de *Swietenia macrophylla*.

No. total de alelos	Bonampak	Nuevo Becal	Naranjal	Zozocolco
<i>Locus</i>				
sm47				
1	--	0.079	0.045	--
2	0.029	0.105	0.091	--
3	0.206	0.079	0.068	0.033
4	0.118	0.053	0.068	0.167
5	0.206	0.105	0.182	0.467
6	0.118	0.184	0.091	0.183
7	0.029	0.132	--	0.083
8	0.235	0.158	0.432	0.067
9	--	0.053	0.023	--
10	0.029	--	--	--
11	0.029	0.053	--	--
sm01				
1	0.031	--	0.125	0.017
2	0.188	0.250	0.050	0.207
3	0.031	--	--	0.034
4	0.281	0.156	0.350	0.293
5	0.219	0.094	0.125	0.190
6	0.219	0.375	0.300	0.190
7	--	0.031	0.050	0.069
8	0.031	0.094	--	--
sm31				
1	--	0.083	0.045	--
2	--	0.028	0.091	0.106
3	--	0.056	0.045	--
4	0.156	0.194	0.273	0.061
5	0.125	0.167	0.068	0.439
6	0.188	0.111	0.136	0.273
7	0.188	0.056	0.023	0.106
8	0.031	--	0.091	--
9	0.250	0.278	0.068	0.015
10	0.063	0.028	0.114	--
11	--	--	0.045	--
sm51				
1	0.056	0.026	--	0.032
2	0.139	0.079	--	0.065
3	0.056	--	--	--
4	0.083	0.237	0.068	0.113
5	0.139	0.105	0.136	0.097
6	0.361	0.395	0.614	0.597
7	0.139	0.132	0.045	0.097
8	0.028	0.026	0.136	--

Los *primers* utilizados variaron marcadamente en el grado de polimorfismo revelado en *S. macrophylla* (Tabla 3.3). El primer sm47 fue el más polimórfico revelando el mayor número de alelos y la heterocigosis observada más alta, mientras que el menos polimórfico fue el sm51. La diferencia entre ambos *primers* con respecto al número de alelos fue de 27%, mientras que para la heterocigosis observada fue de 58%. En todos los casos, la heterocigosis esperada fue mayor que la observada generando así coeficientes  $F_{IS}$  positivos indicando la ocurrencia de endogamia de alrededor del 45%.

**Tabla 3.3.** Diversidad genética de *S. macrophylla* revelada por cada uno de cuatro *loci* microsatelitales.

<b>Locus</b>	<b>N</b>	<b>A</b>	<b><math>H_O</math></b>	<b><math>H_E</math></b>	<b><math>F_{IS}</math></b>
sm01	81	8	0.31	0.79	0.633
sm31	89	11	0.47	0.82	0.436
sm47	88	11	0.62	0.81	0.278
sm51	90	8	0.26	0.70	0.648
Promedio		9.5	0.41	0.78	0.449

N, número de individuos; A, número total de alelos;  $H_O$ , heterocigosis observada,  $H_E$ , heterocigosis esperada;  $F_{IS}$ , desvío de frecuencias genotípicas esperadas.

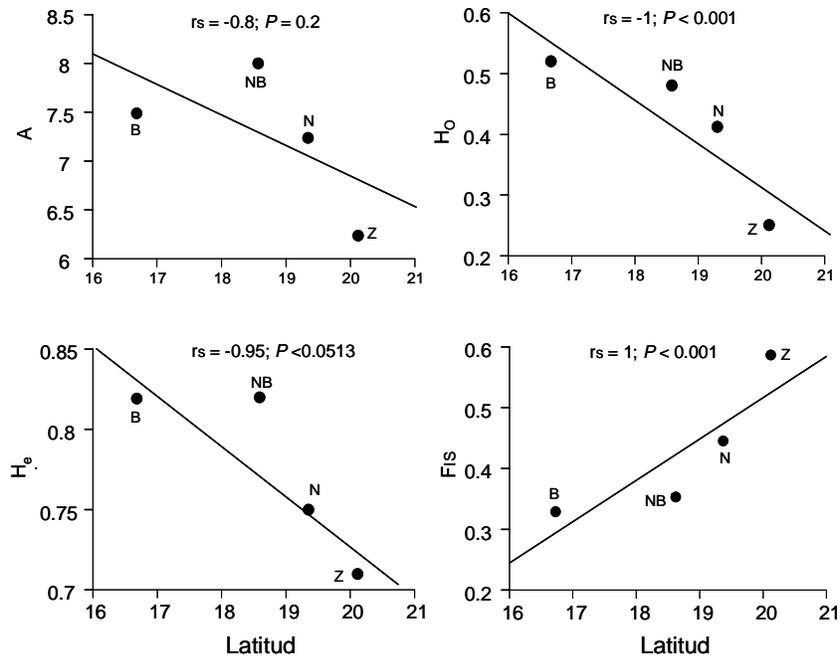
Al realizar el análisis agrupando la información de los cuatro *primers* y presentando la información para cada población, se encontró que Bonampak fue la población con mayor diversidad genética al tener una  $H_O$  dos veces mayor en relación con Zozocolco, quien presenta la  $H_O$  más baja (Tabla 3.4). El coeficiente de endogamia dentro de las poblaciones es significativo, lo cual indica un exceso de individuos homocigotos en todas las poblaciones (Tabla 3.4).

**Tabla 3.4.** Diversidad genética en cuatro poblaciones de *S. macrophylla*.

<b>Población</b>	<b>A</b>	<b><math>H_O</math></b>	<b><math>H_E</math></b>	<b><math>F_{IS}</math></b>
Bonampak	7.75	0.52	0.83	0.333
Nuevo Becal	8	0.47	0.82	0.356
Naranjal	7.5	0.39	0.75	0.443
Zozocolco	6.25	0.27	0.71	0.587
Promedio	7.38	0.41	0.78	0.449

A, número de alelos;  $H_O$ , heterocigosis observada;  $H_E$ , heterocigosis esperada;  $F_{IS}$ , desvío de frecuencias genotípicas esperadas

Al evaluar una posible asociación de los valores de diversidad genética con la latitud, se encontró que la heterocigosis observada decreció con respecto al aumento latitudinal de las poblaciones. La heterocigosis esperada mostró una relación marginal y el número de alelos por población no correlacionó con la variación en la latitud. Por otra parte, los valores del grado de endogamia mostraron una asociación positiva con la latitud (Fig. 3.2).



**Figura 3.2.** Asociación de los valores promedio del número de alelos, la heterocigosis observada y la heterocigosis esperada con la posición geográfica de cuatro poblaciones de *S. macrophylla*. (B, Bonampak; NB, Nuevo Becal; N, Naranjal; Z, Zozocolco).

### Estructura genética

El análisis de varianza molecular reveló que las poblaciones de *S. macrophylla* muestreadas en cuatro estados del sureste de México (Campeche, Chiapas, Quintana Roo y Veracruz) muestran diferenciación genética significativa. Del total de varianza genética, el grado de diferenciación entre los cuatro sitios representó casi 5%, mientras que el resto de la variación total (95.32 %) se atribuye a la variación entre individuos dentro de las poblaciones (Tabla 3.5).

**Tabla 3.5.** Análisis de varianza molecular para las cuatro poblaciones de *S. macrophylla*, mediante el uso de cuatro *primers* de microsatélites.

Fuente de variación	GL	Suma de cuadrados	Componentes de varianza	% de variación
Entre poblaciones	3	12.91	0.06	4.68
Dentro de las poblaciones	184	242.86	1.31	95.32
Total	187	255.78	1.38	

$$F_{ST} = 0.046; P = 0.0001$$

El análisis de los valores pareados de  $F_{ST}$  mostró diferencias significativas únicamente entre Zozocolco y cada una de las otras tres poblaciones restantes (Tabla 3.6). El par de poblaciones con el índice de diferenciación más alto son Zozocolco y Naranjal.

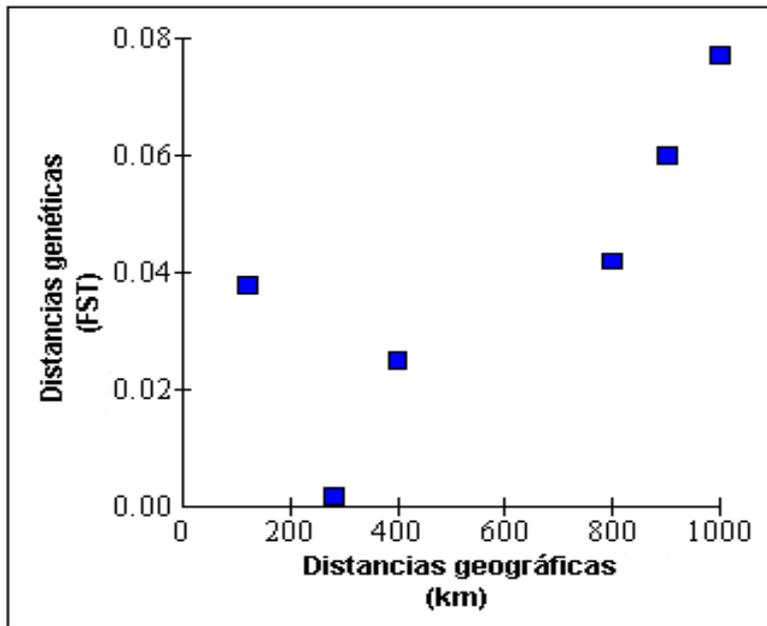
Los valores de flujo genético  $Nm$  estimados a partir de los valores de  $F_{ST}$  variaron hasta en un orden de magnitud. Nuevo Becal y Bonampak son las poblaciones más conectadas mostrando el valor de flujo genético más alto (Tabla 3.6). El valor de flujo genético que comparten los demás pares de poblaciones varía de 1.49 a 4.85.

**Tabla 3.6.** Valores de  $F_{ST}$  con cuatro *primers* en la parte superior de la diagonal y estimación del flujo genético ( $Nm$  derivado de  $F_{ST}$ ) debajo de la diagonal.

	Zozocolco	Naranjal	Nuevo Becal	Bonampak
Zozocolco	--	0.077*	0.060*	0.042*
Naranjal	1.49	--	0.038	0.025
Nuevo Becal	1.93	3.10	--	0.002
Bonampak	2.80	4.85	62.38	--

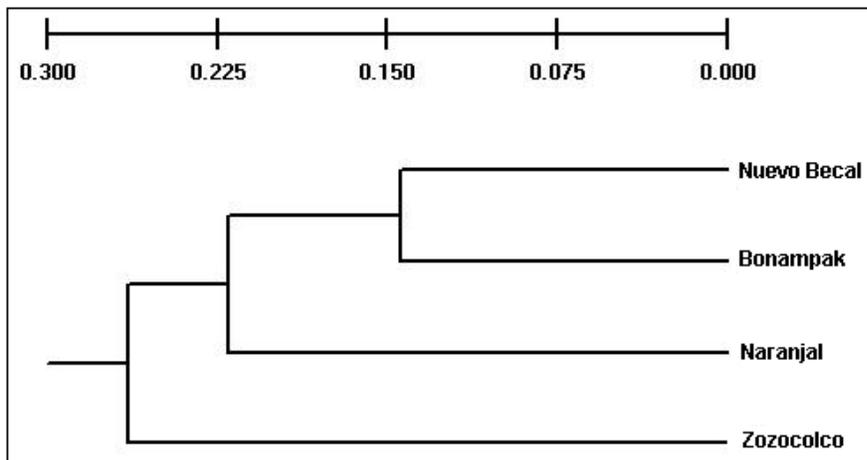
\* $P < 0.05$

La estructura genética de *S. macrophylla* no correspondió con un patrón de aislamiento por distancia (Fig. 3.3). Esto indica que para las poblaciones muestreadas existen otras variables, además de la separación geográfica que podrían estar influyendo sobre el grado de diferenciación de sus poblaciones.



**Figura 3.3.** Valores pareados de distancias genéticas y distancias geográficas para cuatro poblaciones de *S. macrophylla*. Prueba de Mantel.  $r=0.78$ ,  $p=0.15$ .

El UPGMA mostró la existencia de dos grupos, uno incluyendo a las poblaciones de Nuevo Becal, Bonampak y Naranjal; y el otro con la población de Zozocolco, mostrándola como la más diferenciada genéticamente. Las poblaciones que se ubican en los macizos forestales más grandes y continuos (Bonampak y Nuevo Becal) mostraron el mayor grado de similitud genética, diferenciándose de la población de Naranjal (Fig. 3.4).



**Figura 3.4.** UPGMA de acuerdo con las distancias genéticas de Nei.

## Discusión

Los estudios genéticos que han abarcado gran parte de la distribución geográfica de la caoba han sido fundamentales al permitir reconocer diferencias marcadas en las poblaciones ubicadas en el Amazonas con respecto a las Mesoamericanas (Lemes *et al.* 2010). Las poblaciones Centroamericanas se diferencian de las Amazónicas porque su distribución ocurre principalmente sobre un eje latitudinal a lo largo de unos 1 300 km, mientras que las poblaciones de Brasil pueden alcanzar los 2 000 km pero un eje longitudinal (Lemes *et al.* 2003, Novick *et al.* 2003). Estas diferencias en el patrón de distribución son relevantes cuando se incluye México, ya que en nuestro país la distancias entre algunas poblaciones son considerables también en un eje latitudinal. Debido a la lejanía con respecto a las poblaciones amazónicas, las poblaciones de caoba en México se pueden considerar periféricas.

Este estudio evaluó la estructura genética de poblaciones de caoba localizadas en el límite más norteño de su distribución geográfica considerando poblaciones no solo de la península de Yucatán, si no también de Veracruz y de la Selva Lacandona, con una separación entre poblaciones desde 120 hasta 1000 km.

Los valores de  $H_E$  para las cuatro poblaciones mexicanas variaron entre 0.7 y 0.82. En un ejercicio de comparación evaluando los valores publicados en otros trabajos encontramos que estos valores resultaron similares aquellos de poblaciones del Amazonas y otras Mesoamericanas. En contraste, los valores promedio de heterocigosis observada encontrados en este estudio ( $H_O=0.41$ ) resultaron menores a los encontrados en Mesoamérica ( $H_O=0.559$ ;) y en el Amazonas brasileño ( $H_O=0.750$ ;  $\chi^2 = 14.79$ ,  $P=0.0006$ ). El número promedio de alelos por población (México  $A=7.38$ , Mesoamérica  $A=7.5$ , Amazonas  $A=9.5$ ) difiere significativamente solo del valor del Amazonas ( $\chi^2=6.29$ ,  $P=0.016$ ). Sin embargo, las comparaciones anteriores se realizaron contra dos trabajos en los que los parámetros genéticos se estimaron mediante el uso de 8 *primers*. Por lo que es probable que la menor diversidad revelada en este estudio pudiera estar asociada con el hecho de que solo se utilizaron cuatro de los ocho *primers* empleados en los trabajos de Lemes *et al.* (2003) y en Novick *et al.* (2003). Por lo tanto, se realizó una prueba estadística adicional comparando los valores promedio de  $H_O$  y  $A$  restringida a los mismos cuatro *primers* microsatelitales (sm01, sm31, sm47, sm51), encontrando nuevamente que las poblaciones mexicanas fueron menos diversas en comparación con las poblaciones evaluadas en Brasil ( $H_O \chi^2=5.33$   $P=0.0209$ ;  $A \chi^2=5.46$ ,  $P=0.0194$ ). Estos resultados sustentan la hipótesis de colonización al norte desde su centro de origen en Brasil, dado que es común encontrar mayor diversidad genética en las poblaciones más antiguas.

En Mesoamérica se mostró que las diferencias entre la diversidad genética de las poblaciones se explicó parcialmente por su posición latitudinal (Gillies *et al.* 1999). Este resultado es similar a lo que encontramos en México, a pesar de que las poblaciones se encuentran en un rango latitudinal de solo cuatro grados. Se encontró una correlación negativa entre los valores de ambas heterocigosis con la variación latitudinal entre las poblaciones; además existió una correlación positiva de la latitud con la endogamia. Debido a que se ha propuesto que el centro de origen de *S. macrophylla* es en Brasil, las poblaciones mexicanas se pueden considerar periféricas al localizarse en el límite más

norteño de la distribución de esta especie. Esta condición explicaría que a mayor latitud se encuentre menor diversidad genética tanto en heterocigosis como en número de alelos, así como un aumento en la endogamia. Se ha mostrado que entre más se alejen las poblaciones del centro de origen, estas tienden a perder diversidad y elevar sus valores de endogamia debido al incremento del aislamiento, así como a la disminución del flujo genético con las poblaciones centrales (Lesica y Allendorf 1995, Lammi *et al.*1999).

De los dos estimadores de diferenciación genética solo el  $F_{ST}$  fue significativo ( $F_{ST} = 0.046$ ;  $P = 0.0001$ ,  $R_{ST} = 0.028$   $P = 0.09873$ ). En este estudio realizamos la interpretación con base en el  $F_{st}$  debido a que se considera un mejor estimador de la estructura genética por dos razones. En primer lugar, porque su uso es más adecuado para poblaciones que han divergido recientemente, lo que se especula de las poblaciones mexicanas de caoba (Balloux y Lugon Moulin 2002, Novick *et al.*2003). Además es un mejor modelo para poblaciones con un bajo tamaño poblacional y con un elevado flujo genético (Balloux y Lugon Moulin 2002); características que cumplen las especies de árboles tropicales debido a su baja densidad poblacional pero tasas altas de entrecruza y amplio flujo de polen.

El análisis de varianza molecular indica que la variación entre poblaciones es de 5 % mientras que la mayor parte de la variación está dentro de las poblaciones. Este valor de diferenciación genética es en términos generales, similar al registrado en otras poblaciones de árboles de caoba. Por otro lado, fue casi la mitad de la registrada para poblaciones mesoamericanas ( $F_{ST} = 0.109$ ; Novick *et al.*2003). Esta diferencia es compatible con la esperada para poblaciones recientemente fundadas, porque una menor estructura genética indica que las poblaciones ubicadas en el límite norte de la distribución, han tenido menor tiempo para diferenciarse.

La variación entre poblaciones no se explicó por un modelo de aislamiento por distancias probablemente debido al bajo número de poblaciones muestreadas y su disposición geográfica al no existir poblaciones intermedias entre Zozocolco y el resto de las poblaciones. Sin embargo, nosotros sugerimos que la falta de correlación con la distancia geográfica refleja una evolución reciente en la que las relaciones entre la deriva genética y el flujo genético no guardan equilibrio con respecto a su separación geográfica. Adicionalmente, algunos autores han sugerido que la falta de correlación puede ser provocada por la heterogeneidad ambiental o presencia de barreras geográficas (Lowe *et al.*2003).

En cuanto al grado de similitud genética, se encontró que Bonampak, Nuevo Becal y Naranjal son significativamente diferentes de Zozocolco; en este caso parece que los 800 km de separación entre Zococolco y las otras tres poblaciones provocaron su diferenciación. A pesar de que la distancia geográfica entre Nuevo Becal y Naranjal es menor que la observada entre Nuevo Becal y Bonampak, las dos últimas revelan una mayor conectividad, pues además de ser las más cercanas en el dendograma presentan el valor más alto de flujo genético entre pares de poblaciones. Esto indica que la población de Naranjal se encuentra aislada de las otras dos más sureñas, aunque en menor medida que Zozocolco. Una vez más la estructura genética coincide con lo esperado para poblaciones periféricas, pues al parecer la baja conectividad de estas poblaciones está asociada mayormente con la latitud que con la distancia geográfica.

## **CAPÍTULO 4. Trabajo de participación comunitaria**

### **Métodos**

El trabajo social tuvo como objetivo favorecer la integración del conocimiento que tienen los dueños del recurso y el obtenido por los manejadores técnicos, con el generado con este proyecto. Se realizaron dos reuniones ejidales, una en la comunidad de Naranja con aproximadamente 40 personas, y otra con 29 representantes de 14 ejidos asociados con la Organización de Ejidos Forestales de la Zona Maya. En ambas reuniones se presentó información sobre las diferentes actividades que se realizan en el proyecto para evaluar la regeneración natural de la caoba.

Particularmente, en la reunión con representantes de los 14 ejidos se aplicó un cuestionario para documentar la percepción general que tienen los habitantes de la zona maya de la selva y sus funciones ecológicas.



Imágenes de la reunión ejidal realizada en Carrillo Puerto el 31 de agosto del 2009.

Cuestionario para diagnosticar la percepción de las selvas  
Ecología, genética y conservación de la caoba: herramientas para el manejo adaptativo de la  
selva Maya

Nombre \_\_\_\_\_

Edad \_\_\_\_\_

Ocupación \_\_\_\_\_ Ejido \_\_\_\_\_ Hombre \_\_\_ Mujer \_\_\_

1.- Marca qué palabra representa mejor a la selva (monte)

Arboles \_\_\_ Animales \_\_\_ Agua \_\_\_ Alimento \_\_\_ Madera \_\_\_ Casa \_\_\_

2.- Escribe el nombre de 5 plantas de monte que consideres importantes

1 \_\_\_\_\_ 2 \_\_\_\_\_ 3 \_\_\_\_\_

4 \_\_\_\_\_ 5 \_\_\_\_\_

3.- Escribe el nombre de 5 animales de monte que consideres importantes

1 \_\_\_\_\_ 2 \_\_\_\_\_ 3 \_\_\_\_\_

4 \_\_\_\_\_ 5 \_\_\_\_\_

4.- Ordena del 1 al 5 por qué es importante el monte

\_\_\_ da alimento \_\_\_ da material para construir \_\_\_ da madera \_\_\_ da sombra

\_\_\_ da terreno para cultivar

5.- ¿Por qué son importantes los frutos que dan los árboles?

\_\_\_ se pueden comer \_\_\_ los comen los animales \_\_\_ sirven a las plantas \_\_\_ dan semillas

7.- ¿Por qué son importantes los animales de monte?

\_\_\_ se pueden comer \_\_\_ los comen otros animales \_\_\_ sirven a las plantas

8.- Ordena del 1 al 5 la parte más importante de una planta

\_\_\_ Semilla \_\_\_ frutos \_\_\_ tronco \_\_\_ ramas \_\_\_ hojas

10.- ¿Qué te haría talar el monte?

---

---

---

---

11.- Escribe una palabra que represente tu relación con el monte

---

Muchas gracias por tu tiempo y apoyo

## Resultados

El cuestionario mostró que los habitantes de las comunidades perciben a la selva principalmente desde el punto de vista del aprovechamiento de los recursos extraídos de ésta. Por ejemplo, con respecto a las primeras cuatro preguntas que estuvieron enfocadas a documentar cuál era la forma de ver la selva y algunos de los elementos que la constituyen, de seis posibles opciones para responder, se encontró que los árboles aparecieron como el elemento más representativo de las selvas. Se nombraron 16 especies diferentes de árboles entre las que destaca la caoba, el cedro y el tzalam (Fig. 4 a-c). De hecho, a la pregunta sobre las especies más importantes de la selva, se encontró que las más relevantes fueron aquellas que tienen un uso maderable (93%). Los encuestados consideraron que la parte más importante de una planta son las semillas, y eligieron el tronco en segundo lugar.

Con respecto a la percepción de la fauna, se obtuvo un total de 15 especies nombradas que incluyeron grupos de invertebrados y vertebrados terrestres. Entre los vertebrados, aparecen mamíferos y aves estando ausentes los reptiles. Entre las especies con mayor representatividad destacan algunos mamíferos: el tepezcuintle (*Agouti paca*), el venado (*Mazama americana*), el jabalí (*Tajacu tajacu*) y el jaguar (*Pantera onca*). Entre las menos mencionadas estuvieron representantes de varios grupos tanto de vertebrados como de invertebrados, y dentro de los vertebrados, se incluyeron aves como el tucán (*Ramphastos sulfuratus*), y mamíferos como el puma (*Puma concolor*) y mono aullador (*Alouatta palliata*).

Algunas de las preguntas estuvieron encaminadas a documentar la percepción sobre procesos ecológicos de la selva. Por ejemplo, para documentar la importancia del monte, pedimos se ordenara una serie de opciones (pregunta 4). De éstas, 31% de los encuestados consideraron importante el monte porque da alimento; y otro porcentaje similar porque da madera. Ninguno de los entrevistados eligió la opción “para dar “sombra”.

Cuando se preguntó por qué son importantes los frutos que se dan en el monte, 57% de los encuestados mencionaron que son importantes porque dan semillas. Siete encuestados (17%) mencionaron que son importantes porque son alimento para los animales, pero solo tres mencionaron que eran importantes para las plantas.

Finalmente, documentamos el apego que se tiene hacia la selva. La mayoría de los encuestados respondieron que ellos talarían la selva por necesidad de obtener dinero para su familia. Sin embargo, las respuestas sobre qué palabra describe mejor su asociación con la selva fueron variadas pero se pueden agrupar en las relacionadas con trabajo (milpa, trabajo, madera) y las asociadas al hábitat que proporciona la selva (hábitat, árboles, oxígeno, vida). Sólo dos respuestas hicieron referencia explícita a la conservación.

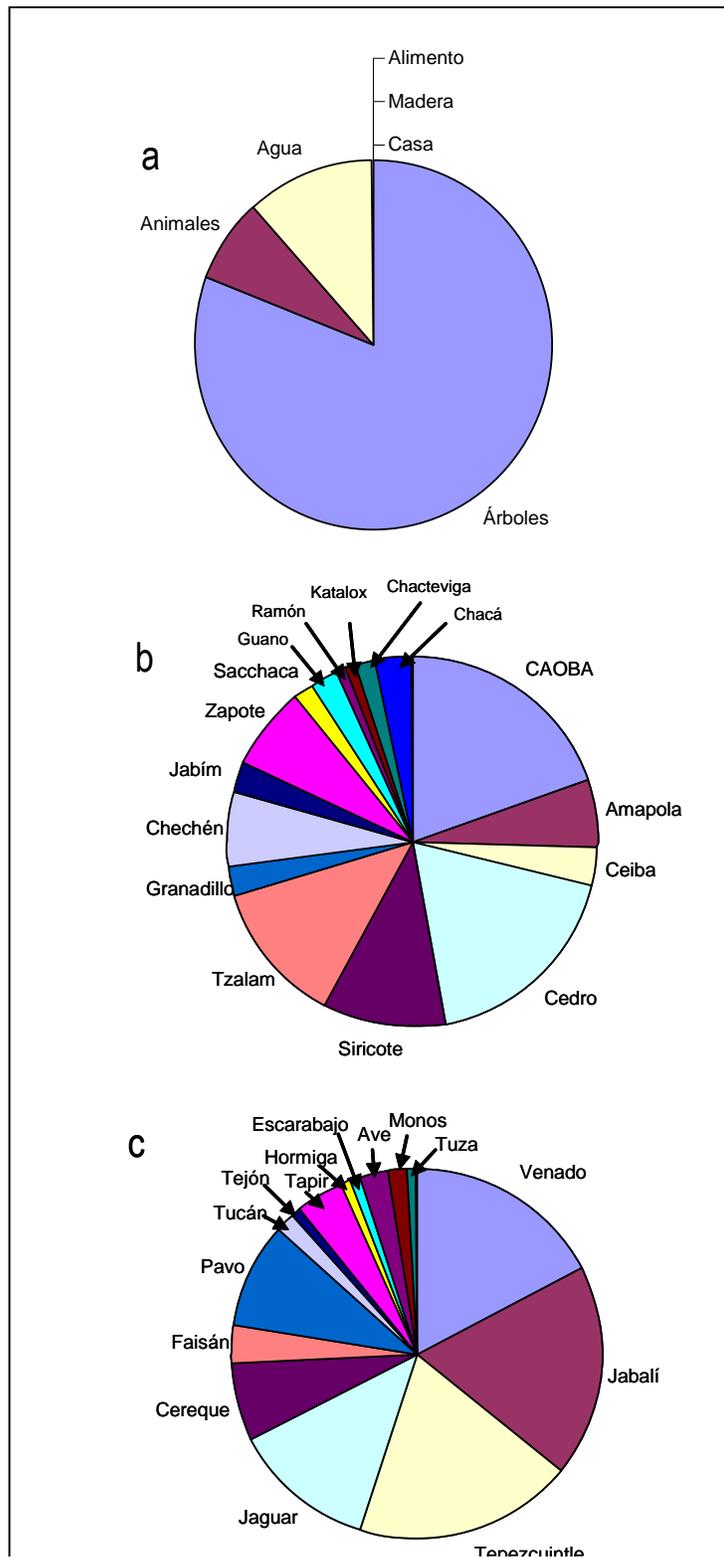


Figura 4. Distribución de las respuestas en cuanto a los elementos más representativos de la selva

## Discusión

La meta final del manejo forestal y cualquier otro tipo de manejo es alcanzar la sustentabilidad de éste. Sin embargo, existen pocos ejemplos de manejo sustentable debido principalmente a la conceptualización deficiente y a una interpretación laxa de lo que significa este tipo de manejo (Purnomo *et al.* 2005). Un camino hacia la sustentabilidad en el uso de un recurso es el manejo adaptativo, en el cual se evalúan las prácticas actuales y pasadas de manejo y se proponen alternativas de mejora a dichas prácticas (Christensen *et al.* 2005). En el caso de la Zona Maya se ha propuesto que el tipo de manejo forestal implementado en la zona es sustentable y adaptativo (Bray *et al.* 2003).

Los resultados de la encuesta muestran que la percepción de la selva es básicamente utilitaria, dado que en el caso de los árboles, se destacaron especies conocidas como de madera fina y en total, las especies maderables tuvieron una representación del 93%. En el caso de la fauna, en general, las especies más importantes resultaron ser aquellas que proveen fuentes de carne. Adicionalmente la encuesta mostró dos aspectos clave. Por una parte, las respuestas en conjunto permiten ver que aunque los habitantes de la Zona Maya tienen idea de la función de los frutos y semillas, éstas están desconectadas de los procesos de regeneración vía interacción con los animales. Por ejemplo, sobre la importancia de éstos, solo tres respuestas mencionaron que pueden ser útiles a las plantas. Por lo tanto, la encuesta mostró que los habitantes no perciben la relevancia del concepto de las interacciones ecológicas, de modo que no relacionan que la extracción selectiva podría afectar componentes de la dinámica poblacional de otras especies. Por otra parte, solo dos respuestas incluyeron la relevancia de la conservación de las selvas.

Si bien el manejo comunitario de un recurso se interpreta como el resultado de experiencias pasadas (Folke 2004), en la gran mayoría de los casos, estas prácticas requieren ser evaluadas de manera sistemática con el fin de proponer alternativas o mejoras al manejo. En el caso del manejo forestal de la zona maya, hasta ahora no se cuenta con esta evaluación (Gutiérrez 2009). En este sentido, la encuesta ha sido un instrumento valioso que denota que si bien el conocimiento de la selva es basto por parte de los habitantes de la Zona Maya éste continúa siendo empírico y no se ha conectado con la ecología y funcionamiento global de este ecosistema. Esta percepción, a largo plazo podría acentuar la desconexión de los ejidatarios con sus recursos afectando tanto el manejo como la conservación de éstos (Ericson 2006). Los resultados obtenidos indican que en los programas de manejo futuro de la zona es necesario difundir información que relacione la utilización de los recursos naturales considerando su capacidad de resiliencia (Folke 2004). Por otro lado, es importante integrar a los habitantes de esta zona no sólo a las prácticas de manejo sino también al conocimiento de la ecología del entorno de manejo como una práctica que incremente el apego hacia la conservación de la selva (De Jong 2001, Mendoza y Prabhu 2005), principalmente en las generaciones más jóvenes.

Si bien la visión de los ejidatarios documentada en este trabajo sugiere que aún falta un largo camino hacia la sustentabilidad, el manejo forestal comunitario es una alternativa económica compatible con el conocimiento tradicional y científico de los recursos así como una opción real para la conservación de la región.

## **CAPÍTULO 5. Conclusiones Finales**

El estudio ecológico mostró que en los sitios sujetos a extracción selectiva, la caoba muestra un potencial limitado de regeneración basado en:

- Que los árboles remanentes después de la extracción selectiva presentan tamaño pequeño (ca., DAP promedio de 35 cm).
- La baja producción de frutos (y por consiguiente de semillas) en los árboles remanentes.
- Que la dispersión de las semillas ocurre a una distancia promedio corta (ca., 15 m) y básicamente en una dirección.
- Que la dispersión limitada está asociada con una elevada mortalidad de las semillas producto del ataque de patógenos y de depredadores (roedores e insectos).
- La elevada probabilidad de las plántulas de ser atacadas por herbívoros, así como por la susceptibilidad de éstas ante la pérdida de tejido foliar.

El estudio genético mostró que los resultados obtenidos son compatibles con la hipótesis planteada en la literatura con respecto a que la caoba se originó en Sudamérica, con una consecuente colonización al norte hasta alcanzar el sur de México. El resultado de la historia evolutiva podría comprometer la sustentabilidad de la caoba al conjuntarse con la práctica de extracción forestal selectiva dado que:

- Las poblaciones mexicanas mantienen se encuentran diferenciadas genéticas.
- En general mantienen bajos niveles de heterocigosis, menores que los registrados para árboles tropicales y de manera particular para otras poblaciones de caoba en Centro y Sudamérica.
- A lo largo de su distribución en México, las poblaciones presentan altos coeficientes de endogamia. La elevada endogamia limita fuertemente el éxito en la conservación genética del establecimiento de áreas semilleras.

Finalmente, el análisis de la percepción de la funcionalidad de las selvas mostró:

- Que los ejidatarios cuentan con un vasto conocimiento de la selva reconociendo los elementos más característicos de la fauna y la flora.
- Que el conocimiento está centrado en un concepto utilitario de los recursos.
- Que la integración a nivel del funcionamiento de las selvas es baja reflejado en la falta de percepción del concepto de interacciones biológicas.
- Que el desarrollo de un concepto de valor intrínseco de la selva en términos de su conservación es bajo.

## **CAPÍTULO 6. *Observaciones al plan de Manejo Forestal***

### **Sugerencia de actualización al Programa de manejo forestal de *Swietenia macrophylla* en la zona Maya, Quintana Roo:**

#### **Introducción**

En el 2003 la caoba (*Swietenia macrophylla*), se incluyó en el apéndice II de la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestre (CITES). Esto significa que es necesario garantizar que la extracción de individuos para el comercio internacional no afecta su papel en el ecosistema (Grogan y Barreto 2005). Sin embargo, dado el alto grado de perturbación que existe en las selvas de México (Challenger y Dirzo 2009), es de esperarse que la caoba refleje, en mayor o menor grado, esta situación a través de todo su ámbito de distribución. Por ejemplo, en México, la caoba ha estado sujeta a presiones de extracción de diversas intensidades que la han llevado a la extinción local, como es el caso de las poblaciones de los estados de Veracruz o Yucatán.

La presente propuesta está basada principalmente en la información recabada a partir del Proyecto CONABIO FQ-006 sobre i) diversos aspectos ecológicos que afectan la regeneración natural en poblaciones de Quintana Roo, ii) estudios genéticos considerando poblaciones separadas por hasta 1000 km y iii) la percepción de los habitantes de la Zona Maya. Esta información se complementa con publicada en la literatura científica. Esta combinación permitirá que los resultados derivados del proyecto sean aplicables de manera particular en el manejo de la caoba en la Zona Maya de Quintana Roo. Adicionalmente, la aplicación puede extenderse hacia un manejo regional considerando otras poblaciones de caoba del país, y finalmente, pueden ser aplicables a otras especies tropicales.

#### **Historia del aprovechamiento de la caoba en Quintana Roo**

En México la superficie dedicada al manejo forestal de especies tropicales es de 308,166 ha que equivale a aproximadamente el 50% de la superficie dedicada al manejo de la madera en el país ([www.conafor.gob.mx](http://www.conafor.gob.mx)). En la Península de Yucatán y, en particular, en el estado de Quintana Roo los bosques se han explotado desde la colonia principalmente para la extracción de la caoba. La caoba es considerada como la especie más importante (económicamente) del manejo forestal de Quintana Roo y alcanza precios significativamente más elevados que la mayoría de las especies tropicales comunes. La caoba es considerada como la especie más importante (económicamente) del manejo forestal de Quintana Roo y alcanza precios significativamente más elevados que la mayoría de las especies tropicales comunes.

El aprovechamiento de la caoba se puede dividir básicamente en dos etapas; En la primera, la extracción de la especie fue desmedida y desorganizada, particularmente en la década de los 60's en respuesta a la extensión de la frontera agrícola del país el uso de la selva cambió y cientos de hectáreas de selva fueron desmontadas para el establecimiento de parcelas de cultivo. En esta etapa Maderas Industrializadas de Quintana Roo (MIQROO), tuvo la concesión de la selva con fines netamente comerciales (Galetti 1999, Gutiérrez 2009). Después de 1983 surgió el Plan Piloto Forestal (PPF) como una respuesta del gobierno federal para regular el manejo forestal hasta entonces implementado. Este programa fue uno de los primeros a nivel mundial en implementar medidas de manejo compatibles con la conservación de la selva (Bray *et al.* 2003).

El programa de manejo forestal requirió de la subdivisión de las áreas forestales de cada ejido en 25 áreas de corta (rodales) que son aprovechadas anualmente de manera individual para completar un ciclo de corta de 25 años. El programa de manejo está proyectado para realizar tres ciclos de corta lo que completará un turno de 75 años con 25 años de descanso para cada rodal (Santos *et al.* 1998). Como primer paso para realizar la extracción de los árboles de un rodal se realiza un inventario con un esfuerzo de muestreo de aproximadamente 5% del rodal. Una vez determinadas las existencias forestales se marcan (martillean) aquellos árboles destinados para la extracción. Con fines de organización, las maderas preciosas están dentro de lo que se ha definido como el Grupo I, en el cual el diámetro mínimo de corta (DMC) es de 55 cm. En el Grupo II, están las denominadas especies tropicales comunes, que son cortadas a un DMC de 35 cm. Finalmente, se extraen los árboles, y dependiendo de la capacidad de procesar la madera de cada ejido, ésta se vende en rollo o se procesa en aserraderos ejidales y se vende como tablón. De acuerdo con este esquema de aprovechamiento, las caobas deben pasar de la etapa de reserva (35 – 55 cm) a la cortable en 25 años. Esta consideración da su esencia de sustentabilidad ecológica al programa.

Sin embargo, un punto crítico es que dentro del plan de manejo no se contempló la evaluación del impacto que la extracción pudiera tener, principalmente en términos de la regeneración. Desde la implementación del plan actual de manejo, el avance en el conocimiento de la ecología de los árboles tropicales y de la caoba en particular, ha avanzado sustancialmente. La información disponible actualmente, sugiere retos fuertes al programa basados en las diferencias inter-específicas en la tasa de establecimiento de juveniles. Se podría pensar que el programa mantuviera la condición de sustentabilidad con especies que tienen una alta tasa de reclutamiento (p. ej. para la zona *Manilkara zapota*). Sin embargo, estudios hechos en otras regiones sugieren que la caoba parece mantener de manera natural una limitada capacidad de regeneración (Grogan y Galvao 2006). El programa actualmente se encuentra en un punto crítico dado que está terminando su primer ciclo de corta, por lo que es el momento adecuado para implementar los cambios en el manejo que pudieran ser necesarios.

### **Ecología y genética de la caoba: Implicaciones en el manejo forestal de la Zona Maya**

Estudios ecológicos en árboles tropicales han mostrado que sus poblaciones naturalmente mantienen densidades bajas que se reducen aún más después de los eventos de extracción

selectiva (Uhl *et al.* 1991; Veríssimo *et al.* 1992, 1995). Y se ha mostrado que las especies de árboles responden de manera diferencial dependiendo de algunas características intrínsecas, de manera que algunas especies de alto valor comercial parecen mantener baja capacidad de regeneración (Grogan y Galvao 2006). Asimismo dado que la extracción selectiva se basa en la remoción de los individuos más grandes, puede tener implicaciones negativas en la dinámica poblacional. En el caso de la caoba se ha mostrado una relación positiva entre el tamaño de los árboles con la producción de frutos. Los árboles con DAP >90 cm alcanzan la fecundidad máxima (Gullison *et al.* 1996). A este tamaño la copa del árbol alcanza su máxima altura y amplitud, además de que la asignación de azúcares a los frutos es mayor que la de árboles pequeños que invierten más en el crecimiento vegetativo (Grogan *et al.* 2003, Snook 2003, Jennings y Baima 2005). Por otra parte, los árboles de esta talla suelen mostrar, para la región de la Zona Maya, una mayor constancia interanual en la producción de frutos comparados con árboles más pequeños (Snook *et al.* 2005). Con base en estos resultados se ha sugerido que la talla mínima de corta debería incrementarse al menos a 75 cm (Cámara y Snook 1998, Snook 2003, Brown *et al.* 2003). Los censos realizados dentro de las parcelas permanentes (CONABIO FQ 006) documentaron que en general existen pocas plántulas y árboles jóvenes (20%). Asimismo, los pocos individuos reproductivos remanentes son pequeños presentando un diámetro promedio de 33.6 cm. En estos árboles, la producción de frutos es baja y se observa una fuerte variación entre ellos. Estos resultados se traducen en un primer indicador de que el programa actual pudiera no estar garantizando la sustentabilidad del manejo de la caoba debido a que las primeras fases de la regeneración natural, que están asociadas con el potencial de producción de semillas, están comprometidas por la remoción de los individuos grandes.

Asimismo, la evidencia registrada en otras regiones muestra que los árboles tropicales sujetos a extracción selectiva podrían presentar limitantes a la regeneración que operan después de la liberación de semillas. Una de estas limitantes es la distancia de dispersión, que suele relacionarse con efectos de mortalidad denso-dependiente (Harms y Paine 2003). En este contexto, el proyecto FQ006 analizó la distancia de dispersión de semillas y tres etapas clave en el reclutamiento: 1) depredación de semillas, 2) germinación y 3) establecimiento como plántula. Los resultados obtenidos indican que existe una alta pérdida de semillas producto de las interacciones con patógenos, insectos y roedores depredadores de éstas. Se encontró también que la probabilidad de ser atacadas se relaciona de manera negativa con la distancia de dispersión. Esta relación es muy relevante porque la distancia media de dispersión es corta (ca., 15 m) y podría estar relacionada con el tamaño pequeño de los árboles.

Los experimentos sobre germinación mostraron que la disponibilidad de luz no parece limitar la germinación, pero sí, la exposición directa a depredadores, ya que las semillas cubiertas por hojarasca germinaron más. Los experimentos mostraron que las plántulas, a diferencia de la germinación, sí requieren de luz para sobrevivir, ya que hubo un mayor número de individuos establecidos en las zonas de extracción forestal (dosel abierto) en comparación con las zonas de reserva (dosel cerrado). Brown *et al.* (2003) reportaron que la restricción de luz disminuye severamente su crecimiento y puede influir en la mortalidad de las plántulas, lo que tiene importantes implicaciones para el manejo.

Diversos estudios sobre la estructura genética de la caoba cubriendo gran parte de la distribución de la caoba han mostrado que i) las poblaciones Mesoamericanas presentan una menor diversidad genética que las poblaciones del sur de Brasil, ii) que dentro de Mesoamérica, las poblaciones más norteñas conforman un grupo genético distinto en el que las poblaciones mexicanas se distinguen a su vez de las de Guatemala y Belice. Con esta evidencia se ha sugerido que el origen de la caoba es sudamericano y que su presencia en latitudes mayores responde a eventos posteriores de colonización (Lemes *et al.* 2003, Novick *et al.* 2003). Los datos genéticos obtenidos mediante el Proyecto CONABIO FQ 006, son compatibles con esta hipótesis al mostrar que las poblaciones mexicanas por una lado, mantienen bajos niveles de diversidad genética (entre 30 y 50% menos variabilidad genética) que difieren significativamente de los observados en Mesoamérica y en el Amazonas). Asimismo, se mostró que la diversidad genética en las poblaciones de México tiende a reducirse conforme aumenta la latitud.

Adicionalmente, las poblaciones mexicanas mantienen niveles elevados de endogamia superiores a los valores promedio de las especies tropicales y los registrados en poblaciones de caoba en Mesoamérica y Sudamérica (Céspedes *et al.* 2003; Lemes *et al.* 2003; Lowe *et al.* 2003; Novick *et al.* 2003). Estos niveles son altos incluso en poblaciones actualmente sujetas a protección federal al estar incluidas dentro de áreas naturales protegidas. Con respecto a otros árboles tropicales y en particular con otras poblaciones de caoba, los bajos niveles de diversidad genética y el elevado grado de endogamia de las poblaciones mexicanas sugieren que han estado mayormente sujetas al efecto de procesos aleatorios asociados con el mantenimiento de tamaños poblacionales pequeños.

### **El efecto de la extracción selectiva sobre la diversidad genética**

Se ha argumentado que la extracción selectiva tiende a producir efectos negativos en las poblaciones de árboles porque se disminuye por una parte, el tamaño efectivo de las poblaciones y porque se reduce el potencial de regeneración. En el primer caso, se ha propuesto que la extracción selectiva altera las interacciones con los polinizadores, reduce el flujo genético, reduce aún más el tamaño poblacional e incrementa la distancia entre las parejas (Ghazoul *et al.* 1998; Obayashi *et al.* 2002, Harms y Paine 2003, Degen *et al.* 2006). Algunos estudios empíricos han mostrado que la extracción selectiva disminuye la diversidad genética y la riqueza de alelos en las generaciones siguientes, incrementa la diferenciación genética (Murawsky *et al.* 1994; Lee *et al.* 2002, Degen *et al.* 2006; Ng *et al.* 2009). Particularmente para la caoba, se ha documentado una reducción de la heterocigosis y un aumento de la endogamia a consecuencia de la remoción de árboles en un fragmento de selva en Brasil (André *et al.* 2004). El proyecto FQ006 mostró que la diversidad genética de las poblaciones mexicanas de caoba moldeada por eventos históricos asociados con la colonización hacia el norte, es la más baja registrada a lo largo de su distribución geográfica, por lo que la aplicación de estrategias de manejo basadas en la extracción de individuos podría reducir aún más la riqueza de alelos y la heterocigosis de las poblaciones.

## Posibles repercusiones del plan de manejo forestal actual

Con base en la información ecológica y genética disponible, se puede establecer que la sustentabilidad en el manejo de la caoba en México podría comprometerse bajo las condiciones actuales de aprovechamiento. Existe evidencia de que los árboles de caoba en la región de Quintana Roo alcanzan su máximo potencial reproductivo al llegar o sobrepasar los 75 cm en diámetro (Snook *et al.* 2005). Por lo tanto, el criterio actual de corte de árboles establecido en 55 cm deja a las poblaciones con una limitada capacidad reproductiva reduciendo el potencial de flujo genético y con ello el tamaño efectivo de las poblaciones. Los datos genéticos derivados del proyecto CONABIO FQ 006 sugieren que las poblaciones de caoba sujetas a extracción forestal selectiva podrían mostrar en el futuro un decaimiento en los niveles de diversidad genética que actualmente mantienen. En este escenario serán necesarias algunas medidas que propicien el mantenimiento de la diversidad genética.

Entre las medidas sugeridas que favorecen la sustentabilidad y el mantenimiento de la diversidad genética en poblaciones naturales de caoba se encuentran:

### 1.- Sistematización en el registro de datos:

- Marcar los individuos de caoba en las unidades de manejo
- Registrar la posición geográfica de los árboles para facilitar un posterior análisis de su distribución espacial.
- Registrar parámetros de crecimiento y reproducción entre años que posibiliten un análisis sobre el estado demográfico de las poblaciones considerando la variación espacial en la densidad de individuos.

### 2.- Sistematización de criterios con respecto al corte del arbolado:

- El mantenimiento de árboles grandes en zonas de reserva (semilleras), como en el Ejido Naranjal Poniente, no parece haber tenido impacto positivo como estrategia de mantenimiento de la diversidad genética, ya que esta localidad no mostró los valores más altos. Una razón es que las poblaciones incurren fuertemente en endogamia biparental, en la que el movimiento de polen tiende a ocurrir entre individuos emparentados. Por lo tanto, en el caso de la caoba, la estrategia de destinar áreas semilleras (sin corte de árboles) tendría poco valor en la conservación genética.
- En contraste, consideramos que incrementar el diámetro mínimo de corta a 70 cm, tendría mayor impacto en lograr este objetivo ya que los árboles tendrán un mayor potencial reproductivo, serán más constantes entre años en su producción y se promovería un incremento en la tasa de entrecruza. Esta práctica tendería a reducir la varianza en la producción de descendencia (que más parejas participen en la conformación de la siguiente generación), lo que a su vez incrementa el tamaño efectivo de las poblaciones (Hedrick 2000).
- Dado que la caoba crece de manera agrupada se recomienda no cortar todos los individuos aún cuando hayan alcanzado el tamaño comercial. Esta medida podría contribuir al mantenimiento de tamaños efectivos mayores. Adicionalmente se

pueden incluir a los individuos viejos con troncos huecos no comerciables como se sugiere en Snook *et al.* (2005).

### 3.- Sistematización de criterios con respecto a la colecta de semillas:

- Monitorear la fenología reproductiva de los individuos para conocer la variación temporal en la floración y fructificación. Esto permitirá realizar la colecta de semillas a partir de los árboles que florecieron durante el pico de floración. La colecta de semillas hecha de árboles no sincrónicos puede contener menor variación genética al tener polen de pocos padres (Latouche-Hallé *et al.* 2004, Ward *et al.* 2005). Esta medida puede tener mayor impacto positivo que el mantenimiento pasivo de individuos semilleros.
- Es recomendable incluir el mayor número de árboles posibles y con mayor DAP en la colecta de las semillas. Realizar mezclas de semillas de estos individuos para realizar acciones de reforestación. La inclusión de más árboles favorece el incremento del tamaño efectivo de las poblaciones reduciendo los efectos erosivos de la deriva genética y la endogamia (Murawski and Hamrick (1991), Nason and Hamrick (1997) Franceschinelli y Bawa, 2000, Dick *et al.* 2003, Degen *et al.* 2004).
- Debido al alto coeficiente de endogamia encontrado, los árboles que contribuyan a la producción de semillas deben estar repartidos entre grandes áreas evitando colectar dentro de los parches naturales. Los individuos deberían estar alejados al menos 1 km.
- Es necesario considerar la reducción de efectos denso-dependientes asociados con el solapamiento de la sombra de semillas.
- Dado que la entrada de luz incrementa el establecimiento (Macario Mendoza *et al.* 1995), si se realiza aclareo del dosel para favorecer la entrada de luz y con ello el reclutamiento, éste debe hacerse hacia la dirección del viento, práctica que incluirá al mayor porcentaje de semillas dispersadas.

### 4.- Sistematización de criterios para el manejo geográfico de las semillas.

- El movimiento en el transporte de semillas debería ser preferentemente en dirección sur-norte. Las poblaciones más sureñas tienden a tener una mayor diversidad genética y podrían ser usadas para incrementar la diversidad en poblaciones más norteñas.
- El análisis de la estructura genética reveló que cerca del 5% de la variación genética se explica por las diferencias entre poblaciones indicando que las poblaciones se encuentran diferenciadas genéticamente. Los programas de manejo deberían estar acordes con dicha estructura. Por esta razón, el movimiento de semillas debería ocurrir preferentemente entre poblaciones cercanas dentro de regiones. Dado que las poblaciones de Campeche y Chiapas se agruparon, se sugiere que el movimiento de semillas ocurra de estas poblaciones hacia el norte y oriente (Puebla, Veracruz y Oaxaca). Debido a que la población de Quintana Roo mostró menor parecido genético, se puede hipotetizar que las poblaciones norteñas dentro de la Península de Yucatán pudieran estar diferenciadas. Por lo tanto, se sugiere que dentro de la Península, el movimiento de semillas sea de Quintana Roo a Yucatán.

## 5.- Sistematización de la integración de conocimiento técnico-científico en las comunidades

- Es necesario incrementar la participación de las comunidades en los programas de manejo forestal y de la conservación de las selvas. Una forma de hacerlo es brindarles conocimiento técnico y científico de manera planificada a través de programas de educación ambiental que cubran dos objetivos: Comunicar información que incremente el interés por la conservación de toda la comunidad, ya que en las reuniones ejidales la presencia de mujeres y niños es prácticamente nula. Y aplicar instrumentos de medición que permitan evaluar la ocurrencia de cambios en la percepción del funcionamiento de las selvas.

## ÍNDICE DE FIGURAS

<b>Figura 1.</b> Área de distribución natural de la caoba en México (región en gris) y localización de algunas zonas forestales cercanas al Municipio de Felipe Carrillo Puerto en Quintana Roo.....	8
<b>Figura 2.1.</b> Distribución de los árboles muestreados en la zona forestal del ejido de Señor.....	15
<b>Figura 2.2.</b> Número de semillas (T1) de acuerdo con la orientación del transecto.....	16
<b>Figura 2.3.</b> Relación entre el promedio de semillas censadas por árbol y la distancia con respecto al árbol madre.....	17
<b>Figura 2.4.</b> Relación entre la distancia y la probabilidad de daño de las semillas de caoba.....	18
<b>Figura 2.5.</b> Promedio ( $\pm 1$ desviación estándar) de semillas de caoba depredadas en las zonas de extracción forestal y de reserva bajo los tres tratamientos experimentales de exclusión.....	19
<b>Figura 2.6.</b> Promedio ( $\pm 1$ desviación estándar) de semillas de caoba depredadas por tipo de depredador en las zonas de extracción forestal y en reservas.....	19
<b>Figura 2.7.</b> Promedio ( $\pm 1$ desviación estándar) de plántulas de caoba en las zonas de extracción forestal y en zonas de reserva, por tipo de exclusión.....	20
<b>Figura 2.8.</b> Promedio ( $\pm 1$ desviación estándar) de semillas de caoba germinadas por condición de manejo, apertura del dosel y exposición a depredadores en la selva Maya de Quintana Roo.....	21
<b>Figura 3.1.</b> Localización geográfica de las poblaciones colectadas de <i>S. macrophylla</i> .....	25
<b>Figura 3.2.</b> Asociación de los valores promedio del número de alelos, la heterocigosis observada y la heterocigosis esperada con la posición geográfica de cuatro poblaciones de <i>S. macrophylla</i> . (B, Bonampak; NB, Nuevo Becal; N, Naranja; Z, Zozocolco).....	31
<b>Figura 3.3.</b> Valores pareados de distancias genéticas y distancias geográficas para cuatro poblaciones de <i>S. macrophylla</i> . Prueba de Mantel. $r=0.78$ , $p=0.15$ ).....	33
<b>Figura 3.4.</b> UPGMA de acuerdo con las distancias genéticas de Nei.....	33
<b>Figura 4.</b> Distribución de las respuestas en cuanto a los elementos más representativos de la selva.....	39

## ÍNDICE DE TABLAS

<b>Tabla 2.1.</b> Distribución general por categoría de tamaños del número de individuos de caoba muestreados en 18 parcelas permanentes de 100 x 50 m montadas en los tres ejidos considerados para este estudio: Señor, Naranjal Poniente y Laguna Kana.....	15
<b>Tabla 3.1.</b> Número de árboles, posición geográfica y DAP de los cuales se ha colectado follaje para realizar análisis genéticos en los estados de Veracruz, Quintana Roo, Campeche y Chiapas.....	27
<b>Tabla 3.2.</b> Frecuencias alélicas para los cuatro <i>loci</i> microsatalitales en las poblaciones de <i>Swietenia macrophylla</i> evaluadas.....	29
<b>Tabla 3.3.</b> Diversidad genética de <i>S. macrophylla</i> revelada por cada uno de cuatro <i>loci</i> microsatalitales.....	30
<b>Tabla 3.4.</b> Diversidad genética en cuatro poblaciones de <i>S. macrophylla</i> .....	30
<b>Tabla 3.5.</b> Análisis de varianza molecular para las cuatro poblaciones de <i>S. macrophylla</i> , mediante el uso de cuatro <i>primers</i> de microsátélites.....	32
<b>Tabla 3.6.</b> Valores de $F_{ST}$ con cuatro <i>primers</i> en la parte superior de la diagonal y estimación del flujo genético ( $Nm$ derivado de $F_{ST}$ ) debajo de la diagonal.....	32

## Literatura Citada

- Álvarez-Buylla, E. R. y Garay, A. A. 1994. Population genetic structure of *Cecropia obtusifolia*, a tropical pioneer tree species. *Evolution* 48: 436-453.
- André, T. *et al.* 2004. Post-logging loss of genetic diversity in a mahogany (*Swietenia macrophylla* King, Meliaceae) population in Brazilian Amazonia, *Forest Ecol. Manage.* doi:10.1016/j.foreco.2007.09.055.
- Argüelles, L. A., *et al.* Regeneración y silvicultura de la caoba en la Selva Maya mexicana, Ejido de Noh Bec. *Recursos Naturales y Ambiente* 44: 45-52.
- Balloux F, y Lugon-Moulin, N. 2002. The estimation of population differentiation with microsatellite markers. *Molecular Ecology*, 11, 155-165.
- Bray, D. B. 2004. Manejo adaptativo, organizaciones y manejo de propiedad común: perspectivas de los bosques comunales de Quintana Roo, México, pp 56-87. En: Armijo, N. & Llorens, C. (eds.). *Uso, conservación y cambio en los bosques de Quintana Roo*. Universidad de Quintana Roo, México.
- Bray D. B., *et al.* 2003 Mexico's Community-Managed Forests as a Global Model for Sustainable Landscapes. *Conservation Biology* 17: 672-677.
- Brown, N., Jennings, S. y Clements, T. 2003. The ecology, silviculture and biogeography of mahogany (*Swietenia macrophylla*): a critical review of the evidence. *Perspect. Plant Ecology, Evolution and Systematics* 6: 37-49.
- Cámara-Cabrales, L. y Snook, L. K. 1998. Fruit and seed production by mahogany *Swietenia macrophylla* trees in the natural tropical forests of Quintana Roo, Mexico. *TRI News* 17 18-21.
- Céspedes, M., *et al.* 2003. Restoration of genetic diversity in the dry forest tree *Swietenia macrophylla* (Meliaceae) after pasture abandonment in Costa Rica. *Molecular Ecology* 12: 3201-3212.
- Condit, R. *et al.* 2002. Beta-diversity in tropical forest trees. *Science* 295: 666-669.
- Challenger, A., *et al.* 2009. Factores de cambio y estado de la biodiversidad, en *Capital natural de México*, vol. II: Estado de conservación y tendencias de cambio. Conabio, México, pp. 37-73.
- Christensen, N. L., *et al.* 1996. The Report of the Ecological Society of America Committee on the Scientific Basis for Ecosystem Management. *Ecological Applications*. 6: 665-691.
- Cruz-Rodríguez, J. A. y López-Mata, L. 2004. Demography of the seedling bank of *Manilkara zapota* (L.) Royen, in a subtropical rain forest of Mexico *Plant Ecology* 172: 227-235.
- de Lacerda, A. E. B., Kanashiro, M y Sebbenn, A. M. 2008. Effects of Reduced Impact Logging on genetic diversity and spatial genetic structure of a *Hymenaea courbaril* population in the Brazilian Amazon Forest. *Forest Ecology and Management*, 255: 1034-1043.
- Degen, B., Bandou, E., y Caron H. 2004. Limited pollen dispersal and biparental inbreeding in *Symphonia globulifera* in French Guiana. *Heredity* 93: 585-591.
- Dick, C. W. 2001. Genetic rescue of remnant tropical trees by an alien pollinator. *Proc. R. Soc. Lond.* 268:2391-2396.
- Dick, C.W., Etchelecu, G. y Austerlitz F. 2003. Pollen dispersal of tropical trees (*Dinizia excelsa*: Fabaceae) by native insects and African honeybees in pristine and fragmented Amazonian rainforest. *Mol Ecol* 12: 753-764.
- De Jong, W. 2001. Tree and forest management in the floodpains of the Peruvian Amazon. *Forest Ecology and Management* 150: 125-134.

- Dirzo R. y Domínguez C. A. 1995. Plant-herbivore interactions in Mesoamerican tropical dry forests. In: Bullock S.H., Medina E. y Mooney H.A. Eds. *Seasonally dry tropical forests*, pp 304-325. Cambridge University Press, Cambridge.
- Dirzo, R y Gutiérrez-Granados, G. 2006. Análisis de los efectos ecológicos del aprovechamiento forestal en el Corredor Biológico Mesoamericano: Mamíferos, plantas y sus interacciones. CONABIO PROYECTO BJ005.
- Dirzo, R. y Raven, P. H. 2003. Global state of biodiversity and loss. *Annu. Rev. Environ. Resour.* 28:137-167.
- Doyle, J. J. y Doyle J. L. 1987. A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue. *Phytochemical Bulletin* 19: 11-15.
- Eckstein, R. L., O'Neill, R. A., Danihelka, J., Otte A. y Köhler, W. 2006. Genetic structure among and within peripheral and central populations of three endangered floodplain violets. *Molecular Ecology* 15: 2367–2379.
- Ericson, J. A. 2006. A participatory approach to conservation in the Calakmul Biosphere Reserve, Campeche, Mexico. *Landscape and Urban Planning* 74: 242-266.
- FAO. 2001. Situación de los bosques del mundo. ONU, New York.
- Folke, C. 2004. Traditional knowledge in social–ecological systems. *Ecology and Society* 9: 7. [online] URL: <http://www.ecologyandsociety.org/vol9/iss3/art7/>
- Franceschinelli, E.V. y Bawa K. S. 2000. The effect of ecological factors on the mating system of a South American shrub species (*Helicteres brevispira*). *Heredity* 84: 116–123.
- Galletti, H. A. 1999. La selva maya en Quintana Roo (1983-1996) trece años de conservación y desarrollo comunal, pp 53-73. En R. B. Primack, D. Bray, H. A. Galletti y I. Ponciano (eds). *La selva maya, conservación y desarrollo*. Siglo XXI editores, México D. F.
- Gerhardt, K. 1996. Germination and development of sown mahogany (*Swietenia macrophylla* King) in secondary tropical dry forest habitats in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 12:275-289.
- Gerhardt, K., y D. Fredricksson. 1995. Biomass allocation by broad-leaf mahogany seedlings, *Swietenia macrophylla* (King), in abandoned pasture and secondary dry forest in guanacaste, Costa Rica. *Biotropica* 27: 3-18.
- Ghazoul, J. Lision, K. A. y Boyle, T. J. B. 1998. Disturbance-induce density-dependent seed set in *Shorea siamensis* (Dipterocarpaceae) a tropical forest tree. *Journal of Ecology* 86:462-473.
- Gillies, A. *et al.* 1999. Genetic diversity in Mesoamerican populations of mahogany (*Swietenia macrophylla*), assessed using RAPDs. *Heredity* 83:722-732.
- Goldstein, D. B., *et al.* 1995. Genetic absolute dating base don microsattellites and origin of modern humans. *Proceedings of the National Academy of Science of the USA*, 92: 6720-6727.
- Grogan, J. E. 2001. Big leaf mahogany (*Swietenia macrophylla*) in southeast Para, Brasil: a life history management for sustained production from natural forests, 420pp. PhD dissertation, Yale University.
- Grogan, J. y Galvão, J. 2006. Factors limiting post-logging seedling regeneration by Big-leaf Mahogany (*Swietenia macrophylla*) in Southeastern Amazonia, Brazil, and implications for sustainable management. *Biotropica* 38: 219–228.
- Grogan, J. y Barreto, P. 2005. Big-Leaf Mahogany on CITES Appendix II: Big Challenge, Big Opportunity *Conservation Biology* 19: 973–976.
- Guariguata, M. R., Arias-Le Claire, C. H. y Jones, G. 2002. Tree seed fate in logged and fragmented forest landscape northeastern Costa Rica. *Biotropica* 34:405-415.
- Gullison, R. E., *et al.* 1996. Ecology and management of mahogany (*Swietenia macrophylla* King) in the Chimanes forest, Beni, Bolivia. *Bot. J. Linnean Soc.* 122:9-34.

- Gutiérrez, G. 2009. Efectos directos e indirectos de la tala selectiva sobre la diversidad vegetal y la interacción planta-mamífero en la selva maya de Quintana Roo, pp. 178. Tesis Doctorado, Instituto de Ecología, UNAM, México.
- Hall, P., Chase, M. R. y Bawa, K. S. 1994. Low genetic variation but high population differentiation in a common tropical forest tree species. *Conservation Biology* 8: 471-482.
- Hamrick, J. L. 1994. Genetic diversity and conservation in tropical trees. En: (eds Drysdale, R. M., John, S. E. T. y Yapa, A. C.) Proceedings of the Asean Canada Symposium. Genetic conservation and production of tropical tree seed. ASEAN-Canada Forest Tree Centre, Mauk Lek, Thailand.
- Hamrick, J. L. 1992. Distribution of genetic diversity in tropical tree populations: implications for the conservation of genetic resources. En: (eds Lamberth, C. C. y Dvorak, W.) Resolving Tropical Forest Resource Concerns Through Tree Improvement, Gene Conservation and Domestication of New Species, pp. 74-82. Proceedings of the IUFRO Conference, Cartagena-Cali, Colombia, October 1992. CAMCORE, North Carolina State University, Raleigh.
- Hamrick, J. L. y Murawski, D. A. 1991. Levels of allozyme diversity in populations of uncommon Neotropical tree species. *Journal of Tropical Ecology* 7:395-399.
- Hamrick, J. L. y Loveless, M. D. 1989. The genetic structure of tropical tree populations: associations with reproductive biology. En: (eds Bock, J. H., Linhart, Y. B.) *The Evolutionary Ecology of Plants* pp. 129-146. Westview Press, Boulder.
- Harms, K. E. y Paine, C. E. T. 2003. Regeneración de árboles tropicales e implicaciones para el manejo de bosques naturales. *Ecosistemas* 2003/3 (URL: <http://www.aeet.org/ecosistemas/033/revision2.htm>).
- Hedrick, P. 2000. *Genetics of population*. Jones and Barlett Publishers International. London 553 pp.
- Hernández-Apolinar, M. Valverde, T. y Purat S. 2006. Demography of *Bursera glabrifolia*, a tropical tree used for folk woodcrafting in Southern Mexico: An evaluation of its management plan *Forest ecology and Management* 223:139-151.
- INIFAP 2006. Innovaciones tecnológicas 2005 (Para mejora la competitividad y sostenibilidad de las cadenas agroalimentarias y agroindustriales). Folleto técnico No. 4.
- Jennings, S y Baima A. M. V. 2005. The influence of population and forest structure in fruit production in mahogany (*Swietenia macrophylla*) and their consequences for sustainable management. *International Forestry Review* 7: 363-369.
- Kim C, *et al.* 1997. A simple and rapid method. for isolation of high quality genomic DNA from fruit trees and conifers using PVP. *Nucleic Acids Research* 25:1085-1086. Ledig, F. T. 1992. Human impacts on genetic diversity in forest ecosystems. *Oikos* 63: 87-108.
- Lammi, A., Siikamäki, P. & Mustajärvi, K. 1999. Genetic diversity, population size, and fitness in central and peripheral populations of a rare plant *Lychnis viscaria*. *Conservation Biology*, 13, 1069–1078.
- Latouche-Halle´ C, *et al.* 2004. Long-distance pollen flow and tolerance to selfing in a neotropical tree species. *Mol Ecol* 13: 1055–1064.
- Lawes, M. J., Griffiths, M. E. y Boudreau, S. 2007. Colonial logging and recent subsistence harvesting affect the composition and physiognomy of a podocarp dominated Afrotropical forest. *Forest Ecology and Management* 247: 48–60.
- Lee, C. T., *et al.* 2002. Effect of selective logging on the genetic diversity of *Scaphium macropedum*. *Biological Conservation* 104: 107-118.
- Lemes M. R., *et al.* 2010. Chloroplast DNA microsatellites reveal contrasting phylogeographic structure in mahogany (*Swietenia macrophylla* King, Meliaceae) from Amazonia and Central America. *Tropical Plant Biol.* 3:40–49.

- Lemes, M. R., *et al.* 2003. Populations genetic structure of mahogany (*Swietenia macrophylla* King, Meliaceae) across the Brazilian Amazon, based on variation at microsatellite loci: implications for conservation. *Molecular Ecology* 12: 2875-2883.
- Lemes, M. R., Brondani, R. P. V. y Grattapaglia, D. 2002. Multiplexed systems of microsatellite markers for genetic analysis of mahogany, *Swietenia macrophylla* King (Meliaceae), a threatened Neotropical timber species. *Journal of Heredity* 93: 287-291.
- Lesica P. y Allendorf, F.W. 1995 When are peripheral populations valuable for conservation? *Conservation Biology* 9:753-760.
- Lobo, J., *et al.* 2007. Effects of selective logging on the abundance, regeneration and short-term survival of *Caryocar costaricense* (Caryocaraceae) and *Peltogyne purpurea* (Caesalpinaceae), two endemic timber species of southern Central America. *Forest Ecology and Management* 245: 88-95.
- Lowe, A. J. *et al.* 2003. Fine-scale genetic structure and gene flow within Costa Rican populations of mahogany (*Swietenia macrophylla*). *Heredity* 90: 268-275.
- Macario Mendoza, P. A., García, E. y Hernández X., Efraim 1995. Regeneración natural de especies arbóreas en una selva mediana subperennifolia perturbada por extracción forestal. *Acta Botánica Mexicana* 32:11-23.
- Makana. J-R. y Thomas, S. C. 2005. Effects of light gaps and litter removal on the seedling performance of six African timber species. *Biotropica* 37:227-237
- Mantel, N. 1967. The detection of disease clustering and a generalizad regresión approach. *Cancer Research* 27: 209-220.
- Mayhew J. E. y Newton, A. C. 1998. The silviculture of mahogany. CABI Publishing, Wallingford, UK.
- Medina, E. *et al.* 2003. Growth-, water-, and nutrient-related plasticity in hybrid mahogany leaf development under contrasting light regimes. *Ecological Studies* 159: 146-168.
- Medjibe, V. y Hall, J. S. 2002. Seed dispersal and its implications for silviculture of African mahogany (*Entandrophragma* spp) in undisturbed forest in Central African Republic. *Forest Ecology and Management* 170: 249-257.
- Mendoza, G. A. y Prabhu, R. 2005. Combining participatory modeling and multi-criteria analysis for community-based forest management. *Forest Ecology and Management* 207: 145-156.
- Mexala, J. G., *et al.* 2002. Nursery production practices affect survival and growth of tropical hardwoods in Quintana Roo, Mexico. *For. Ecol. Manage.* 168: 125-133.
- Münzbergová, Z. y Ehlén, J. 2005. How best to collect demographic data for publication viability análisis models. *Journal of Applied Ecology* 42: 115-1120.
- Murawski DA, Hamrick JL (1991). The effect of the density of flowering individuals on the mating systems of nine tropical tree species. *Heredity* 67: 167-174.
- Murawski, D.A., Gunatilleke, I.A.U.N., Bawa, K.S., 1994. The effects of selective logging on inbreeding in *Shorea megistophylla* (Dipterocarpaceae) from Sri Lanka. *Conserv. Biol.* 8, 997-1002.
- Nason JD, Hamrick JL 1997. Reproductive and genetic consequences of forest fragmentation: two case studies of neotropical canopy trees. *J Hered.* 88: 264-276.
- Ng, K. K. S., Lee, S. L. y Ueno, S. 2009. Impact of selective logging on genetic diversity of two tropical tree species with contrasting breeding systems using direct comparison and simulation methods. *Forest Ecology and Management* 257: 107-116.
- Naujokaitis-Lewis, I. R., *et al.* 2009. Sensitivity analyses of spatial population viability analysis models for species at risk and habitat conservation planning. *Conservation Biology*, Volume 23: 225-229.
- Nebel, G. y Meilby, H. 2005. Growth and population structure of timber species in Peruvian Amazon flood plains. *Forest Ecology and Management* 215:196-211.

- Negreros-Castillo, P., Snook, L. K. y Mize C. W. 2003. Regenerating mahogany (*Swietenia macrophylla*) from seed in Quintana Roo, Mexico: the effects of sowing method and clearing treatment. *Forest Ecology and Management* 183:351–362.
- Nei, M. 1987. *Molecular evolutionary genetics*. Columbia University Press. New York pp 159-164.
- Newton, A. C., Watt, A. D. y Lopez, F. 1999. Genetic variation in host susceptibility to attack by the mahogany shoot borer, *Hypsipyla grandella* (Zeller). *Agricultural and Forest Entomology* 1: 11-18.
- Norghauer, J. M., *et al.* 2006. An experimental test of density- and distant-dependent recruitment of mahogany (*Swietenia macrophylla*) in southeastern Amazonia. *Oecologia* 148: 437-446.
- Novick, R. R., *et al.* 2003. Genetic structure of Mesoamerican populations of Bif-leaf mahogany (*Swietenia macrophylla*) inferred from microsatellite análisis. *Molecular Ecology*, 12: 2885-2893.
- Obayashi, K., *et al.* 2002. Genetic iversity and outcrossing rate between undisturbed and selectively logged forests of *Zorrea curtissi* (Dipterocarpaceae) using microsatellite DNA analysis *Int. J. Plant Sci.* 163:151-158.
- Purnomo, H. Mendoza, G. A. y Prabhu, R. 2005. Analysis of local perspectives on sustainable forest management: an Indonesian case study. *Journal of Environmental Management* 74: 111–126.
- Santos, J. V., Carreón, M. S. y Nelson, K. C. 1998. *La organización de ejidos productores forestales de la zona maya*. Ed. Futura, Texcoco.
- Slatkin, M. 1995. A measure of population subdivision based on microsatellite allele frequencies. *Genetics* 139: 457-462.
- Snook, L. K. 2003. Regeneration, growth, and sustainability of mahogany in Mexico's Yucatan forests. *In: Lugo, A., Figueroa-Colón, J. C. and Alayón, M. (Eds.). Big-leaf mahogany: Genetics, Ecology, and Management*, pp. 169–192. Springer-Verlag, New York, NY, USA.
- Snook, L. K. 1996. Catastrophic disturbance, logging and the ecology of mahogany (*Swietenia macrophylla* King): grounds for listing a major tropical timber species in CITES. *Botanical Journal of the Linnean Society* 122:35–46.
- Snook, L. K., and P. Negreros-Castillo. 2004. Regenerating mahogany (*Swietenia macrophylla* King) on clearings in Mexico's Maya forest: the effects of clearing method and cleaning on seedling survival and growth. *Forest Ecology and Management* 189: 143-160.
- Snook, L. K., Cámara-Cabrales, L y Kelty, M. J. 2005. Six years of fruit production by mahogany trees (*Swietenia macrophylla* King): patterns of variation and implications for sustainability. *Forest Ecology and Management* 206: 221–235
- Uhl, C., *et al.* 1991. Social, economic, and ecological consequences of selective logging in an Amazon frontier: The case of Tailandia. *For. Ecol. Manage.* 46: 243–273.
- Villela, D. M., *et al.* 2006. Effect of selective logging on forest structure and nutrient cycling in a seasonally dry Brazilian Atlantic forest. *Journal of Biogeography* 33: 506-516.
- Veríssimo, A., *et al.* 1992. Logging impacts and prospects for sustainable forest management in an old Amazonian frontier: The case of Paragominas. *For. Ecol. Manage.* 55: 169–199.
- Veríssimo, A., *et al.* 1995. Extraction of a high-value natural resource in Amazonia: The case of mahogany. *For. Ecol. Manage.* 72: 39–60.
- Webb, E. L. 1997. Canopy removal and residual stand damage during controlled selective logging in lowland swamp forest of northeast Costa Rica. *Forest Ecology and Management* 95: 117-129.

- Weir, B. S. y Cockerham C. C. 1984. Estimating F-statistics for the analysis of population structure. *Evolution* 38: 1358-1370.
- White, L. J. T. 1994. The effects of commercial mechanized selective logging on a transect in lowland rainforest in the Iope Reserve, Gabon. *Journal of Tropical Ecology* 10: 313-322.
- White, G. M., Boshier, D. H. and Powell, W. 2002. Increased pollen flow counteracts fragmentation in a tropical dry forest: an example from *Swietenia humilis* Zuccarini. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 99: 2038-2042.
- White, G. M., Boshier, D. H. and Powell, W. 1999. Genetic variation within a fragmented population of *Swietenia humilis* Zucc. *Molecular Ecology* 8: 1899-1909.
- Young, A. G., Boyle, T. y Brown, T. 1996. The population genetic consequences of habitat fragmentation for plants. *Trends in Ecology and Evolution* 11:413-418.
- Young, A. G., Merriam, H. G. y Warwick, S. I. 1993. The effects of forest fragmentation on genetic variation in *Acer saccharum* Marsh. (sugar maple) populations. *Heredity* 71: 227-289.
- Zambrano, A.Y., *et al.* 2002. Método rápido, económico y confiable de minipreparación de ADN para amplificar por RAPD en bancos de germoplasma. *Agronomía Tropical* 52: 235-243.