

**Informe final\* del Proyecto M066**  
**Estudio demográfico y genético de *Desmoncus quasillarius* (Arecaceae)**

**Responsable:** Dr. Sigfredo Escalante Rebolledo  
**Institución:** Centro de Investigación Científica de Yucatán AC  
Unidad de Recursos Naturales  
**Dirección:** Calle 43 # 130, Chuburná de Hidalgo, Mérida, Yuc, 97200 , México  
**Correo electrónico:** [sigfredo@cicy.mx](mailto:sigfredo@cicy.mx)  
**Teléfono/Fax:** 01(999)981 3914, 981 3923, 981 3966 Ext. 234 Fax: 01(999)981 3900  
**Fecha de inicio:** Noviembre 28, 1997  
**Fecha de término:** Enero 17, 2001  
**Principales resultados:** Informe final, Hoja de cálculo, Cartografía  
**Forma de citar\*\* el informe final y otros resultados:** Escalante Rebolledo, S., 2000. Estudio demográfico y genético de *Desmoncus quasillarius* (Arecaceae). Centro de Investigación Científica de Yucatán AC. **Informe final SNIB-CONABIO proyecto No. M066.** México D. F.  
**Forma de citar hoja de cálculo:** Escalante Rebolledo, S., 2000. Estudio demográfico y genético de *Desmoncus quasillarius* (Arecaceae). Centro de Investigación Científica de Yucatán AC. **Hoja de cálculo SNIB-CONABIO proyecto No. M066.** México D. F.

**Resumen:**

Proyecto financiado parcialmente con recursos de la Fundación MacArthur. Se plantea realizar esta investigación fundamentalmente en la unidad biogeográfica Península de Yucatán que incluye el norte de Belice, gran parte del Petén en Guatemala, una pequeña porción oriental de Tabasco, casi todo Campeche y la totalidad de Yucatán y Quintana Roo (Miranda 1958) por ser biológicamente el área de interés e injerencia de la Unidad de Recursos Naturales del CICY. Sin embargo en el aspecto genético también se incluyen los Tuxtlas, Ver. por ser el extremo norte de la distribución del género y la Lacandona, Chis. por su importancia ecológica y social. Así el área incluye esencialmente selva alta perennifolia (según la clasificación de Miranda y Hernández X (1963), las que pueden tener diversas variantes dependiendo de las condiciones topográficas y microclimáticas. En general para la zona peninsular, predominan en el estrato dominante *Alseis yucatanensis*, *Manilkara sapota*, *Bucida buceras*, *Brosimum alicastrum*, *Calophyllum brasiliense* y *Aspidosperma megalocarpon*. En el estrato bajo domina la planta *Cryspbila argentea*. Otras palmas importantes en el área están *Bactris mexicana*, *Bactris balanoidea*, *Gaussia maya*, *Roystonea dunlapiana*, *Orbignya cohune* y destaca la especie de interés *Desmoncus quasillarius*, como palma trepadora. El grado de deterioro va de mayor a menor en el sur de Quintana Roo, el sur de Campeche y el norte del Petén. De esto, estas últimas dos zonas forman un continuo de selva alta que mediante dos reservas de la biósfera colindante (Calakmul en Campeche y Maya en el Petén) conforman quizá uno de los reductos mejor conservado de selvas altas para México y Centroamérica. Si consideramos que *D. orthacanthos* tiene un uso tradicional (y potencial por extensión) similar al *D. quasillarius*, el área de influencia potencial sería equivalente al ámbito de distribución de la selva alta perennifolia en México.

- 
- \* El presente documento no necesariamente contiene los principales resultados del proyecto correspondiente o la descripción de los mismos. Los proyectos apoyados por la CONABIO así como información adicional sobre ellos, pueden consultarse en [www.conabio.gob.mx](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.

## **INTRODUCCIÓN**

En las selvas neotropicales incluyendo a México existen especies como posibles sustitutos del ratán, con estas bases, desde 1993 se han iniciado una serie de estudios sobre cuatro especies de Arecaceae encaminados a valorar su potencial como sustitutos del ratán, centrados esencialmente en propiedades mecánicas y biomecánicas (Orellana et al 1999, Escalante 1996), cultivo, cosecha , procesamiento, propagación (Tzec et al 1999), micorrización (Carrillo et al 1998), efecto de la luz y ecología de poblaciones.

Este trabajo examina el aspecto de la estructura y dinámica poblacional de D. quasillarius en distintas condiciones de selva para estimar el potencial de uso extractivo del recurso en dos localidades del sur de Quintana Roo, México, mediante el uso de modelos matriciales que permiten proyectar el comportamiento futuro de la población y de experimentos de cultivo y extracción de tallos en campo. Asimismo aporta información sobre la diversidad genética y la distribución geográfica de las poblaciones de D. quasillarius como un componente esencial y necesario para la eventual apropiación y manejo del recurso con base en su sustentabilidad. El conocimiento la diversidad genética así como de la estructura y dinámica de sus poblaciones permite definir zonas apropiadas para el manejo y/o conservación del recurso, proponer tasas y estadios de extracción ecológicamente sustentables, proyectar riesgos y posibilidades de la misma extracción, proponer otras medidas de manejo, así como seleccionar germoplasma más adecuado para su cultivo.

Integrando esta línea de investigación con las otras ya emprendidas el panorama deseado es un modelo de manejo sustentable de un recurso silvestre de valor económico, que combine el cultivo con la extracción, fomente la permanencia o recuperación de las selvas tropicales y cuente con sólidas bases científicas y tecnológicas.

## **OBJETIVOS**

### **General:**

Fundamentar científicamente la utilización de un recurso con base en su sustentabilidad.

### **Particulares:**

Definir el ámbito preciso de distribución de D. quasillarius en la Península de Yucatán.

Conocer el nivel de diversidad genética del taxón y en la localización de zonas de mayor diversidad.

Evaluar la estructura y dinámica de sus poblaciones.

Describir las tasas de crecimiento poblacional, de producción y crecimiento de tallos y de extracción permisible.

Ensayar el cultivo de forma experimental *in situ*.

## ÁREA DE ESTUDIO

El estudio se realizó en dos localidades del sur de Quintana Roo, La Unión (LU) y Noh Bec (NB), a una entre ellas en línea recta distancia de 144 km (figura 1), con vegetación de selva alta perennifolia y selva mediana subperennifolia respectivamente. Si bien la composición florística es muy similar en ambas localidades, difieren en forma notoria en el grado de fragmentación del ecosistema y en otras características. El análisis genético incluyó, además de estas dos localidades, la población Los Tuxtlas (TU) colectada en la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas UNAM en Veracruz, y la población Lacandona (LA), colectada en el camino de acceso a la zona arqueológica de Bonampak, Chiapas, para un total de cuatro poblaciones.

## LA PLANTA

Desmoncus es un género neotropical de palmas trepadoras que se distribuye desde el sur de Brasil y Bolivia hasta el sur de Veracruz, México (Uhl & Dransfield 1987). Las plantas de este género son fácilmente reconocibles por ser muy espinosas, de hábito trepador, presentar hojas pinnadas en cuyo ápice las pinnas se modifican en forma de espinas reflexas o acantófilos, además de formar densos agregados de tallos trepadores, mediante crecimientos rizomatosos de corta longitud (Standley 1958, Corner 1966). La taxonomía del género es confusa ya que no hay acuerdo unánime en el número de especies. Uhl & Dransfield (1987) consideran alrededor de 60 especies dentro del género en tanto que Henderson *et al* (1995) sólo 7 con 7 variedades.

Para México se citan dos especies: D. quasillarius Bartlett (Quero, 1992) y D. orthacanthos Mart. (Quero 1994) aunque es muy probable que la primera sólo sea un sinónimo de la segunda tal como proponen Henderson *et al* (1995).

## DISTRIBUCIÓN.

La distribución de las especies del género en México se determinó mediante la revisión directa ejemplares y etiquetas de Desmoncus spp de los herbarios MEXU, XAL y CICY, así como de los registros del Jardín Botánico Regional CICY, y se complementó con observaciones de campo y revisión de literatura. Se revisaron un total de 78 ejemplares y etiquetas de herbario, 17 registros del Jardín Botánico Regional del CICY y 19 observaciones en campo, para un total de 114 registros. Para los registros que no contaban con coordenadas éstas fueron aproximadas a partir de diversas cartas topográficas 1:250000 de INEGI con lo que se obtuvieron 94 puntos georeferenciados, los cuales se vertieron en el mapa de vegetación de México (Rzedowsky 1968) para obtener su distribución actual y potencial.

El 79% de los registros corresponden a Quintana Roo, Veracruz y Oaxaca lo cual aparenta una buena representación en colecciones que sin embargo es falsa ya que en los tres estados la mayoría de las colectas se concentran respectivamente, en las zonas de La Unión, Los Tuxtlas y Temazcal, pero colectas aisladas fuera de estas zonas indican que su distribución y abundancia podría ser más amplia.

La escasa representación en las otras regiones incluidas (norte de Belice, Petén, Tabasco, Chiapas, Campeche) es sólo eso ya que observaciones personales recientes en La Lacandona y el norte del Petén indican que la(s) especie(s) es abundante en al menos estas dos regiones.

Es evidente que existen errores en la determinación de los ejemplares revisados ya que incluyen supuestamente 5 especies cuando a lo mucho debiesen ser las dos reportados por Quero (1992, 1994).

Desmoncus se distribuye en México en la vertiente Atlántica en áreas con selvas alta perennifolia y mediana subperennifolia, pero no abarca la totalidad del área de distribución de esta última, estando su límite aproximado entre los 16° 07' a 19° 38' de latitud Norte y los 87° 58' a 96° 44' de longitud Oeste.

Se infiere que su distribución se correspondía al continuo de selva alta que existía en el SE de México, y que se ha fragmentado y disminuido en forma paralela a la destrucción de esta selva. La enorme transformación que ha sufrido el paisaje en el sur de Veracruz, Tabasco y norte de Chiapas implica que en estas zonas el recurso sea escaso. No obstante en la selva Lacandona, el sur de Campeche y Quintana Roo y el norte del Petén, que aún forman un

continuo de selva alta, el recurso es conspicuo.

### VARIABILIDAD GENÉTICA

Se colectaron 6 pinnas sanas de una hoja madura expuesta al sol de individuos con al menos 1 tallo mayor de 10 m situados en el borde de caminos a razón de 40 individuos en cada una de las siguientes cuatro poblaciones: alrededores de Paso del Danto en La Unión, Q. Roo (LU); camino a “El Huasteco” en Noh Bec, Q. Roo (NB); Estación de Biología Tropical UNAM en Los Tuxtlas, Ver. (TU) y en el camino de acceso a la zona arqueológica de Bonampak en la Selva Lacandona, Chis. (LA). Las pinnas se congelaron en nitrógeno líquido para su transporte a Mérida, donde se transfirieron a un ultracongelador a  $-80^{\circ}\text{C}$  hasta su utilización. Las enzimas se extrajeron por maceración con una mezcla de los buffers YO y VEGII y el macerado se absorbió en wicks de papel Wathman Chr 3 MM los cuales se almacenaron en tubos ependorf y ultracongelación para su utilización.

Se utilizó la técnica de electroforesis horizontal en geles de almidón al 12 % (y sacarosa al 3 %) con dos sistemas de soluciones amortiguadoras y probando un total de 17 enzimas.

Una vez hechas las lecturas se procedió a efectuar el análisis con la ayuda del programa Biosys vers. 1.7 con el cual se obtuvieron los siguientes parámetros de variación genética: número de alelos promedio por locus, número efectivo de alelos por locus, porcentaje de loci polimórficos, heterocigosidad, índices de fijación y distancias genéticas entre poblaciones.

De las 17 enzimas probadas se obtuvo actividad y resolución aceptables en 8 de ellas (ACP, APX, EST, GDH, LAP, 6PGD, PGI, PGM), en tres enzimas la actividad y resolución fue regular (MDH, GOT, ME) y en seis más fue mínima o ausente (ADH, DIA, IDH, SKD, MNR, CPX). Se reportan las ocho primeras.

En estas ocho enzimas se registraron un total de 12 loci y 34 alelos, en seis enzimas se presentó un solo locus, en tanto que en dos de ellas se presentaron tres. En cuanto al número de alelos por locus 8 loci presentaron 2 alelos, 2 con tres, 1 con 5 y 1 con 6.

Entre las poblaciones el número promedio de alelos por locus varía de 1.75 en TU a 2.58 en NB, en tanto que el número promedio efectivo de alelos por locus varía en las mismas poblaciones de 1.42 a 2.05. El locus GDH es monomórfico en las 4 poblaciones y que la población con menor número de loci polimórficos es TU. En cuanto a promedios poblacionales, el porcentaje de loci polimórficos varia de 58.3 en TU a 91.7 en LU y NB en tanto que el número de alelos por loci y el número efectivo de alelos por loci fueron siempre

mayores en NB y menores en TU. La heterocigosidad observada fue siempre mayor que la esperada lo que indica un exceso de heterócigos especialmente en LU y LA. En cuanto a los índices de fijación  $F$  para cada loci y población se aprecia un exceso de heterócigos para la gran mayoría de loci.

Los valores promedio de  $F_{is}$  y  $F_{it}$  indican un exceso de heterócigos dentro de las subpoblaciones y entre la población total en tanto que  $F_{st}$  indica que aproximadamente el 10 % de la variación total reside en las subpoblaciones.

Las identidades y distancias genéticas de Nei muestran que las cuatro poblaciones se parecen mucho entre si y que TU es la que menos se parece a las otras tres. En el dendograma de identidades genéticas de Nei obtenido por UPGMA, destaca el agrupamiento de LU y LA, de este par con NB y la segregación de TU.

Los niveles de variación genética encontrados para nuestro sistema son mucho mayores que los reportados por Hamrick y Godt (1990) para un gran número de plantas lo que podría deberse a fecundación cruzada casi obligada, a procesos de hibridización o a factores históricos.

Por lo que respecta a la estructura genética se observan altos niveles de heterocigosis ( $F_{is} = -0.3760$ ,  $F_{it} = -0.24$ ) por encima de los reportados para otras especies lo que indicaría una fuerte presión selectiva a favor de los heterocigotos que pudiera estar determinada por una dispersión a grandes distancias tanto del polen como de las semillas.

Por otra parte el índice  $F_{st}$  indica que entre las subpoblaciones se encuentra el 10% de la diversidad genética, por lo que la mayor parte de esta (90%) se puede encontrar en cualquiera de las subpoblaciones. Sin embargo la subpoblación TU es la que presenta menores niveles de variación lo cual podría deberse a procesos de endogamia favorecidos por el aislamiento geográfico de esta población, o bien, que efectivamente corresponda a otra especie.

## **ESTRUCTURA Y DINÁMICA POBLACIONAL**

En cada localidad se escogieron tres microambientes diferentes en cuanto a las condiciones de disponibilidad de luz y del arbolado: selva madura o conservada con poca luz (SM), selva joven o perturbada con luz media (SJ) y borde de selva - camino con mayor luz (BS), para un total de dos localidades, tres condiciones de selva y seis sitios, cuyas características se muestran en el cuadro 10.

En cada sitio se trazaron al azar 20 cuadros permanentes de 100 m<sup>2</sup>. Se consideró un genet a cada planta separada claramente de otras y un ramet a cada tallo. Se marcaron con cinta de plástico y tinta indeleble todos los genets enraizados dentro de cada cuadro y sus respectivos ramets. El censo se realizó en tres ocasiones en el mes de diciembre de 1997, 1998 y 1999; en abril de 1998 el 75% de los cuadros de muestreo del sitio SJ-LU sufrió los efectos de un incendio y otro de menor intensidad afectó el 15% de los cuadros del sitio SM-LU; a pesar del ruido que esto implica se incluyen en los análisis considerando que la población no desapareció en ambos sitios y mostró tendencia a recuperarse, además que el factor fuego es al parecer parte del sistema o una realidad inevitable.

En cada cuadro se registró el número total de genets, y para cada genet, el diámetro a la base en cm del conjunto de ramets, la altura máxima en m y el número de ramets; para cada ramet se registró el diámetro en mm a la mitad del primer entrenudo, la longitud en m del cuello al ápice de la hoja distal, el número de inflorescencias o infrutescencias y el estado de salud; con el diámetro a la base se obtuvo el área basal y con la sumatoria de la longitud de los ramets, la longitud total de cada genet. Ante la imposibilidad de determinar la edad de genets se clasificaron en cuatro categorías, de acuerdo a su tamaño y morfología: 1 = Plántula, sin tallo, hoja bipartida o tetrapartida, 2 = Juvenil, con uno o varios tallos < 5 m, 3 = Preadulto, con al menos un tallo  $\geq 5 < 15$  m, 4 = Adulto con al menos un tallo  $\geq 15$  m o con flor o fruto.

Finalmente se procedió al análisis de la estructura y dinámica poblacional con el uso de los programas Stage Coach ver. 2.3 (Cochran 1992), Sigma Stat (Jandel Scientific 1992) y Excell (Microsoft Corporation 1997). El análisis se realizó en tres niveles: 1) Por localidades, comparando el conjunto de los sitios 1, 2 y 3 = LU contra el conjunto de los sitios 4, 5 y 6 = NB, en tanto que el conjunto de los seis sitios corresponde a la región sur del estado de Quintana Roo (QR). 2) Por condición ambiental, comparando los conjuntos: sitios 1 y 4 = selva madura, sitios 2 y 5 = selva joven, y sitios 3 y 6 = borde de selva, y 3) Por sitios, comparando los seis sitios entre sí. En los niveles agrupados (localidades y condiciones) se utilizaron los valores promedio de cada agrupamiento para el análisis matricial y las sumatorias en el caso de la estructura.

El análisis de la estructura se realizó con base en los datos de 1997 para evitar el efecto del fuego en los dos sitios afectados. Las diferencias en cuanto al número de individuos en cada categoría se evaluaron con pruebas de  $\chi^2$ , las diferencias en cuanto a número total de

genets, área basal, longitud y número de ramets se evaluaron mediante análisis de varianza en rangos de Kruskal-Wallis y para aislar los grupos que difieren de otros se utilizó el método de comparaciones múltiples de Student-Newman-Keuls o el de Dunn (Zar 1984). El análisis de la dinámica se realizó con base en los métodos matriciales y de perturbaciones (elasticidades). Caswell 1989, de Kroon et al 1986.

La especie estuvo presente en el 100% de los cuadros de muestreo, excepto en el sitio BS-LU con un 85%, y en los sitios SM-NB y BS-NB con un 95%. Existen diferencias significativas entre localidades, condiciones y sitios en cuanto a número de genets en cada categoría (estructura poblacional), abundancia (densidad), tamaño de los genets (área basal, longitud, número de ramets) y existencias del recurso (longitud aprovechable de tallos).

En lo general las poblaciones se conforman en su mayoría de plántulas y juveniles y son pocos los preadultos y adultos; aunque es evidente que la población SM presenta más preadultos y juveniles que las otras dos condiciones, por lo que su estructura es diferente, lo que sucede también en la población LU que tiene más juveniles al compararla con NB, y que las poblaciones borde de selva tienen más adultos que las otras dos.

Diferencias entre localidades.-- Las proporciones de individuos por categoría varían entre ambas localidades y ambas características están significativamente relacionadas ( $\chi^2 = 94.8$ , 3 GL,  $P = < 0.0001$ ). El número total de genets es significativamente mayor en LU ( $H = 10.6$ , 1 GL,  $P = < .001$ ) en particular respecto a individuos juveniles ( $H = 26.8$ , 1 GL,  $P = < 0.0001$ ).

También difieren en área basal absoluta ( $H = 6.45$ , 1 GL,  $P = < .01$ ) y número total de ramets ( $H = 20.9$ , 1 GL,  $P = < 0.0001$ ) pero no en cuanto a la longitud total de genets, es decir, los rizomas en LU son más grandes y hay más ramets que en NB, pero en longitud son similares. La longitud aprovechable es ligeramente mayor en LU.

Diferencias entre condiciones.-- El análisis de contingencia muestra que las proporciones de categorías en las tres condiciones varían de una a otra y tanto las categorías como los sitios están relacionados. ( $\chi^2 = 183.6$ , 6 GL,  $P = 0.0001$ ). El número total de genets es mayor en SJ que en BS ( $H = 6.32$ , 2 GL,  $P = < 0.04$ ). Llevando el análisis a cada categoría de genets se observa que la SJ tiene más plántulas que la SM y el BS ( $H = 8.84$ , 2 GL,  $P = < 0.01$ ) lo cual resulta contradictorio en apariencia ya que los totales respectivos son 199, 107 y 293, pero no si se considera que dos de los cuarenta cuadros del BS contienen el 57% de las plántulas.



El BS tiene menos juveniles que SM y SJ ( $H = 17.1$ , 2 GL,  $P = < 0.0002$ ), en tanto que la SM tiene más preadultos que las otras ( $H = 21.4$ , 2 GL,  $P = < 0.0001$ ). La diferencia más evidente es que el BS tiene más adultos que las otras ( $H = 17.0.4$ , 2 GL,  $P = < .0002$ ).

Los genets del BS son más grandes que los de SM o SJ en cuanto a área basal, absoluta ( $H = 7.70$ , 2 GL,  $P = < 0.02$ ), y promedio ( $H = 10.0$ , 2 GL,  $P = < 0.006$ ); los de SJ son los de menor área basal promedio.

La longitud absoluta y promedio de los genets es menor en SJ ( $H = 9.67$ , 2 GL,  $P = < .007$  y  $H = 14.0$ , 2 GL,  $P = < .0009$  respectivamente). El número total de ramets vivos no difiere entre condiciones, pero sí el promedio de ramets vivos por genet, el cual es mayor en el BS que en SM y en ésta que en SJ ( $H = 9.19$ , 2 GL,  $P = < .01$ ). En otras el desarrollo de los genets y la disponibilidad del recurso son mayores en BS, intermedios en SM y menores en SJ.

Considerando la parte aprovechable de la especie, es decir los tallos  $\geq 5$  m de longitud también existen diferencias entre condiciones. En los BS la longitud total de los ramets  $> 5$  m es 5.4 veces mayor que en la SJ, y 2 veces mayor que en la SM, pero el 38% de esta longitud es aportada por los tallos reproductivos (o  $> 15$  m), que si se mantuviesen para permitir la fructificación y dispersión natural de la especie, además de restar un diez por ciento de desperdicio estimado por el ápice de los tallos, nos da una relación de longitud utilizable 3.5 a 1.3 veces mayor en los BS que en SJ O SM respectivamente.

Diferencias entre sitios.-- La SM-NB es cinco veces menos densa que la SM-LU pero su estructura es similar. La SJ-LU tiene menos de la tercera parte de las plántulas y el triple de juveniles que la SJ-NB. El BS-LU y el BS-NB son muy similares estructuralmente en ambas localidades (Figura 4a y 4b).

El análisis de contingencia muestra que las proporciones de categorías en los distintos sitios varía de uno a otro y tanto las categorías como los sitios están significativamente relacionados. ( $\chi^2 = 335.8$ , 15 GL,  $P = < 0.0001$ ). El número total de genets es mayor en la SM-LU y menor en la SM-NB ( $H = 37.3$ , 5 GL,  $P = < 0.0001$ ); la SJ-NB tiene más plántulas y la SM-NB menos, que los otros sitios ( $H = 34.1$ , 5 GL,  $P = < 0.0001$ ); las SM-LU y SJ-LU tienen más juveniles que los otros ( $H = 55.8$ , 5 GL,  $P = < 0.0001$ ); las SM-LU y SM-NB tienen más preadultos que los otros ( $H = 24.3$ , 5 GL,  $P = < 0.0002$ ); los BS-LU y BS-NB tienen más adultos que los otros ( $H = 21.0$ , 5 GL,  $P = < 0.0008$ ).

El área basal absoluta es mayor en el BS-LU y menor en SM-NB ( $H = 16.5$ , 5 GL,  $P = <$

0.005); la longitud total es mayor en los dos sitios de borde de selva y en la SM-LU, aunque estos tres son diferentes entre sí ( $H = 20.8$ , 5 GL,  $P = < 0.0009$ ); la longitud promedio de los genets es mayor en la SM-NB y BS-NB ( $H = 20.0$ , 5 GL,  $P = < 0.001$ ), en tanto que el número total de ramets es mayor en la SM-LU ( $H = 35.7$ , 5 GL,  $P = < 0.0001$ ) y su promedio es menor en la SJ-NB ( $H = 14.9$ , 5 GL,  $P = < 0.01$ ) respecto a los demás.

La disponibilidad del recurso es mayor en los dos sitios de BS. La SM-LU tiene cinco veces más tallos que la SM-NB, pero poco menos del doble de longitud de tallos aprovechables, ya que en esta última el 36 % de los tallos totales es  $> 5$  m en tanto que en la primera sólo el 13 %.

Existen estudios sobre D. spp en regiones adyacentes al sur de Quintana Roo; Chinchilla 1994 presenta datos para 12 parcelas de 0.25 ha en la Unidad de Manejo Forestal de San Miguel, San Andrés, Petén, Guatemala, en tanto que Belsky & Siebert 1995 para 5 sitios diferentes en Belice, con 25 parcelas de 100 m<sup>2</sup> en cada uno. Considerando los datos del presente trabajo como una sola población (sur de Quintana Roo) y la cercanía geográfica entre las tres regiones, es válido compararlos con fines descriptivos, a pesar de que existen diferencias en las unidades y método de muestreo, ya que se observa una gran similitud en los datos promedio expresados por ha en cuanto a número de tallos  $\geq 5$  m y a la longitud aprovechable

Comportamiento de  $\lambda$ .-- Al considerar los seis sitios como la población QR,  $\lambda$  varía ligeramente alrededor del valor promedio de 1.1135. Al nivel localidad  $\lambda$  es mayor en NB en las transiciones 1997 a 1998 y promedio (a lo que sin duda contribuyó el fuego en LU) pero no en transición 1998 a 1999 en la que fue ligeramente mayor en LU,.

Al nivel condiciones de selva  $\lambda$  es mayor en el BS, y en SM es mayor que en SJ, excepto en la transición 1998 a 1999 en la que fue mayor en ésta última.

En todas las transiciones el mayor incremento se obtiene en el BS-NB seguido del BS-LU y de la SM-NB, los menores se obtienen SJ-LU y SM-LU que fueron afectados por fuego, aunque se observa que en la segunda transición los valores de  $\lambda$  disminuyen en los tres sitios con mayor crecimiento en el año anterior, en tanto que aumentan en los otros tres, particularmente en la SM-LU (con afectación por fuego del 15% de los cuadros) y en la SJ-LU (afectación del 75%) en donde la recuperación es de 7 y 22% respectivamente.

En lo general, al excluir en el análisis a la SJ-LU, por haber sido quemado en su mayor parte, y su equivalente la SJ-NB, se obtiene un notable incremento en  $\lambda$  para LU, pero

también para NB y para QR.

El valor absoluto mayor de  $\lambda$  se obtiene en la primera transición agrupando los tres sitios de NB (1.2641) y agrupando los dos sitios de BS (1.1983), y para sitios aislados, en la transición promedio del BS-NB (1.2030).

En resumen el mayor crecimiento se da comparando sitios en el BS-NB, comparando condiciones en el BS y comparando localidades en NB.

Elasticidad.-- En cuanto a la elasticidad por categoría la tendencia general al nivel sitios es una importancia mayor de las categorías juveniles y adultos, los juveniles representan el 94% de la elasticidad en la SJ-LU afectada por el fuego, en tanto que los adultos más del 40% en la SJ-NB y el BS-NB. Al nivel de condiciones de selva la mayor relevancia recae en los adultos con valores del 67% para la SJ y de 37% para el BS seguidos de los juveniles; en la SM las cuatro categorías se reparten la elasticidad de manera más uniforme. En cuanto a localidades, en NB el 37% de la elasticidad corresponde a los adultos seguido de un 24% de los juveniles, en tanto que en LU el 31% corresponde a los adultos y un 35% a juveniles.

Respecto a los valores de elasticidad por proceso demográfico en el nivel sitios se observa, en la transición promedio, que la permanencia es el factor más importante con valores que van del 67% en la SM-NB al 90% en el la SJ-LU, y que los valores menores de la permanencia se asocian a los mayores de  $\lambda$  y van acompañados de una importancia relativa del crecimiento del 16 al 24%. Los procesos de menor peso son el regreso con máximo de 5% en SJ-LU y la fecundidad con máximo del 8% en el BS-NB.

Al nivel condiciones de selva la permanencia da cuenta de un 88% de la elasticidad en la SJ y de un 71% en SM y BS, en tanto que los porcentajes respectivos del crecimiento son del 9, 20 y 21%; los máximos de regreso y fecundidad son de 3 y 6% respectivamente.

La permanencia representa un 78 % en localidad LU y un 73% en NB y el crecimiento un 15 y 19% respectivamente y estos valores son del 75 y 18% para la población QR.

Otros parámetros poblacionales.--  $R_0$  es mayor en los sitios SM-NB y BS-NB, en la condición BS y en la localidad NB, al eliminar el sitio SJ-LU es evidente que el incendio ocurrido en este sitio afectó en gran medida esta tasa para LU.

Respecto a la probabilidad de que un recluta llegue a adulto, es mayor en el sitio SM-NB que presenta un valor del 45%, contra menos del 5% en los otros; por condiciones es mayor en SM con 16% seguida del BS con 4% y es muy baja en SJ con 0.6%. Por localidades es mayor en NB con 12% que en LU con 1.4%, pero al eliminar los sitios SJ-LU y SJ-NB,

nuevamente es evidente el efecto negativo del incendio, ya que estos valores cambian a 16 y 5% respectivamente.

Por otra parte, el tiempo de generación ( $\lambda$ ) o edad media de los padres de la descendencia producida por una población en la distribución estable de edades oscila entre 13 años en BS-NB a 32 años en SM-LU; por condición  $\lambda$  es de 15 años en BS, de 18 en SM y de 36 en SJ; por localidad de 23 años en LU y 16 para NB, considerando la población global QR es de 18 años.

### **EXTRACCIÓN EXPERIMENTAL DE TALLOS**

Para complementar las proyecciones poblacionales en cuanto a potencial de uso extractivo del recurso se efectuó una extracción experimental del 25 al 50 % de ramets mayores de 5 m en diez individuos adultos en cada una de las dos localidades, a los meses 0, 12 y 24. Estos individuos fueron seleccionados de los adyacentes a los cuadros permanentes y antes de remover los tallos fueron objeto de monitoreo a fin de permitir comparaciones con otros 20 individuos control seleccionados de los cuadros permanentes por talla y número de ramets similares, y evaluar si la extracción tuvo algún efecto en la sobrevivencia, reproducción o crecimiento mediante análisis de varianza de una vía.

En 1997 se extrajeron un total de 274 m de tallos que representaron el 40% de la longitud total de los 20 genets considerados, en el 98, 195 m (35%) y en el 99, 144 m (31%).

El análisis de varianza de un factor (extracción) con dos niveles (sí o no) muestra que no existen diferencias significativas entre individuos sujetos a extracción e individuos control en la longitud total inicial (1997) de los genets ni en la intermedia (1998), sin embargo para 1999 si existen diferencias significativas ( $F = 9.18$ ,  $P < .005$ ) con un notorio decremento en los sujetos de extracción. En cuanto a producción de racimos, número de ramets vivos y crecimiento anual, tampoco existen diferencias, aunque el crecimiento promedio fue 2.5 veces mayor en los sujetos de extracción a un año del primer corte y a un año del segundo corte el crecimiento fue dos veces mayor en los individuos control.

### **PLANTACIÓN EXPERIMENTAL *IN SITU***

Con la finalidad de evaluar el comportamiento de la especie en condiciones de cultivo se estableció una plantación en Noh Bec en la que el diseño consiste en un experimento de dos factores: tres condiciones de luz (luz plena, borde de selva e interior de selva) y dos de

disponibilidad de agua (con riego y sin riego) sobre un total de 396 plántulas de la misma talla; 198 juveniles disponibles fueron sembradas en el mismo sitio pero sólo bajo las tres condiciones de luz.

La plantación se estableció en un área adyacente a la plantación de cítricos del ejido Noh Bec, distante 15 km del poblado, en una superficie aproximada de 0.8 ha en agosto de 1998, todas las plantas fueron etiquetadas y medidas al momento de la siembra y 14 meses después.

Para evaluar si existen o no diferencias entre tratamientos se efectuaron análisis de varianza. Por lo que respecta a las 198 plantas juveniles sujetas a tres condiciones de luz el análisis de varianza en rangos muestra que no existen diferencias significativas entre los tres tratamientos en cuanto a la longitud total y número de ramets vivos iniciales. Sin embargo a un año y medio de sembradas el mismo análisis arroja diferencias significativas entre tratamientos ( $H = 13.0$ , 2 GL,  $P < 0.002$  en cuanto a longitud y  $H = 11.6$ , 2 GL,  $P < 0.003$  en cuanto a ramets vivos).

La comparación múltiple muestra que en el borde de la selva los individuos produjeron más ramets y alcanzaron una mayor longitud que en el interior de la selva o a luz directa con una  $P < 0.05$ , y que estas dos últimas condiciones no difieren entre sí. El mismo análisis no muestra diferencias en cuanto a crecimiento neto en longitud, a pesar de que este fue mayor en el borde seguido del interior de selva. Por otra parte en el borde e interior no hubo mortalidad en tanto que esta fue del 24% en el tratamiento a luz directa.

En cuanto a las 396 plántulas sembradas en tres condiciones de luz y dos de riego diversas dificultades operativas no permiten considerar con certidumbre el factor riego en los análisis. Las diferencias en cuanto a la luz son obviamente significativas ya que la mortalidad a luz plena fue del 100% (dos veces ya que la reposición tuvo la misma suerte) en tanto que la mortalidad en el borde de la selva fue del 32% y en el interior del 16%.

Al comparar las últimas dos condiciones parece haber diferencias importantes en cuanto al factor luz, más no así en cuanto al riego, en relación con la longitud total alcanzada, siendo ésta mayor en el interior de la selva. Asimismo la luz y el riego no parecen haber influido en la producción de hojas, pero si en su interacción, siendo mayor el número promedio de hojas en el interior con riego, que en el borde con riego.

## CONCLUSIONES

Se presentan una serie de aseveraciones que se consideran preliminares hasta no haber agotado los análisis y ser enriquecidas con los resultados de otros estudios y acciones sobre la especie, como el análisis del crecimiento en la plantación experimental establecida hace seis años en el Jardín Botánico Regional del CICY, o el curso de capacitación impartido a ejidatarios de Noh Bec por artesanos guatemaltecos en octubre de 1999 (Orellana y Escalante 1999).

La especie se distribuye esencialmente en todas las regiones con selva alta perennifolia de la vertiente Atlántica de México y es abundante en las áreas que aún mantienen esta vegetación ya sea primaria o asociaciones secundarias derivadas de ella.

Las dos especies reportadas para México podrían ser la misma.

La especie presenta elevados niveles de variación genética y esta es mayor dentro de las subpoblaciones que entre ellas.

El exceso de heterócigos encontrado sugiere una selección a favor de los mismos.

La población de Los Tuxtlas es diferente de las otras tres quizá debido a procesos relacionados con el aislamiento geográfico o bien a que realmente son especies distintas.

En cualquiera de las poblaciones NB, LU o LA se encuentra el 90% de la variación.

La densidad y estructura de las poblaciones difiere significativamente entre sitios, condiciones y localidades. La densidad, el área basal de los genets y la longitud aprovechable de tallos son mayores en La Unión que en Noh Bec, estructuralmente en LU hay más juveniles y en NB más plántulas. Esta diferencia puede deberse a que la especie se establece y mantiene mejor en selva alta pero la perturbación y fragmentación favorecen su desarrollo.

Sin embargo las diferencias son más evidentes en condiciones microambientales contrastantes. Prácticamente sólo en los bordes de camino hay individuos reproductores y una mayor proporción de plántulas debido a un reclutamiento más intenso por la cercanía de los reproductores, en contraste con las selvas madura y joven en las que el reclutamiento es menor y la estructura muestra una mayor proporción de juveniles.

Aunque las densidades totales son similares, en los bordes los genets están más desarrollados en cuanto a su área basal y longitud aprovechable que en la selva madura, y en ésta más que en la selva joven. Es obvio que la mayor radiación en el borde de selva es

el factor determinante en esto y las diferencias en selva madura y joven pueden deberse al factor tiempo o diferencias en su estructura y composición florística.

La disponibilidad del recurso es mayor en bordes de selva que en selva madura y en esta que en la selva joven. De lo anterior resulta que en términos de producción de tallos el borde de selva sería más apropiado para la eventual extracción y manejo del recurso, con la salvedad de respetar los tallos reproductivos, aunque con la misma restricción también es viable extraerlo en selvas maduras y jóvenes.

El crecimiento poblacional es mayor en el borde de selva, sin embargo oscila fuertemente de un año a otro debido a las perturbaciones y es menos azaroso en las selvas maduras.

La perturbación severa o moderada afecta el crecimiento individual y poblacional de inmediato, pero al plazo medio lo estimula.

La disponibilidad y el potencial del recurso son menores en áreas en buenas condiciones de conservación al igual que en el caso contrario con vegetación totalmente secundaria.

El escenario más próximo a la realidad es un mosaico de áreas perturbadas en una matriz de selva en distintas etapas sucesionales el cual parecer ser el ambiente ideal para el desarrollo y explotación de la especie.

La extracción de tallos estimula el crecimiento al corto plazo, pero su reiteración anual lo inhibe.

La sobreexplotación de tallos no acabaría con las poblaciones pero sí retrasaría su crecimiento en forma no compatible con un manejo sustentable, por lo que se deben aplicar tasas e intervalos de cosecha que aseguren una producción anual constante.

Las plántulas requieren la protección del arbolado para su establecimiento. Sin embargo el crecimiento y desarrollo de las plantas establecidas es mayor y más rápido en el borde de la selva y claros del interior.

Partimos de la hipótesis de que las especies de Desmoncus pueden ser un recurso que permita rentabilidad y sustentabilidad. Para probar esto debe adoptarse un plan de manejo realizado y regulado por las comunidades humanas presentes en donde está el recurso, con base en las características ecológicas de las poblaciones (historia de vida, dinámica poblacional, variabilidad) y de los individuos (ecofisiología, crecimiento de genets y ramets, prácticas de selección y fomento). Asimismo el plan de manejo debe incluir factores de mercado, optimización técnica en el procesamiento y uso de la materia prima, control de calidad y patrones socioculturales.

Nos parece que el potencial del recurso es evidente y más importante aún dos cosas: 1) La especie requiere, tanto para mantenerla, fomentarla o cultivarla y seleccionarla genéticamente, de la presencia de árboles, lo que implica la necesidad de mantener estos donde se manejase, y promovería el mantenimiento de vegetación arbolada en vez de su conversión a pastizales o campos de cultivo, problema realmente alarmante en el sureste mexicano. 2) El valor potencial se aplica a las regiones con selvas perennifolias y subperennifolias en las que se distribuyen especies de Desmoncus y no solo al área de estudio.

Si eventualmente el recurso se manejase con bases de sustentabilidad y fuese rentable, ello conduciría a los usuarios a la necesidad de un manejo adecuado de la selva sin tala, lo que desalentaría la práctica agrícola tradicional de roza, tumba y quema y favorecería el mantenimiento y recuperación de la selva original.

Con este afán se proponen las siguientes recomendaciones preliminares para el manejo sustentable del recurso:

Organizarse entre los usuarios del recurso.

Que cada quién seleccione distintas parcelas de cosecha en zonas con abundancia de caminos, brechas y obviamente del recurso.

Seleccionar para la cosecha sólo los individuos grandes con al menos tres tallos mayores de 5 m (categorías 3 y 4) pero preferentemente con varios más.

Aprovechar con anticipación todo lo que invariablemente se destruirá como tallos caídos hacia el camino, tallos dañados hacia el ápice, o en áreas de apertura de brechas, tumba y arrastre de madera.

Clasificar los tallos de cada planta en al menos dos categorías (de 5 a 10 m y mayores de 10 m) y cosechar no más de la tercera parte de cada una de estas.

No cosechar el o los tallos más grandes y sanos para permitir la fructificación y dispersión de semillas.

Rotar parcelas de modo que cada planta sea cosechada cada dos años.

Favorecer el desarrollo de plantas con tallos menores de 5 m mediante podas de saneamiento de tallos muertos o moribundos que estimulen la producción de nuevos tallos y podas de liberación de ramas de otras especies que les faciliten alcanzar el dosel.

Incrementar la densidad poblacional mediante la siembra en las parcelas de cosecha de plantas aviveradas de 2 a 3 años de edad en puntos de mayor entrada de luz y cercanía de



árboles.

Evitar el desperdicio de la materia prima, en la cosecha no dañando los tallos al pelarlos ni los tallos que quedan de renuevo, en el procesamiento haciéndolo en fresco y con cuidado, y en el uso, aprovechando las tiras de menor tamaño y calidad en artesanías pequeñas.

### **PERSPECTIVAS**

El conocimiento generado en CICY sobre especies de palmeras nativas como posibles sustitutos del ratán, especialmente en *D. quasillarius*, permitirá en el futuro cercano proponer un plan de manejo basado en sus características biológicas y ecológicas.

Por su parte la demostración de la utilidad del recurso efectuada con el curso de capacitación a habitantes de Noh Bec señalado anteriormente, en el que los participantes elaboraron diversos muebles y artesanías incrementa la posibilidad de la apropiación del recurso (y del conocimiento sobre el mismo) por alguna unidad social (familiar o comunitaria) de esta localidad y con ello de la interacción usuario – recurso basada en el conocimiento del mismo. Las líneas de acción futuras que se vislumbran como secuencia lógica de lo hasta ahora realizado para hacer real y demostrable el manejo sustentable del bayal en al menos una comunidad de México serían, entre otras:

Apoyar la formación y organización de al menos un grupo de artesanos de bayal en el establecimiento de talleres de producción y canales de comercialización, así como transfiriéndoles el conocimiento ecológico generado para el manejo del recurso.

Establecer acuerdos con los usuarios para realizar el monitoreo de las poblaciones del recurso en las parcelas de cosecha que sirva de base para ajustar la tasa de cosecha en niveles sustentables.

Desarrollar técnicas y máquinas simples que eliminen el desperdicio de materia prima en la cosecha y procesamiento, optimicen el trabajo y permitan crear estándares de calidad.

**Informe final del proyecto “Estudio demográfico y genético de *Desmoncus quasillarius* Bartlett (Arecaceae)” correspondiente al periodo 28 de noviembre de 1997 al 22 de marzo de 2000. (2ª. Versión)  
 Noviembre 2000**

**ÍNDICES**

<b>Índice de textos</b>	
Introducción	4
Objetivos	7
Área de estudio	8
La planta	9
Distribución	12
Introducción	12
Métodos	12
Resultados	13
Discusión	13
Variabilidad genética	15
Introducción	15
Métodos	16
Resultados	16
Discusión	17
Estructura y dinámica poblacional	19
Introducción	19
Métodos	20
Resultados	24
Discusión	29
Extracción experimental de tallos	31
Métodos	31
Resultados	31
Discusión	31

Plantación experimental in situ	33
Métodos	33
Resultados	33
Discusión	34
Conclusiones	36
Perspectivas	40
Literatura citada	41

<b>Índice de cuadros</b>	
1. Características de las dos localidades de muestreo	45
2. Distribución reportada de <u>Desmoncus</u> en México	46
3. Tamaño de la muestra, números observado y efectivo de alelos	47
4. Frecuencias alélicas para 12 loci	48
5. Número de loci polimórficos para 8 enzimas	49
6. Promedios poblacionales de parámetros de variabilidad genética	50
7. Valores de F para cada locus polimórfico	51
8. Estadísticos F de Wright para 12 loci	52
9. Identidades y distancias genéticas para cuatro poblaciones	53
10. Características de los seis sitios de muestreo	54
11. Categorías establecidas para los análisis poblacionales	55
12. Número de genets y ramets por sitio	56
13. Valores absolutos y promedio de área basal y longitud de genets	57
14. Valores de longitud de tallos	58
15. Abundancia de individuos y de tallos aprovechables en tres regiones	59
16. Valores de $\lambda$	60
17. Valores de elasticidad	61
18. Otros parámetros demográficos	62
19. Matrices de transición	63
20. Matrices de elasticidad	65

<b>Índice de figuras</b>	
1. Ubicación de localidades para el estudio demográfico	67
2. Mapa de distribución de <u>Desmoncus spp.</u> en México.	68
3. Dendograma de identidad genética para cuatro poblaciones	69
4. Estructura poblacional para seis sitios	70
5. Elasticidades para seis sitios	71

<b>Índice de anexos en CD</b>	
M66anex1. Proceso y protocolos para la electroforesis de isoenzimas	
M66distr.xls (localidades de distribución)	
M66isoen.txt (lecturas de zimogramas)	
M66dem*.xls (datos crudos demografía para cada uno de seis sitios)	
M66extra.xls (datos crudos extracción experimental de tallos)	
M66plan*.xls (datos crudos plantación)	
M66texto.doc (informe final textos)	
M66cuad.doc (informe final cuadros)	
M66inf3.doc (informe final cuadros)	
M66figs.doc (informe final figuras)	
M66fig*.* (figuras 1 a 5)	
M66resej.doc (resumen ejecutivo)	

## INTRODUCCIÓN

Las lianas son un grupo de plantas poco estudiadas en relación con otras formas biológicas a pesar de su importancia: su presencia es el rasgo más característico que distingue los bosques tropicales de los templados; son un componente estructural que literalmente amarra a la comunidad, aportan hasta una tercera parte de la hojarasca, son muy importantes para la fauna silvestre como alimento o componente estructural, representan de un 18 a 24% de los tallos > 2.5 cm en las selvas neotropicales y aportan alrededor del 20% de la riqueza florística en las flóculas locales (Gentry 1991).

Muchas lianas tienen valor económico o de uso como plantas alimenticias (Ipomoea, Piper, Vanilla), medicinales (Discorea composita) como material de construcción local (Bignoniaceae) o para la confección de utensilios, muebles o artesanías (diversas especies de Bignoniaceae, Araceae, Areacaceae), y todas las lianas silvestres son potencialmente productos forestales no maderables (PFNM) como lo demuestra el reciente interés por Ancistrocladus korupensis que presenta metabolitos con actividad contra el VIH (Foster & Sork 1997).

Los PFNM se proponen como alternativas de desarrollo sustentable que permitan tanto la conservación de las áreas naturales como el desarrollo de las comunidades humanas que las habitan (Goodland 1987, Peters 1994), lo que se refuerza con el alto valor económico reportado para el uso directo de algunos PFNM comparado con otros usos de selvas tropicales (Pearce & Moran 1994) como es el caso del ratán, obtenido de los tallos de diversas especies de palmas tipo liana que se distribuyen en el Viejo Mundo y con el cual se elaboran muebles finos, lo que representa un importante mercado de nivel mundial del orden de US \$ 3 billones anuales (Siebert 1995).

Diversos autores señalan el uso de especies de Desmoncus en todo el Neotrópico para hacer amarres, y para elaborar cestos y muebles rústicos. (Lundell 1937, Schultes 1940, Balick 1979, Galeano 1992, Henderson & Chávez 1993, Chinchilla 1994, Quero 1994, Henderson et al 1995, Belsky & Siebert 1995, Lorenzi et al, 1996, Braun 1997) y varios de ellos destacan la analogía biológica y de uso de las especies de Desmoncus con las de ratán, aunque reconocen que no es equiparable la magnitud del negocio; no obstante se describen dos regiones donde el uso de Desmoncus tiene importancia local y ha alcanzado refinamiento en la elaboración de muebles: Iquitos en Perú y El Petén en Guatemala. (Henderson & Chávez 1993; Chinchilla 1994).

En teoría las especies con altas densidades poblacionales, disponibilidad de producto a lo largo del año, demanda en el mercado y poco efecto adverso sobre otras plantas y animales pueden tener un uso extractivo importante, Belsky & Siebert (1995); además de esto las especies de Desmoncus poseen otras características favorables para tal fin, como su amplia distribución en diversos tipos de selvas y de condiciones de suelo, preferencia por sitios perturbados y comunidades secundarias, uso tradicional y el hábito de crecimiento clonal que permite la cosecha sin eliminar al individuo.

En las selvas neotropicales incluyendo a México existen especies como posibles sustitutos del ratán, con estas bases, desde 1993 se han iniciado una serie de estudios sobre cuatro especies de *Arecaceae* encaminados a valorar su potencial como sustitutos del ratán, centrados esencialmente en propiedades mecánicas y biomecánicas (Orellana *et al* 1999, Escalante 1996), cultivo, cosecha, procesamiento, propagación (Tzec *et al* 1999), micorrización (Carrillo *et al* 1998), efecto de la luz y ecología de poblaciones.

Este trabajo examina el aspecto de la estructura y dinámica poblacional de D. quasillarius en distintas condiciones de selva para estimar el potencial de uso extractivo del recurso en dos localidades del sur de Quintana Roo, México, mediante el uso de modelos matriciales que permiten proyectar el comportamiento futuro de la población y de experimentos de cultivo y extracción de tallos en campo. Asimismo aporta información sobre la diversidad genética y la distribución geográfica de las poblaciones de D. quasillarius como un componente esencial y necesario para la eventual apropiación y manejo del recurso con base en su sustentabilidad. El conocimiento la diversidad genética así como de la estructura y dinámica de sus poblaciones permite definir zonas apropiadas para el manejo y/o conservación del recurso, proponer tasas y estadios de extracción ecológicamente sustentables, proyectar riesgos y posibilidades de la misma extracción, proponer otras medidas de manejo, así como seleccionar germoplasma más adecuado para su cultivo.

Integrando esta línea de investigación con las otras ya emprendidas el panorama deseado es un modelo de manejo sustentable de un recurso silvestre de valor económico, que combine el cultivo con la extracción, fomente la permanencia o recuperación de las selvas tropicales y cuente con sólidas bases científicas y tecnológicas.

El recurso es actualmente de uso potencial y para utilizarlo en una escala y diseños mayores que la confección tradicional de canastos se requiere previamente la creación de capacidades tecnológicas y científicas. La forma biológica de la especie requiere, tanto para

mantenerla, fomentarla o cultivarla y seleccionarla genéticamente, de la presencia de árboles, lo que implica la necesidad de mantener estos donde se manejase la especie, lo que favorece a su vez el mantenimiento de vegetación arbolada en vez de su conversión a pastizales o campos de cultivo e implica por tanto la conservación de ecosistemas y especies, problema realmente alarmante en el área de estudio (sur de Quintana Roo) y en todo el sureste mexicano.

## OBJETIVOS

### General:

Fundamentar científicamente la utilización de un recurso con base en su sustentabilidad.

### Particulares:

Definir el ámbito preciso de distribución de *D. quasillarius* en la Península de Yucatán.

Conocer el nivel de diversidad genética del taxón y en la localización de zonas de mayor diversidad.

Evaluar la estructura y dinámica de sus poblaciones.

Describir las tasas de crecimiento poblacional, de producción y crecimiento de tallos y de extracción permisible.

Ensayar el cultivo de forma experimental *in situ*.



## ÁREA DE ESTUDIO

El estudio se realizó en dos localidades del sur de Quintana Roo, La Unión (LU) y Noh Bec (NB), a una entre ellas en línea recta distancia de 144 km (figura 1), con vegetación de selva alta perennifolia y selva mediana subperennifolia respectivamente (INEGI, 1981, Olmsted et al 1999) de acuerdo a la clasificación de tipos de vegetación de México de Miranda y Hernández X. (1958). Si bien la composición florística es muy similar en ambas localidades, difieren en forma notoria en el grado de fragmentación del ecosistema y en otras características que se muestran en el cuadro 1.

El análisis genético incluyó, además de estas dos localidades, la población Los Tuxtlas (TU) colectada en la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas UNAM en Veracruz, y la población Lacandona (LA), colectada en el camino de acceso a la zona arqueológica de Bonampak , Chiapas, para un total de cuatro poblaciones.

## LA PLANTA

Desmoncus es un género neotropical de palmas trepadoras que se distribuye desde el sur de Brasil y Bolivia hasta el sur de Veracruz, México (Uhl & Dransfield 1987). Las plantas de este género son fácilmente reconocibles por ser muy espinosas, de hábito trepador, presentar hojas pinnadas en cuyo ápice las pinnas se modifican en forma de espinas reflexas o acantófilos, además de formar densos agregados de tallos trepadores, mediante crecimientos rizomatosos de corta longitud (Standley 1958, Corner 1966). La taxonomía del género es confusa ya que no hay acuerdo unánime en el número de especies. Uhl & Dransfield (1987) consideran alrededor de 60 especies dentro del género en tanto que Henderson *et al* (1995) sólo 7 con 7 variedades.

Para México se citan dos especies: D. quasillarius Bartlett (Quero, 1992) y D. orthacanthos Mart. (Quero 1994) aunque es muy probable que la primera sólo sea un sinónimo de la segunda tal como proponen Henderson *et al* (1995).

Las especies de Desmoncus son comunes en las selvas tropicales altas y medianas, perennifolias y subperennifolias, de tierras bajas, principalmente en vegetación secundaria, áreas abiertas y bordes de ríos en tanto que son raras en el sotobosque (Uhl & Dransfield 1987, Quero 1992b); se reporta su presencia en distintos tipos de suelos en partes bajas, planas y drenadas en tanto que son raras en terrenos con pendiente o con inundaciones periódicas y pronunciadas (Belsky & Siebert 1995, Chinchilla 1994). En México existen en Veracruz, Oaxaca, Tabasco, Chiapas, Campeche y Quintana Roo.

Putz F. E. 1983, describe el desarrollo morfológico de D. isthmius, que es similar al de nuestro taxon: “La plántula no pasa por un largo estadio de roseta común en muchas palmas en el cual la base del tallo engruesa sin elongación de los entrenudos. Los entrenudos entre la segunda y tercera hoja de la plántula miden de 2 a 3 cm y conforme el primer tallo crece hasta 2 o 3 m los entrenudos crecen hasta 20 o 30 cm. El primer tallo es un clon incipiente que generalmente alcanza un diámetro de 0.3 a 0.4 cm y muere al alcanzar los 4 o 5 m de altura; cuando tiene de 35 a 40 cm comienza a desarrollarse una yema en su primer o segundo entrenudo, la cual representa el segundo tallo del clon que se desplaza lateralmente de 1 a 1.5 cm del primero al iniciar su elongación. Los siguientes tallos son sucesivamente de mayor diámetro hasta que el décimo a quinceavo tallo son producidos; a partir de esta

talla los siguientes tallos presentan un diámetro de 1.3 a 1.5 cm. El crecimiento vertical de los tallos no se ve diferido por un largo periodo de establecimiento y por lo tanto pueden alcanzar más rápidamente áreas mejor iluminadas que otras palmas; en consecuencia los tallos son pequeños en diámetro lo cual limita a su vez el mantenimiento del follaje desde las raíces; el crecimiento del genet en área foliar esta dado entonces por la producción sucesiva de ramas basales cada vez más grandes desde un sistema rizomatoso que se expande indefinidamente”.

En cuanto a su sistema de reproducción es válido suponer que la especie sea normalmente de fecundación cruzada y que el proceso sea similar al descrito para D. polyacanthos y D. mitis (Listabarth 1994) y para Bactris guineensis y B. major (Essig 1971) que involucran condición de protógino, un proceso de termogénesis y emisión de fragancia durante la antesis, y un síndrome de cantaridofilia. Aunque la fecundación cruzada es la regla, la coexistencia de varias inflorescencias en el mismo tallo o en la misma planta hacen que la geitonogamia sea posible” (Listabarth 1994).

Las siguientes observaciones personales en campo complementan la visión de la forma de desarrollo de nuestro sistema. Sólo fructifican los individuos grandes con tallos mayores de 10 m de longitud y en condiciones heliófitas, en forma asincrónica desde julio hasta enero con un pico en julio - agosto. Pruebas de germinación en condiciones de laboratorio muestran que las semillas germinan de 20 a 60 %, siendo este porcentaje mayor es condiciones de oscuridad (Orellana, datos no publicados). Observaciones personales en condiciones de vivero indican: porcentajes de germinación de 0 a 89 % con una media de 21.8 ( $\pm$  30.9 D.E.), la germinación transcurre entre los 2 a 8 meses después de colectada y sembrada la semilla. Al parecer las semillas no son viables más allá de seis a ocho meses después de su maduración, por lo que se asumió que no existe un banco de semillas de la especie. La primera hoja emerge en forma lanceolada para después abrir en forma bipartida. Las siguientes hojas son bipartidas y tetrapartidas sin formación aparente de tallo y espinas pero sí un engrosamiento de la base. Posteriormente aparecen hojas con seis o más pinnas y se inicia la formación de un tallo y de las espinas. Cuando un tallo alcanza de uno a dos m se inicia la diferenciación de las pinnas terminales de las hojas en acantófilos. Poco antes o después de esta diferenciación aparecen retoños laterales de forma cónica, los que abrirán con hojas diferenciadas o no, y tan gruesos y armados, conforme al estado de desarrollo del genet. A medida que crece un ramet se va enganchando de otras plantas y se arquea de

forma tal que su longitud puede ser varias veces mayor que su altura; el diámetro hacia el ápice del ramet se incrementa con el crecimiento del mismo en tanto que hacia la base disminuye como resultado del secado y abscisión de las hojas basales conforme crece; si logra alcanzar el dosel o el bordo expuesto, el extremo superior del ramet se torna más vigoroso y fructifica eventualmente. Existen por lo menos tres factores limitantes para que un ramet pueda alcanzar el dosel: 1) La falta de luz, en tanto sea muy baja la radiación que reciba, el crecimiento anual de una plántula es mínimo, lo que parece favorecer la existencia de un banco de plántulas; 2) La caída de árboles y ramas constituye un factor claro de mortalidad de plántulas y ramets; 3) Uno o varios fitófagos no determinados perforan y consumen el meristemo de los tallos poco desarrollados; por lo general en los últimos dos casos el ramet muere lentamente. Los individuos mueren fácilmente en sus primeros estadios, pero conforme se desarrolla el rizoma la mortalidad disminuye al funcionar como estructura de almacenamiento y producir retoños aún después de haber sido cortados o quemados todos los tallos. Los tallos emergen muy juntos uno a otro y no existen evidencias de separación de los mismos, por lo que la especie crece pero no se propaga clonalmente.

## DISTRIBUCIÓN.

### Introducción

La distribución geográfica de los seres vivos es el resultado de la historia geológica y evolutiva, de procesos ecológicos como la dispersión y de características propias del taxon en cuestión. El conocimiento de la distribución de los distintos grupos de organismos constituye por si mismo un vasto tema abordado por distintas escuelas biogeográficas. La incertidumbre taxonómica existente en la delimitación de las especies del género Desmoncus, aunada a su gran variabilidad morfológica dificulta determinar con certeza el ámbito de distribución de cada especie y el presente trabajo se limita a conocer el ámbito de distribución de Desmoncus spp en México, para detectar las áreas donde existe el recurso y donde sería eventualmente posible utilizarlo.

Sin embargo es conveniente echar un vistazo a la distribución actual conocida de las especies del género para la mejor comprensión del sistema. Con base en el tratamiento de Henderson et al 1995, en el que se reconocen 7 especies con 7 variedades, se aprecia que la mayor parte de las especies y variedades se encuentran en Sudamérica, específicamente en la Amazonia, que varias de ellas son simpátricas, que solo dos especies se restringen a regiones particulares y que una sola extiende su distribución hacia Centroamérica y el sur de México.

Henderson (1995) señala que la taxonomía del género aún no está totalmente resuelta y que su tratamiento debe ser considerado como provisional; la gran variación en *D. mitis*, *D. polycanthos* y *D. orthacanthos* no está bien entendida lo que dificulta la determinación de un espécimen particular y es en parte debido a la frecuente ocurrencia de híbridos en el género. En este sentido resulta interesante el hecho de que, para Guatemala, Standley (1958) reporta seis especies, de las cuales cinco (incluyendo *D. quasillarius*) se encuentran en el Petén, cuya porción norte corresponde fisiográficamente según Miranda (1958) a la Península de Yucatán.

### Método.

La distribución de las especies del género en México se determinó mediante la revisión directa ejemplares y etiquetas de Desmoncus spp de los herbarios MEXU, XAL y CICY, así

como de los registros del Jardín Botánico Regional CICY, y se complementó con observaciones de campo y revisión de literatura. Se revisaron un total de 78 ejemplares y etiquetas de herbario, 17 registros del Jardín Botánico Regional del CICY y 19 observaciones en campo, para un total de 114 registros. Para los registros que no contaban con coordenadas éstas fueron aproximadas a partir de diversas cartas topográficas 1:250000 de INEGI con lo que se obtuvieron 94 puntos georeferenciados, los cuales se vertieron en el mapa de vegetación de México (Rzedowsky 1968) para obtener su distribución actual y potencial.

### **Resultados.**

Los registros obtenidos se muestran en el mapa de distribución (Figura 2), se resumen en el cuadro 2 y se detallan en el archivo digital anexo m66distr.xls.

Desmoncus se distribuye en los estados de Veracruz, Oaxaca, Tabasco, Chiapas, Campeche y Quintana Roo en las zonas por debajo de los 600 msnm que aún mantienen vegetación primaria o secundaria esencialmente de tipo selva alta perennifolia.

El 79% de los registros corresponden a Quintana Roo, Veracruz y Oaxaca lo cual aparenta una buena representación en colecciones que sin embargo es falsa ya que en los tres estados la mayoría de las colectas se concentran respectivamente, en las zonas de La Unión, Los Tuxtlas y Temascal, pero colectas aisladas fuera de estas zonas indican que su distribución y abundancia podría ser más amplia.

La escasa representación en las otras regiones incluidas (norte de Belice, Petén, Tabasco, Chiapas, Campeche) es sólo eso ya que observaciones personales recientes en La Lacandona y el norte del Petén indican que la(s) especie(s) es abundante en al menos estas dos regiones.

Es evidente que existen errores en la determinación de los ejemplares revisados ya que incluyen supuestamente 5 especies cuando a lo mucho debiesen ser las dos reportados por Quero (1992, 1994).

### **Discusión**

La revisión permitió verificar la distribución del género señalada para México por Quero (1992, 1994) más no así en lo que respecta a las diferencias establecidas por dicho autor para las dos especies reportadas (*D. quasillarius* y *D. orthacanthos*), por lo que mantenemos

abierta la posibilidad de que sean sólo una, tal como lo propone Henderson *et al* (1995) en la que *D. orthacanthos* es el nombre válido.

Durante la colecta en Los Tuxtlas, Veracruz, encontramos restos de racimos que presentan el pedúnculo espinoso sólo en la base, tal como lo describe Quero (1992) para *D.*

quasillarius, siendo que para el mismo autor esta especie no existe en Veracruz. En La Lacandona colectamos infrutescencias con la misma característica. Ambas observaciones refuerzan el planteamiento que las dos especies reportadas para México son una sola. Sin embargo el análisis de variación genética segrega a la población de Veracruz de las otras tres, por lo que la duda se mantiene y serán necesarios estudios posteriores para corroborar esta hipótesis.

Desmoncus se distribuye en México en la vertiente Atlántica en áreas con selvas alta perennifolia y mediana subperennifolia, pero no abarca la totalidad del área de distribución de esta última, estando su límite aproximado entre los 16° 07' a 19° 38' de latitud Norte y los 87° 58' a 96° 44' de longitud Oeste.

Se infiere que su distribución se correspondía al continuo de selva alta que existía en el SE de México, y que se ha fragmentado y disminuido en forma paralela a la destrucción de esta selva. La enorme transformación que ha sufrido el paisaje en el sur de Veracruz, Tabasco y norte de Chiapas implica que en estas zonas el recurso sea escaso. Aun y cuando Quero (1992) incluye la especie en el extremo sur del estado de Yucatán, ni los registros consultados ni recorridos de campo permiten confirmar que exista en él. No obstante en la selva Lacandona, el sur de Campeche y Quintana Roo y el norte del Petén, que aún forman un continuo de selva alta, el recurso es conspicuo.

Con base en observaciones de campo es posible afirmar que el recurso es abundante en el sur de Quintana Roo, pero lo es aún más en la selva Lacandona de Chiapas y en el norte del Petén guatemalteco cuyas selvas tienen un mayor grado de conservación. Por el contrario, no existe en las áreas que alguna vez fueron selvas y han sido radicalmente transformadas.

## VARIABILIDAD GENÉTICA

### Introducción

La genética de poblaciones es el estudio de cómo las leyes de Mendel y otros principios genéticos se aplican a poblaciones enteras. Ya que la evolución es el proceso y resultado de cambio progresivo en la composición genética de una población, la genética de poblaciones es esencial para el estudio y entendimiento de los fenómenos evolutivos. Como ciencia que pretende explicar y predecir los efectos de factores de tipo genético (segregación, recombinación, mutación), ecológico (tamaño de la población, sistemas de entrecruzamiento, distribución geográfica) y evolutivo (deriva génica, selección natural) en las unidades evolutivas o poblaciones. Por si fuese poco esta diversidad de factores interactúan entre si haciendo del objeto algo realmente complejo que requiere ser abordado desde distintos enfoques que incluyen la elaboración de modelos teóricos, la observación y descripción minuciosas, la identificación de patrones y la manipulación experimental. A partir de la formulación de la ley de Hardy-Weinberg en 1908, un gran número de científicos han hecho grandes aportes al desarrollo de la genética de poblaciones desde las distintas aproximaciones señaladas, de modo que actualmente cuenta con sólidos cimientos tanto teóricos como observacionales. Con el desarrollo de la técnica de electroforesis de proteínas y su aplicación al estudio de la variación genética en los 60's fue posible obtener estimaciones directas de esta con base en parámetros de la estructura molecular del producto primario de los genes y con ello abrió el camino al desarrollo en las últimas dos décadas de otras técnicas moleculares como RAPIDs, RFLPs, AFLPs, etc, que escudriñan la variación al nivel mismo del ADN.

Con estas herramientas y cuerpos teóricos, la genética de poblaciones trata actualmente de describir los niveles de variación genética dentro y entre poblaciones, y de explicar esta variación en términos de las llamadas fuerzas evolutivas (selección natural, deriva génica, mutación, migración y sistemas de entrecruzamiento) así como entender diversos procesos evolutivos fundamentales como la adaptación, la especiación y la filogenia.

En términos de conservación, la genética de poblaciones puede ser muy útil para proponer métodos y estrategias para la conservación de taxones relevantes relacionados con: la colecta de germoplasma que maximice la variabilidad, programas de cruce que disminuyan la



depresión por endogamia, áreas prioritarias y mínimas para el establecimiento de reservas,

## **Método**

Se colectaron 6 pinnas sanas de una hoja madura expuesta al sol de individuos con al menos 1 tallo mayor de 10 m situados en el borde de caminos a razón de 40 individuos en cada una de las siguientes cuatro poblaciones: alrededores de Paso del Danto en La Unión, Q. Roo (LU); camino a “El Huasteco” en Noh Bec, Q. Roo (NB); Estación de Biología Tropical UNAM en Los Tuxtlas, Ver. (TU) y en el camino de acceso a la zona arqueológica de Bonampak en la Selva Lacandona, Chis. (LA). Las pinnas se congelaron en nitrógeno líquido para su transporte a Mérida, donde se transfirieron a un ultracongelador a  $-80\text{ }^{\circ}\text{C}$  hasta su utilización. Las enzimas se extrajeron por maceración con una mezcla de los buffers YO y VEGII y el macerado se absorbió en wicks de papel Wathman Chr 3 MM los cuales se almacenaron en tubos ependorf y ultracongelación para su utilización.

Se utilizó la técnica de electroforesis horizontal en geles de almidón al 12 % (y sacarosa al 3 %) con dos sistemas de soluciones amortiguadoras y probando un total de 17 enzimas.

Una vez hechas las lecturas se procedió a efectuar el análisis con la ayuda del programa Biosys vers. 1.7 con el cual se obtuvieron los siguientes parámetros de variación genética: número de alelos promedio por locus, número efectivo de alelos por locus, porcentaje de loci polimórficos, heterocigosidad, índices de fijación y distancias genéticas entre poblaciones.

Una descripción detallada del proceso y de los protocolos de extracción, de sistemas amortiguadores y de tinción se describen en el anexo 1.

## **Resultados**

### Variación genética

De las 17 enzimas probadas se obtuvo actividad y resolución aceptables en 8 de ellas (ACP, APX, EST, GDH, LAP, 6PGD, PGI, PGM), en tres enzimas la actividad y resolución fue regular (MDH, GOT, ME) y en seis más fue mínima o ausente (ADH, DIA, IDH, SKD, MNR, CPX). Se reportan las ocho primeras.

En estas ocho enzimas se registraron un total de 12 loci y 34 alelos, en seis enzimas se presentó un solo locus, en tanto que en dos de ellas se presentaron tres. En cuanto al número de alelos por locus 8 loci presentaron 2 alelos, 2 con tres, 1 con 5 y 1 con 6.

Entre las poblaciones el número promedio de alelos por locus varía de 1.75 en TU a 2.58 en

NB, en tanto que el número promedio efectivo de alelos por locus varía en las mismas poblaciones de 1.42 a 2.05. Estos datos se detallan en el cuadro 3.

Las frecuencias alélicas se detallan en el cuadro 4. En el se observa que sólo el locus GDH es monomórfico en las 4 poblaciones y que la población con menor número de loci polimórficos es TU. El número de loci polimórficos para cada población se detalla en el cuadro 5.

En cuanto a promedios poblacionales, el porcentaje de loci polimórficos varía de 58.3 en TU a 91.7 en LU y NB en tanto que el número de alelos por loci y el número efectivo de alelos por loci fueron siempre mayores en NB y menores en TU. La heterocigosidad observada fue siempre mayor que la esperada lo que indica un exceso de heterócigos especialmente en LU y LA. Estos datos se muestran en el cuadro 6.

Los índices de fijación  $F$  para cada loci y población se muestran en el cuadro 7. Se aprecia un exceso de heterócigos para la gran mayoría de loci, lo que no concuerda con lo reportado en la literatura y requiere la verificación señalada en un principio.

### Estructura genética

Los estadísticos  $F$  de Wright se presentan en el cuadro 8. Los valores promedio de  $F_{is}$  y  $F_{it}$  indican un exceso de heterócigos dentro de las subpoblaciones y entre la población total en tanto que  $F_{st}$  indica que aproximadamente el 10 % de la variación total reside en las subpoblaciones.

Las identidades y distancias genéticas de Nei se muestran en el cuadro 9. Es evidente que las cuatro poblaciones se parecen mucho entre si y que TU es la que menos se parece a las otras tres.

En la figura 3 se muestra un dendograma de identidades genéticas de Nei obtenido por UPGMA, donde son más evidentes estas relaciones. Destaca el agrupamiento de LU y LA, de este par con NB y la segregación de TU.

### **Discusión**

Los niveles de variación genética encontrados para nuestro sistema son mucho mayores que los reportados por Hamrick y Godt (1990) para un gran número de plantas. A reserva de profundizar en las pruebas y análisis, esto podría deberse a fecundación cruzada casi obligada, a procesos de hibridización o a factores históricos, lo cual constituye un tema de

estudio por si solo que requeriría de estudios particulares para determinarlo con certeza y que salen del alcance de este proyecto.

Por lo que respecta a la estructura genética se observan altos niveles de heterocigosis ( $F_{is} = -0.3760$ ,  $F_{it} = -0.24$ ) por encima de los reportados para otras especies lo que indicaría una fuerte presión selectiva a favor de los heterocigotos que pudiera estar determinada por una dispersión a grandes distancias tanto del polen como de las semillas.

Por otra parte el índice  $F_{st}$  indica que entre las subpoblaciones se encuentra el 10% de la diversidad genética, por lo que la mayor parte de esta (90%) se puede encontrar en cualquiera de las subpoblaciones. Sin embargo la subpoblación TU es la que presenta menores niveles de variación lo cual podría deberse a procesos de endogamia favorecidos por el aislamiento geográfico de esta población, o bien, que efectivamente corresponda a otra especie.

## ESTRUCTURA Y DINÁMICA POBLACIONAL

### Introducción

Cada especie puede ser descrita por su historia o ciclo de vida, definida esta como la manera en que los organismos viven su ciclo de vida o más precisamente, cómo son sus patrones de crecimiento, diferenciación, almacenamiento, reproducción (principalmente) y muerte a lo largo de su vida (Begon et al 1986).

Existe una gran diversidad de historias de vida y cada especie es única en este sentido; sin embargo existen patrones, similitudes y diferencias cuyo entendimiento y explicación son uno de los objetivos fundamentales de la ecología moderna, el análisis de las historias de vida siempre involucra comparaciones inter e intraespecíficas (Begon et al 1986).

Las historias de vida no son inmutables, están fijadas dentro de ciertos límites por el genotipo del individuo, pero existe plasticidad determinada por la interacción del genotipo con el ambiente por lo que al analizar una historia de vida debe considerarse el producto de un proceso evolutivo, la forma en que estos productos interactúan con el ambiente al nivel individuo y si esta interacción ha sido a su vez objeto de evolución (Begon et al 1986).

Los principales componentes de la historia de vida de un organismo son las tasas y características de tamaño, crecimiento, desarrollo y reproducción. Si bien el análisis de las historias de vida nos permite establecer comparaciones, patrones y diversas inferencias teóricas o prácticas, para el manejo o conservación de una especie requerimos mayor información, esto es que tan abundante es la especie, como se estructuran sus poblaciones por sexo y/o edad, y como varían éstas en el tiempo y ante distintas condiciones ambientales. El entendimiento de los factores que influyen o determinan la abundancia, estructura y dinámica de las poblaciones es otro de los objetos de la ecología moderna.

La ecología de poblaciones es el estudio del tamaño, y en menor grado de la distribución, de las poblaciones de plantas y animales, así como de los procesos que lo determinan (Begon y Mortimer 1986). Generalmente los estudios poblacionales se basan en censos en los que se registra el número de individuos reconociendo individuos de diferentes edades, tallas o sexo, en áreas definidas, con repeticiones tanto en el espacio como en el tiempo y/o realizando censos similares que incluyan manipulaciones experimentales. Como ciencia, posee un sólido respaldo teórico y observacional que podemos remontar a décadas o siglos.

El ciclo de vida es la unidad de descripción fundamental de un organismo; la ecología, la genética, la evolución, la fisiología y otras disciplinas biológicas convergen en el estudio del ciclo de vida. Las tasas de natalidad, crecimiento, desarrollo y mortalidad en las cuales se basa la demografía, describen el desarrollo de los organismos a todo lo largo de su ciclo vital. Al determinar estas tasas en el contexto de la historia de vida, la demografía da cuenta de la estructura y dinámica de la población. La respuesta de estas tasas a la variabilidad del ambiente determina la dinámica poblacional en tiempo ecológico y la evolución de la historia de vida en tiempo evolutivo (Caswell 1989).

Así, la demografía es un método poderoso para calcular la fuerza de la selección natural en las características de historia de vida para condiciones diversas. Las herramientas básicas para ello son: edad, talla, cuadros específicos de reproducción y mortalidad; la ecuación de Euler-Lotka que relaciona las características de historia de vida a la adecuación; la representación matricial de esta ecuación, que la generaliza a poblaciones clasificadas por estado y tamaño tanto como por edad; así como la sensibilidad y elasticidad de la adecuación a cambios en los rasgos de historia de vida (Stearns 1992).

## **Métodos**

### Toma de datos

La especie es conspicua en bordes de selva pero también está presente en selvas conservadas y secundarias; un muestreo preliminar indicó la necesidad de incluir los bordes de selva ya que en apariencia sólo ahí se presentaban reproductores. En cada localidad se escogieron tres microambientes diferentes en cuanto a las condiciones de disponibilidad de luz y del arbolado: selva madura o conservada con poca luz (SM), selva joven o perturbada con luz media (SJ) y borde de selva - camino con mayor luz (BS), para un total de dos localidades, tres condiciones de selva y seis sitios, cuyas características se muestran en el cuadro 10.

En cada sitio se trazaron al azar 20 cuadros permanentes de 100 m<sup>2</sup>. Se consideró un genet a cada planta separada claramente de otras y un ramet a cada tallo. Se marcaron con cinta de plástico y tinta indeleble todos los genets enraizados dentro de cada cuadro y sus respectivos ramets. El censo se realizó en tres ocasiones en el mes de diciembre de 1997, 1998 y 1999; en abril de 1998 el 75% de los cuadros de muestreo del sitio SJ-LU sufrió los efectos de un incendio y otro de menor intensidad afectó el 15% de los cuadros del sitio SM-

LU; a pesar del ruido que esto implica se incluyen en los análisis considerando que la población no desapareció en ambos sitios y mostró tendencia a recuperarse, además que el factor fuego es al parecer parte del sistema o una realidad inevitable.

En cada cuadro se registró el número total de genets, y para cada genet, el diámetro a la base en cm del conjunto de ramets, la altura máxima en m y el número de ramets; para cada ramet se registró el diámetro en mm a la mitad del primer entrenudo, la longitud en m del cuello al ápice de la hoja distal, el número de inflorescencias o infrutescencias y el estado de salud; con el diámetro a la base se obtuvo el área basal y con la sumatoria de la longitud de los ramets, la longitud total de cada genet. En el primer censo se registró el diámetro a la altura del pecho de los árboles mayores de 5 cm presentes en cada cuadro. Todos los datos fueron medidos por el mismo observador con cinta diamétrica, vernier, cinta métrica y una vara telescópica de 5 m; la dificultad de medir los tallos muy largos se superó con el apoyo de dos personas con pértigas para marcarlos y medirlos por secciones.

Ante la imposibilidad de determinar la edad de genets y ramets se clasificaron en cuatro y siete categorías, de acuerdo a su tamaño y morfología. Las categorías de genets son: 1 = Plántula, sin tallo, hoja bipartida o tetrapartida, 2 = Juvenil, con uno o varios tallos < 5 m, 3 = Preadulto, con al menos un tallo  $\geq 5 < 15$  m, 4 = Adulto con al menos un tallo  $\geq 15$  m o con flor o fruto. Las categorías de ramets son: 1 = Plántula, sin tallo, 2 = Juvenil, con tallo y pinnas terminales no diferenciadas, 3 = Retoño sin abrir, 4 = Juvenil, tallo < 5 m y pinnas terminales diferenciadas, 5 = Preadulto, tallo  $\geq 5 < 15$  m, 6 = Adulto, tallo  $\geq 15$  m, 7 = Adulto, tallo con flor o fruto. (Cuadro 11).

Se eligieron cuatro categorías de genets para facilitar la estimación de las existencias del recurso en función de que los tallos utilizados por los artesanos son aquellos mayores de cinco metros y tratar de establecer comparaciones con evaluaciones similares en Guatemala y Belice (Chinchilla 1993, Belsky & Siebert 1995).

Con base en las pruebas de germinación se asumió que no existe un banco de semillas y la fecundidad se estimó directamente mediante el conteo de reclutas en los dos últimos censos. Finalmente se procedió al análisis de la estructura y dinámica poblacional con el uso de los programas Stage Coach ver. 2.3 (Cochran 1992), Sigma Stat (Jandel Scientific 1992) y Excell (Microsoft Corporation 1997). El análisis se realizó en tres niveles: 1) Por localidades, comparando el conjunto de los sitios 1, 2 y 3 = LU contra el conjunto de los sitios 4, 5 y 6 = NB, en tanto que el conjunto de los seis sitios corresponde a la región sur del estado de

Quintana Roo (QR). 2) Por condición ambiental, comparando los conjuntos: sitios 1 y 4 = selva madura, sitios 2 y 5 = selva joven, y sitios 3 y 6 = borde de selva, y 3) Por sitios, comparando los seis sitios entre sí. En los niveles agrupados (localidades y condiciones) se utilizaron los valores promedio de cada agrupamiento para el análisis matricial y las sumatorias en el caso de la estructura.

### Análisis de la estructura

Se realizó con base en los datos de 1997 para evitar el efecto del fuego en los dos sitios afectados. Las diferencias en cuanto al número de individuos en cada categoría se evaluaron con pruebas de  $\chi^2$ , las diferencias en cuanto a número total de genets, área basal, longitud y número de ramets se evaluaron mediante análisis de varianza en rangos de Kruskal-Wallis y para aislar los grupos que difieren de otros se utilizó el método de comparaciones múltiples de Student-Newman-Keuls o el de Dunn (Zar 1984).

### Método matricial

La dinámica de las poblaciones puede ser descrita con precisión mediante el uso de modelos matriciales lineales que partiendo de la clasificación de los individuos que conforman la población en clases de edad o de estado y del monitoreo periódico de parámetros de historia de vida (tasas de sobrevivencia, crecimiento, mortalidad y fecundidad) de cada una de estas clases, permiten proyectar el comportamiento futuro de la población.

Leslie (1945) introdujo el uso de las matemáticas matriciales en el desarrollo de modelos de comportamiento de las poblaciones, al proponer un modelo matricial basado en la sobrevivencia y fecundidad de clases discretas de edad en una población. Lefkovitch (1965) propuso un modelo más general en una población clasificada por estados. Estos modelos se resumen en la ecuación  $n(t+1) = An(t)$ , donde A, la matriz de proyección poblacional, es una matriz cuadrada no negativa e irreducible con n renglones y n columnas (nxn) donde cada elemento ( $a_{ij}$ ,  $i, j = 1, 2, \dots, n$ ) es la transición promedio por individuo de la clase de edad j al tiempo t a la clase de edad i, al tiempo t+1 y en donde  $n(t)$  y  $n(t+1)$  son los vectores poblacionales que describen la abundancia de los individuos en las n categorías en los tiempos t y t+1 respectivamente. Desde entonces ha habido un gran desarrollo y uso de los modelos matriciales y en la actualidad son una metodología robusta para modelar el comportamiento de las poblaciones. En general estos modelos asumen que las clases de edad o estado elegidas son apropiadas, que los parámetros de historia de vida no cambian con el tiempo, son independientes de la densidad y son iguales para todos los individuos

dentro de una determinada clase y que dichos parámetros son suficientes para determinar la dinámica de la población. Sin embargo se sabe que otros factores como la heterogeneidad del ambiente, la densidad, la proporción de sexos y las interacciones biológicas afectan dichas tasas. Para aclarar este conflicto Caswell (1989) puntualiza la diferencia entre predecir y proyectar. Una predicción es un intento de describir anticipadamente que pasará; en una proyección, el intento es describir que pasaría dadas ciertas hipótesis. Si lo que se quiere es predecir el futuro de la población el modelo es incierto, pero si la pregunta es ¿cuál sería el comportamiento de la población si las condiciones presentes se mantuviesen indefinidamente?, la utilización del modelo no depende de los supuestos de independencia de la densidad y constancia del ambiente. Interpretados como proyecciones, los resultados de un análisis demográfico revelan las relaciones entre las condiciones presentes y la población que las experimenta, es decir el impacto de las condiciones ambientales en las tasas vitales a través del ciclo de vida, y no el comportamiento futuro de la población. Estos modelos permiten calcular diversos índices demográficos como la tasa asintótica de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ), la distribución estable de edades o estados ( $w$ ) y el valor reproductivo ( $v$ ), los cuales son una función implícita de las entradas de la matriz. Otra parte importante del análisis de la matriz es investigar como varían estos índices (el ciclo de vida) en respuesta a cambios en las entradas de la matriz, los cuales pueden ser de interés en diversos contextos como: medir que tan importante es una tasa vital para el crecimiento poblacional, es decir la contribución relativa de los distintos coeficientes al crecimiento poblacional; evaluar los efectos de los errores en la estimación; cuantificar los efectos de perturbaciones ambientales en las tasas vitales; evaluar estrategias alternativas de manejo de recursos y evaluar la intensidad de la selección natural. (Caswell 1989).

La conexión entre demografía y evolución surge del reconocimiento de que si el ciclo de vida es la unidad de descripción de un organismo es parte del fenotipo y por lo tanto, un sujeto de explicación adaptativa, como lo son las características anatómicas, fisiológicas o conductuales. Esta conexión fue hecha por primera vez por Fisher (1930) quien definió la tasa intrínseca de crecimiento,  $r$ , como una medida de la adecuación de un genotipo particular para estar representado en las futuras generaciones y esta dada, para dicho genotipo y siendo las demás condiciones iguales, por  $r$  (o por  $\lambda = e^r$ ). Las tasas vitales son parte del fenotipo y por lo tanto están sujetas a variación genética, de modo que cambios genéticos en las entradas de la matriz pueden producir cambios en los índices demográficos.



Dado que la adecuación es esencialmente un concepto demográfico la relación entre la tasa de crecimiento poblacional y las perturbaciones al ciclo de vida proveen una medida del efecto de los cambios genéticos en la adecuación. La teoría de la selección natural predice que aquellos rasgos que ocasionen un incremento en la adecuación serán favorecidos, de modo que los análisis de sensibilidad (perturbaciones) puede ayudar a predecir combinaciones de rasgos que se verían favorecidos por selección o a responder preguntas relacionadas con los cinco contextos de interés señalados.

El análisis de sensibilidad generalizado por Caswell (1978) permite analizar que tan sensible es  $\lambda$  a cambios en los elementos de la matriz. La aproximación más simple es cambiar cada elemento  $a_{ij}$  por un porcentaje constante y calcular numéricamente  $\lambda$ , lo que sin embargo está limitado a estos valores. El enfoque analítico para estimar la sensibilidad esta dado por la ecuación  $s_{ij} = v_i w_j / \langle w, v \rangle$ ; al calcular  $s_{ij}$  para todos los elementos de la matriz se obtiene una estimación de la sensibilidad de  $\lambda$  a pequeños cambios en cada transición  $a_{ij}$ , relativos a cambios de igual magnitud en otros elementos de A (de Kroon, et al 1986). Sin embargo ello implica dos problemas; el primero es que fecundidad y sobrevivencia son medidos en diferentes unidades y escalas de modo que una unidad de cambio en una no necesariamente es proporcional a la otra; el segundo es de interpretación de las  $s_{ij}$ , un valor grande de  $s_{ij}$  significa que  $a_{ij}$  es importante y que pequeños cambios en el pueden resultar en cambios grandes en  $\lambda$ , sin embargo  $s_{ij}$  puede ser grande aún si  $a_{ij} = 0$ .

Para evitar estos problemas, de Kroon (1986) propuso una medida analítica de sensibilidad proporcional conocida como elasticidad ( $e_{ij}$ ). La elasticidad del elemento de la matriz  $a_{ij}$  es un coeficiente de sensibilidad adimensional que permiten comparar los elementos de la matriz o diferentes matrices, está dada por:  $e_{ij} = (a_{ij} / \lambda) (\delta \lambda / \delta a_{ij}) = (\delta \log \lambda / \delta \log a_{ij}) = (a_{ij} / \lambda) (s_{ij})$  y mide la contribución proporcional de cada  $a_{ij}$  a  $\lambda$ . La sumatoria de las  $e_{ij}$  es igual a uno lo que permite establecer comparaciones.

## Resultados

### Estructura

La especie estuvo presente en el 100% de los cuadros de muestreo, excepto en el sitio BS-LU con un 85%, y en los sitios SM-NB y BS-NB con un 95%. Existen diferencias significativas entre localidades, condiciones y sitios en cuanto a número de genets en cada categoría (estructura poblacional), abundancia (densidad), tamaño de los genets (área basal, longitud,

número de ramets) y existencias del recurso (longitud aprovechable de tallos).

La figura 4 muestra la estructura poblacional a los tres niveles, en lo general las poblaciones se conforman en su mayoría de plántulas y juveniles y son pocos los preadultos y adultos; aunque es evidente que la población SM presenta más preadultos y juveniles que las otras dos condiciones, por lo que su estructura es diferente, lo que sucede también en la población LU que tiene más juveniles al compararla con NB, y que las poblaciones borde de selva tienen más adultos que las otras dos.

En el cuadro 12 se señalan el número de genets y ramets por categoría para los seis sitios de muestreo; en el cuadro 13 los valores de área basal y longitud de genets para localidades, condiciones y sitios así como los de longitud de tallos en el cuadro 14, que son los parámetros estructurales utilizados para describir los resultados a continuación.

Diferencias entre localidades.-- Las proporciones de individuos por categoría varían entre ambas localidades y ambas características están significativamente relacionadas ( $\chi^2 = 94.8$ , 3 GL,  $P = < 0.0001$ ). El número total de genets es significativamente mayor en LU ( $H = 10.6$ , 1 GL,  $P = < .001$ ) en particular respecto a individuos juveniles ( $H = 26.8$ , 1 GL,  $P = < 0.0001$ ).

También difieren en área basal absoluta ( $H = 6.45$ , 1 GL,  $P = < .01$ ) y número total de ramets ( $H = 20.9$ , 1 GL,  $P = < 0.0001$ ) pero no en cuanto a la longitud total de genets, es decir, los rizomas en LU son más grandes y hay más ramets que en NB, pero en longitud son similares. La longitud aprovechable es ligeramente mayor en LU.

Diferencias entre condiciones.-- El análisis de contingencia muestra que las proporciones de categorías en las tres condiciones varían de una a otra y tanto las categorías como los sitios están relacionados. ( $\chi^2 = 183.6$ , 6 GL,  $P = 0.0001$ ). El número total de genets es mayor en SJ que en BS ( $H = 6.32$ , 2 GL,  $P = < 0.04$ ). Llevando el análisis a cada categoría de genets se observa que la SJ tiene más plántulas que la SM y el BS ( $H = 8.84$ , 2 GL,  $P = < 0.01$ ) lo cual resulta contradictorio en apariencia ya que los totales respectivos son 199, 107 y 293, pero no si se considera que dos de los cuarenta cuadros del BS contienen el 57% de las plántulas. El BS tiene menos juveniles que SM y SJ ( $H = 17.1$ , 2 GL,  $P = < 0.0002$ ), en tanto que la SM tiene más preadultos que las otras ( $H = 21.4$ , 2 GL,  $P = < 0.0001$ ). La diferencia más evidente es que el BS tiene más adultos que las otras ( $H = 17.04$ , 2 GL,  $P = < .0002$ ).

Los genets del BS son más grandes que los de SM o SJ en cuanto a área basal, absoluta ( $H = 7.70$ , 2 GL,  $P = < 0.02$ ), y promedio ( $H = 10.0$ , 2 GL,  $P = < 0.006$ ); los de SJ son los de

menor área basal promedio.

La longitud absoluta y promedio de los genets es menor en SJ ( $H = 9.67$ , 2 GL,  $P = < .007$  y  $H = 14.0$ , 2 GL,  $P = < .0009$  respectivamente). El número total de ramets vivos no difiere entre condiciones, pero sí el promedio de ramets vivos por genet, el cual es mayor en el BS que en SM y en ésta que en SJ ( $H = 9.19$ , 2 GL,  $P = < .01$ ). En otras el desarrollo de los genets y la disponibilidad del recurso son mayores en BS, intermedios en SM y menores en SJ.

Considerando la parte aprovechable de la especie, es decir los tallos  $\geq 5$  m de longitud también existen diferencias entre condiciones (cuadro 14). En los BS la longitud total de los ramets  $> 5$  m es 5.4 veces mayor que en la SJ, y 2 veces mayor que en la SM, pero el 38% de esta longitud es aportada por los tallos reproductivos ( $> 15$  m), que si se mantuviesen para permitir la fructificación y dispersión natural de la especie, además de restar un diez por ciento de desperdicio estimado por el ápice de los tallos, nos da una relación de longitud utilizable 3.5 a 1.3 veces mayor en los BS que en SJ O SM respectivamente.

Diferencias entre sitios.-- La SM-NB es cinco veces menos densa que la SM-LU pero su estructura es similar. La SJ-LU tiene menos de la tercera parte de las plántulas y el triple de juveniles que la SJ-NB. El BS-LU y el BS-NB son muy similares estructuralmente en ambas localidades (Figura 4a y 4b).

El análisis de contingencia muestra que las proporciones de categorías en los distintos sitios varia de uno a otro y tanto las categorías como los sitios están significativamente relacionados. ( $\chi^2 = 335.8$ , 15 GL,  $P = < 0.0001$ ). El número total de genets es mayor en la SM-LU y menor en la SM-NB ( $H = 37.3$ , 5 GL,  $P = < 0.0001$ ); la SJ-NB tiene más plántulas y la SM-NB menos, que los otros sitios ( $H = 34.1$ , 5 GL,  $P = < 0.0001$ ); las SM-LU y SJ-LU tienen más juveniles que los otros ( $H = 55.8$ , 5 GL,  $P = < 0.0001$ ); las SM-LU y SM-NB tienen más preadultos que los otros ( $H = 24.3$ , 5 GL,  $P = < 0.0002$ ); los BS-LU y BS-NB tienen más adultos que los otros ( $H = 21.0$ , 5 GL,  $P = < 0.0008$ ).

El área basal absoluta es mayor en el BS-LU y menor en SM-NB ( $H = 16.5$ , 5 GL,  $P = < 0.005$ ); la longitud total es mayor en los dos sitios de borde de selva y en la SM-LU, aunque estos tres son diferentes entre si ( $H = 20.8$ , 5 GL,  $P = < 0.0009$ ); la longitud promedio de los genets es mayor en la SM-NB y BS-NB ( $H = 20.0$ , 5 GL,  $P = < 0.001$ ), en tanto que el número total de ramets es mayor en la SM-LU ( $H = 35.7$ , 5 GL,  $P = < 0.0001$ ) y su promedio es menor en la SJ-NB ( $H = 14.9$ , 5 GL,  $P = < 0.01$ ) respecto a los demás.

La disponibilidad del recurso es mayor en los dos sitios de BS. La SM-LU tiene cinco veces más tallos que la SM-NB, pero poco menos del doble de longitud de tallos aprovechables, ya que en esta última el 36 % de los tallos totales es > 5 m en tanto que en la primera sólo el 13 %.

Existen estudios sobre D. spp en regiones adyacentes al sur de Quintana Roo; Chinchilla 1994 presenta datos para 12 parcelas de 0.25 ha en la Unidad de Manejo Forestal de San Miguel, San Andrés, Petén, Guatemala, en tanto que Belsky & Siebert 1995 para 5 sitios diferentes en Belice, con 25 parcelas de 100 m<sup>2</sup> en cada uno. Considerando los datos del presente trabajo como una sola población (sur de Quintana Roo) y la cercanía geográfica entre las tres regiones, es válido compararlos con fines descriptivos, a pesar de que existen diferencias en las unidades y método de muestreo, ya que se observa una gran similitud en los datos promedio expresados por ha en cuanto a número de tallos  $\geq 5$  m y a la longitud aprovechable (cuadro 15).

### Dinámica

Comportamiento de  $\lambda$ .-- En el cuadro 16 se presentan los valores de  $\lambda$  para los tres niveles de análisis, para los dos transiciones anuales obtenidas y su promedio.

Al considerar los seis sitios como la población QR,  $\lambda$  varía ligeramente alrededor del valor promedio de 1.1135. Al nivel localidad  $\lambda$  es mayor en NB en las transiciones 1997 a 1998 y promedio (a lo que sin duda contribuyó el fuego en LU) pero no en transición 1998 a 1999 en la que fue ligeramente mayor en LU,.

Al nivel condiciones de selva  $\lambda$  es mayor en el BS, y en SM es mayor que en SJ, excepto en la transición 1998 a 1999 en la que fue mayor en ésta última.

En todas las transiciones el mayor incremento se obtiene en el BS-NB seguido del BS-LU y de la SM-NB, los menores se obtienen SJ-LU y SM-LU que fueron afectados por fuego, aunque se observa que en la segunda transición los valores de  $\lambda$  disminuyen en los tres sitios con mayor crecimiento en el año anterior, en tanto que aumentan en los otros tres, particularmente en la SM-LU (con afectación por fuego del 15% de los cuadros) y en la SJ-LU (afectación del 75%) en donde la recuperación es de 7 y 22% respectivamente.

En lo general, al excluir en el análisis a la SJ-LU, por haber sido quemado en su mayor parte, y su equivalente la SJ-NB, se obtiene un notable incremento en  $\lambda$  para LU, pero también para NB y para QR.

El valor absoluto mayor de  $\lambda$  se obtiene en la primera transición agrupando los tres sitios de

NB (1.2641) y agrupando los dos sitios de BS (1.1983), y para sitios aislados, en la transición promedio del BS-NB (1.2030).

En resumen el mayor crecimiento se da comparando sitios en el BS-NB, comparando condiciones en el BS y comparando localidades en NB.

Elasticidad.-- En la figura 5 y en el cuadro 17 se presentan los valores de elasticidad por proceso demográfico y por categoría obtenidos de las matrices de transición promedio para los sitios, condiciones y localidades señaladas.

En cuanto a la elasticidad por categoría la tendencia general al nivel sitios es una importancia mayor de las categorías juveniles y adultos, los juveniles representan el 94% de la elasticidad en la SJ-LU afectada por el fuego, en tanto que los adultos más del 40% en la SJ-NB y el BS-NB. Al nivel de condiciones de selva la mayor relevancia recae en los adultos con valores del 67% para la SJ y de 37% para el BS seguidos de los juveniles; en la SM las cuatro categorías se reparten la elasticidad de manera más uniforme. En cuanto a localidades, en NB el 37% de la elasticidad corresponde a los adultos seguido de un 24% de los juveniles, en tanto que en LU el 31% corresponde a los adultos y un 35% a juveniles. Respecto a los valores de elasticidad por proceso demográfico en el nivel sitios se observa, en la transición promedio, que la permanencia es el factor más importante con valores que van del 67% en la SM-NB al 90% en el la SJ-LU, y que los valores menores de la permanencia se asocian a los mayores de  $\lambda$  y van acompañados de una importancia relativa del crecimiento del 16 al 24%. Los procesos de menor peso son el regreso con máximo de 5% en SJ-LU y la fecundidad con máximo del 8% en el BS-NB.

Al nivel condiciones de selva la permanencia da cuenta de un 88% de la elasticidad en la SJ y de un 71% en SM y BS, en tanto que los porcentajes respectivos del crecimiento son del 9, 20 y 21%; los máximos de regreso y fecundidad son de 3 y 6% respectivamente.

La permanencia representa un 78 % en localidad LU y un 73% en NB y el crecimiento un 15 y 19% respectivamente y estos valores son del 75 y 18% para la población QR.

Otros parámetros poblacionales.-- En el cuadro 9 se presentan otros parámetros demográficos calculados con Stage Coach (Cockran 1992) para la transición promedio.  $R_0$  es mayor en los sitios SM-NB y BS-NB, en la condición BS y en la localidad NB, al eliminar el sitio SJ-LU es evidente que el incendio ocurrido en este sitio afectó en gran medida esta tasa para LU.

Respecto a la probabilidad de que un recluta llegue a adulto, es mayor en el sitio SM-NB que

presenta un valor del 45%, contra menos del 5% en los otros; por condiciones es mayor en SM con 16% seguida del BS con 4% y es muy baja en SJ con 0.6%. Por localidades es mayor en NB con 12% que en LU con 1.4%, pero al eliminar los sitios SJ-LU y SJ-NB, nuevamente es evidente el efecto negativo del incendio, ya que estos valores cambian a 16 y 5% respectivamente.

Por otra parte, el tiempo de generación ( $\lambda$ ) o edad media de los padres de la descendencia producida por una población en la distribución estable de edades oscila entre 13 años en BS-NB a 32 años en SM-LU; por condición  $\lambda$  es de 15 años en BS, de 18 en SM y de 36 en SJ; por localidad de 23 años en LU y 16 para NB, considerando la población global QR es de 18 años.

Finalmente las matrices de probabilidad de transición y las matrices de elasticidad se presentan en los cuadros 19 y 20 respectivamente.

### **Discusión.**

La estructura varía entre localidades, condiciones y sitios; sin duda la especie es muy plástica y las poblaciones se comportan de forma diferente en distintas condiciones. En el BS la estructura tiene forma de J invertida con una mayor proporción de plántulas y adultos con relación a SM donde la estructura toma forma de U invertida y tiene proporcionalmente más juveniles. En la SJ hay más plántulas pero también bastantes juveniles.

Asimismo, la abundancia y el tamaño de los genets en cuanto a área basal y longitud total son mayores en el BS que en SM y en éstas que en SJ. Lo mismo sucede con la disponibilidad de tallos aprovechables (> 5m) que es de 1.3 a 3.5 veces mayor en el BS que en SM y SJ respectivamente.

Al comparar las dos localidades se observa que la abundancia de la especie es dos veces mayor en LU que en NB, sin embargo la disponibilidad de tallos aprovechables es similar. Por lo que respecta a los parámetros poblacionales, la tendencia general de  $\lambda$  es ser mayor en el BS que en SM y SJ, y en NB que en LU, sin embargo existen fuertes variaciones anuales en su comportamiento en casi todos los sitios debidas sin duda a la perturbación severa en SJ-LU y a perturbación moderada en SM-LU y BS-NB.

Los sitios BS-LU, SM-NB y SJ-NB no fueron afectados por actividades humanas y la variación en  $\lambda$  fue de menor magnitud; de cualquier forma las oscilaciones anuales parecen ser la regla por lo que es pertinente realizar el análisis de matrices periódicas a partir de un

mayor número de transiciones anuales para evaluar el efecto de la heterogeneidad del ambiente.

En cuanto a la elasticidad el proceso más importante es la permanencia seguida del crecimiento, mientras que la regresión y la fecundidad son los de menor importancia relativa. Por su parte la categoría más importante es la de adultos seguida de la de juveniles, cuando consideramos a los sitios aislados, pero al agruparlos por localidad la importancia tiende a diluirse entre las cuatro categorías.

Al parecer las diferencias entre condiciones ambientales se deben a las mismas. La especie se ve favorecida por la perturbación, si ésta es moderada como en los bordes, la especie crece y se reproduce más rápido que sin perturbación.

El sitio SM-LU en apariencia no ha sufrido perturbación severa pero ha estado sujeto a un régimen de perturbación ligera y continua y muestra mucho mayor densidad de genets que el equivalente SM-NB, que guarda fisonómicamente un mayor grado de conservación y en el que la perturbación humana es negligible.

La perturbación severa la afecta profundamente pero la favorecería al largo plazo siempre y cuando se permita la recuperación de la selva y exista un entorno de selva, tal como pudiera ser el caso de LU en comparación con NB.

## EXTRACCIÓN EXPERIMENTAL DE TALLOS

### Método.

Para complementar las proyecciones poblacionales en cuanto a potencial de uso extractivo del recurso se efectuó una extracción experimental del 25 al 50 % de ramets mayores de 5 m en diez individuos adultos en cada una de las dos localidades, a los meses 0, 12 y 24. Estos individuos fueron seleccionados de los adyacentes a los cuadros permanentes y antes de remover los tallos fueron objeto de monitoreo a fin de permitir comparaciones con otros 20 individuos control seleccionados de los cuadros permanentes por talla y número de ramets similares, y evaluar si la extracción tuvo algún efecto en la sobrevivencia, reproducción o crecimiento mediante análisis de varianza de una vía.

### Resultados

En 1997 se extrajeron un total de 274 m de tallos que representaron el 40% de la longitud total de los 20 genets considerados, en el 98, 195 m (35%) y en el 99, 144 m (31%).

El análisis de varianza de un factor (extracción) con dos niveles (sí o no) muestra que no existen diferencias significativas entre individuos sujetos a extracción e individuos control en la longitud total inicial (1997) de los genets ni en la intermedia (1998), sin embargo para 1999 si existen diferencias significativas ( $F = 9.18$ ,  $P < .005$ ) con un notorio decremento en los sujetos de extracción. En cuanto a producción de racimos, número de ramets vivos y crecimiento anual, tampoco existen diferencias, aunque el crecimiento promedio fue 2.5 veces mayor en los sujetos de extracción a un año del primer corte y a un año del segundo corte el crecimiento fue dos veces mayor en los individuos control.

### Discusión.

La extracción de un 40% de los tallos en la primera cosecha tuvo un efecto ligeramente favorable en el crecimiento de los genets a un año, pero la segunda cosecha (35%) invirtió el efecto dando como resultado una fuerte disminución en la longitud total de los genets y por ende de la disponibilidad del recurso para la tercera cosecha que fue la mitad de la primera. Sin embargo la cosecha no afectó en forma significativa el número de ramets vivos, la producción de racimos o el crecimiento neto.



Esto indica que si bien la sobrecosecha reiterada del recurso no acabaría con el, sí disminuiría su disponibilidad, por lo que para lograr un manejo sustentable son necesarias una serie de medidas que se discuten con mayor amplitud en las conclusiones.

## PLANTACIÓN EXPERIMENTAL *IN SITU*

### Método.

Con la finalidad de evaluar el comportamiento de la especie en condiciones de cultivo se estableció una plantación en Noh Bec en la que el diseño consiste en un experimento de dos factores: tres condiciones de luz (luz plena, borde de selva e interior de selva) y dos de disponibilidad de agua (con riego y sin riego) sobre un total de 396 plántulas de la misma talla; 198 juveniles disponibles fueron sembradas en el mismo sitio pero sólo bajo las tres condiciones de luz.

Se realizaron las siguientes actividades para establecer la plantación: cálculo y compra de requerimientos para la instalación de sistema de riego; transporte a Noh Bec de plantas del vivero CICY, poliducto y tanques rotoplast; trazo de hileras y perforación de pocetas; eliminación de Pteridium aquilinum en la franja correspondiente a luz directa; instalación de un sistema de riego consistente (construcción de 2 estructuras de cemento y block de 2.5 m de altura, instalación de 2 tanques rotoplast de 1100 lt, tendido a 15 cm de profundidad de 170 m de poliducto de 2", instalación de 5 válvulas, diversas conexiones, conexión a tubería de PVC hidráulico milimétrico de 6" alimentada por una bomba preexistente de 150 HP distante a 400 m, y prueba del sistema); colecta en la zona de 130 plántulas para completar las 400 requeridas para el experimento; etiquetado y evaluación de cada uno de los 594 individuos a sembrar (número de tallos, longitud y diámetro de los mismos, y número de hojas en el caso de las plántulas).

La plantación se estableció en un área adyacente a la plantación de cítricos del ejido Noh Bec, distante 15 km del poblado, en una superficie aproximada de 0.8 ha en agosto de 1998, todas las plantas fueron etiquetadas y medidas al momento de la siembra y 14 meses después.

Para evaluar si existen o no diferencias entre tratamientos se efectuaron análisis de varianza.

### Resultados.

Por lo que respecta a las 198 plantas juveniles sujetas a tres condiciones de luz el análisis de varianza en rangos muestra que no existen diferencias significativas entre los tres tratamientos en cuanto a la longitud total y número de ramets vivos iniciales. Sin embargo a

un año y medio de sembradas el mismo análisis arroja diferencias significativas entre tratamientos ( $H = 13.0$ , 2 GL,  $P < 0.002$  en cuanto a longitud y  $H = 11.6$ , 2 GL,  $P < 0.003$  en cuanto a ramets vivos).

La comparación múltiple muestra que en el borde de la selva los individuos produjeron más ramets y alcanzaron una mayor longitud que en el interior de la selva o a luz directa con una  $P < 0.05$ , y que estas dos últimas condiciones no difieren entre sí. El mismo análisis no muestra diferencias en cuanto a crecimiento neto en longitud, a pesar de que este fue mayor en el borde seguido del interior de selva. Por otra parte en el borde e interior no hubo mortalidad en tanto que esta fue del 24% en el tratamiento a luz directa.

En cuanto a las 396 plántulas sembradas en tres condiciones de luz y dos de riego diversas dificultades operativas no permiten considerar con certidumbre el factor riego en los análisis. Las diferencias en cuanto a la luz son obviamente significativas ya que la mortalidad a luz plena fue del 100% (dos veces ya que la reposición tuvo la misma suerte) en tanto que la mortalidad en el borde de la selva fue del 32% y en el interior del 16%.

Al comparar las últimas dos condiciones parece haber diferencias importantes en cuanto al factor luz, más no así en cuanto al riego, en relación con la longitud total alcanzada, siendo ésta mayor en el interior de la selva. Asimismo la luz y el riego no parecen haber influido en la producción de hojas, pero si en su interacción, siendo mayor el número promedio de hojas en el interior con riego, que en el borde con riego.

## **Discusión.**

De las plantas juveniles sembradas en tres condiciones lumínicas, el crecimiento en longitud y número de ramets fue significativamente mayor en la condición borde de selva que en el interior o a luz plena y la mortalidad fue del 24% a luz directa, mientras que ningún individuo murió en el borde o el interior de selva.

Por su parte las plántulas no lograron establecerse en condiciones de luz plena. En apariencia la mejor condición para el establecimiento natural de plántulas se da en el interior de la selva donde la mortalidad es mínima y el crecimiento en longitud y producción de hojas mayor.

Los resultados sugieren que las plántulas requieren de nodrizaje para su establecimiento, pero una vez establecidas su crecimiento es muy lento a menos que haya una apertura en el dosel. En el estadio de plántula el riego resulta contraproducente ya que favorece el

desarrollo de ruderales de rápido crecimiento que las desplazan fácilmente excepto en condiciones de baja luminosidad como en el interior de la selva. Para que el riego fuese benéfico se requeriría labores intensivas de deshierbe que no serían redituables por los años que se necesitarían para que los individuos alcancen una talla productiva.

Sin poder ser concluyentes al momento, el establecimiento de plantaciones in situ deberá hacerse con plantas crecidas en vivero hasta el estadio juvenil y en condiciones de luminosidad intermedia como en el borde de selva o en claros en el interior de la misma.

## CONCLUSIONES

Se presentan una serie de aseveraciones que se consideran preliminares hasta no haber agotado los análisis y ser enriquecidas con los resultados de otros estudios y acciones sobre la especie, como el análisis del crecimiento en la plantación experimental establecida hace seis años en el Jardín Botánico Regional del CICY, o el curso de capacitación impartido a ejidatarios de Noh Bec por artesanos guatemaltecos en octubre de 1999 (Orellana y Escalante 1999).

La especie se distribuye esencialmente en todas las regiones con selva alta perennifolia de la vertiente Atlántica de México y es abundante en las áreas que aún mantienen esta vegetación ya sea primaria o asociaciones secundarias derivadas de ella.

Las dos especies reportadas para México podrían ser la misma.

La especie presenta elevados niveles de variación genética y esta es mayor dentro de las subpoblaciones que entre ellas.

El exceso de heterócigos encontrado sugiere una selección a favor de los mismos.

La población de Los Tuxtlas es diferente de las otras tres quizá debido a procesos relacionados con el aislamiento geográfico o bien a que realmente son especies distintas.

En cualquiera de las poblaciones NB, LU o LA se encuentra el 90% de la variación.

La densidad y estructura de las poblaciones difiere significativamente entre sitios, condiciones y localidades. La densidad, el área basal de los genets y la longitud aprovechable de tallos son mayores en La Unión que en Noh Bec, estructuralmente en LU hay más juveniles y en NB más plántulas. Esta diferencia puede deberse a que la especie se establece y mantiene mejor en selva alta pero la perturbación y fragmentación favorecen su desarrollo.

Sin embargo las diferencias son más evidentes en condiciones microambientales contrastantes. Prácticamente sólo en los bordes de camino hay individuos reproductores y una mayor proporción de plántulas debido a un reclutamiento más intenso por la cercanía de los reproductores, en contraste con las selvas madura y joven en las que el reclutamiento es menor y la estructura muestra una mayor proporción de juveniles.

Aunque las densidades totales son similares, en los bordes los genets están más desarrollados en cuanto a su área basal y longitud aprovechable que en la selva madura, y

en ésta más que en la selva joven. Es obvio que la mayor radiación en el borde de selva es el factor determinante en esto y las diferencias en selva madura y joven pueden deberse al factor tiempo o diferencias en su estructura y composición florística.

La disponibilidad del recurso es mayor en bordes de selva que en selva madura y en esta que en la selva joven. De lo anterior resulta que en términos de producción de tallos el borde de selva sería mas apropiado para la eventual extracción y manejo del recurso, con la salvedad de respetar los tallos reproductivos, aunque con la misma restricción también es viable extraerlo en selvas maduras y jóvenes.

El crecimiento poblacional es mayor en el borde de selva, sin embargo oscila fuertemente de un año a otro debido a las perturbaciones y es menos azaroso en las selvas maduras.

La perturbación severa o moderada afecta el crecimiento individual y poblacional de inmediato, pero al plazo medio lo estimula.

La disponibilidad y el potencial del recurso son menores en áreas en buenas condiciones de conservación al igual que en el caso contrario con vegetación totalmente secundaria.

El escenario más próximo a la realidad es un mosaico de áreas perturbadas en una matriz de selva en distintas etapas sucesionales el cual parecer ser el ambiente ideal para el desarrollo y explotación de la especie.

La extracción de tallos estimula el crecimiento al corto plazo, pero su reiteración anual lo inhibe.

La sobreexplotación de tallos no acabaría con las poblaciones pero sí retrasaría su crecimiento en forma no compatible con un manejo sustentable, por lo que se deben aplicar tasas e intervalos de cosecha que aseguren una producción anual constante.

Las plántulas requieren la protección del arbolado para su establecimiento. Sin embargo el crecimiento y desarrollo de las plantas establecidas es mayor y más rápido en el borde de la selva y claros del interior.

Partimos de la hipótesis de que las especies de Desmoncus pueden ser un recurso que permita rentabilidad y sustentabilidad. Para probar esto debe adoptarse un plan de manejo realizado y regulado por las comunidades humanas presentes en donde esta el recurso, con base en las características ecológicas de las poblaciones (historia de vida, dinámica poblacional, variabilidad) y de los individuos (ecofisiología, crecimiento de genets y ramets, prácticas de selección y fomento). Asimismo el plan de manejo debe incluir factores de mercado, optimización técnica en el procesamiento y uso de la materia prima, control de

calidad y patrones socioculturales.

Nos parece que el potencial del recurso es evidente y más importante aún dos cosas: 1) La especie requiere, tanto para mantenerla, fomentarla o cultivarla y seleccionarla genéticamente, de la presencia de árboles, lo que implica la necesidad de mantener estos donde se manejase, y promovería el mantenimiento de vegetación arbolada en vez de su conversión a pastizales o campos de cultivo, problema realmente alarmante en el sureste mexicano. 2) El valor potencial se aplica a las regiones con selvas perennifolias y subperennifolias en las que se distribuyen especies de Desmoncus y no solo al área de estudio.

Si eventualmente el recurso se manejase con bases de sustentabilidad y fuese rentable, ello conduciría a los usuarios a la necesidad de un manejo adecuado de la selva sin tala, lo que desalentaría la práctica agrícola tradicional de roza, tumba y quema y favorecería el mantenimiento y recuperación de la selva original.

Con este afán se proponen las siguientes recomendaciones preliminares para el manejo sustentable del recurso:

Organizarse entre los usuarios del recurso.

Que cada quién seleccione distintas parcelas de cosecha en zonas con abundancia de caminos, brechas y obviamente del recurso.

Seleccionar para la cosecha sólo los individuos grandes con al menos tres tallos mayores de 5 m (categorías 3 y 4) pero preferentemente con varios más.

Aprovechar con anticipación todo lo que invariablemente se destruirá como tallos caídos hacia el camino, tallos dañados hacia el ápice, o en áreas de apertura de brechas, tumba y arrastre de madera.

Clasificar los tallos de cada planta en al menos dos categorías (de 5 a 10 m y mayores de 10 m) y cosechar no más de la tercera parte de cada una de estas.

No cosechar el o los tallos más grandes y sanos para permitir la fructificación y dispersión de semillas.

Rotar parcelas de modo que cada planta sea cosechada cada dos años.

Favorecer el desarrollo de plantas con tallos menores de 5 m mediante podas de saneamiento de tallos muertos o moribundos que estimulen la producción de nuevos tallos y podas de liberación de ramas de otras especies que les faciliten alcanzar el dosel.

Incrementar la densidad poblacional mediante la siembra en las parcelas de cosecha de

plantas aviveradas de 2 a 3 años de edad en puntos de mayor entrada de luz y cercanía de árboles.

Evitar el desperdicio de la materia prima, en la cosecha no dañando los tallos al pelarlos ni los tallos que quedan de renuevo, en el procesamiento haciéndolo en fresco y con cuidado, y en el uso, aprovechando las tiras de menor tamaño y calidad en artesanías pequeñas.



## PERSPECTIVAS

El conocimiento generado en CICY sobre especies de palmeras nativas como posibles sustitutos del ratán, especialmente en *D. quasillarius*, permitirá en el futuro cercano proponer un plan de manejo basado en sus características biológicas y ecológicas.

Por su parte la demostración de la utilidad del recurso efectuada con el curso de capacitación a habitantes de Noh Bec señalado anteriormente, en el que los participantes elaboraron diversos muebles y artesanías incrementa la posibilidad de la apropiación del recurso (y del conocimiento sobre el mismo) por alguna unidad social (familiar o comunitaria) de esta localidad y con ello de la interacción usuario – recurso basada en el conocimiento del mismo. Las líneas de acción futuras que se vislumbran como secuencia lógica de lo hasta ahora realizado para hacer real y demostrable el manejo sustentable del bayal en al menos una comunidad de México serían, entre otras:

Apoyar la formación y organización de al menos un grupo de artesanos de bayal en el establecimiento de talleres de producción y canales de comercialización, así como transfiriéndoles el conocimiento ecológico generado para el manejo del recurso.

Establecer acuerdos con los usuarios para realizar el monitoreo de las poblaciones del recurso en las parcelas de cosecha que sirva de base para ajustar la tasa de cosecha en niveles sustentables.

Desarrollar técnicas y máquinas simples que eliminen el desperdicio de materia prima en la cosecha y procesamiento, optimicen el trabajo y permitan crear estándares de calidad.

## LITERATURA CITADA

- BALICK, M. J. 1979. Economic botany of the Guahibo. 1. Palmae. *Economic Botany* 33 (4): 361-376.
- BEGON, M., J. L. HARPER, Y C. R. TOWNSEND. 1986. *Ecology: individuals populations and communities*. Blackwell, Oxford.
- BEGON, M. & M. MORTIMER. 1986. *Population ecology, a unified study of animals and plants*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- BELSKY, J. M. Y S. F. SIEBERT. 1995. Nontimber forest products in community development and conservation: *Desmoncus sp.* (tietie) in Gales' Point, Manatee, Belize. Ponencia presentada en la conferencia "Conservación y desarrollo comunitario en la selva maya de Belice, Guatemala y México. Chetumal, Q. Roo. 9 y 10 de noviembre de 1995. (mecanografiado).
- BRAUN, A. 1997. *La utilidad de las palmas de Venezuela*. Caracas, Venezuela.
- CARRILLO, S. F., BARREDO P., L. VARELA, M. ARCE M. Y R. ORELLANA. 1998. Estudio de la asociación micorrízica en tres especies de palmeras nativas de la Península de Yucatán. En Zulueta, R. R., Escalona, A. M. A., y D. Trejo A. (Eds.). *Avances en la investigación Micorrízica en México*, pp. 77-83. Universidad Veracruzana, México.
- CASWELL, H. 1978. A general formula for the sensivity of population growth rate to changes in life history parameters. *Theoretical Population Biology* 14: 215-230.
- CASWELL, H. 1989. *Matrix populations models. Construction, analysis and interpretation*. Sinauer Associates, Inc. USA.
- CHINCHILLA A. M. R. 1994. Caracterización de las poblaciones de bayal (*Desmoncus spp.*) con fines de aprovechamiento artesanal en la unidad de Manejo Forestal de San Miguel, San Andrés, Petén. Tesis Ingeniero Agrónomo, Facultad de Agronomía, Universidad de San Carlos de Guatemala, Guatemala.
- COCHRAN, M. E.. 1992. STAGECOACH, ver. 2.3. ESA Supplementary Publication Service Document No. 9202. The Ecological Society of America, Ithaca, NY, USA.
- CORNER, R. E. 1966. *The natural history of palms*. University of California Press, Berkeley.
- ESCALANTE-ESTRELLA J. A. 1996. Caracterización del ratán y de tres especies posibles sustitutas. Tesis Profesional Licenciatura en Ingeniería Mecánica. Instituto Tecnológico de Mérida-SEP. 105 pp. Mérida, Yucatán.
- FOSTER, P. F. AND V. L. SORK. 1997. Population genetic structure of the west african rain forest liana *Ancistrocladus korupensis* (Ancistrocladaceae). *American Journal of Botany* 84(8): 1078-1091.

- GALEANO, G. 1992. Las palmas de la región de Araracuara. En Estudios de la Amazonia colombiana (J. G. Saldarriaga y T. Van der Hammen (Eds). Volumen 1, segunda edición. Instituto de ciencias Naturales. Universidad Nacional de Colombia.
- GENTRY, A. H. 1991. The distribution and evolution of climbing plants. In F. E. Putz and H. A. Mooney (Eds.). The biology of vines, pp. 3-49. Cambridge University Press, New York.
- GOODLAND, R. J. A. 1987. The World Bank's wildlands policy: a major new means of financing conservation. *Conservation Biology* 1: 210-213.
- HAMRICK, J. L. AND M.J.W. GODT. 1990. Allozyme diversity in plant species. In: Brown, A. H. D., Clegg, M. T., Kahler, A. L. and Weir, B. S. (Eds). Plant population genetics, breeding and genetic resources, Sinauer Associates, USA.
- HENDERSON, A. Y F. CHÁVEZ. 1993. *Desmoncus* as useful palm in the western Amazon basin. *Principes* 37: 184-186.
- , G., GALEANO Y R. BERNAL. 1995. Field Guide to the Palms of the Americas. Princeton University Press. Princeton. 352 pp.
- INSTITUTO NACIONAL DE ESTADÍSTICA, GEOGRAFÍA E INFORMÁTICA. 1981. Carta de uso del suelo y vegetación Mérida, escala 1:1000000.
- JANDEL CORPORATION. 1994. Sigma Stat, statistical software for Windows ver. 1.0.
- DE KROON, H., A. PLAISER, J. VAN GROENENDAEL & H. CASWELL. 1986. Elasticity: the relative contribution of demographic parameters to population growth rate. *Ecology* 67 (5): 1427-1431.
- LEFKOVITCH, L. P. 1965. The study of population growth in organisms grouped in stages. *Biometrics* 21: 1-18.
- LESLIE, P. H. 1945. On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika* 33: 183-212.
- LISTABARTH C. 1994. Pollination and pollinator breeding in *Desmoncus*. *Principes* (38)1: 13-23.
- LORENZI, H., H. MOREIRA DE S., J.T. DE MEDEIROS-COSTA, L. S. COELHO DE C. AND N. VON BEHR. 1996. Palmeras no Brasil nativas e exóticas. Editora Plantarum Ltda. Brasil.
- LUNDELL, C. L. 1937. The vegetation of Petén, with an appendix, studies of mexican and central american plants – I. Publ. Carneige Institute of Washington, Washington, D. C.
- MARTÍNEZ-RAMOS, M. Y ÁLVAREZ-BUYLLA, E. 1995. Ecología de poblaciones de plantas en una selva húmeda de México. *BOLETÍN de la Sociedad Botánica de México* 56: 121-153.

- MIRANDA, F. 1958. Estudios acerca de la vegetación. en: E. Beltrán (ed). Los recursos naturales del sureste y su aprovechamiento. II parte. Estudios particulares. Tomo 2º : 213-271. México, D. F.
- MIRANDA F. Y E. HERNÁNDEZ X. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. Boletín de la Sociedad Botánica de México 28: 29-179.
- OLMSTED, I., J. A. GONZÁLEZ I., R. DURÁN G., J. GRANADOS C. AND F. TUN D. 1999. Vegetación de la Península de Yucatán. En Atlas de procesos territoriales de Yucatán. En García A. y J. Córdoba (Eds.). Facultad de Arquitectura, Universidad Autónoma de Yucatán (en prensa).
- ORELLANA, R. , P. HERRERA, S. REBOLLAR, J. ESCALANTE, G. LÓPEZ, S. ESCALANTE AND L. GUS. 1999. Studies on the potential uses of some native palms of the Yucatan Peninsula (Mexico) as substitutes of rattan. Acta Horticulturae 486: 291-295.
- ORELLANA, R. Y S. ESCALANTE. 1998. Proyecto Curso de capacitación a ejidatarios de Noh Bec, Quintana Roo en la elaboración de muebles y artesanías a partir de tallos de bayal (*Desmoncus quasillarius* Bartlett, Arecaceae). Financiado por el Fondo Mexicano para la Conservación de la Naturaleza A. C. Clave B-2-98/6.
- PEARCE, D. & D. MORAN. 1994 The economic value of biodiversity. IUCN. London.
- PETERS C. M. 1994. Sustainable harvest of non-timber plant resources in tropical moist forest: an ecological primer. Biodiversity Support Program, USAID. Washington.
- PUTZ F. E. 1983. Developmental morphology of *Desmoncus isthmius*, a climbing colonial, cocosoid palm. Principes 27(1): 38-42.
- QUERO, H. J. 1992. Las palmas silvestres de la Península de Yucatán. Publicación especial No. 10 del Instituto de Biología UNAM. México D. F.
- . 1994. Palmae. Flora de Veracruz, fascículo 81. Instituto de Ecología A. C., Xalapa, Ver. y University of California, Riverside, CA.
- RZEDOWSKY J. 1978. Vegetación de México. Primera edición, LIMUSA. México, D. F. 432 pp.
- SCHULTES, R. 1940. Plantae Mexicanae V. *Desmoncus chinantlensis* and its utilization in native basketry. Bot. Mus. Leafl. 8(7): 134-140.
- SIEBERT, S. F. 1995. Prospects for sustained yield harvesting of rattan (*Calamus spp.*) in two Indonesian National Parks. Society and Natural Resources 8: 209-218.
- STANDLEY, P. C. AND J. A. STEYERMARK. 1958. Palmae. Flora of Guatemala. Fieldiana Botany

24(1): 196-299.

STEARNS, S. C. 1992. The evolution of life histories. Oxford University Press. Oxford.

SWOFFORD, D. L. & R. B. SELANDER. 1989. Biosys-1. A computer program for the analysis of allelic variation in population genetics and biochemical systematics. Release 1.7. Illinois Natural History Survey. Illinois, USA.

TZEC, S. M., R. ORELLANA AND M. ROBERT. In vitro germination of *Bactris balanoidea* (Oersted) Wendland (Arecaceae) embryos. 1998. Abstracts of VI International Workshop on Seed Biology. Mérida, Yucatán, México.

UHL, N. W. AND J. DRANSFIELD. 1987. Genera Palmarum: a classification of palms based on the work of Harold E. Moore. Allen Press, Lawrence, Kansas.

ZAR, J. H. 1984. Biostatistical analysis. Second edition. Prentice Hall. New Jersey.

## **Anexo 1. Descripción detallada del proceso y de los protocolos para la electroforesis de isoenzimas en geles de almidón**

### **Montaje de la técnica de electroforesis de isoenzimas con *Desmoncus quasillarius* en CICY.**

Desde 1995 se estableció una plantación experimental de 30 individuos de la especie en cuestión en el Jardín Botánico Regional del CICY para evaluar su crecimiento *ex situ*, además de contar con otros nueve individuos de más antigüedad.

En mayo de 1998 se realizaron pruebas preliminares para aprender la técnica en el Instituto de Ecología UNAM con muestras de estos individuos bajo cultivo y en los cinco primeros meses de 1999 en CICY para montar la técnica en casa, lo que incluyó el montaje previo del laboratorio que como tal no funcionaba en la Unidad de Recursos Naturales del CICY y que fue posible gracias a la compra del equipo necesario por parte del Centro.

Con muestras de estos individuos cultivados se procedió a efectuar el procedimiento completo de la electroforesis horizontal en geles de almidón corriendo los dos sistemas de Soltis que en pruebas iniciales de entrenamiento, así como otros sistemas que fueron ensayados con éxito en pruebas similares con follaje de *Chamaedorea tepejilote* (Oyama, com. pers.).

Una vez probados el funcionamiento del laboratorio y diversos sistemas de buffers, se procedió en la primera semana de mayo de 1999 a realizar la colecta en las dos localidades más próximas de las cuatro propuestas, es decir en La Unión y Noh Bec, Q. Roo, situadas a 550 y 400 km respectivamente de la ciudad de Mérida. A principios de junio se iniciaron las pruebas con estas muestras (40 individuos silvestres por población) obteniendo resultados no satisfactorios. En la primera colecta en condiciones de campo realizada se cometieron varios errores de colecta y manejo que resultaron en baja actividad enzimática por lo que del 16 al 19 de julio se repitió la colecta en ambas localidades, ya sin errores y a principios de septiembre se hizo lo propio con las poblaciones de Los Tuxtles, Ver. y La Lacandona, Chis. Más adelante se da una descripción del proceso depurado de colecta y preservación indicando los pasos donde los errores son graves.

En esta fase que podría llamarse de pruebas preliminares se corrieron aproximadamente 20 geles.

### **Modificaciones a las recetas de sistemas de buffers y tinción de enzimas.**

A sugerencia de un compañero modifique el sistema 9 de Soltis a Histidina .06 M, pH 6.0 con ácido cítrico y el buffer del gel una dilución 1:2 del anterior. También el sistema C de Stuber a una dilución del buffer del gel 1:2 y un pH de 7.5 del buffer del electrodo y ante los buenos resultados obtenidos opté por utilizar estos dos sistemas.

En varias enzimas obtuve mejores resultados pero en otras no. Varié las condiciones de corriente y poder en cada corrida hasta un voltaje constante de 230 en el sistema de histidina y un amperaje constante de 75 hasta llegar a 200 volts y después disminución del amperaje para el de litio borato.

Posteriormente en un proceso de ensayo y error, probé distintos pH y molaridades de los buffers de tinción de cada una de las enzimas difíciles, así como distintos su volúmenes, dado el mayor tamaño de las rebanadas a las convencionales y en algunos casos la concentración de los sustratos.

De tal manera las recetas de los dos sistemas de buffers utilizados y de las enzimas con buena resolución fueron modificadas tal como se detalla más adelante.

### **Pruebas definitivas**

La elección de las enzimas fue arbitraria, probando aquellas reportadas en trabajos con otras especies de palmeras y escogiendo las que mostraron mejor actividad y resolución en nuestro caso. De un total de 17 enzimas ensayadas en 7 no se obtuvo buena actividad o resolución y fueron descartadas y en otras dos la resolución fue regular. Las enzimas ensayadas se describen más adelante.

Con las muestras ya definitivas (segunda colecta en Noh Bec y La Unión y colecta en La Lacandona y Los Tuxtlas) realicé pruebas definitivas de agosto a octubre de 1999 y en el primer bimestre de 2000 las repetí en su totalidad, en esta ocasión con las cuatro poblaciones mezcladas de 10 en 10 individuos a diferencia de los primeras en las que maneje cada población por separado. Esto me permitió contar con al menos una repetición de los ensayos y por ende mayor confianza en las lecturas.

### **Puesta a punto de la técnica de colecta y preservación**

Verificar llenado y libre movimiento de canastas en termo de nitrógeno líquido de 8 L y 6 canastas. Transporte de termo lleno inmovilizado y con la tapa de seguridad cerrada.

Colecta en las primeras horas del día de una o dos hojas expuestas por individuo grande es decir con varios tallos y al menos uno mayor de 10 m. Selección de las mejores seis pinnas (maduras, de la parte media, sin rupturas ni manchas). Etiquetado del individuo y de las pinnas hacia el ápice de la hoja con marcador indeleble. Corte sin desgarre de las espinas en ambas caras de las pinnas. Inmersión de las tercera parte basal de las pinnas en un vaso de plástico con agua mantenido verticalmente con hielo en una nevera convencional de 2 lts. Una vez llenado el vaso pasar a otra nevera con hielo de 20 lts. Renovar constantemente el hielo. Si la capacidad del termo de nitrógeno es limitada se sugiere coleccionar juegos extras y mantenerlos y transportarlos en estas condiciones.

Si bien las pinnas mantenidas solo en agua con hielo por 48 a 72 hrs mantienen actividad enzimática, mientras más pronto se ultracongelen ésta será mejor. Cada 20 o 40 individuos, según la rapidez y facilidad con que se pueda coleccionar, pero procurando que no pasen de 8 hrs y cuando mucho 24, las pinnas se sumergen en el nitrógeno..

Para ser rápido se requieren dos o tres personas. Las pinnas se lavan con agua corriente y se mantienen en el vaso con agua; una a una se secan suavemente sin presionar con papel tipo toalla absorbente. Muchas pinnas presentan manchas (líquenes, hongos, exudados de otras plantas) que en su mayor parte se eliminan al lavado - secado. Si se presiona demasiado al secado la pinna tiende a marchitarse. Si no se lava la presencia de líquenes y hongos podría afectar los ensayos.

Inmediato al secado se corta una sección de 10 cm de la parte media o más sana de las pinnas, se dobla por el nervio medio y se enrollan con rapidez en una tira de papel aluminio delgado de 15 cm de ancho, etiquetando con marcador sobre el aluminio. Cada 10 o 20

individuos se inicia otro rollo de modo que estos tienen un tamaño aproximado de 11 cm de largo, 2 de ancho y .5 a 1 de grosor y quepan al menos un juego de 40 pinnas por canasta o se conozca la capacidad del termo.

Si las muestras son de mayor tamaño que las canastas al no usar éstas se pueden atorar y disminuir la capacidad de almacenar repeticiones. Si son menores pueden salirse y dificultar el movimiento de las canastas. Si se hacen paquetes de 40, al momento de descongelar para macerar los últimos individuos tienden a deteriorarse.

Una vez de regreso mantener en nitrógeno o transferir a un ultracongelador de  $-80\text{ }^{\circ}\text{C}$  en forma rápida y directa sin permitir que se descongele. Un solo descongelamiento sin inmediata maceración en frío en buffer de extracción inutiliza las muestras que fueron dobladas y presionadas al momento de enrollarlas en aluminio.

Cuanto antes macerar en buffer de extracción en condiciones de frío (morteros, buffer, ependorf). En nuestro caso utilizamos una sección de 5 por 2 cm (a contraluz es la última oportunidad de escoger el mejor tejido) con aproximadamente 30 gotas de buffer para 6 wicks de 1.2 por 0.2 cm de papel Whatman 3 MM Chr. Embeber wicks e introducirlos sin restos de macerado sobre las paredes del tubo ependorf sin tocarse. Cada 5 o 10 extracciones transferirlos a ultracongelación nuevamente. En nuestro caso que no tenemos ultracongelador en o cerca del laboratorio, los ependorf con wicks los pasamos a  $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$  sin deterioro de la actividad por varias semanas.

### Sistemas probados:

Sistema	Electrodo (Molaridades)	Gel (Molaridades)	pH electrodo / pH gel
May R (May 1992)	.06 Hidróxido de litio - .03 Ácido bórico	.03 Tris - .005 Ácido cítrico	8.1 / 8.5
Mtton PP (Mitton et. al. 1979)	.031 Hidróxido de sodio - .295 Ácido bórico	.015 Tris - .295 Ácido cítrico	7.5 / 7.6
Soltis 8 (Soltis et. al. 1989)	.039 Hidróxido de litio - .263 Ácido bórico	.042 Tris - .007 Ácido cítrico - .004 Hidróxido de litio - .025 Ácido bórico	8.0 / 7.6
Soltis 8 (Soltis et. al. 1989)	.039 Hidróxido de litio - .263 Ácido bórico	.042 Tris - .007 Ácido cítrico - .004 Hidróxido de litio - .025 Ácido bórico	8.0 / 7.8
Soltis 9 (Soltis et. al. 1989)	.065 Histidina - .016 Ácido cítrico	Dilución 1: 6	5.5 / 5.5
Soltis 9 (Soltis et. al. 1989)	.065 Histidina - .016 Ácido cítrico	Dilución 1: 6	6.0 / 6.0
Stuber C (Stuber et. al. 1988)	.04 Hidróxido de litio - .19 Ácido bórico	.05 Tris - .007 Ácido cítrico, 9 partes + 1 del electrodo	8.3 / 8.3



**Enzimas ensayadas:**

Clave	Nombre de la enzima	Muestran actividad y resolución				
		May R	Mitton P	Soltis 8	Soltis 9	Stuber C
ACP	Fosfatasa ácida		X		X	
APX	Peroxidasa anódica				X	
EST	Esterasa			X	X	
GDH	Glutamato deshidrogenasa	X		X		X
LAP	Leucino aminopeptidasa	X	X	X	X	X
PGI	Fosfoglucosa isomerasa			X		X
PGM	Fosfoglucomutasa				X	
6PGD	6 fosfogluconato deshidrogenasa				X	
MDH	Malato deshidrogenasa				X	X
ME	Enzima málica				X	
GOT	Aspartato aminotransferasa					X
ADH	Alcohol deshidrogenasa					
CPX	Peroxidasa catódica					
DIA	Diaforasa					
IDH	Isocitrato deshidrogenasa					
MNR	Menadiona reductasa					
SKDH	Shikimato deshidrogenasa					

**Buffer de extracción utilizado:**

<b>BUFFER DE EXTRACCIÓN VEG II + YO 1 : 3.</b>	
<b>1. VEG II (Cheliak &amp; Pitel 1984)</b>	
Ácido bórico	0.31 g
PEG 8000	2 g
Tergitol 17s9	2 ml
PVP 40	7 g
PVP 360	1 g
Ácido ascórbico	0.88 g
NAD (DPN)	0.02 g
Suero albúmina bovino	0.1 g
Pyridoxal 5-P	0.005 g
Sacarosa	0.27 g
Cysteine-HCl	0.19 g
2-Mercaptoetanol	0.66 ml
Aforar a 100 ml con agua, ajustar pH a 7.1 con NaOH	
<b>2. YO (Yeh &amp; O'Malley 1980)</b>	
Tris-ácido cítrico	10 ml
(1.57 g T-b, 0.83 g ácido cítrico, aforar a 100 ml, ajustar pH a 7.0)	
NADP (TPN)	0.05 g
NAD (DPN)	0.05 g
Ácido ascórbico	0.018 g
EDTA	0.034 g
Suero albúmina bovino	0.1 g
2-Mercaptoetanol	0.33 ml
Llevar a 100 ml y mezclar antes de usar en proporción 1 VEG II : 3 YO	

**Soluciones amortiguadoras utilizadas.**

<b>SISTEMA # 9 DE SOLTIS ET. AL. 1989: Histidine – citrate pH 5.7</b>		
1. Electrodo pH 5.7		pH 6.0
0.065 M L-Histidine free base	10.09 g	.06M 9.312 g
0.016 M Citric acid	2.9 a 3.1 g	aprox. 2.8 g
Agua	1000 ml	
2. Gel pH 5.7		ph 6.0
Diluir 140 ml del electrodo a 1000 ml (1:6)		Dilución 1: 2
Tiempo de corrida de 7 horas a 250 V constante		

<b>SISTEMA C (Stuber et. al 1988)</b>		
1. Electrodo pH 8.3		pH 7.5
0.19 M Ácido bórico	11.875 g	11.9
0.04 M Hidróxido de litio	1.60 g	
Agua	1000 ml	
2. Gel pH 8.3		pH 8.0
0.05 M trizma base	6.20 g	
0.007 M Ácido cítrico monohidratado	1.50 g	1.6
Agua destilada	1000 ml	900
Diluir 1 parte del buffer del electrodo en 9 de esta solución.		Segunda dilución 1 parte en 2 de agua
Tiempo de corrida de 6 h a 75 mA los primeros 30 min y 200 V el resto		

**Soluciones de tinción**

<b>TINCIÓN ACP = ACPH = fosfatasa acida ((Texeira et. al. 1994, )</b>		
Pesar:		
Fast Garnet GBC salt	0.040 g	0.075 g
Añadir:		
Buffer 1 M de acetato de sodio pH 5.0	4 ml	.05 M, pH 6.0, 70 ml
Agua	40 ml	No
MgCl <sub>2</sub> 1 M (10%)	1 ml	.5 ml
α-Naphthyl acid phosphate 1 % Na salt	2 ml	5 ml
PVP 40	0.100 g	
CINa	0.250 g	
Incubar en oscuridad a temperatura ambiente		Oscuridad a 5°C

<b>TINCIÓN APX = peroxidasa anódica (Hakim-Elahi 1976)</b>		
Pesar:		
3-amino-9-ethylcarbazole	0.05 g	0.1 g
Añadir:		
Dimetilformamida	3.5 ml	7 ml
Agua	45 ml	No
Peróxido de hidrógeno al 3%	0.5 ml	1 ml
Cloruro de calcio al 1%	1.0 ml	2 ml
1 M Acetato de sodio pH 5.0	1.0 ml	.05 M, ph 6.0, 70 ml
Incubar en la oscuridad a temperatura ambiente.		

<b>TINCIÓN EST = esterasa (Hakim-Elahí 1976)</b>		
Fast Blue RR salt	0.075 g	.1 g
$\alpha$ -Naphthylacetate 1%	3.0 ml	4 ml
Agua	40 ml	70
Buffer de fosfatos pH 6.0	3.0 ml	5 ml
Incubar a temperatura ambiente por 60 min.		

<b>TINCIÓN GDH = glutamato deshidrogenasa (Conkle et al 1982)</b>		
L-Glutamic acid monosodium salt	1.0 g	2
NAD = DPN N-7004 (10mg/ml)	0.010 g	
1 M Tris-HCl pH 8.0	10 ml	
Agua	40 ml	80
MTT 1% o NBT 1%	1.5 ml	
PMS 1%	0.5 ml	
Incubar en oscuridad a 37°C		

<b>TINCIÓN MDH = malato deshidrogenasa (Conkle 1982)</b>		
NAD (DPN)	0.010 g	
0.05 M Tris HCL pH 8.0	75 ml	.1 M, ph 9.1
DL – malato pH 7.0	5 ml	
NBT	1 ml	MTT 1 ml
PMS	0.5 ml	

<b>TINCIÓN 6-PGD = fosfogluconato deshidrogenasa (Wendel &amp; Weeden 1989)</b>		
.05 M Tris HCL pH 8.0	50 ml	pH 8.5, 70 ml
MgCl <sub>2</sub> (50 mg/ 1 ml)	1 ml	
6-phosphogluconic acid Na or Ba salt	20mg/1ml	.030 g
NADP (5 mg/1 ml)	1 ml	2 ml
NBT o MTT (10 mg/1 ml)	1 ml	1.5 ml
PMS (2 mg/0.4 ml)	0.4 ml	.5 ml
Incubar en oscuridad a temperatura ambiente		

<b>TINCIÓN PGI = fosfoglucoisomerasa (Vallejos 1983)</b>		
D-Fructosa-6-fosfato Na <sub>2</sub> salt	0.020 g	.030 g
0.1 M Tris HCL ph 7.5	50 ml	.05M, ph 9.0, 70 ml
Glucosa-6-fosfatodeshidrogenasa, 10u/ml	3.0 ml	4 ml
MgCl <sub>2</sub> 1 M (10%)	1 ml	
TPN (=NADP) 1 %	1 ml	
PMS 1 %	0.5 ml	
MTT 1 %	1 ml	2 ml
Incubar en oscuridad a temperatura ambiente		

<b>TINCIÓN PGM = fosfoglucomutasa (Soltis et. al. 1983)</b>		
$\alpha$ -D-Glucosa-1-fosfato	0.075 g	.15 g
1 M Tris HCL pH 8.0	5 ml	10
Agua	40 ml	80
MgCl <sub>2</sub> 1 M (10%)	1 ml	2 ml
Glucosa-6-fosfatodeshidrogenasa, 10u/ml	3.0 ml	4 ml
TPN (=NADP) 1 %	1 ml	
PMS 1 %	0.3 ml	.5 ml
MTT 1 % (o NBT)	1 ml	2 ml

<b>TINCIÓN CPX = peroxidasa catódica (Hakim-Elahi 1976)</b>	
Pesar:	
3-amino-9-ethylcarbazole	0.05 g
Añadir:	
Dimetilformamida	3.5 ml
Agua	45 ml
Peróxido de hidrógeno al 3%	0.5 ml
Cloruro de calcio al 1%	1.0 ml
1 M Acetato de sodio pH 5.0	1.0 ml
Incubar en la oscuridad a temperatura ambiente	
Sistema R ¿May?	

<b>TINCIÓN GOT = AAT = glutamato oxaloacetato transaminasa (Wyatt 1989)</b>	
Pesar:	
Pyridoxal 5' fosfato	0.004 g
Fast Blue BB salt	0.150 g
Añadir:	
0.2 M Tris-HCl ph 7.0	50 ml
Sustrato GOT pH 7.0	5 ml
Incubar en oscuridad a 37°C (Sistema Mitton PP, Oyama-Luna)	

<b>TINCIÓN LAP = leucina aminopeptidasa (Werth 1985)</b>	
Buffer 0.2 M Tris-maleato pH 5.2	50 ml
L-leucina- $\beta$ -naftilamida-HCL 2.5%	1 ml
Verter e incubar en oscuridad a 37°C durante 30 min y añadir después el Fast Black ya disuelto. Seguir incubando hasta que aparezcan las bandas	
Pesar:	
Fast Black K salt	0.10 g
Disolver muy bien en 5 ml de agua justo antes de teñir	

<b>TINCIÓN MNR = menadione reductasa (Conkle et al 1982, Oyama-Luna)</b>	
Pesar:	
$\beta$ -NADH forma reducida N-8129	0.025 g
NBT	0.010 g
Menadione	0.025 g
Añadir:	
.05 M Tris-HCL pH 7.0	75 ml
Incubar en oscuridad a temperatura ambiente	
Sistema Mitton PP	

<b>TINCIÓN ME = enzima málica (modificada de Soltis et. al. 1983)</b>	
0.2 M Tris-HCL pH 8.0	40 ml
1 M DL-malato pH 7.0	5 ml
MgCl <sub>2</sub> 1 M (10%)	1 ml
TPN (=NADP) 1 %	1 ml
PMS 1 %	1 ml
MTT 1 %	0.2 ml
Incubar en oscuridad a 30 °C	

<b>TINCIÓN SKD = shikimate dehydrogenase (Wendel &amp; Weeden 1989)</b>	
50 mM Tris HCL pH 8.5	50 ml
NADP (5 mg/1 ml)	1 ml
Shikimic acid	0.050 g
NBT o MTT (10 mg/1 ml)	1 ml
PMS (2 mg/0.4 ml)	0.4 ml
Combinar y verter en gel. Incubar hasta aparición de bandas azules. Clarear y almacenar en agua (si se uso NBT) o fijar. (Mejor en sistema 2,1,3,4)	

<b>TINCIÓN DIA = diaforasa (s/a).</b>	
Pesar por separado:	
1) 2,6 Diclorofenol-indofenol (DPIP)	0.004 g
2) $\beta$ -NADH; MTT	0.012 y 0.008 g
3) Agar bacteriológico	0.36 g
Añadir por separado:	
1) Agua (justo antes de teñir y disolver muy bien)	4 ml
2) 0.025 M Tris HCL pH 8.6	20 ml
3) Agua	24 ml
Calentar hasta que hierva y se disuelva el agar; entonces mezclar 1, 2 y 3.	

<b>TINCIÓN IDH = isocitrate dehydrogenase (Soltis et al 1983)</b>	
Pesar.	
1. Ácido isocítrico Na <sub>3</sub> salt	0.200 g
2. Agar	
Añadir:	
1. 0.2 M Tris HCL pH 8.0	25 ml
MgCl <sub>2</sub> 10 %	1 ml
TPN (=NADP) 10 %	1 ml
MTT 10 %	0.5 ml
PMS 10 %	0.2 ml
2. 0.2 M Tris HCl	25 ml
Calentar hasta ebullición y se disuelva bien el agar, entonces mezclar 1 y 2. Teñir en oscuridad a temperatura ambiente.	

Cuadro 1. Características de las dos localidades de muestreo de *D. quasillarius* en el sur de Quintana Roo.

Localidad	La Unión	Noh Bec
Municipio	Othón P. Blanco	Felipe Carrillo Puerto
Ubicación	90 km SO de Chetumal	80 km N de Chetumal
Coordenadas	17°57'58" N, 88°54'39" O	19°07'45" N, 88°20'45" O
Fisiografía	Zona con lomeríos, bajos y lagunas limítrofe con el Río Hondo	Zona de planicie con bajos y lagunas
Vegetación	Selva alta perennifolia	Selva mediana subperennifolia
Grado de fragmentación	Muy alto	Bajo
Clima	Temperatura media anual 26°C. Precipitación media anual 1388 mm (estación Pucté)	Temperatura media anual 25.8 °C. Precipitación media anual 1496 mm (estación Limones)
Suelos	Gleysoles	Rendzinas y gleysoles
Uso del suelo	Antes forestal hoy agropecuario	Forestal
Ejidos	Nuevo Guadalajara	Noh Bec y Cuauhtémoc
Organización social	Nula	Alta
Principales actividades	Maíz, chile, caña, ganadería, tala furtiva	Madera, artesanías, agricultura

Cuadro 2. Distribución reportada (número de ejemplares) de *Desmoncus* en los herbarios MEXU, XAL, CICY y el jardín botánico regional CICY.

Especie	Belice	Guat.	Q. Roo	Camp.	Tab.	Ver.	Chis	Oax.	Total
<i>D. aff chinantlensis</i>						2			2
<i>D. aff ferox</i>						3			3
<i>D. chinantlensis</i>				2		4		16	22
<i>D. ferox</i>		1		2	1	5	1		10
<i>D. orthacanthos</i>								1	1
<i>D. polycanthos</i>						1			1
<i>D. quasillarius</i>	2		31	2	1		1		37
<i>D. sp.</i>		3	16	1		6	6	1	33
Totales	2	4	47	7	2	21	8	18	109



Cuadro 3. Tamaño de la muestra N, número observado de alelos A y número efectivo de alelos Ae para 12 loci en 4 poblaciones.

Locus	Poblaciones											
	N				A				Ae			
	NB	LU	TU	LA	NB	LU	TU	LA	NB	LU	TU	LA
ACP-1	30	29	40	40	3	3	1	2	2.97	2.37	1.00	1.38
APX-1	39	40	37	37	6	6	2	5	4.34	4.60	1.30	3.95
EST-1	40	40	40	40	2	2	2	2	2.00	2.00	2.00	2.00
EST-2	40	40	40	40	2	2	2	2	1.78	1.98	1.34	1.88
EST-4	40	39	39	40	4	4	4	4	2.87	2.29	2.94	2.75
LAP-1	40	40	40	40	2	2	1	2	1.13	1.22	1.00	1.19
GDH-1	40	40	40	40	1	1	1	2	1.00	1.00	1.00	1.05
6PGD	36	40	29	35	2	2	1	2	1.53	1.19	1.00	1.43
PGI-1	36	40	40	40	2	2	2	2	1.56	1.83	1.13	1.75
PGM-1	16	15	8	11	3	2	2	1	1.89	1.30	1.28	1.00
PGM-2	40	40	16	27	2	2	2	2	1.66	1.88	2.00	1.91
PGM-3	11	17	5	11	2	2	1	2	1.86	1.94	1.00	2.00
promedio	34	35	31.2	33.4	2.58	2.5	1.75	2.33	2.05	1.97	1.42	1.86
error est.	2.91	2.72	3.91	3.22	0.38	0.38	0.25	0.31	0.27	0.27	0.17	0.24

Cuadro 4. Frecuencias alélicas para 12 loci en cuatro poblaciones.					
Locus	Alelos	Poblaciones			
		Noh Bec	La Unión	Los Tuxtlas	Lacandona
ACP-1	1	0.317	0.517	1.000	0.837
	2	0.300	0.103	0.000	0.000
	3	0.383	0.379	0.000	0.162
APX-1	1	0.295	0.237	0.135	0.203
	2	0.064	0.213	0.000	0.176
	3	0.077	0.038	0.000	0.000
	4	0.321	0.250	0.865	0.257
	5	0.141	0.225	0.000	0.338
	6	0.103	0.038	0.000	0.027
EST-1	1	0.475	0.500	0.500	0.512
	2	0.525	0.500	0.500	0.488
EST-2	1	0.675	0.538	0.850	0.625
	2	0.325	0.463	0.150	0.375
EST-4	1	0.000	0.077	0.308	0.188
	2	0.450	0.410	0.038	0.338
	3	0.175	0.000	0.449	0.013
	4	0.338	0.513	0.205	0.463
	5	0.038	0.000	0.000	0.000
LAP-1	1	0.938	0.900	1.000	0.913
	2	0.063	0.100	0.000	0.087
GDH-1	1	1.000	1.000	1.000	0.975
	2	0.000	0.000	0.000	0.025
6PGD	1	0.778	0.913	1.000	0.814
	2	0.222	0.087	0.000	0.186
PGI-1	1	0.764	0.650	0.938	0.688
	2	0.236	0.350	0.063	0.313
PGM-1	1	0.219	0.133	0.000	0.000
	2	0.688	0.867	0.875	1.000
	3	0.094	0.000	0.125	0.000
PGM-2	1	0.725	0.625	0.500	0.611
	2	0.275	0.375	0.500	0.389
PGM-3	1	0.636	0.588	1.000	0.500
	2	0.364	0.412	0.000	0.500

Cuadro 5. Número de loci polimórficos para 8 enzimas en cuatro poblaciones.

Locus	Número de loci	NB	LU	TU	LA
ACP	1	1	1	0	1
APX	1	1	1	1	1
EST	3	3	3	3	3
LAP	1	1	1	0	1
GDH	1	0	0	0	0
6PGD	1	1	1	0	1
PGI	1	1	1	1	1
PGM	3	3	3	2	2
suma	12	11	11	7	10

Cuadro 6. Variabilidad genética en 11 loci polimórficos, promedios poblacionales de loci polimórficos (P), número de alelos por loci (Ap), número efectivo de alelos (Aep), heterocigosidad observada (Ho) y heterocigosidad esperada (He).

Población	P(%)	Ap	Aep	Ho	He
Noh Bec	91.67	2.73 $\pm$ 0.38	2.14 $\pm$ 0.27	0.51 $\pm$ 0.09	0.43 $\pm$ 0.06
La Unión	91.67	2.64 $\pm$ 0.39	2.06 $\pm$ 0.28	0.61 $\pm$ 0.11	0.41 $\pm$ 0.06
Tuxtlas	58.33	2.29 $\pm$ 0.29	1.71 $\pm$ 0.24	0.30 $\pm$ 0.12	0.21 $\pm$ 0.07
Lacandona	83.33	2.50 $\pm$ 0.34	2.02 $\pm$ 0.25	0.56 $\pm$ 0.11	0.38 $\pm$ 0.07

Cuadro 7. Valores de F para cada locus polimórfico

LOCUS	F			
	NB	LU	TU	LA
ACP-1	0.145	-0.313		-0.194
APX-1	-0.066	-0.246	-0.156	-0.013
EST-1	-0.905	-1.000	-1.000	-0.951
EST-2	-0.481	-0.860	-0.176	-0.600
EST-4	-0.420	-0.731	-0.475	-0.492
LAP-1	-0.067	-0.111		0.530
GDH-1				-0.026
6PGD	-0.125	-0.096		-0.228
PGI-1	-0.309	-0.538	-0.067	-0.455
PGM-1	0.867	1.000	1.000	
PGM-2	-0.379	-0.600	-0.750	-0.636
PGM-3	-0.179	-0.700		-1.000
promedio	-0.174	-0.381	-0.232	-0.37

Cuadro 8. Estadísticos F de Wright para 12 loci.

LOCUS	Fis	Fit	Fst
ACP-1	-0.0910	0.1590	0.2290
APX-1	-0.1140	0.0300	0.1290
EST-1	-0.9640	-0.9630	0.0010
EST-2	-0.5820	-0.4880	0.0590
EST-4	-0.5220	-0.3380	0.1210
LAP-1	0.1240	0.1470	0.0250
GDH-1	-0.0260	-0.0060	0.0190
6PGD	-0.1580	-0.0770	0.0690
PGI-1	-0.4110	-0.3160	0.0670
PGM-1	0.9320	0.9390	0.0950
PGM-2	-0.6020	-0.5590	0.0270
PGM-3	-0.6370	-0.3630	0.1670
promedio	-0.3760	-0.2400	0.0990

Cuadro 9. Identidades genéticas no sesgada (Nei 1978) arriba de la diagonal y distancias genéticas no sesgadas (Nei 1978) abajo de la diagonal para cuatro poblaciones.

Población	Noh Bec	La Unión	Tuxtlas	Lacandona
Noh Bec	***	.986	.892	.955
La Unión	.014	***	.887	.991
Tuxtlas	.114	.120	***	.908
Lacandona	.046	.009	.097	***

Cuadro 10. Características de los seis sitios de muestreo. Entre paréntesis se dan una estimación gruesa de luminosidad en el sotobosque, y los valores de densidad y área basal en m<sup>2</sup> de árboles > 5 cm dap por ha.

Condición de selva	Localidad La Unión	Localidad Noh Bec
Madura	Sitio 1. Manchón de aproximadamente 8 ha de selva sin perturbación severa en 50 años. (Muy baja, 2040, 29.2).	Sitio 4. Rodal mensurado de 200 ha de selva sin perturbación severa en 50 años designado como reserva. (Muy baja, 1825, 41.6).
Joven	Sitio 2. Manchón de aproximadamente 4 ha con perturbación severa (roza, tumba y quema) hace aproximadamente 20 años. (Baja, 2450, 26.1 m <sup>2</sup> ).	Sitio 5. Rodal de aproximadamente 500 ha con perturbación severa (incendio) hace aproximadamente 20 años. (baja, 2005, 24.7).
Borde	Sitio 3. Franjas adyacentes a brechas no revestidas, con arbolado o sin el. (Alta, 1255, 12.2).	Sitio 6. Franjas adyacentes a caminos revestidos, con arbolado. (Alta, 1665, 24.6)



**Cuadro 11. Categorías establecidas para los análisis poblacionales**

Genet	Categoría número	Ramet
Plántula sin tallo, hoja bífida o tetráfida	1	Plántula sin tallo, hoja bífida o tetráfida
Juvenil con uno o varios tallos < 5 m	2	Con tallo, hojas con pinnas terminales no diferenciadas
Preadulto, con al menos un tallo $\geq 5$ < 15 m	3	Retoño
Adulto con al menos un tallo $\geq 15$ m o con flor o fruto	4	Tallo < 5 m, pinnas terminales diferenciadas
	5	Tallo $\geq 5$ < 15 m
	6	Tallo $\geq 15$ m
	7	Tallo con flor o fruto
Muerto	8	Muerto

Cuadro 12. Número de genets y ramets de *D. quasillarius* por categoría, para seis sitios de muestreo de 2000 m<sup>2</sup> cada uno, registrados en 1997.

Región	Sur de Quintana Roo					
Localidad	La Unión			Noh Bec		
Condición de selva	madura	joven	borde	madura	joven	borde
Sitio	sitio 1	sitio 2	sitio 3	sitio 4	sitio 5	sitio 6
Categoría	Genets					
1. Plántula	99	46	151	8	153	142
2. Juvenil	167	117	41	28	40	28
3. Preadulto	34	13	10	24	12	12
4. Adulto	3	0	9	0	1	5
Total	303	176	211	60	206	187
	Ramets					
1. Plántula	99	46	151	8	153	142
2. Juvenil sin acantófilos	173	124	51	22	36	18
3. Retoño	33	21	26	4	9	20
4. < 5 m, con acantófilos	84	53	87	23	16	41
5. ≥ 5 < 15 m	55	18	49	32	17	45
6. ≥ 15 m	3	0	7	0	1	4
7. Con flor o fruto	0	0	12	0	0	11
Total	447	262	383	89	232	281

Cuadro 13. Valores absolutos y promedio de área basal y longitud de genets de *D. quasillarius* en el sur de Quintana Roo. Datos por ha para seis sitios, tres condiciones de selva y 2 localidades en 1997. AB = Sumatoria de área basal en m<sup>2</sup> de las macollas del bayal, LT = sumatoria de la longitud total en metros, N = número de genets totales, ab = área basal promedio por genet, lt = longitud total promedio por genet, d.e. = desviación estándar.

Sitio	Condición	Localidad	AB	L T	N	ab	(d.e.)	lt	(d.e.)
1	Madura	La Unión	5.78	4312.6	1515	0.004	0.012	2.8	6.5
2	Joven	La Unión	4.18	1726.4	880	0.005	0.019	2.0	3.4
3	Borde	La Unión	14.63	4743.9	1055	0.014	0.059	4.5	20.0
4	Madura	Noh Bec	2.27	1636.8	300	0.008	0.016	5.5	7.0
5	Joven	Noh Bec	3.31	1283.4	1030	0.003	0.015	1.2	3.8
6	Borde	Noh Bec	7.69	4661.375	935	0.008	0.031	5.0	20.3
1+4	Madura	Ambas	4.03	2974.7	907.5	0.006	0.014	4.2	6.7
2+5	Joven	Ambas	3.74	1504.9	955	0.004	0.017	1.6	3.6
3+6	Borde	Ambas	11.16	4702.6	995	0.011	0.045	4.7	20.2
1+2+3	Las tres	La Unión	8.20	3594.3	1150	0.007	0.030	3.1	10.0
4+5+6	Las tres	Noh Bec	4.42	2527.2	755	0.006	0.021	3.9	10.4
1 a 6	Las tres	Ambas	6.31	3060.7	952.5	0.007	0.025	3.5	10.2

Cuadro 14. Valores de longitud de los tallos. Datos por ha para seis sitios, tres condiciones y 2 localidades en 1997. %  $\geq 5$  = porcentaje de ramets  $\geq 5$  m, %R = porcentaje de ramets reproductivos o  $\geq 15$ m, LT = longitud total en metros, LT  $\geq 5$  = longitud total en metros de los ramets  $\geq 5$  m, LR = longitud total de los ramets reproductivos o  $\geq 15$  m, LA = longitud aprovechable resultante de restar a LT  $\geq 5$ , LR y un 10 % de desperdicio por la parte apical de los tallos; R/G= promedio de ramets por genet sin considerar plántulas.

Sitio	Condición	Localidad	% $\geq 5$	% R	LT	LT $\geq 5$	LR	LA	R/G
1	Madura	La Unión	12.9	0.7	4312.6	2412.5	267.5	1930.5	1.71
2	Joven	La Unión	6.9	0.0	1726.4	577.5	0.0	519.8	1.66
3	Borde	La Unión	17.8	5.0	4743.9	3410.0	1285.0	1912.5	3.87
4	Madura	Noh Bec	36.0	0.0	1636.8	1270.0	0.0	1143.0	1.56
5	Joven	Noh Bec	7.7	0.4	1283.4	786.5	75.0	640.4	1.55
6	Borde	Noh Bec	21.4	5.3	4661.4	3972.5	1865.0	1896.8	3.09
1+4	Madura	Ambas	24.5	0.3	2974.7	1841.3	133.8	1536.8	1.68
2+5	Joven	Ambas	7.3	0.2	1504.9	682.0	37.5	580.1	1.63
3+6	Borde	Ambas	19.6	5.1	4702.7	3691.3	1575.0	1904.6	3.53
1+2+3	Las tres	La Unión	12.5	1.9	3594.3	2133.3	517.5	1454.3	2.03
4+5+6	Las tres	Noh Bec	21.7	1.9	2527.2	2009.7	646.7	1226.7	2.02
1 a 6	Las tres	Ambas	17.1	1.9	3060.8	2071.5	582.1	1340.5	2.02

Cuadro 15. Abundancia de individuos y de tallos aprovechables de Desmoncus spp para la Unidad de Manejo Forestal San Miguel en San Andrés, Petén , Guatemala, (Chinchilla 1994), la región central de Belice (Belsky & Siebert 1995) y el sur de Quintana Roo, México (este trabajo) en promedios por ha. 1, 2, 3, 4 = número de genets por categoría (las categorías 3 y 4 para el Petén son > 5 m, la 3 con tallos jóvenes y la 4 sin tallos jóvenes); T = número total de genets,  $R \geq 5$  = número de ramets  $\geq 5$  m;  $LT \geq 5$  = longitud total de los ramets  $\geq 5$  m, LP = longitud promedio de ramets  $\geq 5$  m, LA = longitud aprovechable que es igual a  $LT \geq 5$  menos el 25 % de ramets reproductivos y desperdicio.

	1	2	3	4	T	$R \geq 5$	$LT \geq 5$	LP	LA
Petén	236	92	48	44	420	183	1790	9.8	1342
Belice	-	-	-	-	137	203	1910	9.4	1432
Q. Roo	499	351	88	15	953	253	2071	9.8	1553

Cuadro 16. Valores de  $\lambda$  para distintas poblaciones (sitios; condiciones, localidades) de D. quasillarius, para dos años y su promedio

Sitio (s)	Condición(es)	Localidad (es)	1997 a 1998	1998 a 1999	promedio
St1	Madura	La Unión	0.9877	1.0622	1.0230
St2	Joven	La Unión	0.6750	0.9028	0.8164
St3	Borde	La Unión	1.1204	1.0730	1.1036
St4	Madura	Noh Bec	1.0831	1.0297	1.1323
St5	Joven	Noh Bec	1.0576	1.0597	1.0833
St6	Borde	Noh Bec	1.1910	1.1253	1.2030
st1v4	Madura	Las dos	1.1132	1.0642	1.1271
st2v5	Joven	Las dos	0.9919	1.1089	1.0328
st3v6	Borde	Las dos	1.1983	1.1287	1.1675
St1a3	Las tres	La Unión	0.9119	1.1371	1.0277
St4a6	Las tres	Noh Bec	1.2641	1.0979	1.1865
St1a6	Las tres	Las dos	1.1006	1.1150	1.1135

Cuadro 17. Valores de elasticidad por categoría y elasticidad por proceso demográfico para distintas poblaciones de *D. quasillarius* (sitios, condiciones y localidades), para dos años y su promedio.

Elasticidad por categoría					Elasticidad por proceso				
Transición 1997 a 1998									
Población	1	2	3	4	permanencia	crecimiento	reagesión	fecundidad	
SM-LU	0.1032	0.5401	0.2825	0.0742	0.8734	0.0844	0.0211	0.0211	
SJ-LU	0.0000	1.0000	0.0000	0.0000	1.0000	0.0000	0.0000	0.0000	
BS-LU	0.2024	0.2718	0.2834	0.2425	0.7226	0.1964	0.0233	0.0577	
SM-NB	0.3338	0.3863	0.2235	0.0564	0.7516	0.1806	0.0114	0.0564	
SJ-NB	0.1096	0.2438	0.1880	0.4585	0.8572	0.1005	0.0133	0.0291	
BS-NB	0.2018	0.2675	0.1196	0.4111	0.7273	0.2033	0.0024	0.0669	
SM	0.2149	0.3243	0.2853	0.1755	0.7376	0.1847	0.0242	0.0535	
SJ	0.0040	0.0093	0.0036	0.9830	0.9922	0.0056	0.0004	0.0017	
BS	0.2081	0.2642	0.1955	0.3322	0.6823	0.2283	0.0200	0.0694	
LU	0.1125	0.5204	0.1619	0.2052	0.8041	0.1311	0.0317	0.0331	
NB	0.2119	0.2602	0.1770	0.3509	0.6925	0.2287	0.0038	0.0749	
QR	0.1785	0.3031	0.1891	0.3293	0.7162	0.2019	0.0218	0.0601	
Transición 1998 a 1999									
SM-LU	0.1303	0.2741	0.1542	0.4415	0.8640	0.0974	0.0091	0.0294	
SJ-LU	0.1830	0.8170	0.0000	0.0000	0.9551	0.0225	0.0225	0.0000	
BS-LU	0.2153	0.2953	0.0820	0.4074	0.8698	0.0952	0.0049	0.0301	
SM-NB	0.0630	0.1578	0.3896	0.3896	0.9419	0.0431	0.0010	0.0141	
SJ-NB	0.1374	0.1643	0.2358	0.4625	0.8773	0.0918	0.0005	0.0304	
BS-NB	0.0993	0.2073	0.2736	0.4198	0.7032	0.2111	0.0230	0.0627	
SM	0.1518	0.2301	0.1953	0.4229	0.7741	0.1498	0.0393	0.0368	
SJ	0.1581	0.1993	0.2507	0.3919	0.8298	0.1271	0.0011	0.0420	
BS	0.1327	0.2526	0.1576	0.4571	0.7694	0.1695	0.0068	0.0543	
LU	0.1900	0.2813	0.1467	0.3819	0.7911	0.1530	0.0072	0.0486	
NB	0.1172	0.2077	0.2751	0.4000	0.8088	0.1397	0.0075	0.0441	
QR	0.1511	0.2537	0.2037	0.3915	0.7952	0.1493	0.0083	0.0472	
Transición promedio									
SM-LU	0.1437	0.4294	0.2444	0.1826	0.8406	0.1105	0.0181	0.0308	
SJ-LU	0.0127	0.9449	0.0424	0.0000	0.9075	0.0462	0.0462	0.0000	
BS-LU	0.2194	0.2994	0.1838	0.2975	0.7722	0.1619	0.0178	0.0480	
SM-NB	0.1762	0.2437	0.2181	0.3620	0.8154	0.1366	0.0037	0.0443	
SJ-NB	0.1421	0.2085	0.2130	0.4365	0.8420	0.1161	0.0048	0.0371	
BS-NB	0.1536	0.2524	0.1864	0.4076	0.6707	0.2413	0.0112	0.0767	
SM	0.2027	0.2854	0.2482	0.2637	0.7148	0.1980	0.0320	0.0553	
SJ	0.0820	0.1574	0.0908	0.6698	0.8802	0.0872	0.0052	0.0274	
BS	0.1720	0.2657	0.1845	0.3778	0.7149	0.2067	0.0142	0.0642	
LU	0.1618	0.3543	0.1657	0.3183	0.7815	0.1538	0.0202	0.0445	
NB	0.1722	0.2481	0.2082	0.3715	0.7362	0.1952	0.0052	0.0633	
QR	0.1675	0.2798	0.1982	0.3545	0.7499	0.1800	0.0150	0.0550	

Cuadro 18. Diversos parámetros demográficos de *D. quasillarius* para distintas poblaciones (sitios; condiciones, localidades), para dos años y su promedio.  $\lambda$  = tasa de crecimiento por año;  $R_o$  = tasa neta reproductiva;  $\mu$  = tiempo de generación (edad media de los padres de la descendencia producida por una cohorte); EM = edad a la madurez;  $\bar{A}$  = tiempo de generación (edad media de los padres de la descendencia producida por una población en la distribución estable de edades); Rcl. = número de reclutas; Pr = probabilidad de que un recluta llegue a adulto; 1,2,3,4 = tiempo esperado para que un individuo promedio salga de la categoría respectiva.

1998	$\lambda$	$R_o$	$\mu$	EM	$\bar{A}$	Rcl	Pr	1	2	3	4
SM-LU	0.9877	0.60	37.0	33.1	47.4	19	0.0095	4.5	11.9	6.4	3.0
SJ-LU	0.6750	nc	nc	nc	nc	8	nc	nc	nc	nc	nc
BS-LU	1.1204	20.60	52.2	21.8	17.3	35	0.0436	5.0	6.8	5.0	4.5
SM-NB	1.0831	7.04	37.8	37.8	17.7	7	1.0060	8.0	9.3	4.8	1.0
SJ-NB	1.0576	32.08	157.6	39.0	34.4	23	0.0121	4.4	8.0	5.6	100.0
BS-NB	1.1910	7229.90	5114.3	17.2	14.9	43	0.0336	4.9	9.3	2.0	100.0
SM	1.1132	24.99	64.3	31.6	18.7	13	0.2132	5.8	10.5	5.5	3.0
SJ	0.9919	0.16	110.4	10.4	575.8	16	0.0001	2.3	4.4	1.7	100.0
BS	1.1983	301.87	218.1	17.9	14.4	39	0.0555	5.0	7.9	2.9	8.6
LU	0.9119	0.14	16.0	12.7	30.2	21	0.0017	2.8	5.4	2.2	3.6
NB	1.2641	6908.50	1435.7	22.4	13.3	24	0.2155	5.4	8.8	3.4	100.0
QR	1.1006	8.45	32.6	16.9	16.7	23	0.0294	3.7	6.7	2.7	6.9
1999	$\lambda$	$R_o$	$\mu$	EM	$\bar{A}$	Rcl	Pr	1	2	3	4
SM-LU	1.0622	46.62	184.3	40.7	34.0	6	0.0568	5.3	11.8	5.2	100.0
SJ-LU	0.9028	nc	nc	nc	nc	2	nc	nc	nc	nc	nc
BS-LU	1.0730	134.65	292.1	46.6	33.2	27	0.0216	13.0	20.4	2.6	100.0
SM-NB	1.0297	0.25	4.0	122.1	71.2	1	0.2500	5.0	16.1	100.0	100.0
SJ-NB	1.0597	23.92	126.5	27.2	32.9	7	0.0342	5.6	7.1	13.0	100.0
BS-NB	1.1253	50.65	151.9	11.9	15.9	13	0.0390	1.7	4.5	4.5	9.9
SM	1.0642	32.60	220.9	18.2	27.2	4	0.0579	5.1	7.9	2.9	8.6
SJ	1.1089	86.40	126.8	27.8	23.8	5	0.1728	5.2	7.6	13.0	100.0
BS	1.1287	264.87	473.6	17.7	18.4	20	0.0303	3.0	7.4	3.3	100.0
LU	1.1371	364.83	268.4	35.6	20.6	12	0.1407	6.3	11.7	3.5	100.0
NB	1.0979	80.47	219.4	21.5	22.7	7	0.0766	3.1	7.1	9.7	24.8
QR	1.1150	74.75	129.5	24.8	21.2	9	0.0920	4.1	8.8	5.6	35.5
media	$\lambda$	$R_o$	$\mu$	EM	$\bar{A}$	Rcl	Pr	1	2	3	4
SM-LU	1.0230	2.38	45.8	36.0	32.5	13	0.0259	4.9	11.9	5.7	5.8
SJ-LU	0.8164	nc	nc	nc	nc	5	nc	nc	nc	nc	nc
BS-LU	1.1036	23.85	61.7	27.2	20.8	31	0.0351	7.2	10.2	3.4	8.6
SM-NB	1.1323	2780.60	1732.9	35.0	22.6	4	0.4587	6.2	11.8	9.2	100.0
SJ-NB	1.0833	55.82	159.0	27.0	26.9	15	0.0288	4.9	7.6	7.9	100.0
BS-NB	1.2030	211.90	211.2	12.5	13.0	28	0.0431	2.5	6.1	2.8	18.2
SM	1.1271	47.20	92.6	22.4	18.073	9	0.1643	5.4	9.0	3.8	4.4
SJ	1.0328	6.91	122.3	14.8	36.6	10	0.0064	3.2	5.6	3.0	100.0
BS	1.1675	160.49	178.6	17.6	15.6	30	0.0422	3.7	7.6	3.1	15.9
LU	1.0277	1.97	27.6	18.1	22.5	16	0.0138	3.9	7.4	2.7	6.9
NB	1.1865	359.35	232.1	20.0	15.8	16	0.1192	3.9	7.9	5.0	39.8
QR	1.1135	19.11	50.6	19.9	18.2	16	0.0494	3.9	7.6	3.6	11.6



Cuadro 19. Matrices de transición para dos años y promedio, para seis sitios, tres condiciones de selva, dos localidades y una región.

Población	1998				1999				Media			
SM-LU	0.778	0.006	0.000	0.000	0.811	0.018	0.000	0.000	0.794	0.012	0.000	0.000
	0.051	0.916	0.118	0.000	0.074	0.915	0.167	0.000	0.062	0.916	0.142	0.000
	0.000	0.036	0.843	0.333	0.000	0.042	0.806	0.010	0.000	0.039	0.824	0.172
	0.000	0.000	0.010	0.667	0.000	0.000	0.028	0.990	0.000	0.000	0.019	0.828
SJ-LU	0.348	0.000	0.000	0.000	0.792	0.022	0.000	0.000	0.570	0.011	0.000	0.000
	0.022	0.675	0.769	0.000	0.125	0.878	0.000	0.000	0.073	0.776	0.385	0.000
	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.078	0.000	0.000	0.000	0.039	0.000	0.000
	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
BS-LU	0.801	0.000	0.000	0.000	0.923	0.000	0.000	0.000	0.862	0.000	0.000	0.000
	0.026	0.854	0.100	0.000	0.006	0.951	0.231	0.000	0.016	0.902	0.165	0.000
	0.000	0.073	0.800	0.222	0.000	0.024	0.615	0.010	0.000	0.049	0.708	0.116
	0.000	0.000	0.100	0.778	0.000	0.000	0.154	0.990	0.000	0.000	0.127	0.884
SM-NB	0.875	0.036	0.000	0.000	0.800	0.000	0.000	0.000	0.838	0.018	0.000	0.000
	0.125	0.893	0.042	0.000	0.100	0.938	0.000	0.000	0.113	0.915	0.021	0.000
	0.000	0.071	0.792	0.000	0.000	0.031	0.990	0.010	0.000	0.051	0.891	0.010
	0.000	0.000	0.167	0.000	0.000	0.000	0.010	0.990	0.000	0.000	0.088	0.990
SJ-NB	0.771	0.025	0.000	0.000	0.821	0.023	0.000	0.000	0.796	0.024	0.000	0.000
	0.033	0.875	0.167	0.000	0.036	0.860	0.000	0.000	0.034	0.868	0.083	0.000
	0.000	0.075	0.823	0.010	0.000	0.023	0.923	0.000	0.000	0.049	0.873	0.005
	0.000	0.000	0.010	0.990	0.000	0.000	0.077	0.990	0.000	0.000	0.043	0.990
BS-NB	0.796	0.000	0.000	0.000	0.400	0.111	0.000	0.000	0.598	0.056	0.000	0.000
	0.007	0.893	0.000	0.000	0.045	0.778	0.000	0.000	0.026	0.835	0.000	0.000
	0.000	0.107	0.500	0.010	0.000	0.111	0.778	0.091	0.000	0.109	0.639	0.050
	0.000	0.000	0.490	0.990	0.000	0.000	0.222	0.899	0.000	0.000	0.356	0.945

Cont. Cuadro 19. Matrices de transición para dos años y promedio, para seis sitios, tres condiciones de selva, dos localidades y una región.

Población	1998				1999				media			
SM	0.826	0.021	0.000	0.000	0.805	0.009	0.000	0.000	0.816	0.015	0.000	0.000
	0.088	0.905	0.080	0.000	0.017	0.873	0.050	0.000	0.052	0.889	0.065	0.000
	0.000	0.054	0.817	0.333	0.000	0.090	0.650	0.116	0.000	0.072	0.734	0.225
	0.000	0.000	0.088	0.667	0.000	0.000	0.295	0.884	0.000	0.000	0.192	0.775
SJ	0.560	0.013	0.000	0.000	0.807	0.023	0.000	0.000	0.683	0.018	0.000	0.000
	0.027	0.775	0.468	0.000	0.080	0.869	0.000	0.000	0.054	0.822	0.234	0.000
	0.000	0.038	0.412	0.010	0.000	0.051	0.923	0.000	0.000	0.044	0.667	0.005
	0.000	0.000	0.005	0.990	0.000	0.000	0.077	0.990	0.000	0.000	0.041	0.990
BS	0.799	0.000	0.000	0.000	0.661	0.056	0.000	0.000	0.730	0.028	0.000	0.000
	0.017	0.873	0.050	0.000	0.026	0.864	0.115	0.000	0.021	0.869	0.083	0.000
	0.000	0.090	0.650	0.116	0.000	0.068	0.697	0.010	0.000	0.079	0.673	0.063
	0.000	0.000	0.295	0.884	0.000	0.000	0.188	0.990	0.000	0.000	0.242	0.937
LU	0.642	0.002	0.000	0.000	0.842	0.013	0.000	0.000	0.742	0.008	0.000	0.000
	0.033	0.815	0.329	0.000	0.068	0.915	0.132	0.000	0.051	0.865	0.231	0.000
	0.000	0.036	0.548	0.185	0.000	0.048	0.474	0.007	0.000	0.042	0.511	0.096
	0.000	0.000	0.037	0.481	0.000	0.000	0.061	0.660	0.000	0.000	0.049	0.571
NB	0.814	0.020	0.000	0.000	0.674	0.045	0.000	0.000	0.744	0.033	0.000	0.000
	0.055	0.887	0.069	0.000	0.060	0.859	0.000	0.000	0.058	0.873	0.035	0.000
	0.000	0.085	0.705	0.007	0.000	0.055	0.897	0.034	0.000	0.070	0.801	0.020
	0.000	0.000	0.222	0.660	0.000	0.000	0.103	0.960	0.000	0.000	0.163	0.810
QR	0.728	0.011	0.000	0.000	0.758	0.029	0.000	0.000	0.743	0.020	0.000	0.000
	0.044	0.851	0.199	0.000	0.064	0.887	0.066	0.000	0.054	0.869	0.133	0.000
	0.000	0.060	0.626	0.096	0.000	0.052	0.685	0.020	0.000	0.056	0.656	0.058
	0.000	0.000	0.129	0.571	0.000	0.000	0.082	0.810	0.000	0.000	0.106	0.690

Cuadro 20. Matrices de elasticidad para dos años y promedio, para seis sitios, tres condiciones de selva, dos localidades y una región.

Población	1998				1999				media			
	categoría				categoría				categoría			
SM-LU	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4
1	0.0813	0.0008	0.0000	0.0211	0.0995	0.0014	0.0000	0.0294	0.1115	0.0014	0.0000	0.0308
2	0.0219	0.5009	0.0173	0.0000	0.0308	0.2361	0.0072	0.0000	0.0322	0.3844	0.0128	0.0000
3	0.0000	0.0384	0.2411	0.0030	0.0000	0.0366	0.1170	0.0006	0.0000	0.0435	0.1969	0.0040
4	0.0000	0.0000	0.0241	0.0501	0.0000	0.0000	0.0300	0.4115	0.0000	0.0000	0.0348	0.1478
SJ-LU	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4
1	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.1605	0.0225	0.0000	0.0000	0.0088	0.0038	0.0000	0.0000
2	0.0000	1.0000	0.0000	0.0000	0.0225	0.7946	0.0000	0.0000	0.0038	0.8987	0.0424	0.0000
3	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0424	0.0000	0.0000
4	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
BS-LU	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4
1	0.1447	0.0000	0.0000	0.0577	0.1852	0.0000	0.0000	0.0301	0.1713	0.0000	0.0000	0.0480
2	0.0577	0.2072	0.0069	0.0000	0.0301	0.2617	0.0035	0.0000	0.0480	0.2447	0.0067	0.0000
3	0.0000	0.0646	0.2023	0.0164	0.0000	0.0336	0.0470	0.0014	0.0000	0.0547	0.1179	0.0112
4	0.0000	0.0000	0.0741	0.1684	0.0000	0.0000	0.0315	0.3759	0.0000	0.0000	0.0592	0.2383
SM-NB	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4
1	0.2697	0.0077	0.0000	0.0564	0.0489	0.0000	0.0000	0.0141	0.1304	0.0015	0.0000	0.0443
2	0.0641	0.3185	0.0037	0.0000	0.0141	0.1438	0.0000	0.0000	0.0458	0.1969	0.0010	0.0000
3	0.0000	0.0601	0.1635	0.0000	0.0000	0.0141	0.3746	0.0010	0.0000	0.0453	0.1716	0.0012
4	0.0000	0.0000	0.0564	0.0000	0.0000	0.0000	0.0150	0.3746	0.0000	0.0000	0.0455	0.3165
SJ-NB	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4
1	0.0799	0.0007	0.0000	0.0291	0.1065	0.0005	0.0000	0.0304	0.1044	0.0005	0.0000	0.0371
2	0.0297	0.2017	0.0124	0.0000	0.0310	0.1333	0.0000	0.0000	0.0377	0.1671	0.0038	0.0000
3	0.0000	0.0414	0.1463	0.0003	0.0000	0.0304	0.2054	0.0000	0.0000	0.0409	0.1716	0.0005
4	0.0000	0.0000	0.0293	0.4292	0.0000	0.0000	0.0304	0.4321	0.0000	0.0000	0.0376	0.3989
BS-NB	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4
1	0.1349	0.0000	0.0000	0.0669	0.0353	0.0013	0.0000	0.0627	0.0763	0.0005	0.0000	0.0767
2	0.0669	0.2006	0.0000	0.0000	0.0640	0.1434	0.0000	0.0000	0.0772	0.1752	0.0000	0.0000
3	0.0000	0.0669	0.0502	0.0024	0.0000	0.0627	0.1891	0.0217	0.0000	0.0767	0.0990	0.0107
4	0.0000	0.0000	0.0694	0.3417	0.0000	0.0000	0.0844	0.3354	0.0000	0.0000	0.0874	0.3202

cont. Cuadro 20. Matrices de elasticidad para dos años y promedio, para seis sitios, tres condiciones de selva, dos localidades y una región.

Población	1998				1999				media			
	categoría				categoría				categoría			
SM	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4
1	0.1595	0.0019	0.0000	0.0535	0.1149	0.0001	0.0000	0.0368	0.1467	0.0006	0.0000	0.0553
2	0.0554	0.2635	0.0054	0.0000	0.0369	0.1888	0.0043	0.0000	0.0560	0.2251	0.0044	0.0000
3	0.0000	0.0589	0.2095	0.0169	0.0000	0.0412	0.1193	0.0349	0.0000	0.0597	0.1616	0.0270
4	0.0000	0.0000	0.0704	0.1051	0.0000	0.0000	0.0717	0.3512	0.0000	0.0000	0.0823	0.1814
SJ	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4
1	0.0023	0.0000	0.0000	0.0017	0.1150	0.0011	0.0000	0.0420	0.0542	0.0004	0.0000	0.0274
2	0.0017	0.0073	0.0003	0.0000	0.0431	0.1562	0.0000	0.0000	0.0278	0.1253	0.0044	0.0000
3	0.0000	0.0020	0.0015	0.0001	0.0000	0.0420	0.2087	0.0000	0.0000	0.0317	0.0587	0.0004
4	0.0000	0.0000	0.0018	0.9812	0.0000	0.0000	0.0420	0.3498	0.0000	0.0000	0.0278	0.6420
BS	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4
1	0.1387	0.0000	0.0000	0.0694	0.0777	0.0007	0.0000	0.0543	0.1076	0.0003	0.0000	0.0642
2	0.0694	0.1925	0.0023	0.0000	0.0549	0.1935	0.0042	0.0000	0.0645	0.1977	0.0035	0.0000
3	0.0000	0.0717	0.1060	0.0178	0.0000	0.0584	0.0973	0.0019	0.0000	0.0676	0.1064	0.0104
4	0.0000	0.0000	0.0872	0.2451	0.0000	0.0000	0.0562	0.4009	0.0000	0.0000	0.0746	0.3032
LU	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4
1	0.0792	0.0001	0.0000	0.0331	0.1406	0.0008	0.0000	0.0486	0.1168	0.0005	0.0000	0.0445
2	0.0333	0.4651	0.0220	0.0000	0.0494	0.2263	0.0056	0.0000	0.0450	0.2982	0.0111	0.0000
3	0.0000	0.0551	0.0972	0.0095	0.0000	0.0542	0.0917	0.0008	0.0000	0.0556	0.1014	0.0086
4	0.0000	0.0000	0.0427	0.1625	0.0000	0.0000	0.0494	0.3325	0.0000	0.0000	0.0532	0.2651
NB	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4
1	0.1365	0.0005	0.0000	0.0749	0.0719	0.0012	0.0000	0.0441	0.1080	0.0009	0.0000	0.0633
2	0.0755	0.1826	0.0022	0.0000	0.0453	0.1624	0.0000	0.0000	0.0642	0.1825	0.0014	0.0000
3	0.0000	0.0771	0.0987	0.0011	0.0000	0.0441	0.2248	0.0063	0.0000	0.0647	0.1406	0.0029
4	0.0000	0.0000	0.0761	0.2748	0.0000	0.0000	0.0504	0.3497	0.0000	0.0000	0.0663	0.3053
QR	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4
1	0.1181	0.0004	0.0000	0.0601	0.1027	0.0019	0.0000	0.0472	0.1117	0.0007	0.0000	0.0550
2	0.0604	0.2344	0.0083	0.0000	0.0484	0.2012	0.0034	0.0000	0.0557	0.2183	0.0058	0.0000
3	0.0000	0.0684	0.1076	0.0131	0.0000	0.0506	0.1501	0.0030	0.0000	0.0608	0.1290	0.0085
4	0.0000	0.0000	0.0731	0.2562	0.0000	0.0000	0.0503	0.3413	0.0000	0.0000	0.0635	0.2910

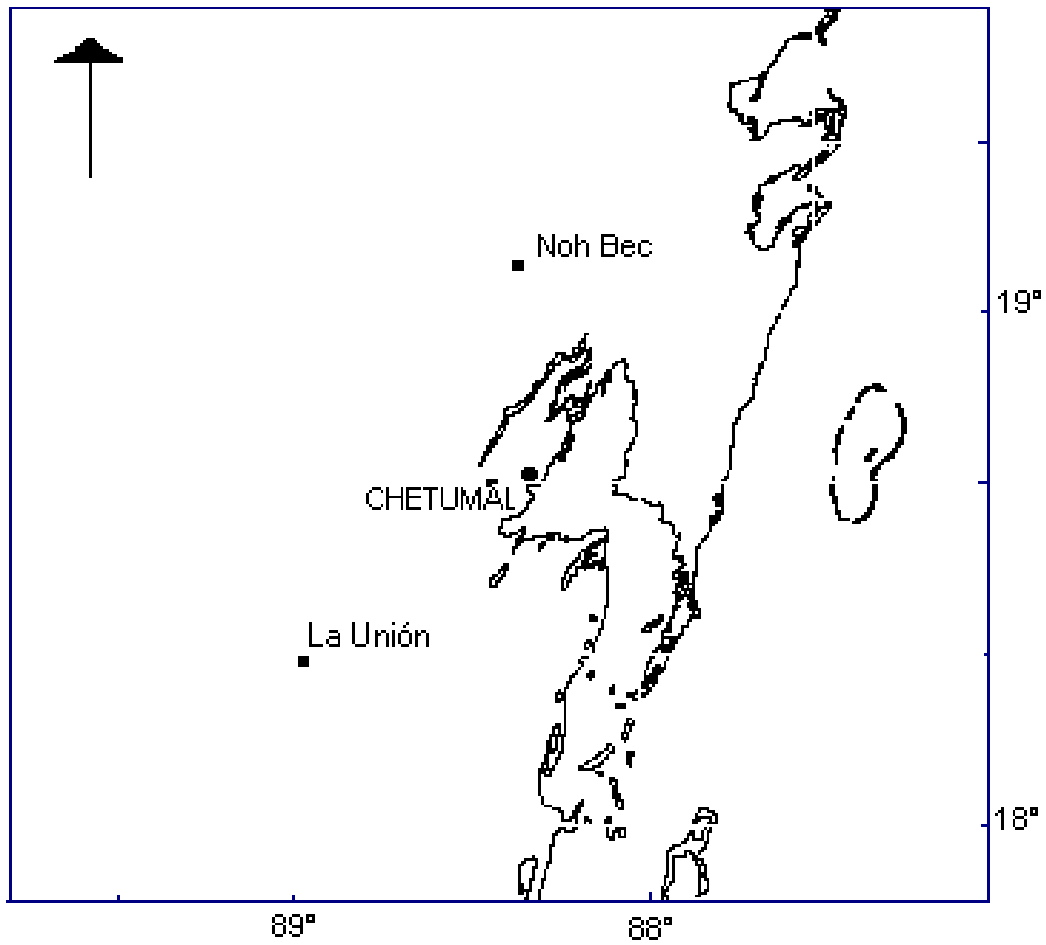


Figura 1. Ubicación de las dos localidades de muestreo demográfico de *Desmoncus quasillarius* en el sur de Quintana Roo.



Figura 2. Distribución de *Desmoncus* spp. según registros de herbario y campo con puntos georreferenciados vertidos en el mapa de vegetación de Rzedowzky (1978), nótese la concordancia con la distribución del bosque tropical perennifolio.

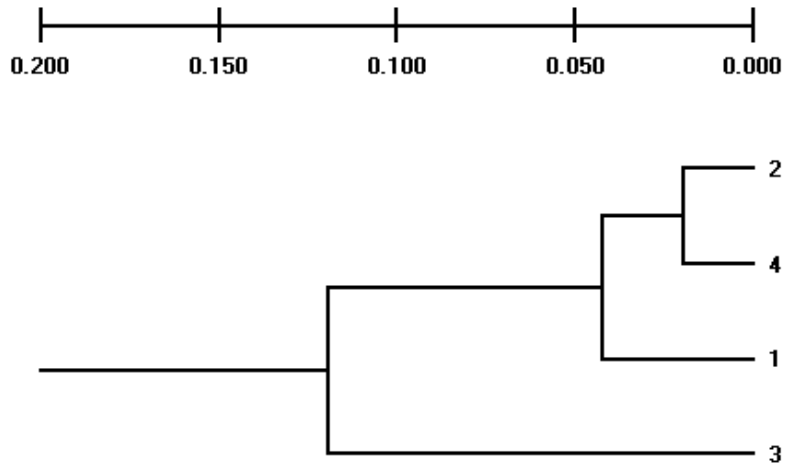


Figura 3. Dendrograma de identidades genéticas de Nei, para cuatro poblaciones de *Desmoncus quasillarius* 1 = Noh Bec, Q. Roo, 2 = La Unión, Q. Roo, 3 = Los Tuxtlas, Ver., 4 = Lacandona, Chis.

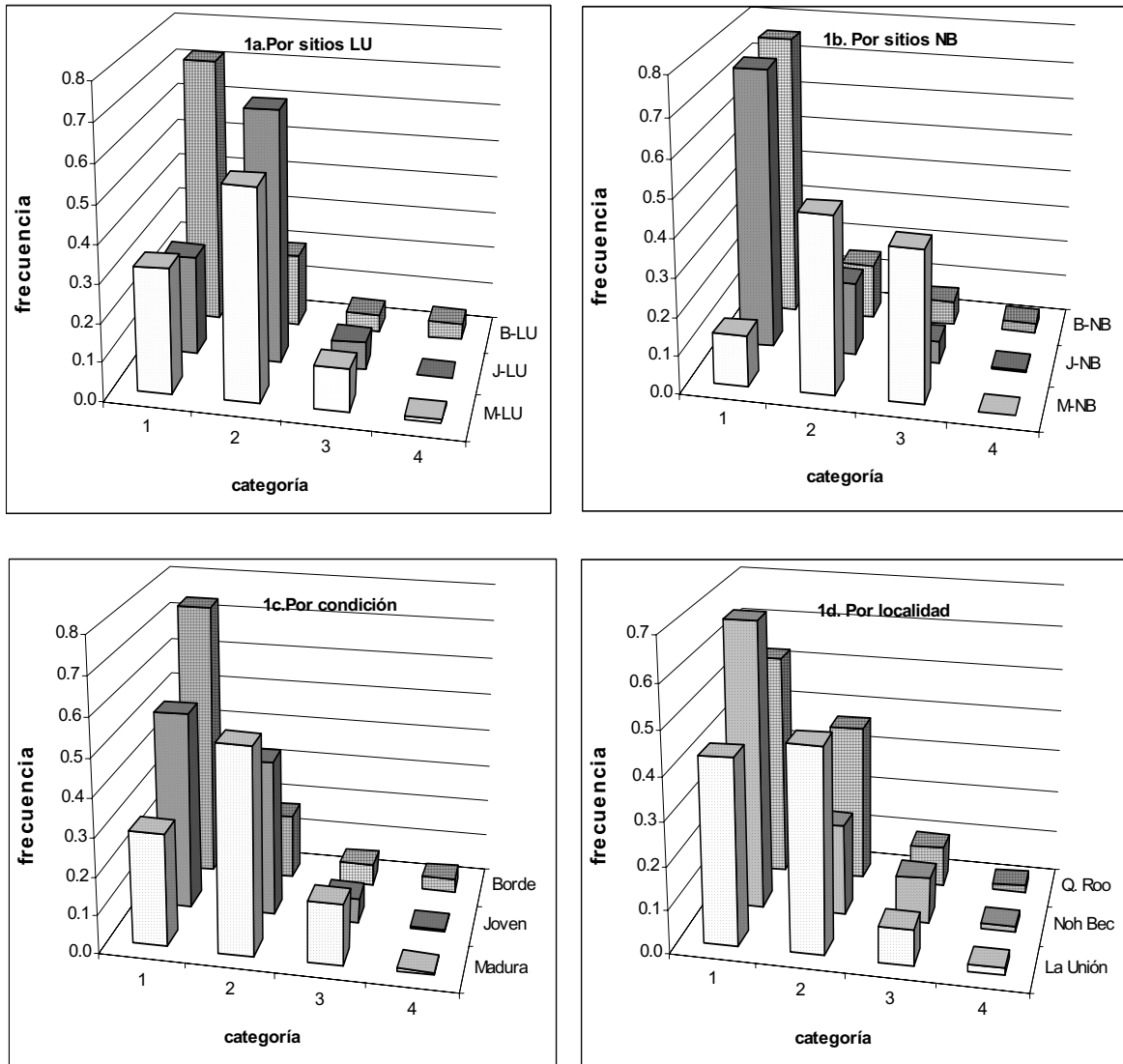


Figura 4. Estructura de las poblaciones de *Desmoncus quasillarius* por sitios, condiciones de selva y localidades, para 1997.



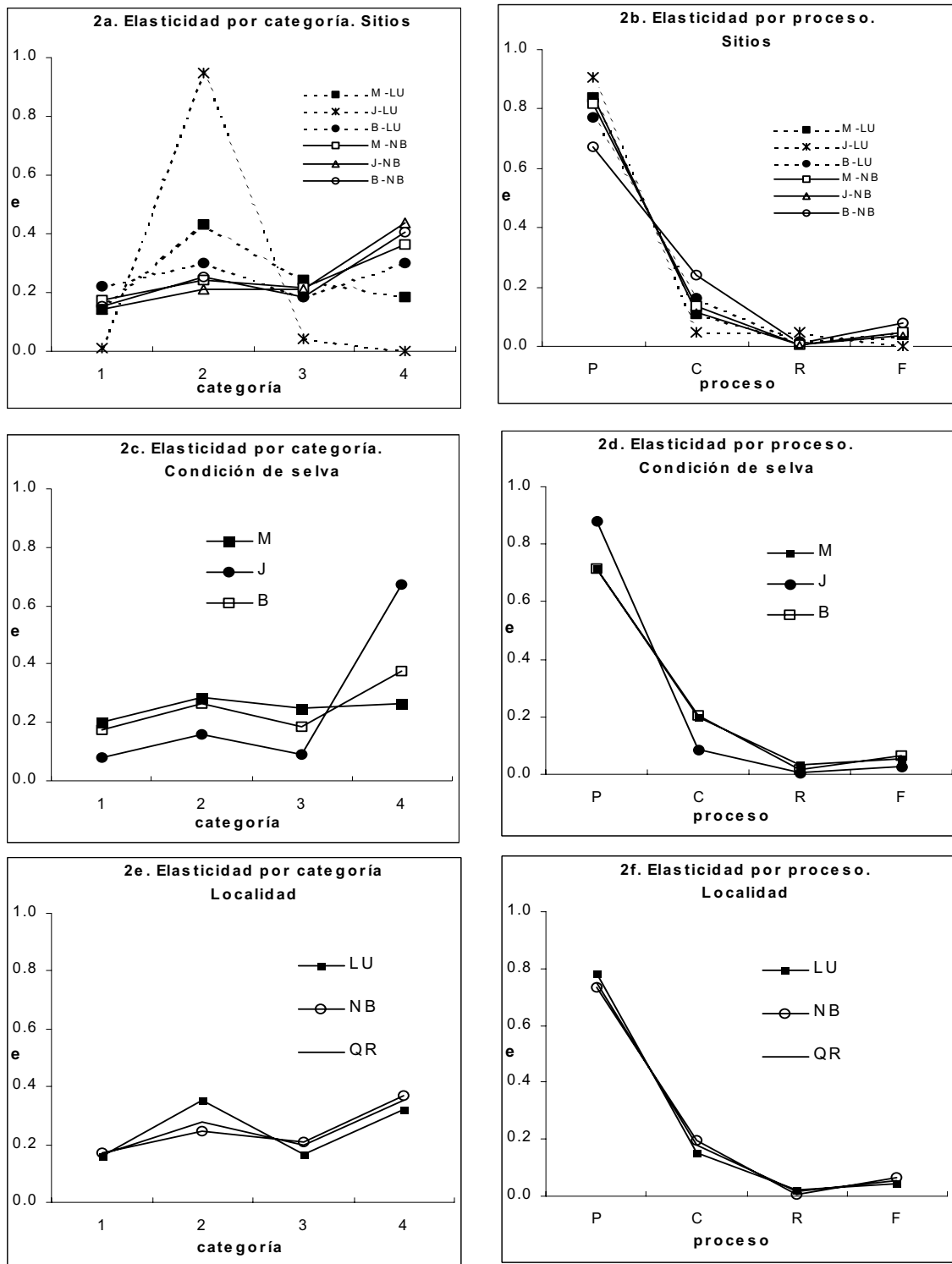


Figura 5. Elasticidades por categoría y proceso demográfico de la transición promedio de poblaciones de *D. quasillarius* para seis sitios, tres condiciones de selva, dos localidades y una región. LU = La Unión, NB = Noh Bec, M = selva madura, J = selva joven, B = borde de selva, QR = sur de Quintana Roo, 1 = plántulas, 2 = juveniles, 3 = preadultos, 4 = adultos, P = permanencia, C = crecimiento, R = regreso, F = fecundidad.