



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MEXICO**

---

---

**FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA**

EFFECTO DE LOS DISTURBIOS NATURALES Y ANTROPOGENICOS  
SOBRE LA REMOCIÓN DE SEMILLAS DE *Swietenia macrophylla*  
King (Meliaceae) EN LA SELVA MAYA DE QUINTANA ROO.

**T E S I S**

**QUE PARA OBTENER EL TITULO DE BIOLOGA**

**P R E S E N T A:**

**VERONICA JUAREZ LAZARO**

DIRECTOR DE TESIS: DR. GABRIEL GUTIÉRREZ GRANADOS

ASESOR INTERNO: M. EN C. BALBINA VÁZQUEZ BENÍTEZ



MEXICO, D.F. AGOSTO 2011



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



UNIVERSIDAD NACIONAL  
AVENIDA DE  
MÉXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES

“ZARAGOZA”

DIRECCIÓN

JEFE DE LA UNIDAD DE ADMINISTRACIÓN ESCOLAR  
PRESENTE.

Comunico a usted que la alumna **JUAREZ LAZARO VERONICA**, con número de cuenta **401011816**, de la carrera de Biología se le ha fijado el día **23** del mes de **agosto** de 2011 a las **16:00 hrs.** para presentar examen profesional, el cual tendrá lugar en esta Facultad con el siguiente jurado:

- PRESIDENTE DR. EFRAÍN R. ÁNGELES CERVANTES
- VOCAL DR. GABRIEL GUTIÉRREZ GRANADOS\*
- SECRETARIO M. en C. BALBINA VÁZQUEZ BENÍTEZ
- SUPLENTE M. en C. ROSALVA GARCÍA SÁNCHEZ
- SUPLENTE DR. CARLOS CASTILLEJOS CRUZ

El título de la tesis que presenta es: **Efecto de los disturbios naturales y antropogénicos sobre la remoción de semillas de *Swietenia macrophylla* King (Meliaceae) en la selva Maya de Quintana Roo.**

Opción de titulación: Tesis.

Agradeceré por anticipado su aceptación y hago propia la ocasión para saludarle.

ATENTAMENTE  
“POR MI RAZA HABLARÁ DE ESPÍRITU”  
México, D. F., a 28 de junio de 2011.

DR. VÍCTOR MANUEL MENDOZA NÚÑEZ

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES  
ZARAGOZA  
DIRECCIÓN

DR. CARLOS CASTILLEJOS CRUZ  
JEFE DE CARRERA

RECIBÍ  
OFICINA DE EXÁMENES  
PROFESIONALES Y DE GRADO

## **RECONOCIMIENTOS**

A la UNAM, Fes Zaragoza y al Instituto de Biología

A la Comisión Nacional de Biodiversidad (CONABIO) por el apoyo económico recibido a través del proyecto "FQ006"

A mis asesores, como director de tesis Dr. Gabriel Gutiérrez Granados y asesora interna M. en C. Balbina Vázquez Benítez, por su dirección, paciencia, entrega y valiosos consejos que me permitieron alcanzar los objetivos de esta tesis, por brindarme su tiempo, sus asesorías y comentarios muchas gracias.

Un gran agradecimiento a mis sinodales Dr. Efraín Ángeles, M. en C. Rosalva García y Dr. Carlos Castillejos por sus asesorías y aportación a esta tesis. Un agradecimiento especial al Dr. Raúl Alcalá y Yesenia Bustos.

Y en general a todas las instituciones, organismos, archivos, bibliotecas, que de alguna manera contribuyeron a facilitarme la realización en campo y el acceso a la información requerida para alcanzar los objetivos trazados.

## **DEDICATORIAS Y AGRADECIMIENTOS**

Deseo expresar mis más sinceras muestras de agradecimiento a todos mis seres queridos y amigos, quienes en todo momento me acompañaron a caminar por este sendero tan duro, pero a la vez muy grato.

- A Dios, por cuidarme y protegerme siempre, guiar mi camino fortaleciéndome cada día.
- A mis amados padres Francisco y Lourdes, muchas gracias por su amor, confianza, buenos consejos y ejemplos para la vida, ya que siempre han sabido apoyarme en las decisiones que he tomado en mi vida, quienes me han enseñado a diferenciar lo bueno de lo malo, los que siempre están pendientes de mí cuando estoy cerca y lejos, a ustedes, los quiero con todo mi corazón, gracias por su apoyo.
- A mi querida hermana Viridiana y hermanos Javier y Erick, muchas gracias por su amor, cariño, su gran amistad, por creer en mí y motivarme a seguir siempre adelante, y por todos los momentos que hemos pasados juntos, con esto, los incito a mantener una visión de éxito en sus vidas mediante el estudio continuo.
- A mi querido Víctor, gracias por tu amor, amistad, ayuda, compañía, apoyo, comprensión, motivación, por creer en mí y por la paciencia, sin lo que hubiese sido imposible terminar esta tesis.
- A mis grandes amigas (mis viejitas), gracias por su amistad y todos los buenos momentos que pasamos juntas durante la carrera y los que vienen.

Finalmente a todas aquellas personas, colegas y amigos que me brindaron su apoyo, animo, tiempo e información para el logro de mi tesis.

## ÍNDICE DE CONTENIDO

RESUMEN.....	8
INTRODUCCIÓN.....	10
JUSTIFICACIÓN.....	18
HIPÓTESIS.....	19
OBJETIVOS.....	19
ÁREA DE ESTUDIO .....	20
ESPECIE DE ESTUDIO .....	23
MÉTODOS.....	25
- Diseño experimental.....	25
- Análisis de datos.....	30
RESULTADOS .....	31
DISCUSIÓN.....	46
CONCLUSIÓN.....	50
LITERATURA CITADA .....	51

## ÍNDICE DE FIGURAS

<b>FIGURA 1.</b> A.- Árbol de caoba cortado en la extracción forestal, B.- Trayectoria del huracán Deán	18
<b>FIGURA 2.</b> Ubicación de los ejidos Señor y Naranjal Poniente.....	22
<b>FIGURA 3.</b> . A.- Rama con inflorescencia y fruto de caoba, B.- árbol de caoba en su hábitat .....	24
<b>FIGURA 4.</b> A.- Fruto seco de caoba con semillas; B.-Plántulas de caoba.....	24
<b>FIGURA 5.-</b> Diseño utilizado para evaluar el efecto del paso del huracán Dean y la extracción forestal sobre las semillas de caoba en la zona Maya de Quintana Roo.....	27
<b>FIGURA 6.</b> Semillas de caoba preparadas para utilizarlas en los tres tratamientos experimentales (abierto, semi-abierto y cerrado).....	28
<b>FIGURA 7.</b> Tratamientos experimentales establecidos en campo. A. abiertos, B. semi-abierto, C. cerrado. ....	28
<b>FIGURA 8.</b> Grafica de promedios de semillas removidas.....	32
<b>FIGURA 9.</b> Grafica de promedios de semillas infestadas por hongos.....	33
<b>FIGURA 10.</b> Grafica de promedios de semillas depredadas por insectos.....	34
<b>FIGURA 11.</b> Grafica de promedios de semillas depredadas por roedores.....	35
<b>FIGURA 12.</b> Grafica de promedios de semillas dispersadas.....	36
<b>FIGURA 13.</b> Plántulas establecidas de semillas que fueron dispersadas secundariamente .....	36
<b>FIGURA 14.</b> Grafica de promedios de semillas germinadas.....	37
<b>FIGURA 15.</b> Grafica de promedios de plántulas establecidas.....	38
<b>FIGURA 16.</b> Grafica de promedios de plántulas sanas.....	39
<b>FIGURA 17.</b> Grafica de promedios de plántulas desecadas.....	40
<b>FIGURA 18.</b> Grafica de promedios de plántulas con herbivoría.....	40
<b>FIGURA 19.</b> Plántulas establecidas en los tratamientos experimentales.....	41
<b>FIGURA 20.</b> Instalacion de camaras con sensor infrarrojo en campo.....	42
<b>FIGURA 21.</b> Fotografías tomadas por las cámaras de sensor infrarrojo.....	42
<b>FIGURA 22.</b> Semillas infestadas y depredadas.....	42
<b>FIGURA 23.</b> Grafica del ACP de las variables estructurales.....	45
<b>FIGURA 24.</b> Grafica del ACP de la relación de los sitios de estudio con las características estructurales de la vegetación .....	45

## ÍNDICE DE CUADROS

<b>CUADRO 1.</b> Especies maderables tropicales y sus probables dispersores.....	17
<b>CUADRO 2.</b> Número de semillas de caoba que sufrieron algún tipo de cambio en las diferentes zonas de estudio y tratamientos experimentales. A. abierto, SA. Semiabierto, C. cerrado.....	31
<b>CUADRO 3.</b> Semillas, infestadas por hongos, y depredadas por insectos o roedores, de acuerdo a la condición y tipo de manejo.....	32
<b>CUADRO 4.</b> Cantidad de plántulas establecidas, sanas, desecadas y con signos de herbivoría de acuerdo a la condición y tipo de manejo.....	37
<b>CUADRO 5.</b> Varianza acumulada para los dos primeros componentes del ACP .....	44
<b>CUADRO 6.</b> Valores propios de la matriz y la contribución de las variables de la estructura de la vegetación y de las variables pasivas del ACP .....	44



## RESUMEN

*Swetenia macrophylla* (caoba) representa el recurso forestal más importante de los bosques tropicales perennifolios, lo que ha provocado que gran parte de las selvas mexicanas estén perturbadas por el aprovechamiento de esta especie, o por disturbios naturales. Por lo que nos planteamos las preguntas ¿Existen diferencias en la regeneración de caoba, a través de cambios en la remoción de semillas por el efecto de la extracción forestal y el impacto del huracán Dean? y ¿Existen diferencias en la remoción, germinación y establecimiento de plántulas de caoba, mediadas por la extracción forestal y/o el impacto del huracán?

El estudio se realizó en dos ejidos de la Selva Maya de Quintana Roo. En los cuales se establecieron cuatro zonas de estudio: 1) sin impacto de huracán y extracción forestal, 2) sin impacto de huracán y reserva, 3) con impacto de huracán y extracción forestal y 4) con impacto de huracán y reserva. En cada zona se establecieron tres parcelas, en cada parcela se colocaron cuatro unidades experimentales, en cada unidad se colocaron tres tratamientos experimentales, abierto, semiabierto y cerrado, con semillas de caoba. En cada unidad experimental se evaluó el número de semillas removidas, germinadas y plántulas establecidas, además se registró la densidad del sotobosque, número de ejemplares de caoba, altura del dosel y número de caobas cercanas a cada unidad.

Los resultados indicaron que la remoción de semillas fue mayor en zonas impactadas por el huracán Dean independientemente del manejo forestal (57%). La infestación de semillas por hongos tuvo los niveles más altos en zonas sin impacto de huracán, independientemente del manejo forestal (76.8%). La depredación de semillas por insectos fue mayor en zonas de extracción con impacto de huracán (40.29%). La depredación de semillas por roedores fue mayor en zonas de reserva independientemente del impacto del huracán (64%). La germinación (62%) y establecimiento de plántulas (91.2%) fue mayor en zonas de extracción forestal sin impacto de huracán.

Se observaron diferencias en las condiciones del hábitat, unas generadas por la mayor cobertura y altura del dosel lo que impidió el paso de luz y en otras partes se observó la presencia de claros creados por la extracción forestal. Se registro mayor mortalidad de

plántulas en zonas de extracción forestal con impacto de huracán, lo que indica que en estas zonas el hábitat sufrió más daño por los efectos de ambos tipos de disturbios. Consecuentemente, la desecación (20%) y la herbivoría (12%) fueron la principal causa de mortalidad en las plántulas de caoba.

Con estos resultados se demuestra que los efectos de la extracción forestal y el impacto del huracán Dean en conjunto afectaron de, manera sinérgica y negativa la regeneración natural de la caoba en la zona de estudio. Aunque los efectos globales de la extracción forestal sin impacto de huracán no afectan significativamente el proceso de regeneración natural de la caoba, por lo que es posible sugerir que estas áreas pueden contribuir a la conservación de la especie a través de un manejo adecuado enfocado hacia la restauración, preservación y protección de la especie en la zona.

Palabras clave: caoba, extracción forestal, huracán, remoción, germinación, establecimiento de plántulas.

## INTRODUCCIÓN

México es uno de los países con mayor diversidad biológica del mundo (Rammoorthy *et al.* 1993), ésta es el resultado de la compleja topografía y geología del país, y de los diversos climas y microclimas que se encuentran en todo el territorio. Como resultado, la vegetación de nuestro país es de igual manera una de las más diversas, pues en su territorio están representados prácticamente todos los grandes biomas (Rzedowski 1994).

Dentro de los diferentes tipos de vegetación, la selva mediana subperennifolia es la vegetación más extendida en la zona cálido-húmeda de México (Rzedowski 1994, Pennington y Sarukhán 2005). Se presenta en zonas húmedas con precipitaciones de 1100 a 1300 mm anuales, con una época de sequía bien marcada que puede durar de tres a cuatro meses. Sus suelos son de colores oscuros con abundante contenido de materia orgánica, y su drenaje es muy rápido debido a la naturaleza porosa de las rocas generalmente calizas, son frecuentes las raíces tubulares, los diámetros de los troncos de los árboles no llegan a sobrepasar los 250 cm. En este tipo de selva se distinguen tres estratos arbóreos: uno inferior de 5 a 12 m con una mayor cantidad de palmas, uno intermedio de 11 a 20 o 22 m y uno superior de 21 a 30 o 35 m.

Durante la temporada seca se observa una pérdida del follaje en casi una cuarta parte de los elementos arbóreos (Pennington y Sarukhán 2005). La selva mediana subperennifolia en México se divide en tres localidades geográficas, 1) centro y sur de Veracruz, norte de Puebla, sureste de Hidalgo y San Luis Potosí, 2) estado de Veracruz y norte de Oaxaca, y 3) Península de Yucatán. La estructura y composición florística de estas localidades forman tres unidades florísticamente bien diferenciadas, en particular la de la península de Yucatán respecto a las otras dos. La especie que mejor caracteriza esta selva es *Brosimum alicastrum*, su presencia es constante y dominante en la selva subperennifolia, también de forma frecuente se encuentran *Manilkara zapota*, *Bursera simaruba*, *Pimenta dioica*, *Aphananthe monoica*, y para el área de la península de Yucatán se presenta *Swietenia macrophylla* (caoba) que abunda hacia el centro y sur de Campeche y Quintana Roo (Pennington y Sarukhán 2005).

En las selvas existe un alto número de especies útiles para la industria forestal, entre ellas la más importante en los Neotrópicos, económicamente hablando, es *Swietenia macrophylla*, lo que ha provocado que gran parte de las selvas del país, y en particular de la península de Yucatán hayan sido perturbadas con fines de aprovechamiento forestal, en razón de las circunstancias políticas, económicas y sociales que han incidido su entorno natural (Argüelles 1999, Snook *et al.* 2003, Pennington y Sarukhán 2005).

Así, uno de los impactos más significativos, de origen humano, que sufren las selvas se da durante el manejo forestal (Herrera y Pellmyr 2002, Valdés *et al.* 2005). En un sistema de manejo forestal selectivo se extraen sólo algunos árboles por área de corta, generalmente se seleccionan los del tronco de mayor diámetro, lo que causa la apertura artificial de claros. Generalmente los claros provocados por la extracción forestal son más grandes que los producidos por la caída natural de un árbol (Dickinson *et al.* 2000), lo que causa cambios en la dinámica general de la selva, alterando su estructura y composición florística (Spurr y Barnes 1982, Wright 2003, Gutiérrez-Granados 2009, Gutiérrez-Granados *et al.* 2011).

Se ha considerado que la apertura del dosel, promueve el establecimiento, supervivencia y desarrollo de plántulas, ya que al crearse claros de diferentes tamaños se promueve la heterogeneidad ambiental dentro de estos (Denslow 1987). Este proceso es susceptible de ser alterado, como resultado de un evento de origen humano, por ejemplo, la extracción forestal, que ocasiona la perturbación del suelo, cambios de luz, temperatura y humedad (Snook 1998, Snook *et al.* 2005, Gutiérrez-Granados 2009). Asimismo, la extracción forestal afecta otros factores que intervienen en la regeneración y que van desde la remoción de semillas, aumento en la mortalidad de las plántulas y brinzales ya presentes, hasta cambios microclimáticos y competencia con otras especies y/o grupos ecológicos que influyen en la regeneración del bosque (Garwood 1989, Pérez-Salicrup 2001, Negreros-Castillo y Mize 2003, Gutiérrez-Granados 2009).

Aunado a esto, si en las zonas donde se realiza la extracción forestal existe un impacto negativo sobre la fauna y en particular sobre los mamíferos y los procesos

ecológicos en los que estos participan, como puede ser la remoción de semillas y dispersión se verán alterados (Malcolm y Ray 2000, Wright 2003, Gutiérrez-Granados 2009). Asimismo, el reclutamiento de plántulas puede ser afectado en los sitios con manejo forestal debido a una sobreabundancia o falta de depredadores de semillas causada por la fragmentación de la selva, la extracción forestal, o por la caza (Guariguata *et al.* 2000).

Algunas consecuencias de la extracción forestal a corto plazo, se dan al ser extraídos grandes volúmenes de árboles en reproducción, lo que afecta la estructura de los bosques y genera la reducción en la riqueza y abundancia de la fauna (Lamb 1990). Por ejemplo, durante la extracción forestal se crean caminos que facilitan el acceso a la gente, lo que favorece la cacería y la colonización de las partes más profundas de las selvas, afectando la composición de vertebrados, en particular de aves y mamíferos (López y Ferreari 2000, Peres 2001, Gutiérrez-Granados 2009). Los impactos sobre los mamíferos son diferenciales, afectando negativamente a las especies que tienen un alto valor cinegético y favoreciendo a las que no lo tienen (López y Ferreari 2000, Peres 2001). Específicamente se ha documentado un aumento en las densidades de roedores y otros mamíferos pequeños en los caminos construidos por el arrastre de los árboles cortados (Malcolm y Ray 2000). De la misma forma en zonas de extracción forestal se ha registrado un aumento en la abundancia de herbívoros invertebrados, en respuesta a una mayor disponibilidad de alimento debido a que los claros provocados disparan la regeneración (Fredericksen y Fredericksen 2002, Gutiérrez-Granados y Dirzo 2009). Dentro de las consecuencias de la extracción forestal a largo plazo, la mayoría de las selvas son abandonadas, y algunas son transformadas en terrenos para la agricultura y/o ganadería, lo que afecta a un gran número de especies y sus interacciones entre éstas (Lamb 1990).

La extracción de madera es una actividad económica muy extendida en los trópicos (Alavalapati y Zarin 2004). En el estado de Quintana Roo ésta se da desde el siglo XIX (Snook 1999, Gutiérrez-Granados 2009, Gutiérrez-Granados y Dirzo 2009). Existen algunos estudios que han documentado los impactos de este tipo de manejo sobre la fauna, por ejemplo, en los sitios de extracción forestal se han visto extirpadas o reducidas las

poblaciones del mono araña, a causa del cambio en disponibilidad de hábitat y alimento, con esto, algunas especies de árboles han mostrado una acumulación masiva de semillas, la germinación y el establecimiento de plántulas por debajo de los árboles (Gutiérrez-Granados y Dirzo 2010).

Por otra parte, los disturbios naturales constituyen otra fuente de perturbación para las selvas. Entre estos, uno de gran importancia son los huracanes (Salazar-Vallejo 2002, Portilla *et al.* 2006). El huracán es el más severo de los fenómenos meteorológicos, en el que la velocidad promedio del viento es de 118 km/h o superior. Se ha considerado que la apertura del dosel, como resultado de un evento catastrófico natural (huracán), favorece el establecimiento, supervivencia y desarrollo de las plántulas (Snook 1998). Esto modifica la estructura de las selvas de diferentes formas, por ejemplo, Fleming y Murray (2009) sugieren, que los huracanes por lo general causan efectos genéticos a una mayor distancia, ocasionando la reducción de la población en las aves y murciélagos y por lo mismo de los posibles dispersores de las plantas.

Flynn y colaboradores (2010), demostraron que los disturbios naturales a gran escala alteran la trayectoria de sucesión del bosque secundario, con cambios contrastantes en la composición de especies. Sin embargo, la exposición a los vientos del huracán tiende a disminuir la abundancia de los árboles (Flynn *et al.* 2010). El huracán Georges que impacto Puerto Rico en 1998, redujo la biomasa aérea en un 50 %, causando una disminución inmediata en los índices de diversidad. Después de 15 años, el área basal y la biomasa aérea volvió a los niveles previos al huracán, mientras que la riqueza de especies, índices de diversidad y densidad de copas supero los niveles previos al huracán (Scalley *et al.* 2010).

El impacto directo de un huracán ocasiona efectos que tienen influencia sobre un gran número de individuos y extensas áreas, ya que estos pueden destruir cientos o miles de hectáreas de selva, iniciando un proceso de sucesión vegetal a gran escala (Spurr y Barnes 1982, Heartsill *et al.* 2010). Los efectos más comunes son la caída de árboles, la ruptura de copas y grandes ramas como consecuencia de los fuertes vientos y relámpagos

que reducen la biomasa aérea y causan una disminución inmediata en la densidad de tallos y los índices de diversidad. Estas caídas crean aperturas en el dosel, dentro de las cuales avanza el crecimiento del sotobosque (Spurr y Barnes 1982, Meléndez-Ackerman *et al.* 2003, Portilla *et al.* 2006, Heartsill *et al.* 2010). En términos biológicos, los huracanes ayudan en el mantenimiento de la diversidad biológica, ya que pueden llegar a causar un efecto positivo al promover la diversidad de las selvas húmedas al abrir claros en el dosel, promoviendo la competencia entre especies, lo que crea un mosaico dinámico de parches de vegetación de diferentes edades que abarcan todas las etapas de la sucesión secundaria, junto con áreas de vegetación primaria (Martínez-Ramos 1985, Portilla *et al.* 2006).

El efecto principal del impacto de los huracanes sobre los animales es posterior al paso del huracán, y se da principalmente por la pérdida de flores, frutos y semillas que les sirven de alimento. Sin embargo, de manera inmediata puede ocasionar mortandad en aves migratorias, huevos o en los nidos, así como ahogamiento de mamíferos pequeños al inundarse o bloquearse las entradas a sus madrigueras, lo que en principio puede cambiar las abundancias relativas de estos (Ackerman *et al.* 1991).

En general, una selva que ha sido afectada por la extracción forestal o por el impacto de un huracán (lo que, en ambos casos altera su estructura y composición florística) inicia un proceso de regeneración (Spurr y Barnes 1982, Martínez-Ramos 1985, Hammond 1995, Snook 1998, Meléndez-Ackerman *et al.* 2003, Negreros-Castillo *et al.* 2003, Portilla *et al.* 2006, Gutiérrez-Granados 2009), que da relevancia a la dispersión primaria y secundaria de semillas y al establecimiento de plántulas (Gutiérrez-Granados 2009). Este proceso inicia cuando los frutos caen al suelo, así gran parte de la fauna silvestre como aves, mamíferos e insectos, encuentran en ellas un recurso alimenticio importante (Chiarello 1999, Martínez-Sánchez 2004). Los frutos pueden no ser consumidos, entonces estos se pudren y la semilla permanece en el suelo de la selva, enfrentándose a diversas presiones, como la interacción con los depredadores de semillas y los insectos herbívoros, que reducen su probabilidad de establecimiento pero si ha escapado de la depredación, ésta se establecerá si las

condiciones del sitio son las adecuadas (Muller-Landau *et al.* 2001, Gutiérrez-Granados 2009). Las semillas pueden germinar inmediatamente y establecer una plántula, o permanecer en estado latente (banco de semillas), hasta que las condiciones ambientales disparen la germinación (Lamb 1990).

La regeneración por semilla de las selvas está influenciada por varios factores, como la temperatura, la humedad, y sobre todo las condiciones de luz. En el caso de la caoba, la luz es un factor importante para su establecimiento y crecimiento (Gerhardt 1996). Sin embargo, la sombra parece jugar un papel importante y complejo ya que las plántulas en germinación no dependen de la fotosíntesis como fuente de nutrición, ya que pueden vivir de las reservas almacenadas en sus semillas (Gerhardt 1996, Morris *et al.* 2000). Se puede establecer que la sombra es importante, en la fase de germinación ya que puede contribuir a mantener la humedad del suelo y la viabilidad de la semilla durante la etapa de germinación, aunque las condiciones que favorecen la germinación han sido poco estudiadas (Morris *et al.* 2000).

Diversos estudios han documentado patrones contrastantes en la remoción de semillas que han sido atribuidos a las diferencias en el comportamiento de forrajeo de los mamíferos. Primero, la intensidad de la remoción de semillas depende de la especie, ya que los mamíferos tienen preferencias hacia los frutos y semillas que les aporten más energía y contenido nutricional rechazando las que contengan compuestos tóxicos (Sánchez-Cordero y Martínez-Gallardo 1998, Dirzo *et al.* 2007). Segundo, la remoción y dispersión de semillas depende de la densidad, a mayor densidad de frutos o semillas se sufre una remoción desproporcionadamente mayor comparada con sitios donde hay una menor densidad (Janzen 1971). Tercero, la remoción de semillas es dependiente del hábitat, la remoción de semillas es contrastante en diferentes microhábitats de la selva (Janzen 1971, Sánchez-Cordero y Martínez-Gallardo 1998).

Moles y Drake (1999) monitorearon por 15 días la remoción de semillas grandes de 11 especies arbóreas en un bosque secundario de Nueva Zelanda. La remoción total de semillas varió entre un 3.8% y 23.8% dependiendo de la especie, resultado



excepcionalmente bajo en comparación a otros estudios (p. ej. Forget 1996). Además, en campos de cultivo, los estudios demuestran que de todas las semillas producidas por especies arvenses, del 70 al 98% presumiblemente se pierden por animales consumidores de ellas (Cardina y Norquay 1997).

Los procesos de dispersión y depredación de semillas determinan el destino de éstas, lo cual tiene un impacto importante en el éxito reproductivo de las plantas, en su distribución espacial y en la estructura de la comunidad vegetal (Terborgh *et al.* 1993, Demattia *et al.* 2006). Dentro de estos procesos de dispersión/depredación, los roedores son considerados de particular importancia en los bosques tropicales, ya que pueden actuar como depredadores y dispersores de semillas (Guariguata *et al.* 2000, Terborgh *et al.* 2001) y han sido considerados como los agentes principales en la remoción de frutos y semillas de diversas especies vegetales, con lo cual pueden estar jugando un papel activo en la composición florística de una selva (Sánchez-Cordero y Martínez-Gallardo 1998, DeMattia *et al.* 2006, Salm 2006, Gutiérrez-Granados 2009). Asimismo, las hormigas juegan un papel importante en la remoción de semillas presentes en el suelo de la selva o en las heces de animales frugívoros. Al coleccionar las semillas algunas son usadas como alimento, manteniendo muchas en condiciones viables, que pueden ser desechadas en sus nidos o en sus desperdicios, en este caso, las hormigas pueden ser dispersoras efectivas o depredadoras de semillas (Levey y Byrne 1993, Herrera y Pellmyr 2002). Por otra parte, los agentes patógenos al desarrollarse en las semillas, son responsables de la baja germinación y el pobre desarrollo de plántulas, además muchos de los hongos presentes en las semillas pueden perjudicar a otras especies de plántulas cercanas, y a veces, pueden afectar a los animales que las consumen (De Chaluat y Perris 1994). Sin embargo, algunas semillas infestadas pueden llegar a germinar (Bonfil-Sanders *et al.* 2008). Así los removedores y depredadores de semillas pueden estar jugando un papel importante en el mantenimiento de los recursos forestales de una selva (Cuadro 1), al promover o frenar el establecimiento de especies maderables.

Cuadro 1. Especies maderables tropicales y sus probables dispersores.

Espece maderable	Familia	Probable dispersor	Autor
<i>Swietenia humilis</i>	Meliaceae	Hormigas y mamíferos	Hammond 1995
<i>Brosimum alicastrum</i> <i>Nectandra ambigens</i>	Moraceae Lauraceae	Vertebrados terrestres	Sánchez Cordero y Martínez Gallardo 1998
<i>Minquartia guianensis</i>	Olacaceae	Aves, mamíferos	Guariguata et al. 2000
<i>Virola koschnyi</i>	Myristicaceae	Aves	Guariguata et al. 2000
<i>Carapa nicaraguesis</i>	Meliaceae	Roedores	Guariguata et al. 2000
<i>Lecythis ampla</i>	Lecythidaceae	Roedores	Guariguata et al. 2000
<i>Carapa procera</i>	Meliaceae	Mamíferos medianos, roedores e insectos	Forget 1996
<i>Cedrela odorata</i>	Meliaceae	Fauna silvestre	Martínez-Sánchez 2004
<i>Swietenia macrophylla</i>	Meliaceae	Mamíferos pequeños	Lambert et al. 2005

## JUSTIFICACIÓN:

El estado de Quintana Roo sufre de impactos periódicos de huracanes de diferentes intensidades. El más reciente fue el huracán Dean, este impacto en la costa del estado de Quintana Roo el **21 de Agosto** del 2007. Aunado al impacto de la extracción forestal que se realiza en la zona y cuyo eje económico es la caoba, lo que en potencia puede afectar de manera directa la regeneración natural de esta especie.

Así la combinación de ambos tipos de disturbios, los naturales y los antropogénicos (Fig. 1), podrían aumentar la limitación en el reclutamiento de la caoba vía alteración en la remoción de semillas, dispersión y establecimiento de plántulas. En este sentido un elemento relevante en el manejo y conservación de la selva es el estudio de la regeneración natural vía semillas y como esta responde a los diferentes disturbios que en ella ocurren y así aportar herramientas para que su conservación y manejo sean cada vez más sustentables, ya que esta especie es prácticamente la base de la industria forestal de la Zona Maya de Quintana Roo.

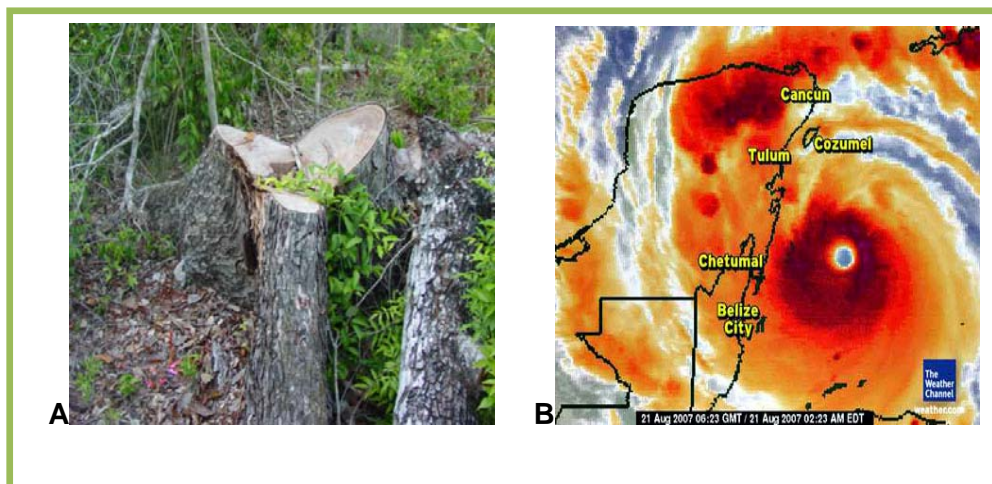


Figura 1. A.- Árbol de caoba cortado en la extracción forestal, B.- Trayectoria del huracán Deán.

## **HIPÓTESIS:**

En este trabajo se puso a prueba la hipótesis de que los disturbios ocasionados en el hábitat por la extracción forestal y el impacto del huracán Dean, afectaran de manera diferencial la regeneración natural de la caoba, a través de cambios en la remoción de semillas.

## **OBJETIVOS**

### OBJETIVO GENERAL

- Evaluar si existen diferencias en la remoción de semillas de caoba mediadas por disturbios de origen natural (huracán Dean) y humano (la extracción forestal), en la zona forestal de Quintana Roo.

### OBJETIVOS PARTICULARES

- Evaluar los cambios en la remoción de semillas, la germinación y el establecimiento de plántulas de caoba, en respuesta a los disturbios naturales y humanos (huracán Dean– extracción forestal) y compararlas con la zona en donde no ocurra este tipo de disturbios.
- Documentar la identidad de los posibles dispersores/depredadores secundarios de las semillas de caoba.
- Determinar si los cambios, en algunos parámetros de la estructura de la vegetación causados por el impacto del huracán Dean y/o la extracción forestal, tienen influencia sobre la remoción de semillas de caoba.

## ÁREA DE ESTUDIO

El proyecto se realizó en el municipio de Felipe Carrillo Puerto, localizado en el centro del estado de Quintana Roo, dentro de la región conocida como Zona Maya. Sus coordenadas geográficas son 88°02'43" E y 19°34'43" N. Con una altitud promedio de 30 msnm (INEGI 2008), el sustrato predominante es material cárstico con suelos derivados de roca caliza delgada (5-10 cm de profundidad).

De acuerdo a la clasificación de climas de Köppen modificado por García (1988), la zona corresponde a un tipo Aw1 cálido subhúmedo con lluvias en verano, con un porcentaje de lluvia invernal mayor de 10.2%. La temperatura anual promedio es de 25° C, la precipitación anual promedio es de 1,204 mm, la mayoría se recibe durante la temporada de lluvias, de mayo a octubre con (100 a 200mm por mes), en contraste con la temporada seca (noviembre a abril) que solo recibe de 30- 60mm por mes. En la estación meteorológica de Carrillo Puerto, el mes más cálido es mayo con 26.2 °C en promedio; y el mes más frío es enero con 24°C en promedio (INEGI 2008).

La vegetación dominante es la selva mediana subperenifolia con parches de selva baja caducifolia que da a la zona una excepcional riqueza de especies vegetales (Gutiérrez-Granados 2009). De estas especies las más abundantes perennes son el ramón (*Brosimum alicastrum*), el chicozapote (*Manilkara zapota*) y el chechem (*Metopium brownie*), el estrato arbóreo dominante tiene una altura que va desde los 15m hasta los 25m (Gutiérrez-Granados comentario personal).

Vecina al área de estudio se encuentra la reserva de la Biosfera de Sian Ka'an (Lugar donde nace el cielo) decretada en 1986. Fue reconocida por la UNESCO en 1996 como Patrimonio Mundial, y comprende las dos bahías más importantes en producción pesquera, posee distintos tipos de selva, marismas, manglares y lagunas tanto de agua dulce como salobre. En ella cohabitan aves, mamíferos y una gran variedad de invertebrados (GOB. Q.ROO 2008).

Los principales recursos del municipio están en la selva con especies de maderas preciosas como el cedro (*Cedrela odorata*) y la caoba (*Swietenia macrophylla*) y de otras

especies tropicales de explotación comercial como el árbol del chicozapote (*Manilkara zapota*) de donde se extrae una resina que es la base para la fabricación del chicle. La tierra para uso agrícola se localiza en manchones dispersos, con lo cual se dificulta la agricultura mecanizada (INEGI 2008).

El área se caracteriza por el funcionamiento de un programa de extracción de madera, basado en la cosecha de árboles de un área delimitada (rodal) con un periodo de rotación de 25 años. La tala está centrada económicamente en *Swietenia macrophylla*, de la que se extraen los árboles que presentan un diámetro a la altura del pecho (DAP) > 55cm. El programa también considera un manejo integral del bosque, que incluye la extracción de algunas otras especies arbóreas, aunque se han reportado hasta 90 especies de árboles como comerciales (Gutiérrez-Granados 2009).

La costa de Quintana Roo se encuentra en la trayectoria de los huracanes o ciclones tropicales que se forman en el Atlántico y luego penetran en el mar Caribe. Esta área ha sido tocada por 15 huracanes en los últimos 30 años. Como es el caso del huracán Dean (categoría de 5 en la escala de Saffir-Simpson), que afectó al estado de Quintana Roo en 2007 (INEGI 2008, GOB. Q.ROO 2008).

En particular para la realización de este proyecto se establecieron dos sitios de trabajo en los ejidos Señor y Naranja Poniente (Fig. 2). En estos dos sitios se realiza extracción forestal, pero han dejado algunas áreas como zonas de reserva. Señor, se encuentra situado en el norte de la Zona Maya. En este sitio, no hubo señales evidentes del impacto del huracán; y Naranja Poniente, que se encuentra en el centro de la Zona Maya y es uno de los sitios que sufrió un mayor impacto del huracán Dean. En este ejido, la zona de reserva es utilizada de manera indiscriminada por los pobladores al extraer madera (Gutiérrez-Granados 2009).



Figura 2. Ubicación de los ejidos Señor y Naranja Poniente.

## ESPECIE DE ESTUDIO

*Swietenia macrophylla* King (Fig. 3), llamada comúnmente caoba, pertenece a la familia Meliaceae. Es un árbol de hasta 70 m de altura y DAP de hasta 3.5 m, tronco derecho ligeramente acanalado con contrafuertes bien formados de hasta 23 m de alto, con pocas ramas gruesas ascendentes y torcidas, con la copa abierta y redondeada. Su corteza es profunda y ampliamente fisurada de color pardo grisácea, la parte interna es de color rosada a roja fibrosa de sabor amargo y astringente. La madera tiene un olor fragante muy característico, sus hojas son anchas y ovadas dispuestas en espiral, paripinadas o a veces imparipinada de 12 a 40 cm de largo incluyendo el pecíolo, con el margen entero y ápice agudo, su base es asimétrica, raras veces obtusa; de color verde amarillento a verde oscuro en el haz y verde pálido en el envés. Sus flores son de ambos sexos en la misma inflorescencia, las masculinas más abundantes que las femeninas, con aroma dulce. Sus frutos son capsulas leñosas de 12 a 18 cm de largo, ovoides u oblongas, 4-5-valvadas, dehiscentes desde la base, moreno rojizo a grisáceo en ocasiones en pedúnculos de 7 a 15 cm de largo con semillas numerosas de 1cm de largo angulosas y cafés con un ala de 6 a 7 cm de largo (Fig. 4). Las semillas son sumamente amargas y astringentes. Los frutos maduran de noviembre a enero (Pennington y Sarukhán 2005).

Es una de las especies forestales más importantes en el Neotrópico. Su distribución va desde México al norte de Argentina pasando por América Central, Brasil y las Islas del Caribe (Patiño 2002). En México se distribuye en la vertiente del Golfo de México desde el Norte de Puebla y Veracruz hasta el norte de Chiapas en la selva Lacandona y las porciones sur y este de la península de Yucatán. Forma parte de selvas altas o medianas, perennifolias o subperennifolias. Se desarrolla de preferencia en suelos de origen calizo o aluvial, que pueden llegar a presentar problemas de drenaje. Esta especie es prácticamente la base de la industria forestal de las zonas tropicales de México.

Su madera, de excelentes cualidades, produce chapa y madera aserrada sumamente apreciada para ebanistería, se utiliza para fabricar muebles finos, gabinetes, instrumentos musicales, artículos torneados, paneles, chapa triplay, duela, lambrin, artículos



decorativos, artesanías y ebanistería. Las semillas contienen un aceite con el que se pueden preparar cosméticos. La infusión que se obtiene del cocimiento de la corteza y las semillas se emplea en medicina casera como remedio contra neurosis, diarrea y fiebre (Niembro 1990). Se exporta en grandes cantidades en forma de tablas o de madera terciada (Pennington y Sarukhán 2005).

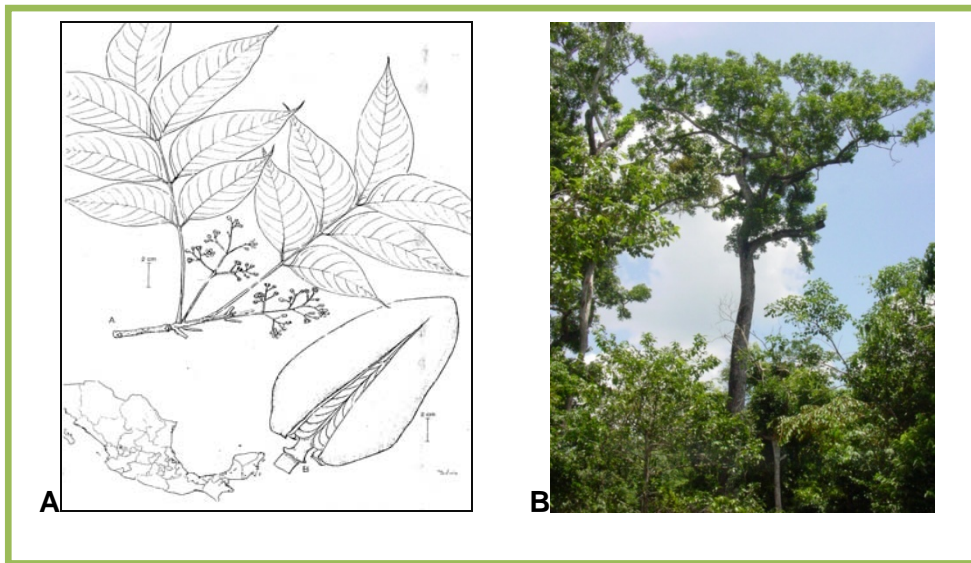


Figura 3. A.- Rama con inflorescencia y fruto de caoba, B.- árbol de caoba en su hábitat.

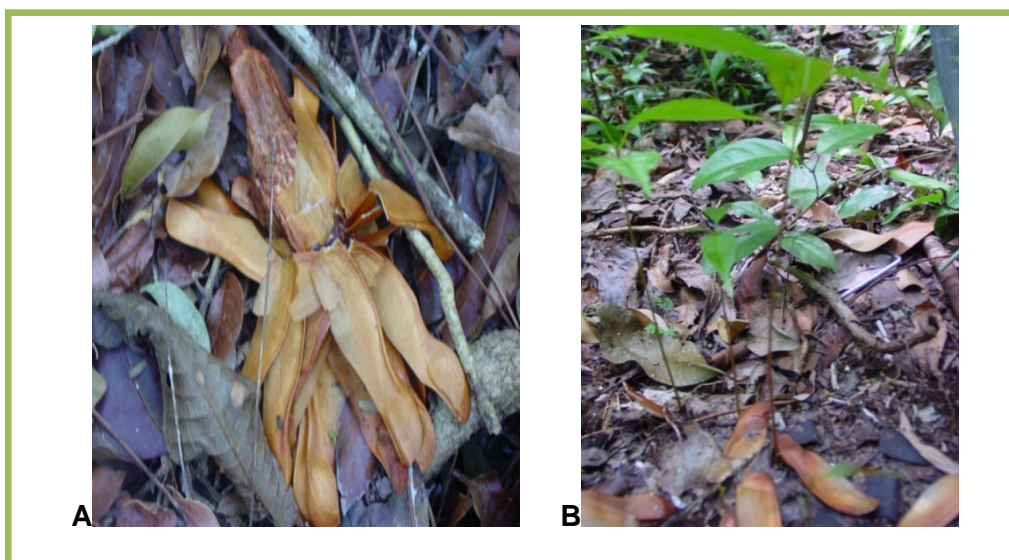


Figura 4. A.-Fruto seco de caoba con semillas. B.-Plántulas de caoba.

## MÉTODOS

### Diseño Experimental

El trabajo de campo se realizó en 2008, recién había impactado el huracán Dean en la zona (agosto 2007). En el área de estudio se presentaron dos tipos de disturbios, naturales y humanos, lo que permitió evaluar los impactos de ambos bajo el escenario de un experimento de tipo natural (Diamond 1986).

Para esto, se seleccionaron dos sitios de trabajo en la Selva Maya de Quintana Roo; Señor y Naranjal Poniente. Se realizaron tres muestreos, el primero fue de febrero a abril y correspondió a la época en que las semillas están maduras y son dispersadas. El segundo se realizó en julio, durante la temporada de lluvias que es cuando se dispara la germinación de las semillas y el tercero se realizó en agosto que correspondió al final de la época de lluvias. En éste último muestreo se evaluó el establecimiento de plántulas. Para el desarrollo del experimento se seleccionaron cuatro zonas de trabajo, las cuales permitieron tener un diseño factorial y así separar los efectos de cada uno de los disturbios analizados (Fig. 5).

- 1) Zona sin impacto de huracán y reserva (SH-R) (Señor anexo Chanchen)
- 2) Zona sin impacto de huracán y extracción forestal (SH-EF) (Señor)
- 3) Zona con impacto de huracán y reserva (CH-R) (Naranjal Poniente)
- 4) Zona con impacto de huracán y extracción forestal (CH-EF) (Naranjal Poniente )

En cada una de las cuatro zonas de trabajo, se establecieron tres parcelas de 100 x 50 m (12 parcelas en total), y dentro de cada parcela se colocaron cuatro unidades experimentales (UE) a una distancia mínima de 10 m entre cada una, con el fin de tener independencia entre ellas (DeMattia *et al.* 2004). En cada una de estas unidades experimentales se colocaron rectángulos de 40 x 20 cm separados 5 m uno de otro, en tres tratamientos experimentales:

- 1) Abierto: Este tratamiento permitió la entrada a todo tipo de removedor de semillas (mamíferos de diferentes tamaños, insectos y aves). En este caso los rectángulos sólo se marcaron con estacas de madera a una distancia de 40 x 20 cm, pintadas con pintura naranja de aerosol con el fin de que no se pierdan de vista con la vegetación.
- 2) Semi-abierto: Este tratamiento permitió el acceso a hormigas y roedores pequeños, éste se elaboró con malla de gallinero de 1 cm de luz, dándole forma rectangular de 40 x 20 cm de ancho y 30 cm de alto, con aberturas de 10 x 10 cm en los costados lo que permitió el acceso a los roedores pequeños. Todos los encierros se cerraron en la parte superior (en forma de cono) para prevenir que aves u otros mamíferos remuevan las semillas y evitar la acumulación de hojas o ramitas que le caigan. La malla fue fijada al suelo por medio de estacas de manera que no puedan ser movidas o derribadas por algún animal.
- 3) Cerrado: Estos tratamientos fueron replicas del tratamiento anterior, solo que aquí, se evito el acceso a las hormigas y roedores, con el fin de tener un testigo. Para lograr esto, se elaboró con malla de cribado fino con una luz de 0.1 cm, sin aberturas a los costados y se fijaron al suelo de la misma forma que en el tratamiento anterior.

Para evaluar la remoción y destino de semillas de caoba (ya sea, dispersión, depredación, germinación, o establecimiento de plántulas) en las diferentes zonas de trabajo, se colocaron dentro de cada uno de los tratamientos experimentales (abierto, semi-abierto y cerrado) seis semillas de caoba, que en promedio es la densidad natural de semillas observado cerca de un árbol en fructificación en el suelo de la selva (Gutiérrez-Granados, comentario personal). Estas semillas se inspeccionaron previamente con el fin de descartar a todas aquellas con señales evidentes de depredación como la presencia de agujeros causados por insectos o infestación por hongos. Para esto cada semilla se observó detenidamente y presiono suavemente para verificar que no estuvieran vanas.

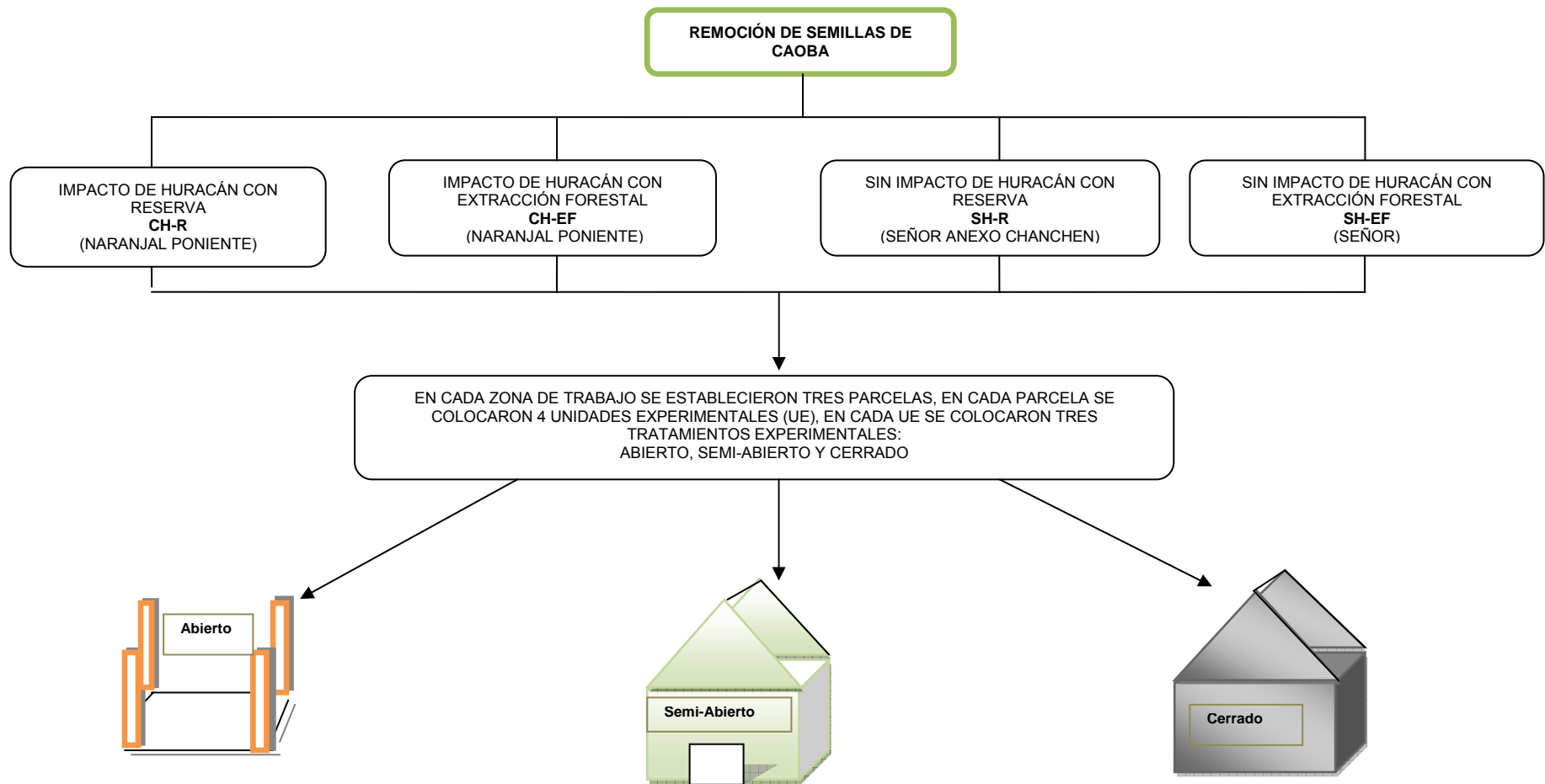


Figura 5. Diseño utilizado para evaluar el efecto del paso del huracán Dean y la extracción forestal sobre las semillas de caoba en la zona Maya de Quintana Roo. Ver detalles en texto.

Las semillas se ataron con hilo nylon (30 cm de largo) y en el otro extremo del hilo se colocó una marca de color rosa de manera tal que fuera localizable. Esto permitió localizar las semillas que fueron dispersadas. Se realizaron censos de semillas al comienzo y al fin de la época de lluvias (Norghauer et al. 2006) (Fig. 6, 7). En total se colocaron 72 semillas por parcela, utilizando un total de 864 semillas.



Figura 6. Semillas de caoba preparadas para utilizarlas en los tres tratamientos experimentales (abierto, semi-abierto y cerrado).

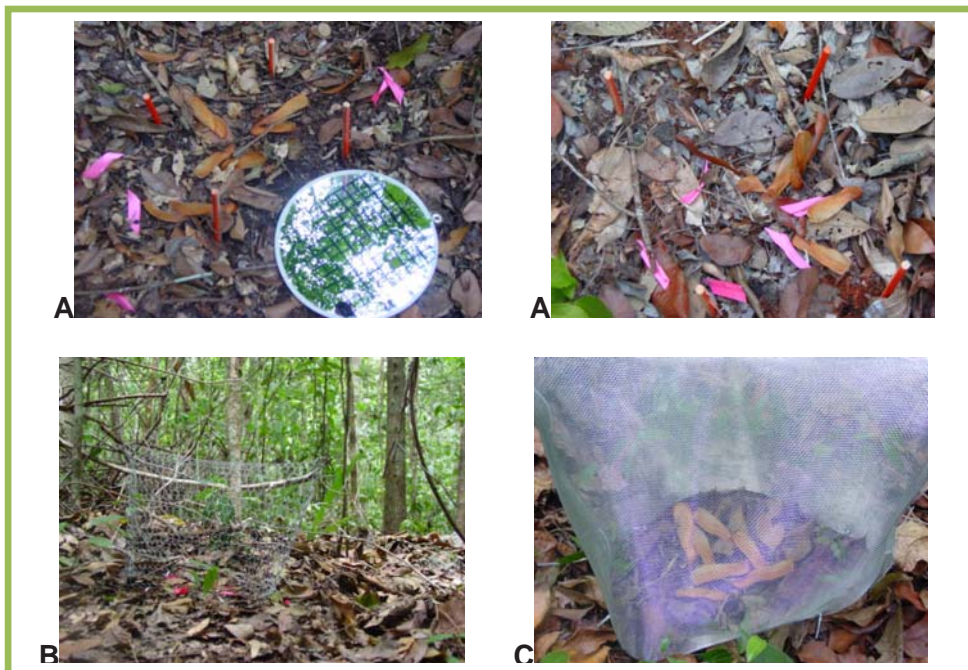


Figura 7. Tratamientos experimentales establecidos en campo. A. abiertos, B. semi-abierto, C. cerrado.

En cada uno de los censos, se registraron las siguientes variables: 1) número de semillas sanas, consideradas así, si se observaban sin ningún tipo de daño aparente, 2) número de semillas desecadas, consideradas así, si al tocarlas se trozaban o su color era pálido, 3) número de semillas dispersadas, aquellas semillas que se localizaban dentro de un radio de 5 m de cada encierro, esta nueva posición se marcó con un palo de madera de color naranja (Guariguata *et al.* 2000), y se le dio seguimiento a las plántulas, 4) número de semillas depredadas por roedores pequeños, 5) número de semillas depredadas por insectos, 6) número de semillas infestadas por hongos, 7) número de semillas germinadas y 8) número de plántulas vivas. Las semillas germinadas se marcaron con una estaca de madera color naranja, para localizarlas posteriormente y 2) a las plántulas establecidas se les midió la altura, número de tallos y número de hojas.

❖ Identidad de los posibles removedores o dispersores de semillas

Para documentar la identidad de los posibles removedores de semillas se colocaron cámaras fotográficas Deer Cam modelo DC-200 con un sensor infrarrojo programado para activarse a los 15 segundos de que un objeto cruza el plano de visión, con un ángulo de visión de 120°, en cada sitio de trabajo, variando el lugar de colocación de la cámara (por ejemplo en la parcela 1, sitio 1 se colocó una cámara en el tratamiento semiabierto), en cada sitio se colocó una cámara durante los días de muestreo.

❖ Cambios en la estructura de la vegetación

Para determinar los efectos ocasionados por el paso del huracán Dean y la extracción forestal sobre algunos parámetros de la estructura de la vegetación, se registraron las siguientes variables: 1) Densidad de árboles de caoba; para estimar esto se censó a todas las caobas dentro de cada parcela en las zonas de trabajo. 2) Número de árboles de caoba cercanos a los tratamientos experimentales; una vez instalado el tratamiento experimental se localizaron las caobas y se midió la distancia a las más cercanas. 3) distancia de los cuatro árboles pequeños (<5 cm de diámetro del tallo y 1 m de altura) más cercanos a los tratamientos experimentales como una medida de la densidad del sotobosque; para obtener esta estimación se pone de pie cerca de cada tratamiento

experimental y se midió la distancia desde cada uno de los cuadrantes hacia los árboles más cercanos. Estas distancias se registraron en las direcciones de cada uno de los puntos cardinales. 4) cobertura del dosel; esta se realizó con un espejo cóncavo en el cual se marcaron 100 cuadros de 10 x10 cm con el fin de obtener un porcentaje de cobertura. Para realizar las estimaciones el espejo se colocó en el piso de la selva y se contó el número de cuadros que no estuvieron cubiertos por vegetación. 5) la altura del dosel; se utilizó una altura aproximada en metros. Todas estas variables fueron medidas en cada tratamiento experimental.

### **Análisis de datos**

Los datos tuvieron una distribución normal, por lo que se analizaron con un ANDEVA paramétrico de dos factores, utilizando como variables dependientes el número de semillas removidas, depredadas, germinadas, número de plántulas, y como factores los tipos de disturbio (extracción forestal, huracán, reserva) y tipo de tratamiento experimental (abierto, semi-abierto y cerrado). Cada variable dependiente se analizó de manera separada. Para determinar cuál de las medias era la diferente se empleó la prueba de Tukey. Los análisis se hicieron en el programa Statistica (v. 7, Stat Inc.soft).

Para determinar si los parámetros registrados de la estructura de la vegetación tienen influencia en la remoción de semillas, se realizó un análisis de componentes principales (Statistica v. 7, Stat Inc.soft), utilizando las cinco variables tomadas en campo, como descriptores de la estructura del hábitat. Para conocer como estas variables estructurales influyen en el número de semillas removidas, semillas germinadas y establecimiento de plántulas, éstas fueron incluidas en el análisis como variables pasivas. Los resultados se graficaron en un *biplot* que resume la información generada por el análisis.



## RESULTADOS

Se utilizó un total de 864 semillas las cuales sufrieron diferentes cambios en su condición a lo largo del experimento: depredación, dispersión, germinación, desecación o se mantuvieron intactas (Cuadro 2).

Cuadro 2. Número de semillas que sufrieron algún tipo de cambio en las diferentes zonas de estudio y tratamientos experimentales. A. abierto, S-A. Semi-abierto y C. cerrado.

CAMBIOS EN LAS SEMILLAS	ZONAS DE TRABAJO Y TRATAMIENTOS EXPERIMENTALES																SEMILLAS TOTALES
	SH-R				SH-EF				CH-R				CH-EF				
	A	S-A	C	Total	A	S-A	C	Total	A	S-A	C	Total	A	S-A	C	Total	
REMOCION	12	27	0	39	23	20	6	49	35	28	2	65	26	19	6	51	204
DEPREDACION	39	37	17	93	40	34	19	93	33	30	13	76	47	44	21	112	374
DISPERSION	2	1	0	3	6	6	0	12	1	2	0	3	3	1	0	4	22
GERMINACION	5	6	7	18	16	13	28	57	0	5	10	15	0	11	36	47	137
DESECACION	0	0	5	5	0	1	1	2	1	6	6	13	0	0	7	7	27
INTACTAS	14	5	33	52	2	5	18	25	1	0	21	22	0	0	1	1	100

### ❖ Remoción de semillas

Del total de semillas de caoba utilizadas, 204 semillas (23.6%) fueron removidas (Cuadro 2). No hubo diferencias significativas ( $F=2.38$ ,  $gl=1$ ,  $P=0.125$ ) entre las zonas con y sin impacto de huracán (Fig. 8), ni entre zonas de reserva y extracción forestal ( $F=0.00005$ ,  $gl=1$ ,  $P=0.954$ ). La remoción de semillas entre tratamientos experimentales mostró diferencias significativas ( $F=20.66$ ,  $gl=2$ ,  $P=0.001$ ). La mayor remoción de semillas fue en tratamientos abiertos (Tukey  $P < 0.05$ ), mientras que los tratamientos cerrados no presentaron remoción (Cuadro 2, Fig. 8).



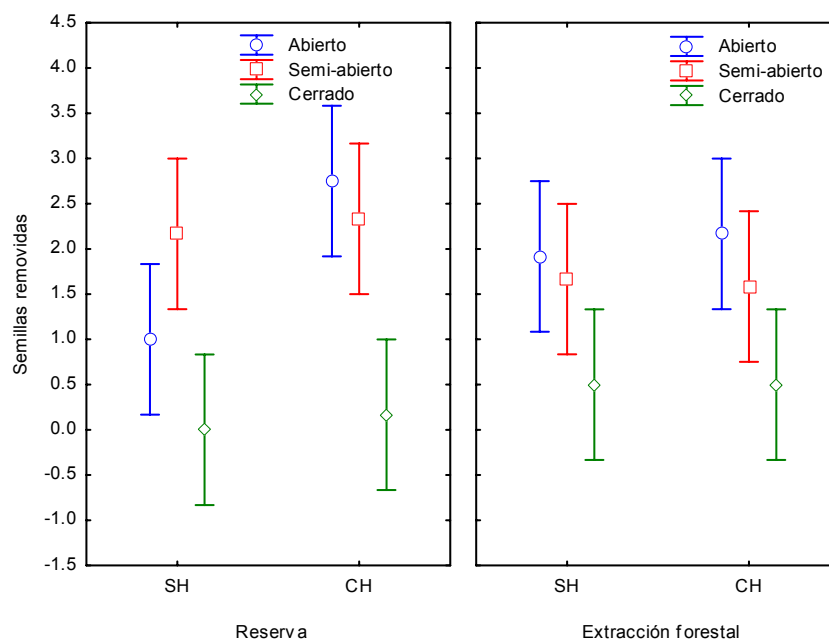


Figura 8. Promedios de semillas removidas ( $\pm$  D.E), por condición y por tipo de manejo en la zona de estudio. Los códigos son los mismos que en el Cuadro 2.

#### ❖ Depredación e Infestación de semillas

374 semillas de caoba sufrieron daños como infestación y depredación.

Cuadro 3. Semillas, infestadas por hongos, y depredadas por insectos o roedores, de acuerdo a la condición y tipo de manejo.

TIPO DE INFESTACION O DEPREDACION	ZONAS DE TRABAJO				TOTAL DE SEMILLAS
	SH-R	SH-EF	CH-R	CH-EF	
HONGO	24	29	4	12	69
INSECTOS	37	46	40	83	206
ROEDORES	32	18	32	17	99

## Infestación por hongos

Un total de 69 semillas (18.5%) fueron infestadas por hongos (Cuadro 3). El mayor número de semillas con señales de infestación por hongos fue en la zona sin efectos del huracán (F=10.79, gl=1, P=0.001), independientemente del manejo forestal en donde no mostró diferencias significativas (F=1.33, gl=1, P=0.250). Entre tratamientos experimentales no hubo diferencias significativas (F=2.20, gl=2, P=0.115) (Fig. 9).

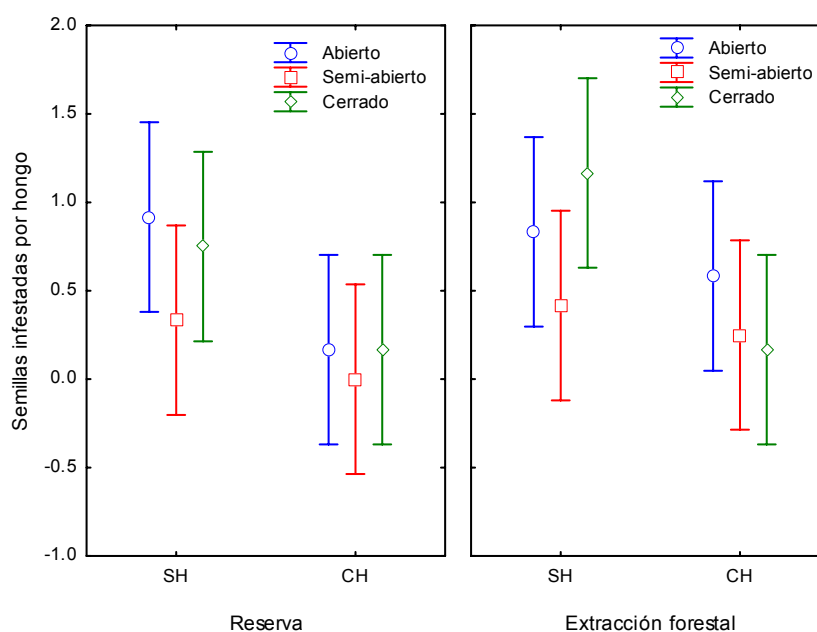


Figura 9. Promedios de semillas infestadas por hongos ( $\pm$  D.E.), por condición y por tipo de manejo en la zona de estudio. Los códigos son los mismos que en el Cuadro 2.

## Depredación por insecto

Un total de 206 semillas (55.08%) (Cuadro 3), fueron depredadas por insectos. La mayor depredación fue en zona de impacto de huracán (F=4.37, gl=1, P=0.038) con extracción forestal (F=7.39, gl=1, P=0.007) (Fig. 10). Existieron diferencias significativas entre las unidades experimentales (F=9.49, gl=2, P=0.001). Con mayor depredación por insectos en tratamientos semi-abiertos (Tukey P < 0.05) (Fig. 10).

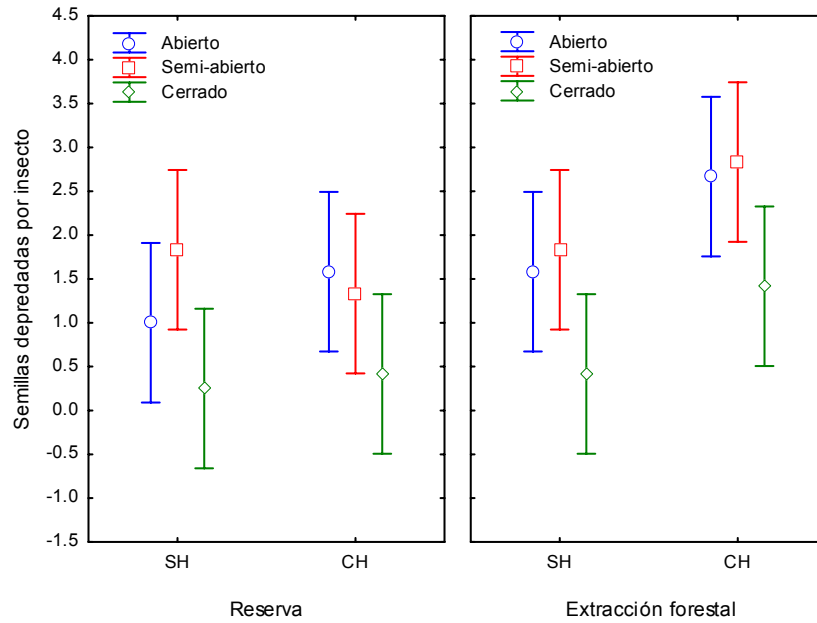


Figura 10. Promedios de semillas depredadas por insecto ( $\pm$  D.E), por condición y por tipo de manejo en la zona de estudio. Los códigos son los mismos que en el Cuadro 2.

#### Depredación por roedores

Un total de 99 Semillas (26.5%) fueron depredadas por roedores (Cuadro 3). No hubo diferencias significativas entre las zonas con y sin impacto de huracán ( $F=0.004$ ,  $gl=1$ ,  $P=0.951$ ), ni entre zonas de reserva y extracción forestal ( $F=3.23$ ,  $gl=1$ ,  $P=0.74$ ). Entre unidades experimentales hubo diferencias significativas ( $F=3.64$ ,  $gl=2$ ,  $P=0.029$ ). La mayor depredación de semillas se dio en los tratamientos abiertos (Tukey  $P < 0.05$ ) (Fig. 11).

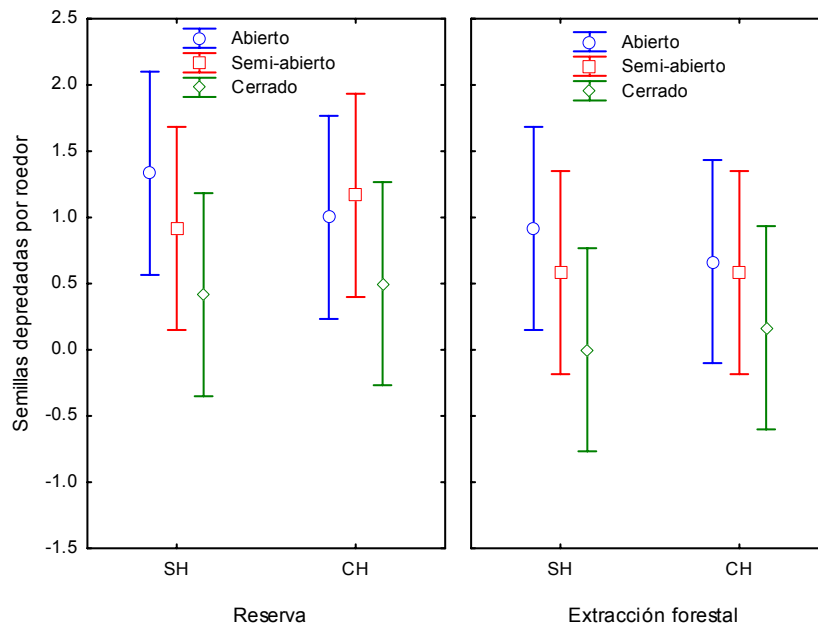


Figura 11. Promedios de semillas depredadas por roedores ( $\pm$  D.E), por condición y por tipo de manejo en la zona de estudio. Los códigos son los mismos que en el Cuadro 2.

#### ❖ **Dispersión secundaria de semillas**

Un total de 22 semillas (1.38%) mostraron dispersión secundaria (Cuadro 2). No hubo diferencias significativas entre zonas con y sin impacto de huracán ( $F=2.07$ ,  $gl=1$ ,  $P=0.153$ ). De la misma forma, en zonas de reserva y extracción forestal no se mostraron diferencias significativas ( $F=3.23$ ,  $gl=1$ ,  $P=0.074$ ). Entre unidades experimentales hubo diferencias significativas ( $F=4.02$ ,  $gl=2$ ,  $P=0.020$ ). La mayor dispersión secundaria se dio en los tratamientos abiertos y semi-abiertos de la zona de extracción forestal sin impacto de huracán (Tukey  $P < 0.05$ ) (Cuadro 2, Fig. 12). De las 22 semillas con dispersión secundaria, solo 4 se establecieron como plántula a una distancia de ca. 45-60 cm (Fig. 13).

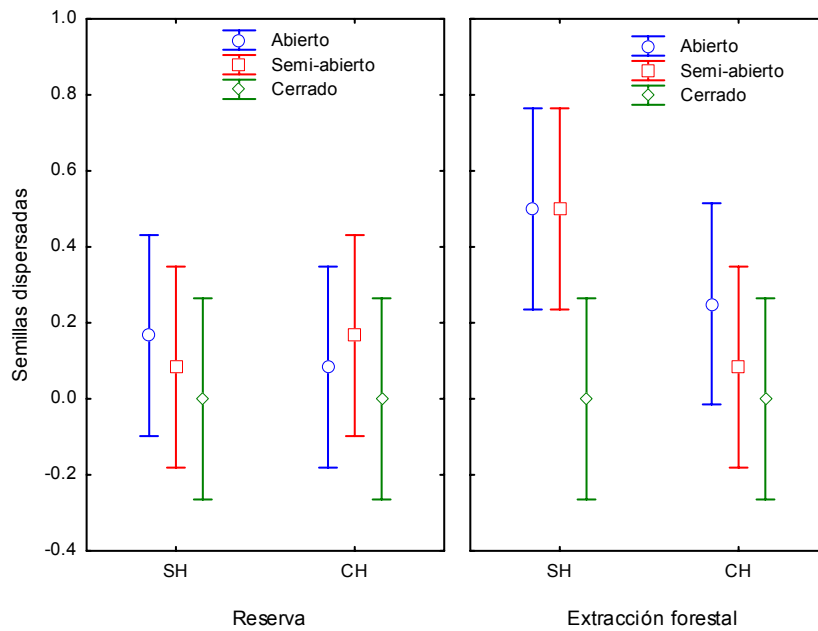


Figura 12. Promedios de dispersión secundaria de semillas ( $\pm$  D.E), por condición y por tipo de manejo en la zona de estudio. Los códigos son los mismos que en el Cuadro 2.



Figura 13. Plántulas establecidas de semillas que fueron dispersadas secundariamente.

#### ❖ Germinación y establecimiento de plántulas

Germinaron un total de 137 semillas (15.85%) (Cuadro 2). La mayor germinación se dio en zonas de extracción forestal ( $F=49.73$ ,  $gl=1$ ,  $P=0.001$ ), independientemente de si hubo o no impacto de huracán ( $F=1.19$ ,  $gl=1$ ,  $P= 0.277$ ) (Fig. 14). Hubo diferencias significativas entre las unidades experimentales ( $F=21.08$ ,  $gl=2$ ,  $P=0.001$ ) (Fig. 14). La mayor cantidad de semillas germinadas fue en los tratamientos cerrados (Tukey  $P < 0.05$ ).

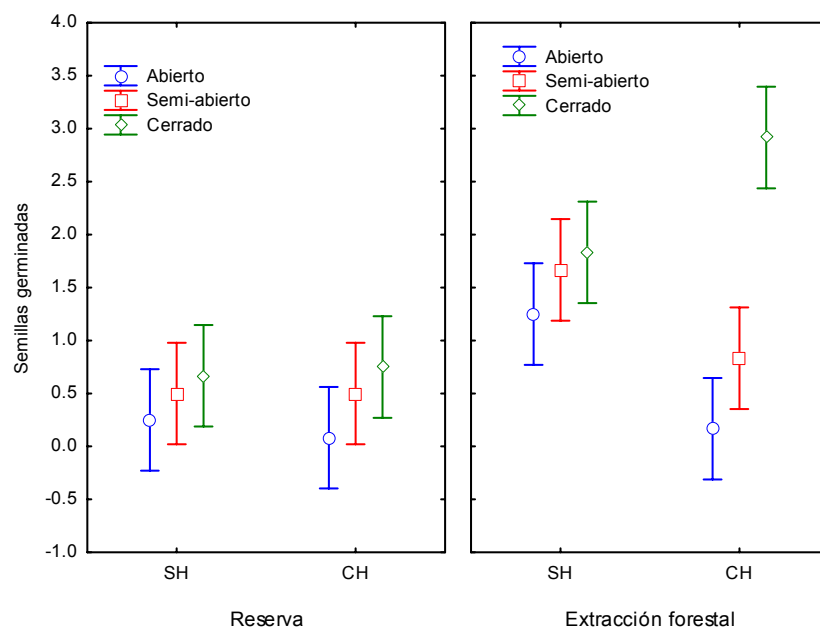


Figura 14. Promedios de semillas germinadas ( $\pm$  D.E), por condición y por tipo de manejo en la zona de estudio. Los códigos son los mismos que en el Cuadro 2.

De las 137 semillas germinadas, se establecieron 125 plántulas (91.2%) (Cuadro 4). La mayor cantidad de plántulas se establecieron en zonas de extracción forestal ( $F= 20.19$ ,  $gl=1$ ,  $P=.0001$ ), independientemente de si había o no impacto de huracán ( $F=0.03$ ,  $gl=1$ ,  $P=0.858$ ). Hubo diferencias significativas entre tratamientos experimentales ( $F=10.09$ ,  $gl=2$ ,  $P=0.0001$ ), el mayor número de plántulas establecidas fue en los tratamientos cerrados de las zonas donde se conjugaron ambos tipos de disturbios (Tukey  $P < 0.05$ ) (Fig. 15 y 19).

Cuadro 4. Plántulas establecidas, sanas, desecadas y con herbivoría por condición y tipo de manejo.

PLANTULAS ESTABLECIDAS	ZONAS DE TRABAJO			
	SH-R	SH-EF	CH-R	CH-EF
SANAS (INTACTAS)	8	37	11	29
DESECADAS	4	13	2	6
CON HERBIVORIA	0	2	2	11

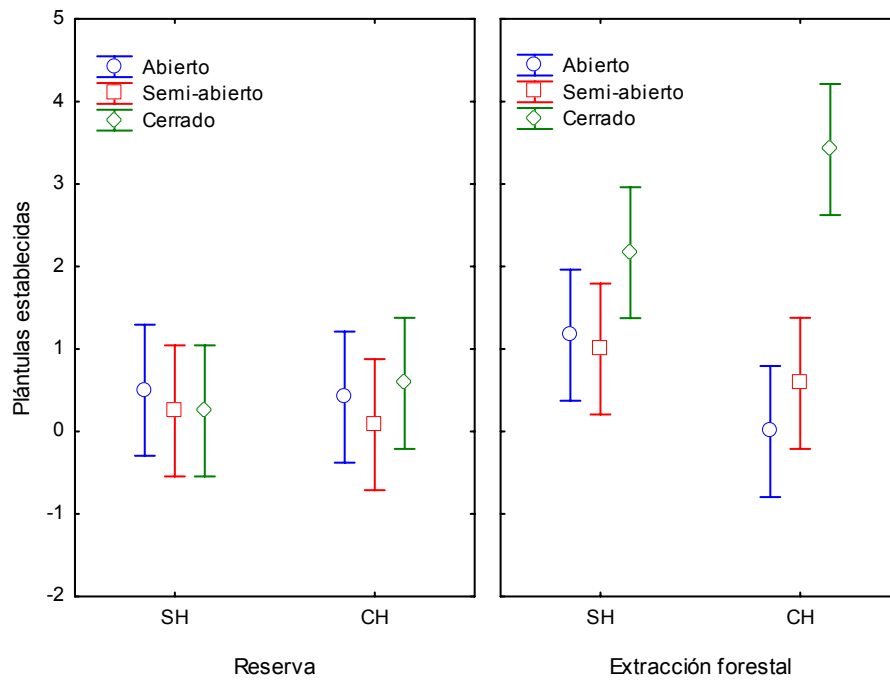


Figura 15. Promedios de plántulas establecidas ( $\pm$  D.E), por condición y por tipo de manejo en la zona de estudio. Los códigos son los mismos que en el Cuadro 2.

De las 125 plántulas establecidas (91.2%), se reclutaron 85 plántulas (68%) (Cuadro 4), La mayor cantidad de plántulas se establecieron en zonas de extracción forestal ( $F=17.70$ ,  $gl=1$ ,  $P=0.001$ ), independientemente de, si había o no, impacto de huracán ( $F=0.20$ ,  $gl=1$ ,  $P=0.655$ ) (Fig. 16, 17). Hubo diferencias significativas entre tratamientos experimentales ( $F=8.47$ ,  $gl=2$ ,  $P=.0001$ ). El mayor número de plántulas sanas se establecieron dentro de los tratamientos cerrados (Tukey  $P < 0.05$ ) (Fig. 16 y 19).

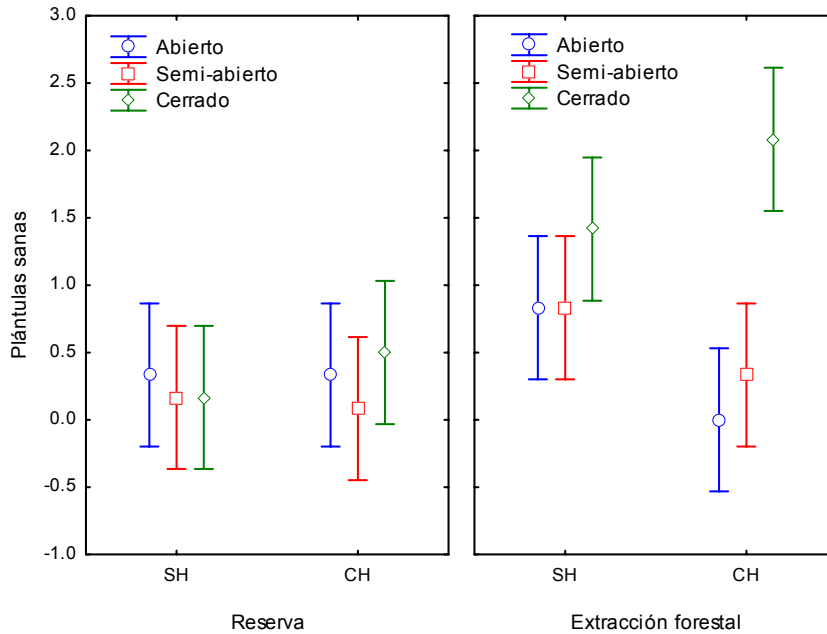


Figura 16. Promedios de plántulas sanas ( $\pm$  D.E), por condición y por tipo de manejo en la zona de estudio. Los códigos son los mismos que en el Cuadro 2.

De las 125 plántulas establecidas, se registró un 32% (40 plántulas) de mortalidad debido a desecación y herbivoría. El 20% de estas plántulas fueron afectadas por desecación (Cuadro 4), la mayor cantidad de plántulas desecadas fue en zonas de extracción forestal ( $F=4.77$ ,  $gl=1$ ,  $P=0.031$ ), independientemente de si había o no impacto de huracán ( $F=2.29$ ,  $gl=1$ ,  $P=0.133$ ). Entre tratamientos experimentales no hubo diferencias significativas ( $F=2.23$ ,  $gl=2$ ,  $P=0.111$ ) en cuanto al número de plántulas desecadas (Fig. 17, 19).

Por otra parte, el 12% restante presentó herbivoría (Cuadro 4), la mayor cantidad de plántulas con herbivoría fue en zonas de extracción forestal ( $F= 7.57$ ,  $gl=1$ ,  $P=0.007$ ), donde impacto el huracán Dean ( $F=7.57$ ,  $gl=1$ ,  $P=0.007$ ). Hubo diferencias significativas entre tratamientos experimentales ( $F=3.92$ ,  $gl=2$ ,  $P=0.02$ ), el mayor número de mortalidad de plántulas por herbivoría fue en zonas donde se conjugaron ambos tipos de disturbios en los tratamientos cerrados (Tukey  $P < 0.05$ ) (Fig. 18 y 19).



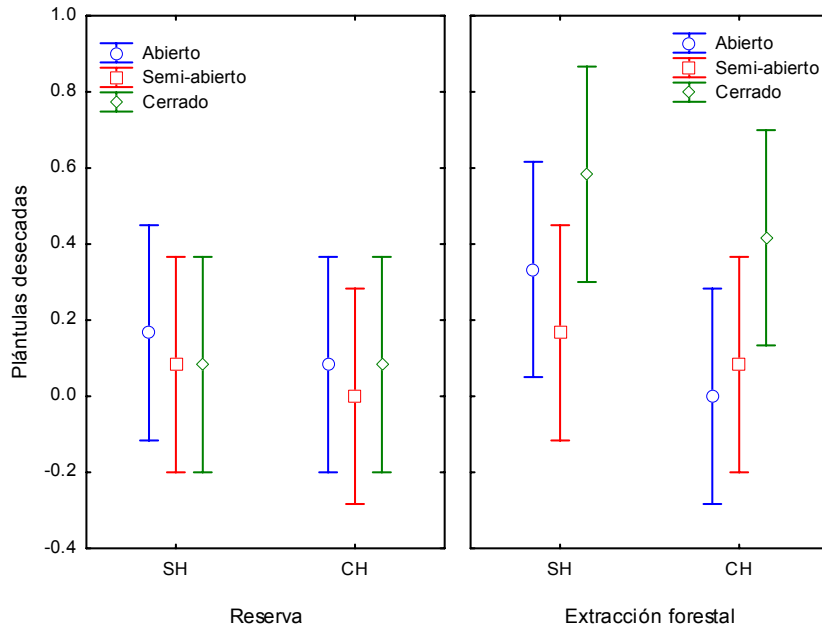


Figura 17. Promedios de plántulas desecadas ( $\pm$  D.E), por condición y por tipo de manejo en la zona de estudio. Los códigos son los mismos que en el Cuadro 2.

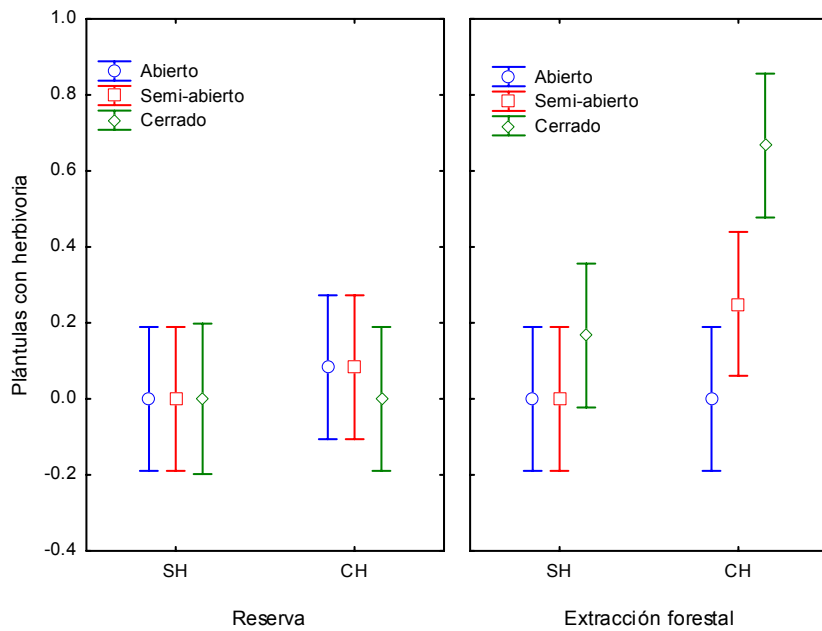


Figura 18. Promedios de plántulas con herbivoría ( $\pm$  D.E), por condición y por tipo de manejo en la zona de estudio. Los códigos son los mismos que en el Cuadro 2.

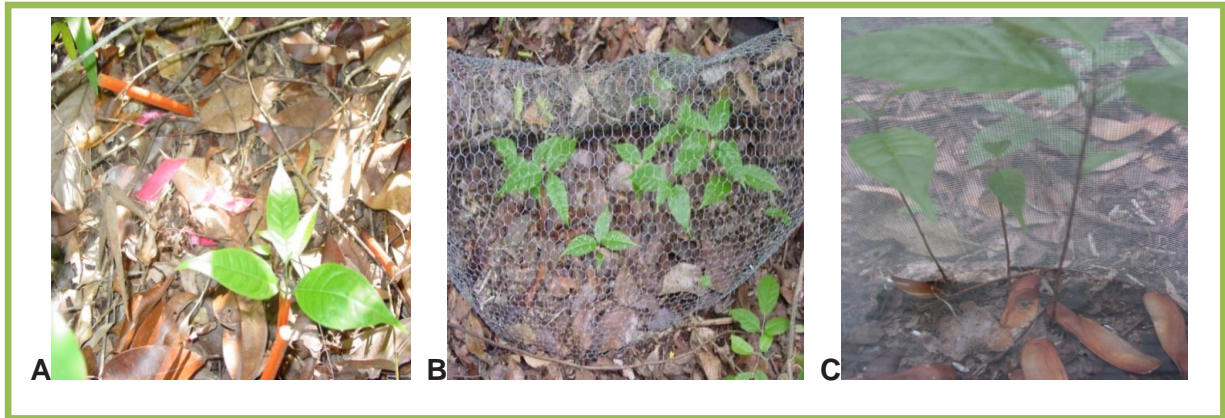


Figura 19. Plántulas establecidas en los tratamientos experimentales. A.-Tratamiento abierto, B.-tratamiento semi-abierto y C.- tratamiento cerrado.

#### ❖ Evaluación de la identidad de los posibles removedores de semillas

En las fotos obtenidas no se observó ningún posible removedor de semillas, en las figuras 20 y 21 se observan algunas actividades realizadas en campo. Sin embargo, durante la realización de los censos, en algunos encierros o a sus alrededores, se encontraron restos de semillas con marcas de dientes de roedor, semillas infestadas por hongos. De la misma manera se observó la presencia de hormigas y la larva de un insecto (posiblemente lepidóptero nocturno en 98 semillas), dentro de las semillas colocadas en los encierros experimentales (Fig. 22). Durante la realización de los censos se observaron jaulas derribadas y algunas arrastradas, se cree que fue a causa de mamíferos de talla mediana.

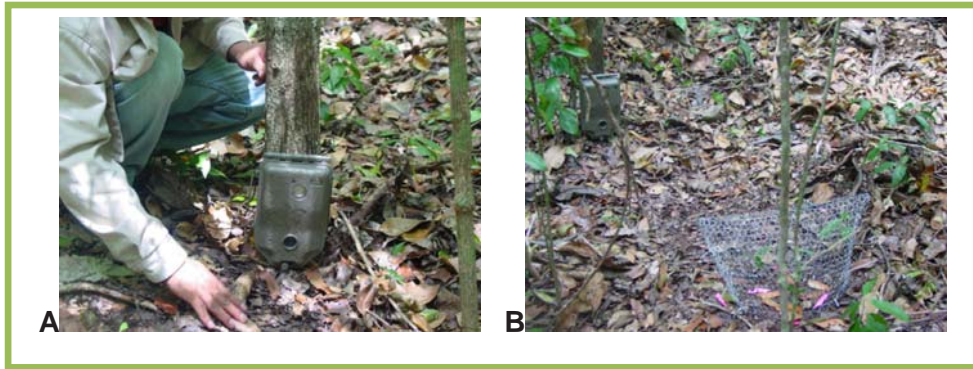


Figura 20. A.- Colocación de cámaras con sensor infrarrojo en las diferentes unidades experimentales, B. Vista de la cámara instalada hacia un tratamiento semiabierto.



Figura 21. Fotografías obtenidas de las cámaras con sensor infrarrojo, A.- tratamiento experimental semiabierto. B.- tratamiento experimental abierto.



Figura 22. Semillas infestadas o con evidencia de depredación. A. semilla infestada con hongos, B. semilla con larva de insecto, C. semilla con marcas de roedores.

**❖ Cambios en algunos parámetros de la estructura de la vegetación y su influencia sobre la remoción de semillas.**

De acuerdo con el ACP existe una ordenación de los sitios de acuerdo a su estructura (Fig. 23). Los dos factores del ACP en conjunto representaron el 61.75% de la variación total de los datos (Fig. 23 y 24, Cuadro 5). El primer factor presentó 34.59% de la variación y estuvo compuesto por cinco variables, con valores que van desde 0.034 a 0.376 (Cuadro 6). La densidad de caobas (0.37), las caobas cercanas (0.37) y la densidad del sotobosque (0.16) se correlacionan positivamente al factor 1. Mientras que la altura del dosel (0.034) y cobertura del dosel (0.047) mostraron la menor contribución al factor 1. El segundo factor presentó 27.16% de la variación con valores de 0.01 a 0.47 (Cuadro 6). Para este factor la altura del dosel (0.47), cobertura del dosel (0.43), la densidad de caoba (0.05), se correlacionaron de forma positiva, las variables que menos contribuyeron a este factor fueron la densidad del sotobosque (0.02) y las caobas cercanas (0.01).

Al incorporar la remoción de semillas, germinación y establecimiento de plántulas, como variables pasivas al ACP, fue posible detectar su correlación con las variables estructurales de la vegetación (Fig. 24, Cuadro 6). En el caso de la germinación de semillas en el factor 2, presentan correlación positiva (0.14) con las caobas cercanas, densidad del sotobosque y densidad de caobas. Mientras que el establecimiento de plántulas tiene correlación negativa (-0.08) con el factor 1 y correlación positiva con el factor 2 (0.06) con la densidad del sotobosque. El número de semillas removidas estableció correlación negativa con ambos factores, para el factor 2 (-0.208) tuvo baja contribución con las caobas cercanas, densidad del sotobosque y densidad de caoba que contribuyen de forma positiva al factor 1, así mismo para el factor 1 (-0.024) fue posible detectar muy baja contribución con la cobertura del dosel y altura del dosel.

Cuadro 5.- Varianza acumulada para los dos primeros componentes del ACP.

COMPONENTES DEL ACP	VALORES PROPIOS DE LA MATRIZ DE CORRELACIÓN Y SUS ESTADÍSTICOS			
	valores propios	% varianza total	valores propios acumulados	% acumulativos
1	1.7294	34.5886	1.7294	34.5886
2	1.3578	27.1561	3.0872	61.7448

Cuadro 6. Valores propios de la matriz y la contribución de las variables de la estructura de la vegetación y de las variables pasivas del ACP.

VALORES PROPIOS DE LA MATRIZ	CONTRIBUCION DE LAS VARIABLES ACTIVAS Y *PASIVAS				
	Factor 1	Factor 2	Factor 3	Factor 4	Factor 5
Altura del dosel	0.0346	0.4746	0.049	0.3028	0.1379
Caobas cercanas	0.3751	0.0123	0.0916	0.1943	0.3264
Cobertura del dosel	0.0475	0.436	0.0376	0.4002	0.0784
Densidad del sotobosque	0.1661	0.0205	0.7473	0.0426	0.0232
Densidad de caobas	0.3764	0.0563	0.0734	0.0599	0.1943
*Semillas removidas	-0.0249	-0.2087	-0.0481	0.1247	-0.0299
*Semillas germinadas	-0.2679	0.1459	0.0873	-0.039	-0.0875
*Plántulas establecidas	-0.0893	0.0664	0.0969	0.0051	-0.1405

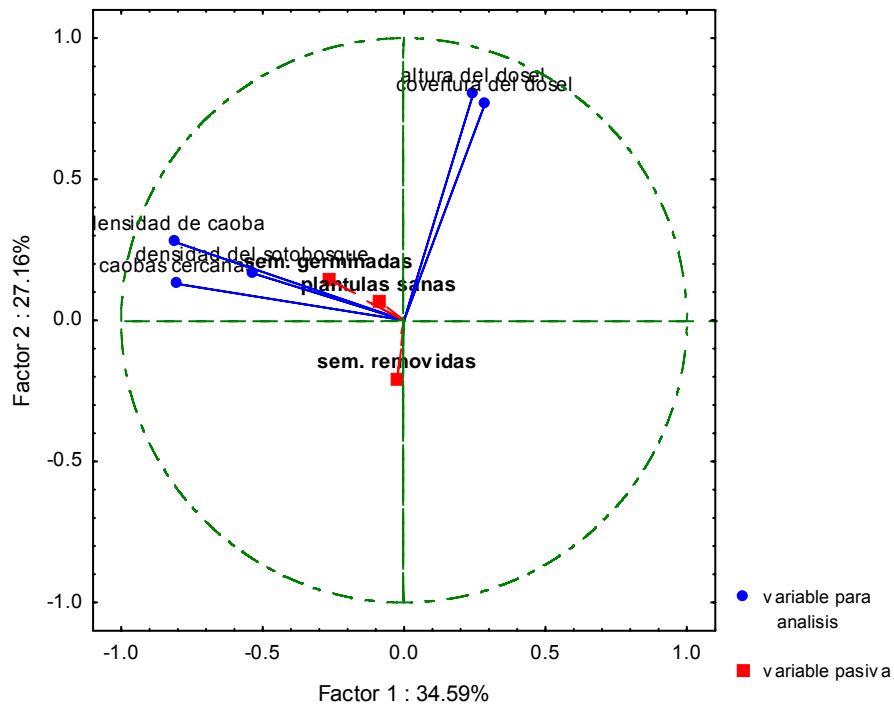


Figura 23. Proyección de las variables estructurales en los factores 1 y 2. Se muestran los datos de semillas germinadas y plántulas vivas como variables pasivas.

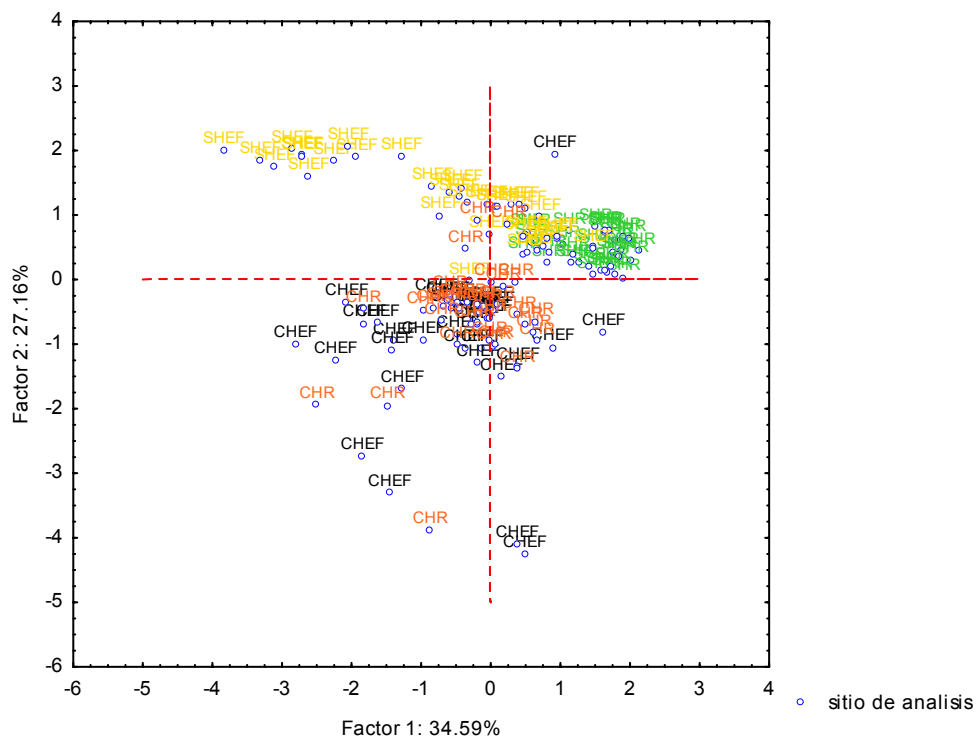


Figura 24. Ordenación de los sitios de estudio de acuerdo a las características estructurales de la vegetación; SHEF (amarillo) sin huracán y extracción forestal; SHR (verde) sin huracán y reserva; CHEF (negro) con huracán y extracción forestal; CHR (anaranjado) con huracán y reserva.

## DISCUSIÓN

### Remoción de semillas

Los resultados indicaron que la remoción de semillas fue mayor en zonas que fueron impactadas por el huracán Dean independientemente del manejo forestal. En estas zonas la estructura de la selva fue afectada presentándose una baja altura del dosel debido a la caída de ramas y copas de árboles, mayor vegetación del sotobosque, y menor entrada de luz. En esta zona existió la mayor densidad de caobas maduras, esto probablemente produjo una relación denso-dependiente con los probables removedores de semillas, aumentando con esto la remoción y depredación de semillas. Debido a que, la remoción de semillas es dependiente de la densidad, por ejemplo, debajo de los árboles parentales se producen densos parches de frutos y semillas, y por lo general, se prevé que sufren una remoción desproporcionada en comparación con los parches de menor densidad ya que son más rentables para los forrajeros (Janzen 1971, Sánchez-Cordero y Martínez-Gallardo 1998).

Arias-Le Claire (2001), observó una menor remoción de semillas de *Dipterix panamensis* en el bosque continuo de la selva de Costa Rica, que en fragmentos (Martínez-Sánchez 2004). Asimismo, Guariguata *et al.* (2000) reportaron cambios en la remoción de semillas en áreas con extracción forestal y con cacería intensa en fragmentos de La Selva en Costa Rica. Sin embargo, Lambert *et al.* (2005), documentaron la existencia de patrones contradictorios en experimentos de remoción de semillas en zonas de extracción de caoba en Brasil. Estos datos, en conjunto, sugieren que en zonas afectadas por la actividad humana, como es la extracción forestal causan cambios en la remoción de semillas. Sin embargo, hasta el momento existen pocos datos, sobre, como los huracanes en conjunto con los de origen humano, afectan la remoción de semillas (Horvitz *et al.* 2005).



## Depredación de semillas

La infestación de semillas por hongos, presentó los niveles más altos en las zonas sin impacto de huracán, independientemente del manejo forestal. Esto pudo deberse a qué durante la temporada de lluvias algunos sitios se inundaron (observación personal) además la cobertura y altura del dosel fue mayor, condición que impide la entrada de luz y reduce la temperatura del suelo, lo que reduciría la evaporación favoreciendo el incremento de hongos y bacterias en el suelo de la selva, provocando la contaminación de las semillas.

Janzen (1970), observó que los hongos son huéspedes específicos con esporas resistentes, contaminando las semillas o plántulas incluso sin la presencia de los hongos. En estudios realizados en otros árboles neotropicales, la mortalidad causada por patógenos disminuyó con la distancia de dispersión a los árboles parentales y estuvo ausente en los claros del dosel (Augspurger 1984, Norghauer *et al.* 2006).

La depredación de semillas por insectos fue mayor en zonas de extracción forestal con impacto de huracán. En este sitio la estructura del hábitat se vio devastada por el efecto de ambos disturbios y fue mayor la cercanía y presencia de caobas maduras. Existen trabajos que documentan cambios en las comunidades de insectos después de los huracanes (Koptur *et al.* 2002, Pascarella *et al.* 2004). Fredericksen y Fredericksen (2002), observaron que en zonas de extracción forestal en Bolivia, ocurre un aumento en la abundancia de herbívoros invertebrados, en respuesta a una mayor disponibilidad de alimento. En la zona de estudio se observó la presencia de la larva de un insecto (probablemente lepidóptero nocturno), el cual fue el principal depredador de las semillas de caoba en las zonas de extracción forestal con efectos del huracán.

La depredación de semillas por roedores fue mayor en zonas de reserva independientemente del impacto del huracán. Esto es contrario a lo documentado en estudios previos. Lambert *et al.* (2005), establecieron que en bosques tropicales impactados por la tala y la caza generalizada, los roedores son un grupo que puede mantener sus poblaciones estables o incluso verse beneficiados por este tipo de manejo, por lo que se ha



documentado que la remoción de semillas es mayor en las áreas con extracción forestal (Gutiérrez-Granados 2009).

#### Germinación y establecimiento de plántulas

La germinación y establecimiento de plántulas fue mayor en zonas de extracción forestal sin impacto de huracán. Las condiciones del hábitat en esta zona fueron diferentes, por un lado había mayor cobertura y altura de dosel que impedía el paso de luz, y en otras partes había presencia de claros creados por la extracción forestal, en los cuales se propició la entrada de luz la cual ayudo a disparar la germinación y favoreció el establecimiento de plántulas, debido a que la caoba necesita de una gran cantidad de luz para su desarrollo (Gerhardt 1998). La mayoría de autores definen a *S. macrophylla* como un pionero o una especie con altos requerimientos de luz para la germinación y establecimiento (Gerhardt 1996). Esto concuerda con estudios sobre el mejor desempeño de las caobas juveniles en las zonas con huecos en el dosel creados por la extracción forestal (Mexala *et al.* 2002, Snook y Negreros-Castillo 2004).

En este sitio fue mayor la presencia de caobas cercanas a los sitios de trabajo. Lo que es contrario a lo documentado por Norghauer *et al.* (2006), quienes reportaron que el establecimiento de la caoba se reduce cuando están cerca de los adultos conspecíficos. Por otra parte, Schleuning *et al.* (2009), sugirieron que la sobrevivencia de plántulas de *Heliconia metallica*, en un bosque inundable de la selva baja peruana, fue mayor en lugares con mayor abertura del dosel, pero no fue afectada por la presencia de plantas maduras de la misma especie (Schleuning *et al.* 2009), caso similar a lo registrado con la caoba en este estudio.

En zonas de extracción forestal con impacto de huracán fue mayor la mortalidad de plántulas lo que esta asociado a los cambios en algunos parámetros de la estructura de la vegetación como fue, la creación de claros, dosel falso (ramas atoradas en las copas) a baja altura, parches de una amplia y pobre cobertura de dosel, gran densidad del sotobosque a causa de marañas y vegetación secundaria. Consecuentemente, la desecación fue la principal causa de mortalidad en las plántulas de caoba. Por otra parte la mortalidad por

herbivoría, también fue mayor zonas de extracción forestal con impacto de huracán estos resultados son contrarios a lo documentado en otros lugares del trópico impactados por huracanes, en los que documentan una disminución en la herbivoría (Koptur *et al.* 2002, Horvitz *et al.* 2005), debido a la reducción y en algunos casos eliminación de los insectos en las zonas con impacto de huracán (Angulo-Sandoval *et al.* 2004). Sin embargo los resultados del aumento en la herbivoría concuerda con lo documentado por Ruiz-Guerra y colaboradores (2010) que el aumento en la herbivoría es una respuesta a las actividades humanas.

La baja germinación y el reducido establecimiento de la de caoba sugiere que la caoba ve aun más limitado su reclutamiento por el paso del huracán, lo que se agrava con los efectos de la extracción forestal y provoca una regeneración aun más pobre (Gutiérrez-Granados datos no publicados).

Diversos autores sugieren que la regeneración de la caoba puede depender de la naturaleza de los bosques en los que se encuentra. Trabajos realizados en Bolivia y México, sugieren que la caoba se regenera sólo después de perturbaciones catastróficas como los huracanes o inundaciones graves (Gullison *et al.* 1996, Snook 1996, Lambert *et al.* 2005). Sin embargo, el trabajo realizado en Pará, Brasil, sugiere que la caoba no exige que haya estas perturbaciones de gran escala y se regenera bien en pequeños espacios (Brown *et al.* 2003, Grogan 2001, Lambert *et al.* 2005). Se ha demostrado que los efectos de la extracción de madera pueden persistir durante décadas después de la tala (Chapman *et al.* 2000, Gutiérrez-Granados y Dirzo 2010) y que éstas perturbaciones pueden afectar a largo plazo la diversidad global de árboles tropicales. Además el impacto de un huracán causa perturbaciones naturales a gran escala que pueden alterar la trayectoria de sucesión del bosque secundario lo que trae consigo cambios en la composición de especies (Flynn *et al.* 2010). Causando influencia en la configuración geomorfológica de la composición de las especies, produciéndose a escalas de más de 15 años de sucesión (Scalley *et al.* 2010).

## CONCLUSION

Este es el primer estudio en el que se aborda el efecto conjunto de ambos tipos de disturbios, naturales (huracán Dean) y antropogénicos (extracción forestal) sobre el potencial de regeneración de la caoba (*Swietenia macrophylla*). Los resultados proporcionan evidencia de que los efectos de la extracción forestal y el impacto del huracán Dean en conjunto afectan de manera sinérgica y negativa la regeneración natural de la caoba en la zona de estudio. Los efectos globales causados solo por la extracción forestal, al parecer no afectan por completo el proceso de regeneración natural de la caoba, lo que sugiere que estas áreas pueden contribuir, no sólo al manejo, sino también a la conservación de la especie en la zona. Por lo tanto se cumple la hipótesis planteada, ya que se obtuvieron diferentes respuestas del proceso de remoción de semillas, en relación a los diferentes tipos de disturbios solos o en conjunto y proporciona evidencia de cómo, los efectos de ambos tipos de disturbios, sobre la remoción, germinación y el establecimiento de plántulas de caoba, son fuertemente dependientes de las características del hábitat y de cómo la afectación ocasionada por estos disturbios tienen impacto en la regeneración de caoba en las selvas.

En general, nuestros resultados muestran que la regeneración natural de la caoba en la Selva Maya de Quintana Roo, es factible en las zonas de extracción forestal sin impacto de huracán. Esto resulta de gran importancia, ya que se puede planear un programa de manejo forestal adecuado, enfocado hacia la restauración, preservación y protección de la especie en la zona. Además de la creación de un programa de contingencia en respuesta a eventos catastróficos como es el paso de los huracanes, ya que este tipo de disturbio se presenta de forma periódica en la selva Maya de Quintana Roo y en otros lugares de los trópicos, asegurando con esto un equilibrio entre el aprovechamiento de la madera y la preservación, con el fin de tener un manejo cada vez más sustentable de la caoba y demás recursos forestales.

## LITERATURA CITADA

- Ackerman, J. D., Walker, L. R., Scatena, F. N., y Wunderle, J. 1991. Ecological effects of hurricanes. *Bulletin Ecological Society of America* 72:178-180.
- Alavalapati, J. R. R. y Zarin, D. J. 2004. Neotropical working forests. For what and for whom. Working forest in the Neotropics. pp. 279–289 in Zarin, D. J., Alavalapati, J. R. R., Putz, F. & Schmink, M. (eds.). *Conservation through sustainable management?* Columbia University Press, New York.
- Angulo-Sandoval, P., Fernandez-Marín, H., Zimmerman, J. K., y Aide, T. M. 2004. Changes in patterns of understory leaf phenology and herbivory following hurricane damage. *Biotropica* 36:60–67.
- Argüelles, A. 1999. Diagnóstico de la caoba (*Swietenia macrophylla* King) en Mesoamérica. Centro Científico Tropical, PROARCA/CAPAS.
- Arias, L-C. H. 2001. Remoción y germinación de semillas de *Dipterix panamensis* y *Carapa guianensis* en bisques fragmentados de Sarapiquí, Costa Rica. *Revista forestal Centroamericana* 34:42-46.
- Augspurger, C. K. 1984. Seedling survival of tropical tree species: interactions of dispersal distance, light-gaps, and pathogens. *Ecology* 65:1705-1712.
- Bonfil-Sanders C., Cajero-Lázaro, I., y Evans, Y. R. 2008. Germinación de semillas de seis especies de *Bursera* del centro de México. *Agrociencia* 42: 827-834.

- Brown, N., Jennings, S., y Clements, T. 2003. The ecology, silviculture and biogeography of mahogany (*Swietenia macrophylla*): a critical review of the evidence. *Perspective plant ecology evolution. Systematics* 6:37-49.
- Cardina, J. y Norquay, H. M. 1997. Seed production and seedbank dynamics in subthreshold velvetleaf (*Albutilon theophrasti*). *Weed science* 45:85-90.
- Chapman, C. A., Balcomb, S. R., Gillespie, T. R., Skorupa, J. P., y Struhsaker, T. T. 2000. Long-term effects of logging on primates in Kibale National Park, Uganda: a 28-year comparison. *Conservation Biology* 14:207–217.
- Chiarello, A. 1999. Effects of fragmentation of the Atlantic forest on mammal communities in south-eastern Brazil. *Biological Conservation* 89:71-82.
- De Chaluat, M. M., y Perris, S. 1994. Hongos patógenos en semillas de especies forrajeras tropicales. *Pasturas Tropicales* 16:41-44.
- Demattia, E. A., Curran, L. M., y Rathcke, B. J. 2004. Effects of small rodents and large mammals on Neotropical seeds. *Ecology* 85:2161–2170.
- Demattia, E. A., Rathcke, B. J., Curran, L. M., Aguilar, R., y Vargas, O. 2006. Effects of small rodents and large mammals exclusion on seedling recruitment in Costa Rica. *Biotropica* 38:196-202.
- Denslow, J. S. 1987. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18:431 451.

- Diamond, J. 1986. Overview: Laboratory experiments, field experiments, and natural experiments. One: experimental methods in ecology, Chapter 1. En Diamond, J. y Case, T.J. Ed. Community Ecology. Harper y Raw Publisher, New York. pp. 3-22.
- Dickinson, M. B., Whigham, D. F., y Hermann, S. M. 2000. Tree regeneration in felling and natural treefall disturbances in a semideciduous tropical forest in Mexico. *Forest Ecology and Management* 134:137-151.
- Dirzo, R., Mendoza, E., y Ortíz, P. 2007. Size-related differential seed predation in a heavily defaunated neotropical rain forest. *Biotropica* 39:355–362.
- Fleming, H. T., y Murray, L. K. 2009. Population and genetic consequences of hurricanes for three species of West Indian Phyllostomid bats. *Biotropica* 41:250–256.
- Flynn, F. B. D., Uriarte, M. C., T., Pascarella, B. J., Zimmerman, K. J., Mitchell, T. A., y Ortiz, C. 2010. Hurricane disturbance alters secondary forest recovery in Puerto Rico. *Biotropica* 42:149–157.
- Forget, P-M. 1996. Removal of seeds of *Carapa procera* (Meliace) by rodents and their fate in rainforest in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology* 12:751-761.
- Fredericksen, N. J. y Fredericksen, T. S. 2002. Terrestrial wildlife responses to logging and fire in a Bolivian tropical humid forest. *Biodiversity and Conservation* 11:27-38.
- García, E. 1988. Modificaciones al sistema de Clasificación Climática de Köppen. Offset Larios, S.A. 4ta edición, México, DF pp. 217.

- Garwood, C. N. 1989. Tropical soil seed banks: a review. En Allesio L. M., Thomas, P. V., y Simpson L. R. (Eds.). Ecology of soil seed bank. Academic press, inc. San Diego California. pp. 462.
- Gerhardt, K. 1996. Germination and development of sown mahogany (*Swietenia macrophylla* King) in secondary tropical dry forest habitats in Costa Rica. Journal of Tropical Ecology 12:275-289.
- Gerhardt, K. 1998. Leaf defoliation of tropical dry forest tree seedlings-implications for survival and growth. Trees Structure and Function 13:88-95.
- Gobierno del estado de Quintana Roo, Felipe Carrillo Puerto/ Ordenamiento territorial comunitario 2008. Revisado en Marzo 2008.  
<http://www.qroo.gob.mx/qroo/Estado/Felipe.php> /Ordenamiento territorial comunitario del municipio de Felipe Carrillo Puerto.
- Guariguata, R. M., Rosales, A. J. J., y Finegan, B. 2000. Seed removal and fate in two selectively logged lowland forests with contrasting protection levels. Conservation Biology 14:1046-1054.
- Gullison, R. E., Panfil, S. N., Strouse, J. J., y Hubbell, S. P. 1996. Ecology and management of mahogany (*Swietenia macrophylla* King) in the Chimanes forest, Beni, Bolivia. Botanical Journal of the Linnean Society 122:9–34.
- Gutiérrez-Granados, G. 2009. Efectos directos e indirectos de la extracción forestal sobre la diversidad vegetal y la interacción mamífero-planta en la selva Maya de

Quintana Roo. Tesis para obtener grado de Doctorado, Instituto de Ecología, UNAM, México. pp. 200.

- Gutiérrez-Granados, G., y Dirzo, R. 2009. Remoción de semillas, herbivoría y reclutamiento de plántulas de *Brosimum alicastrum* (Moraceae) en sitios con manejo forestal contrastante de la selva Maya de Quintana Roo, México. Boletín de la Sociedad Botánica de México 85: 51-58.
- Gutiérrez-Granados, G. y Dirzo, R. 2010. Indirect effects of timber extraction on plant recruitment and diversity via reductions in abundance of frugivorous spider monkeys. *Journal of Tropical Ecology* 26:45-52.
- Gutiérrez-Granados G, Juárez, L. V., y Alcalá, R. E. 2011. Natural and human disturbances affect natural regeneration of *Swietenia macrophylla*: Implications for rainforest management. *Forest Ecology and Management* 262:161-169.
- Grogan, J. 2001. Bigleaf mahogany (*Swietenia macrophylla* (King)) in southeast Pará, Brazil: a life history study with management guidelines for sustained production from natural forests. Ph. D. Dissertation. Yale University, New Haven, CT, USA.
- Hammond, D. S. 1995. Post-dispersal seed and seedling mortality of tropical dry forest trees after shifting agriculture, Chiapas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 11:295-313.
- Heartsill, S. T., Scatena N. F., Lugo E. A., Moya S., y Estrada, R. C. R. 2010. Changes in structure, composition, and nutrients during 15 Yr of hurricane-induced succession in a subtropical wet forest in Puerto Rico. *Biotropica* 42:455-463.



- Herrera, C. M., y Pellmyr, O. 2002. Plant- animal interactions: an evolutionary approach. Blackwell Scientific Publications, Oxford, England, Ltd pp. 328.
- Horvitz, C. C., Tuljapurkar, S., y Pascarella, J. B. 2005. Plant-Animal interactions in random environments: Habitat-stage elasticity, seed predators, and hurricanes. *Ecology* 86:3312-3322.
- INEGI. 2008. <http://www.inegi.gob.mx/inegi2008>. Consultado en Marzo 2008.
- Janzen, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in Tropical Forests. *The American Naturalist* 104:501-528.
- Janzen, D. H. 1971. Seed predation by animals. *Annual Review of Ecology and Systematic* 2:465-492.
- Koptur, M. S., Rodriguez, C., Oberbauer, F. S., Weekley C., y Herndon, A. 2002. Herbivore-free time? damage to new leaves of woody plants after, *Hurricane Andrew*. *Biotropica* 34:547-554.
- Lamb D. 1990. Exploiting the tropical rain forest an account of pulpwood logging in Papua New Guinea. The parthenon publishing group, USA p.p 259
- Lambert, D. T., Malcolm, R. J., y Zimmerman, L. B. 2005. Effects of mahogany (*Swietenia macrophylla*) logging on small mammal communities, habitat structure, and seed predation in the southeastern Amazon Basin. *Forest Ecology and Management* 206:381-398.

- Levey, J. D., y Byrne, M. M. 1993. Complex ant-plant interactions: rain forest ants as secondary dispersers and post-dispersal seed predators. *Ecology* 74:1802-1812.
  
- López, M. A. y Ferreari, S. F. 2000. Effect of human colonization on the abundance and diversity of mammals in Eastern Brazilian Amazonia. *Conservation Biology* 14:1658-1665.
  
- Malcolm, J. R. y Ray, J. C. 2000. Influence of timber extraction routes on Central African small-mammal communities, forest structure, and tree diversity. *Conservation Biology* 14:1623-1638.
  
- Martínez-Ramos, M. 1985. Claros cielos vitales de los arboles tropicales y regeneración natural de las selvas altas perennifolias. En Gómez, A., Pompa. y Del Amo, S. Eds. *Investigaciones sobre la regeneración de las selvas altas en Veracruz, México*. Vol. 2 pp. 191-239.
  
- Martínez-Sánchez, J. L. 2004. Fragmentación y remoción de semillas en el piso de la selva húmeda tropical: El caso de la reserva natural de Los Tuxtlas, sureste de México. *Universidad y Ciencia* 20:7-14.
  
- Meléndez-Ackerman, E., C. Calisto-Pérez, M., Morales-Vargas., y Fumero-Cabán, J. 2003. Post-hurricane recovery of an herbaceous understory plant in a tropical rain forest in Puerto Rico. *Tropical Ecology* 19: 677-684.
  
- Mexala, J., Rangel, R., Negreros-Castillo, P., y Lezama, C. P. 2002. Nursery production practices affect survival and growth of tropical hardwoods in Quintana Roo, Mexico. *Forest Ecology and Management*, 168: 125-133.

- Moles, A. T., y Drake, D. R. 1999. Post-dispersal seed predation on eleven large-seeded species from the New Zealand flora: a preliminary study in secondary forest. *New Zealand Journal of Botany* 37:679-685.
- Morris H. M., Negreros-Castillo. P., y Mize, C. 2000. Sowing date, shade, and irrigation affect big-leaf mahogany (*Swietenia macrophylla* King). *Forest Ecology and Management* 132: 173-181.
- Muller-Landau, H. C., Wright, S. J. Calderon, O., Hubell S. P., y Foster R. B. 2001. Assessing recruitment limitation: concepts, methods and case-studies from a tropical forests. In D. J. Levey, W. R. Silva and M. Galetti. (Eds). *Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation*. CABI publishing, New York, USA.
- Negreros-Castillo, P. y Mize, C. W. 2003. Enrichment planting and the sustainable harvest of mahogany (*Swietenia macrophylla* King) in Quintana Roo, Mexico, pp. 278–287. En: Lugo, A., Figueroa-Colon, J., Alayon, M. (Eds.), *Big-leaf Mahogany: Genetics, Ecology and Management*. Springer, Berlín.
- Niembro, R. A. 1990. Árboles y arbustos útiles de México, naturales e introducidos. Editorial Limusa, pp. 206.
- Norghauer, J. M., Malcom, J. R., Zimmerman, B. L., y Felfili, J. M. 2006. An experimental test of density-and distant-dependent recruitment of mahogany (*Swietenia macrophylla*) in southeastern Amazonia. *Oecologia, Plant Animal Interactions* 148:437-446.

- Pascarella, J. B., Aidee T. M, y Zimmerman, J. K. 2004. Short-term response of mahogany secondary forests to hurricane disturbance in Puerto Rico, USA. *Forest Ecology and Management* 199:379-393.
- Patiño, V. F. 2002. Los recursos genéticos de *Swietenia macrophylla* y *Cedrela odorata* en los neotropicos: prioridades para una acción coordinada. *Recursos genéticos forestales* n.25.
- Pennington, T. D., y Sarukhan, K. J. 2005. Árboles tropicales de México, 3ra. Edición, México DF. UNAM Fondo de cultura económica pp. 506.
- Peres, C. A. 2001. Synergistic effects of subsistence hunting and habitat fragmentation on Amazonian forest vertebrates. *Conservation Biology* 15:1490-1505.
- Pérez-Salicrup, D. R. 2001. Effect of liana cutting on tree regeneration in a liana forest in Amazonian Bolivia. *Ecology* 82:389-396.
- Portilla, O. E., Sánchez, H. A., y Hernández, M. D. 2006. El impacto de los huracanes en la biodiversidad del estado de Veracruz. *Inundaciones 2005, en el estado de Veracruz*. Instituto de investigaciones biológicas, Universidad Veracruzana pp. 101-119.
- Rammorthy, T. P., Bye, R., Lot, A., y Fa, J. 1993. *Biological diversity of Mexico, Origins and distribution*. Universidad de Oxford. pp. 830.

- Ruiz-Guerra, B., Guevara, R., Mariano, N. A., y Dirzo, R. 2010. Insect herbivory declines with forest fragmentation and covaries with plant regeneration mode: evidence from a Mexican tropical rain forest. *Oikos* 119:317-325.
- Rzedowski, J. 1994. *Vegetación de México*. 6ta. Edición, México, D.F. Editorial Limusa, Noriega editores. pp. 397.
- Salazar-Vallejo, S. I. 2002. Huracanes y biodiversidad costera tropical. *Biología tropical* 50:415-428.
- Salm, R. 2006. Invertebrate and vertebrate seed predation in the Amazonian Palm *Attalea maripa*. *Biotropica* 38:558-560.
- Sánchez-Cordero, V., y Martínez-Gallardo, R. 1998. Postdispersal fruit and seed removal by forest-dwelling rodents in a lowland rainforest in Mexico. *Journal of tropical Ecology* 14:139-151.
- Scalley, H. T., Scatena, N. F., Lugo, E. A., Moya, S., y Estrada, R. C. 2010. Changes in structure, composition, and nutrients during 15 Yr of hurricane-Induced succession in a Subtropical Wet Forest in Puerto Rico. *Biotropica* 42:455–463.
- Schleuning, M., Huamán, V., Matthies, D. 2009. Experimental assessment of factors limiting seedling recruitment of an Amazonian understory herb. *Biotropica* 41:57–65.
- Snook, K, L. 1996. Catastrophic disturbance, logging and the ecology of mahogany (*Swietenia macrophylla* King): Grounds for listing a major tropical timber species in CITES. *Botanical Journal of the Linnean Society* 122:35–46.

- Snook, K. L. 1998. Sustaining harvests of mahogany (*Swietenia macrophylla* King) in Mexico's Yucatan forests: past, present and future. In: Primack, R. B., Bray, D., Galletti, H. A., Ponciano, I. (Eds.), *Timber, Tourists and Temples: Conservation and Development in the Maya Forest of Belize, Guatemala and Mexico*. Island Press, Washington, DC, Chapter 5, pp. 61–80.
- Snook, K. L. 1999. Aprovechamiento sostenido de caoba de las selvas de la Península de Yucatán, México: Pasado, Presente y Futuro. In: Primack, R. B., Bray, D., Galletti, H. A., Ponciano, I. (Eds.), *La Selva Maya: Conservación y Desarrollo*. Siglo Veintiuno Editores, México DF, pp. 98–119.
- Snook, K. L., Santos, J. V. A., Carreón, M. M., Chan, R. C., May, F. J. E., Kantún, M. P., C. Hernández H. A., Morales, N., y Escobar R. C. 2003. Ordenación de bosques naturales para la explotación sostenible de la caoba (*Swietenia macrophylla*): experiencias en bosques comunales de México. *Unasyva* 54:214/215.
- Snook, K. L., y Negreros-Castillo, P. 2004. Regenerating mahogany (*Swietenia macrophylla* King) on clearings in Mexico's Maya Forest: the effects of clearing treatment and cleaning on seedling survival and growth. *Forest Ecology and Management* 189:143-160.
- Snook, K. L., Iskandar, H., Chow, J. 2005. Supervivencia y crecimiento de caoba en claros post-extracción en Belice, a partir de semillas y plántulas. *Recursos Naturales y Ambiente* 44:76-83.
- Spurr, H. S., y Barnes, B. V. 1982. *Ecología forestal*. AGT. editores, S.A. México. DF. pp. 690-979.

- Terborgh, J., Losos, E., Riley, M. P., y Riley, M. B. 1993. Predation by vertebrates and invertebrates on the seeds of five canopy tree species of an Amazonian forest. *Vegetation* 107:375-386.
- Terborgh, J., Lopez, L., Nunez, P., Rao, M., Shahabuddin, G., Orihuela, G., Riveros, M., Ascanio, R., Adler, G. H., Lambert, T. D., y Balbas, L. 2001. Ecological meltdown in predator-free forest fragments. *Science* 294:1923-1926.
- Valdéz R, N., Rivera C, C., y Paneque T. I. 2005. Efectos de las tecnologías de extracción forestal sobre la diversidad de especies leñosas en ecosistemas de pinares naturales. *Revista Chapingo, Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* 2:125-130.
- Wright, S. J. 2003. The myriad consequences of hunting for vertebrates and plants in tropical forest. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 6:73-86.