

*La caoba en la península
de Yucatán:
ecología y regeneración*

Timothy J. Synnott



Corredor Biológico Mesoamericano México
Serie Conocimientos / Número 7



Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad

La caoba en la península de Yucatán: ecología y regeneración

Timothy J. Synnott

Serie Conocimientos / Número 7



Juan Rafael Elvira Quesada
Secretario de Medio Ambiente y Recursos Naturales

José Sarukhán Kermez
Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad
Coordinador Nacional

Ana Luisa Guzmán y López Figueroa
Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad
Secretaria Ejecutiva

Pedro Álvarez Icaza
Corredor Biológico Mesoamericano México
Director General

Xochitl Ramírez Reivich
Corredor Biológico Mesoamericano México
Directora Técnica

Raúl Herrera Massieu
Corredor Biológico Mesoamericano México
Coordinador de Comunicación

Colección Corredor Biológico Mesoamericano México

■ Conocimientos ■ Acciones ■ Diálogos

Para mayor información sobre este y otros temas relacionados con el Corredor Biológico Mesoamericano México, consúltese <www.cbmm.gob.mx>. Las opiniones expresadas en este documento son responsabilidad de sus autores y pueden no coincidir con las de la CONABIO y el CBMM.

Coordinación editorial: ROSALBA BECERRA
Revisión de textos: OSWALDO BARRERA
Formación electrónica: FEDERICO MOZO
Fotografía de portada: CLAUDIA PALAFOX
Producción: TRAZOS, CONSULTORÍA EDITORIAL

Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad
Corredor Biológico Mesoamericano México
Liga Periférico Insurgentes Sur 4903
Col. Parques del Pedregal
14010, Tlalpan, México, D.F.
Tel. (55) 5004 5000 / (55) 5004 4939
<www.conabio.gob.mx> <www.cbmm.gob.mx>

México, 2009

PRESENTACIÓN

México, al igual que varios países de América del Sur, otorgó concesiones forestales a empresas privadas y paraestatales sobre enormes superficies de selvas altas en el siglo pasado. La falta de regulación de parte del Estado y de compromiso y responsabilidad de esas empresas resultaron en una enorme sobreexplotación de las especies maderables de mayor valor, lo que ocasionó una devaluación de los recursos forestales tropicales. Al terminar con los trabajos de extracción forestal, las selvas estaban muy deterioradas y sólo quedaron en pie algunos árboles que en ese tiempo no tenían valor comercial; debido a esto, se les denominaba selvas descremadas. Una selva descremada significa un recurso de muy poco valor para las comunidades locales, lo cual dio pie a un proceso de cambio de uso de suelo en el que se buscaba valorizar la tierra mediante la introducción de otros procesos productivos (ganadería, fruticultura y agricultura). Todo esto representó, para las regiones forestales tropicales del continente, una pérdida importante del riquísimo capital natural de esos ecosistemas de alta biodiversidad.

A pesar del descreme, una vasta zona de Campeche y Quintana Roo no fue desmontada y se mantuvo la cobertura forestal gracias al resguardo y manejo de comunidades mayas y ejidos mestizos. La última concesión forestal en esta región terminó a principios de la década de los ochenta y se devolvió a las comunidades locales la administración de sus tierras. En los últimos 30 años muchos de los bosques tropicales de la región han logrado recuperarse y muchas comunidades locales han trabajado la selva, extrayendo productos maderables y no maderables, valorizando así el uso forestal de sus territorios. Hoy día, la valorización del uso forestal del suelo por las comunidades locales es un elemento clave en cualquier estrategia que pretenda la conservación de los recursos forestales. Este planteamiento contrasta con las propuestas de algunos actores en México que están a favor de prohibir el aprovechamiento de la caoba como estrategia para la lograr la conservación del patrimonio natural del país.

En este contexto, las comunidades locales y los expertos forestales han logrado demostrar que la selva sí se puede manejar y que se puede realizar un aprovechamiento sostenible de los recursos maderables, incluyendo la caoba. Esta y otras especies comerciales pueden ser extraídas con métodos silvícolas planificados sin poner en riesgo los valores y servicios ambientales de la selva.



Además, su aprovechamiento y comercialización da un enorme incentivo a las comunidades locales para conservarla y protegerla contra los incendios, la tala ilegal, así como contra el fuerte proceso de deforestación que viven las zonas tropicales.

En este marco resulta de una enorme pertinencia el trabajo del doctor Synnott, cuya investigación aporta elementos valiosos para la comprensión de estos ecosistemas tropicales tan complejos. En esta publicación se presenta el componente de ecología y regeneración de la caoba, sin embargo, la investigación completa abarca, de manera muy rica, la perspectiva social, técnica y económica, e incluye los temas silvícolas, así como los de gestión de bosques, empresas comunitarias, arreglos institucionales y viabilidad económica.

Un aspecto fundamental que reiteradamente se encuentra al tocar el tema del manejo de bosques es la regeneración natural. Este tema, sin duda, es un elemento clave en el diseño de las estrategias silvícolas en las operaciones forestales. Por ello, las aportaciones del doctor Synnott relativas a la ecología de la caoba son muy valiosas, y seguramente serán un referente importante en la preparación de los programas de manejo y de aprovechamiento forestal en la mayor parte de los territorios forestales que incluye el Corredor Biológico Mesoamericano.

SERGIO MADRID

CONTENIDO

Presentación	3
Introducción	9
Resumen	13
I. Distribución de la caoba en la península de Yucatán	19
1. Taxonomía: ¿qué es la caoba?	19
2. Distribución por comunidades forestales	21
3. Distribución según los regímenes de lluvia	22
4. Distribución geográfica por municipio y ejido	24
5. Distribución por grupos en el bosque	25
6. Distribución según suelos y topografía	28
7. Distribución por tamaños	29
II. Grupos ecológicos	41
1. La diversidad de descripciones y las fuentes de confusión	41
2. Algunos sistemas de terminología y clasificación	43
3. Conclusión	48
III. Regeneración natural	49
1. La escasez de regeneración natural	49
2. Las cuatro fases de la regeneración	53
3. Producción de frutos y semillas	53
4. Dispersión de las semillas	57
5. La germinación y el establecimiento durante el primer año	62



6. El establecimiento y crecimiento de las plántulas	71
7. Resumen del panorama de la regeneración natural	78
IV. El impacto de los disturbios	83
1. Cultivos	83
2. Incendios	86
3. Huracanes y tormentas	94
4. Inundaciones, erosión y sedimentación	96
5. Aprovechamientos forestales	97
6. El papel de los disturbios catastróficos	100
7. Conclusión general	113
Siglas y acrónimos	115
Bibliografía	117
Anexo I. Distribuciones diamétricas de la caoba publicadas	131
Anexo II. Distribuciones diamétricas de la caoba en inventarios	135
Anexo III. Silvicultura de la caoba y gestión cultural comunitaria	147

Agradecimientos

En el transcurso de este estudio, he consultado con forestales e investigadores en México y fuera del país. Quiero agradecer a todas las personas que me han ayudado, con comentarios amplios y puntos específicos. Aquí se presenta a la mayoría de ellos, con mis disculpas a las personas accidentalmente omitidas. Todos han sido generosos con su información y experiencias, pero ninguno tiene la responsabilidad de mis errores aquí incluidos.

En la Ciudad de México: Alejandra García, Ricardo Ríos Rodríguez, Juan Manuel Torres Rojo, Edgar Luque Sandoval.

En Campeche: Guillermo Dávalos, Fernando Durand, Jorge García Lanz, Angélica Padilla, Carlos René Estrella, Guillermo Reyes, Manuel Sánchez, Jorge Uribe, Alberto Villaseñor.

En Quintana Roo: David Acopa, Manuel Aldrete, Alfonso Argüelles, José Luis Azuara, Marcelo Carreón, Celso Chan Rivas, Rafael Contreras, David del Ángel, Hugo Galletti, Salvador Gutiérrez, Rosa Ledesma Santos, Juan Manuel Mauricio Leguizamo, Lino Martínez Orozco, María Angélica Navarro, José Ramón Cabral, José Roque Alamina, Paulino Rosales, Felipe Sánchez, Victoria Santos, Hans Vester.

En Yucatán: Rafael Durán, Pedro Gutiérrez, Angélica Navarro, Ann Snook.

Investigadores en el extranjero: David Barton Bray (Florida International University); Nick Brown y William Hawthorne (University of Oxford); Matthew Dickinson (USDA Forest Service); James Grogan (Yale University); Julian Norghauer (University of Toronto); F.E. Jack Putz (University of Florida); Lincoln Quevedo y Gabriel René Moreno (Bolivia); Laura Snook (CIFOR).

Además, quisiera agradecer al equipo del proyecto Corredor Biológico Mesoamericano México por su apoyo y por haber financiado este estudio, dándome la oportunidad de satisfacer algunas de mis inquietudes sobre la caoba y ofreciendo con ello un apoyo para su manejo.

INTRODUCCIÓN

Esta publicación representa una parte de los resultados de un estudio más amplio, llevado a cabo para el Corredor Biológico Mesoamericano-México. El informe completo del estudio abarca no solamente la ecología y regeneración de la caoba, sino también su silvicultura (control de aprovechamiento, producción, sustentabilidad y tratamientos silvícolas), la gestión de las selvas con caoba (una reseña histórica, la organización de la explotación forestal, los papeles del estado y de los ejidos) y conclusiones y recomendaciones. Este informe completo está disponible en los sitios web del Corredor Biológico y del autor.

Los bosques ejidales y privados en Campeche y Quintana Roo, con regímenes de aprovechamiento maderero, cubren una superficie de más de un millón de hectáreas. Están distribuidos entre al menos 110 ejidos y más de 40 propiedades privadas en Quintana Roo, así como 80 ejidos y 60 propiedades privadas en Campeche. Tienen una gran importancia para la conservación de la biodiversidad en la región y para su economía.

En 1983, los gobiernos estatal y federal aprobaron un experimento en manejo forestal comunitario en algunos ejidos de Quintana Roo, conocido como el Plan Piloto Forestal de Quintana Roo. El concepto de empoderar a los dueños comunitarios para manejar sus propios bosques fue innovador en México, donde los derechos sobre los bosques habían sido otorgados a propietarios privados y concesionarios industriales desde el Porfiriato. Muy pronto, esta práctica se extendió a más ejidos y a otros estados. Fue incorporada en la Ley Forestal de 1987 y adoptada en la política forestal de otros países, notablemente en Brasil, Bolivia y Guatemala.

Durante los primeros años, las iniciativas de manejo comunitario fueron apoyadas no sólo por los gobiernos federal y estatales, también por programas de asistencia técnica de fundaciones de Estados Unidos y de los gobiernos de Alemania y del Reino Unido. Se presentaron avances notables en las áreas de organización social, aprovechamiento y comercialización. Los ejidos mejor organizados han logrado importantes beneficios sociales y económicos. Además, en los ejidos con programas de manejo forestal las tasas de deforestación y degradación suelen ser menores que en algunas de las áreas naturales protegidas en la región.



Sin embargo, ha habido problemas. La sustentabilidad de la producción de las maderas preciosas, la habilidad de la caoba de mantenerse después de los aprovechamientos selectivos, las capacidades gerenciales de los ejidos y la calidad de la conversión y comercialización de los productos forestales han sido cuestionadas.

Desde el inicio del manejo de las selvas en el sureste de México hace 50 años se ha acumulado una cantidad impresionante de experiencias, informes y publicaciones. En los últimos 20 años han aumentado los apoyos para el manejo forestal en los bosques comunitarios. Sin embargo, la situación forestal tiene síntomas de una crisis.

Además de las debilidades en la gerencia de muchos ejidos y sus dificultades para obtener fondos o préstamos para las inversiones necesarias, falta información confiable acerca del comportamiento de sus bosques y sus árboles. Entre los vacíos de información falta mucho para entender la caoba. Por décadas, ésta ha sido el árbol más importante para la economía y el manejo forestal en esta región, pero los ejidos y gerentes forestales tienen poca información confiable sobre su comportamiento, regeneración y crecimiento, y mucho menos información sobre otras especies forestales.

Sin embargo, existe mucha información publicada, en su mayoría en inglés o en informes poco disponibles en la región. Algunos aspectos provocan diferencias entre investigadores y otros han sido muy poco estudiados, pero existen indicaciones claras sobre muchos elementos clave.

Esta publicación presenta algunos de los resultados de un estudio financiado por el proyecto Corredor Biológico Mesoamericano-México, con el propósito de evaluar y apoyar usos de la tierra compatibles con la conservación de la biodiversidad y el desarrollo sustentable. El estudio se llevó a cabo entre agosto de 2006 y enero de 2007, con base en información disponible en publicaciones, interpretada a partir de consultas y experiencias propias en diferentes países. Abarca una variedad de temas, pero se reconoce que para muchos de ellos todavía faltan estudios detallados (por ejemplo, las causas y la dinámica de la depredación de las semillas, el papel de la calidad y profundidad de los suelos, la productividad de la selva). Aparte, otros elementos de suma importancia para el manejo forestal no están tratados aquí, por ejemplo, el papel de los productos no maderables y la ecología de las demás especies. Sin embargo, con este informe se espera hacer una contribución al buen manejo forestal en la Selva Maya.



El estudio completo abarcó tres elementos: la ecología y regeneración de la caoba, la silvicultura de las selvas y la gestión forestal comunitaria, de las cuales sólo el primero es presentado en esta publicación. El estudio no incluye investigaciones originales, pero señala mis propias interpretaciones de la información disponible e indica los estudios necesarios para llenar los vacíos de información. El informe completo está disponible en los sitios web del Corredor Biológico <www.cbmm.gob.mx> y del autor. El anexo III contiene un resumen de los elementos no incluidos en esta publicación.

Nota sobre la traducción: he incluido citas de diferentes investigadores y personas con experiencia forestal sobre los temas más relevantes. He intentado usar sus propias palabras para enfatizar los puntos importantes, en vez de dar nada más las referencias bibliográficas como apoyo de mis propias expresiones. Muchas de las referencias están en inglés —en estos casos he hecho una traducción—. Ofrezco mis disculpas por las múltiples debilidades en mi traducción y en el manejo del español en esta publicación.

RESUMEN

Por más de cien años, la caoba ha sido el producto forestal más importante, junto con aportes valiosos del palo de tinte, chicle y otros productos. El manejo de las selvas ha mostrado una evolución a partir de concesiones otorgadas a extranjeros, luego a empresarios nacionales y después a grandes paraestatales, como MIQRO, con su plan de ordenación pionero. Desde 1983, el manejo forestal ha estado a cargo de los dueños, principalmente ejidos, aprovechando más especies y avanzando hacia la sustentabilidad. Ahora, el futuro de los bosques depende de seguir mejorando el manejo, con bases de conocimientos sobre la regeneración y crecimiento de las especies principales, y con un fortalecimiento de las técnicas y sistemas de ordenamiento y gestión forestal. La caoba sigue teniendo un papel clave en el manejo.

Esta publicación pretende presentar una síntesis y evaluación del comportamiento biológico de la regeneración de la caoba (*Swietenia macrophylla*) en bosques naturales y manejados en la península de Yucatán, basadas en la literatura disponible, las consultas en la región y mis propias experiencias con la caoba y otras meliáceas. Se busca respuestas a una pregunta sencilla: ¿cómo se comporta la caoba en esta región?

La caoba de la península de Yucatán es reconocida como una sola especie, pero tiene bastante variabilidad genética y ecológica. Probablemente también tiene algunas diferencias con la caoba de otras partes de América y ciertas características en común con las otras dos especies de *Swietenia* y con sus parientes africanos cercanos de los géneros *Khaya* y *Entandrophragma*. Los resultados y conclusiones en diferentes partes de su rango natural pueden servir como indicios de su posible comportamiento ecológico en esta región y como pistas para estudios e investigaciones.

Si bien hay que tener cautela al aplicar los resultados o conclusiones de una parte a otra de su rango natural, éstos pueden servir como indicios de su posible comportamiento ecológico en diferentes situaciones, aun cuando se refieren a observaciones de la misma especie, de otras especies de *Swietenia* o a las especies de *Khaya* y *Entandrophragma*.

La caoba tiene una amplia extensión natural, desde México hasta Perú. En México es un componente característico de la selva alta o mediana subperennifolia de Campeche y Quintana Roo. Esta selva, con la caoba, abarcó an-



teriormente casi todo Campeche y Quintana Roo, menos el extremo norte (la caoba es bastante escasa al norte de Tulum). Su distribución en la selva varía mucho según los suelos, la topografía y el historial de disturbios.

Los inventarios con muestras grandes (25 hectáreas o más, distribuidos en cientos o miles de hectáreas) generalmente presentan una distribución de diámetros en *forma exponencial negativa* (una curva J invertida), con muchos más árboles pequeños que grandes. En contraste, los inventarios con muestras pequeñas incluyen relativamente pocos árboles, así que pueden presentar mucha variabilidad, con distribución irregular, unimodal, amodal y de J invertida. Las distribuciones en forma de campana (gaussiana o unimodal) suelen ser características de los sitios en los que hubo un episodio de regeneración abundante durante pocos años, por ejemplo después de un desmonte.

La regeneración natural de la caoba está descrita en esta publicación en términos de cuatro fases: la producción de frutos, la dispersión de las semillas, la germinación de las semillas y el establecimiento de las plántulas.

La producción de frutos y semillas varía entre años y entre árboles. La producción puede empezar en árboles de 20 a 30 cm DAP cuando su copa recibe plena luz solar o alcanza el dosel. La producción aumenta con el diámetro del árbol y con el volumen y condición de la copa. En un bosque con abundantes árboles grandes, por lo general hay una abundante producción de semillas.

La gran mayoría de las semillas caen muy cerca de los árboles padres, mientras que una pequeña y desconocida proporción es distribuida más lejos, por ráfagas de vientos fuertes o por animales. Los procesos de dispersión de distancias más largas pueden ser claves para la regeneración de la caoba; ello puede explicar la amplia distribución de la especie y su habilidad de mantener poblaciones con bajas densidades.

Las semillas de la caoba típicamente tienen una alta tasa de viabilidad durante sus primeros meses. Empiezan a germinar inmediatamente después del inicio de las lluvias, típicamente en mayo o junio. La gran mayoría de las semillas y las plántulas recién germinadas mueren durante su primer año. La tasa de supervivencia es reducida por la hojarasca, la sequía y por una gran variedad de depredadores, con mucha variación año con año. La abundancia o escasez de la regeneración está determinada por estos factores, en diferentes combinaciones e intensidades, junto con variaciones en la producción y dispersión de semillas.

Las semillas de la caoba no tienen necesidad de luz para germinar. Pueden hacerlo en la sombra justo después de su caída del árbol, siempre y cuando



encuentren suficiente agua o humedad. Muchas veces, la germinación es mejor y más rápida bajo sombra, donde se conserve mejor la humedad del suelo. La luz plena del sol puede perjudicar la germinación, porque las semillas y el suelo pierden su humedad más rápido.

Las plántulas pueden sobrevivir un tiempo bajo sombra, pero necesitan más luz solar para establecerse con brinzales y arbolitos pequeños. Se puede encontrar semillas germinando y plántulas muy jóvenes bajo el dosel cerrado, tolerando la sombra del bosque, siempre que no sean eliminadas por depredadores.

La germinación y el establecimiento de las plántulas, durante sus primeras semanas, pueden desarrollarse con los niveles de sombra típicos del bosque natural o en lugares más abiertos; así que la caoba no es un colonizador típico. Sitios muy abiertos pueden perjudicar el crecimiento inicial cuando la carga de radiación y calor es muy alta, sobre todo cuando las plántulas no tienen suficiente agua para evitar el calentamiento de sus hojas. Las plántulas pueden alcanzar cierta altura (probablemente de 15 a 25 cm) utilizando las reservas de nutrientes de las semillas, aun bajo la sombra forestal densa. Una vez que estas reservas estén agotadas, las plántulas están en riesgo de morir cuando siguen bajo esa sombra densa. El nivel mínimo de radiación necesario para la supervivencia no ha sido determinado. Seguramente varía entre diferentes regiones, dependiendo del clima y régimen solar, pero quizá es de 10% de la luz total.

Donde las plántulas se encuentren en sitios con un poco más de luz, o con exposición solar ocasional, la evidencia indica que pueden seguir vivas, creciendo lentamente o manteniéndose estancadas, por muchos años, hasta que reciben más luz (crecen más rápido) o menos (mueren suprimidas).

En otras partes del bosque, con un dosel menos denso o abierto por árboles caídos o tumbados, las plántulas y los árboles jóvenes crecen más rápido, según la disponibilidad de agua y la fertilidad del suelo. Una vez bien establecidos y con más luz, los árboles jóvenes crecen más rápido. No se ha definido la cantidad de luz mínima necesaria para que un árbol joven pueda seguir creciendo bien, evitando el estancamiento y la supresión, pero opino que sería alrededor de 25 a 30% de la luz solar total fuera del bosque. Quizá los árboles jóvenes puedan alcanzar el dosel y su madurez por una secuencia de periodos de aperturas y crecimientos, y no necesariamente por una sola apertura fuerte del dosel.

Para caracterizar la influencia de luz y sombra en la nueva regeneración, con definiciones claras, se recomienda los grupos o gremios descritos por Haw-



thorne (1995), en los cuales la caoba se incluye como una especie no pionera demandante de luz (NPDL), o de Vester y Navarro (2005), donde la caoba tiene el temperamento de un apostador. En resumen, la caoba puede germinar con cualquier nivel de sombra, y puede sobrevivir o crecer lentamente bajo sombra mediana, pero necesita alguna exposición directa al sol para crecer rápido y para pasar de árbol joven (5 cm DNP) a tamaños mayores.

Los incendios forestales suelen afectar el sotobosque, la regeneración y hojarasca. También causan altas tasas de mortalidad en los árboles y la fauna. Parece que la flora y fauna forestales se recuperan en pocos años, adaptándose a estos disturbios. Las áreas afectadas o perturbadas pueden formar sitios favorables para la regeneración de la caoba, siempre y cuando las semillas lleguen a tiempo y el sitio no sea ocupado por una vegetación colonizadora demasiado densa.

Los huracanes y las tormentas de convección, así como los vientos fuertes en cualquier época del año, causan impactos de todo tipo, desde quebrar algunas ramas hasta defoliar y tumbar la mayoría de los árboles, siempre abriendo el dosel del bosque. A diferencia de los cultivos e incendios, no necesariamente dañan las plántulas y los arbolitos, ni matan todos los árboles maduros de la caoba. Así que la apertura parcial o completa del dosel favorece a los arbolitos y abre espacio para una regeneración, por medio de las semillas de los árboles sobrevivientes o de semillas que llegan de más lejos.

Las semillas de la caoba bien pueden aprovechar las condiciones establecidas por los disturbios más fuertes. Sin embargo, también pueden desarrollarse hasta árboles maduros sin tanto disturbio, aprovechando los cambios en la estructura del bosque y aperturas en su dosel, causados por la caída de árboles y ramas. En estas selvas subperennifolias, las plántulas y los arbolitos del sotobosque reciben un aumento de luz cada temporada seca, con la apertura del dosel. La regeneración en manchones y mosaicos, promovida por pequeños disturbios y la mortalidad natural, puede complementar la regeneración que se establece como resultado de los disturbios más grandes.

La regeneración y desarrollo de la caoba, y su persistencia como especie en las selvas de esta región, no parecen dependientes únicamente de disturbios catastróficos; la evidencia indica que algunos individuos logran desarrollarse hasta árboles maduros en bosques naturales aprovechando los cambios en la estructura de éstos y de su dosel, ocasionados por la caída de árboles debida al aprovechamiento maderero, los caminos y las brechas de extracción, entre otras



causas. En las selvas subperennifolias de esta región, las plántulas y arbolitos del sotobosque reciben un aumento de luz cada temporada seca con la apertura del dosel. En el bosque natural, la regeneración en manchones y mosaicos (*patch regeneration*), promovida por pequeños disturbios y la mortalidad natural, es un mecanismo que puede complementarse con la regeneración que se da como resultado de los disturbios más grandes.

En áreas de cultivos abandonados, las condiciones son ideales para la regeneración de la caoba (siempre y cuando lleguen sus semillas): la vegetación incluye hierbas anuales y de corta vida, junto con arbustos y árboles colonizadores, lo que da una sombra no muy densa con pocas plantas perennifolias en el dosel. Así que es posible que muchas áreas buenas para la caoba tengan su origen en cultivos abandonados.

Parece que la caoba puede mantenerse, con densidades típicamente bajas, en el bosque natural siempre que existan suficientes árboles semilleros en el rodal, sin necesidad de intervenciones o tratamientos silvícolas fuertes.

I. DISTRIBUCIÓN DE LA CAOBA EN LA PENÍNSULA DE YUCATÁN

En este capítulo se considera la distribución de la caoba en el espacio, definido de diferentes maneras.

1. Taxonomía: ¿qué es la caoba?

El nombre común de la caoba deriva del nombre “caobano” en el idioma arawak y se aplica en español a la caoba de las Antillas desde el siglo XVI. Esta especie fue descrita en 1760 como *Swietenia mahogani* (Lamb, 1963). La caoba de América Central fue descrita como *Swietenia macrophylla* en 1886. Perteneció a la familia Meliaceae, subfamilia Swietenioideae. Es miembro de la tribu botánica Swietenieae, junto con los géneros de *Khaya*, *Lourea* y *Entandrophragma*, indígenas de África (Mabberley, 1998).

Existen tres especies reconocidas en el género (Styles, 1981; Keay, 1996):

- *Swietenia mahogani* (Linnaeus) Jacquin, con una distribución natural en las islas del Caribe, como Bahamas, Cuba, Jamaica, La Española, y en el sur de Florida.
- *Swietenia humilis* Zuccarini, con una distribución natural en el oeste de América Central, en una franja estrecha a lo largo de la costa del Pacífico desde Sinaloa y Durango hasta Costa Rica.
- *Swietenia macrophylla* King, desde Veracruz y la península de Yucatán, por el lado este de América Central, hasta Brasil, Bolivia, Ecuador y Perú.

La división en tres especies parece muy sencilla y clara, a primera vista, sobre todo porque se distinguen por su separación geográfica. Además, parece que *S. macrophylla* es la única especie presente en la península de Yucatán. El manejo forestal en esta región trata de una sola especie de caoba.

Sin embargo, la taxonomía no es tan clara. Las diferencias en las flores y frutos no son muy grandes y resultan ser variables dentro de la misma especie o región, o hasta en el mismo árbol. Muchos ensayos en plantaciones y en bosques naturales han demostrado la gran variabilidad genética dentro y entre diferentes poblaciones de la caoba (Loveless y Gullison, 2003; Newton *et al.*, 1996; Ward y Lugo, 2003). A veces, es imposible identificar una muestra botá-



Un árbol de caoba
en el ejido Noh-Bec.

Foto: Claudia Palafox

nica sin saber su lugar de origen. Además, parece que las tres especies forman híbridos libremente (Styles, en Pennington, 1981). La variabilidad dentro de cada especie es comparable con las diferencias entre las especies.

Es más, las características de las flores, los frutos y la madera de las especies del género *Swietenia*, así como sus características ecológicas, semejan mucho a los otros tres géneros del grupo Swietenieae. La primera descripción de una especie del género *Khaya* de África la asignó al género *Swietenia*, en 1791 (Keay, 1996). Las características usadas para distinguir entre *Khaya*, *Entandrophragma* y *Swietenia* son variables, con mucha superposición. Las maderas de los géneros *Khaya* y *Entandrophragma* son comercializadas internacionalmente como sustitutos de la caoba. Estudios de campo en los últimos años indican semejanzas en la germinación de semillas y en el establecimiento de plántulas de estos géneros (Hall *et al.*, 2003a, 2003b; Hawthorne, 1995; Makana y Thomas, 2005; Medjibe y Hall, 2002; Synnott, 1975; Whitmore, 2003). Los tres géneros son evidentemente muy cercanos y Lamb (1963, 1965, 1966) argumentó que *Swietenia* y *Khaya* deben acomodarse como un mismo género. Sin embargo, Pennington y Styles (1975) afirman que “no hay justificación para unir estos géneros”, por lo que la separación de géneros y especies no ha cambiado en los últimos años.

Dada la gran variabilidad de la caoba, en una escala local o continental, Lamb (1966) señaló que “las conclusiones ecológicas derivadas... de un área geográfica limitada son consideradas válidas para el rango de la especie hasta



Frutos de caoba.

Foto: Claudia Palafox

ser refutadas”. Sin embargo, investigaciones en los últimos 45 años han indicado diferencias regionales.

CONCLUSIONES

La caoba de la península de Yucatán es reconocida como una sola especie, pero tiene bastante variabilidad genética y ecológica, y probablemente algunas ligeras diferencias con la caoba de otras partes de América, incluyendo quizá su resistencia a huracanes. De la misma manera, esta caoba parece tener muchas características en común con las otras dos especies de *Swietenia* y con sus parientes cercanos de *Khaya* y *Entandrophragma*.

Entonces, hay que tener cautela al aplicar resultados o conclusiones de una parte a otra de su rango natural. Sin embargo, éstos pueden servir como indicios de su posible comportamiento ecológico en diferentes situaciones, y como pistas para estudios e investigaciones, en particular cuando se refieren a observaciones de la misma especie u otras especies de *Swietenia* o también cuando se refieren a las especies de *Khaya* y *Entandrophragma*.

2. Distribución por comunidades forestales

La caoba es un elemento de las selvas y bosques tropicales desde México hasta Bolivia y Perú. Se ha destacado que las características de la caoba suelen variar en diferentes regiones de su rango natural. No hay datos que sugieran alguna varia-



ción entre las diferentes partes de la península de Yucatán (aunque hay abundantes indicaciones de su variación interna). Sin embargo, es muy posible que las diferencias ecológicas y ambientales entre diferentes formaciones forestales o tipos de vegetación tengan influencia sobre la regeneración natural de la caoba.

Podemos encontrar diferentes clasificaciones de la vegetación forestal de la región. Miranda y Hernández (1963) y Rzedowski (1978) consideran la mayor parte de las selvas de Campeche y Quintana Roo como selva alta perennifolia. Sin embargo, en su clave para la identificación de los tipos de vegetación, Pennington y Sarukhán (2005, p. 20) indican que las selvas altas tienen árboles dominantes de más de 30 m de alto, usualmente con grandes contrafuertes. Los bosques del sur de Campeche y la mayor parte de Quintana Roo suelen estar clasificados claramente como selva alta o mediana subperennifolia, donde el follaje de la vegetación se reduce de manera notable en la época de sequía —en 25 a 50% de sus especies. La altura de esta selva puede en ocasiones igualar a la de la selva alta perennifolia, pero es frecuente que los árboles no sean tan altos...”.

Estas selvas tienen típicamente más de cien especies de árboles, con alrededor de 30 especies diferentes por hectárea.

La clasificación de estas selvas tiene un significado legal. Las “selvas altas perennifolias” están clasificadas en las “zonas de conservación y aprovechamiento restringido o prohibido” [artículo 14 del reglamento (Semarnat, 2005) de la LGDFS (Semarnat, 2003)]. Ni la Ley ni su reglamento ofrecen una definición de la selva alta perennifolia. La clasificación y el mapa de Pennington y Sarukhán (2005) son la información más reciente y de gran autoridad, así que la conclusión es que la selva de Campeche y Quintana Roo es selva alta o mediana subperennifolia, y puede incluirse en la zona de producción y no en la zona de aprovechamiento restringido o prohibido.

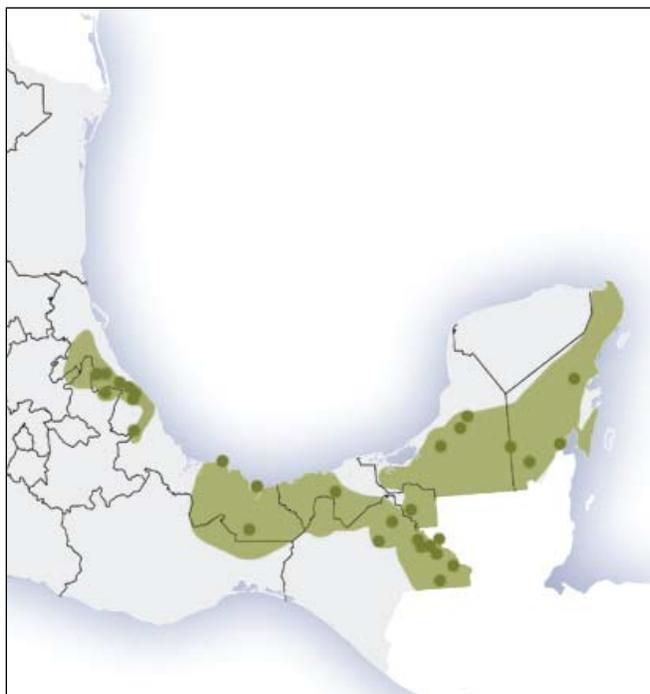
3. Distribución según los regímenes de lluvia

La temporada seca en esta región dura típicamente desde diciembre hasta abril o mayo. A veces puede durar hasta junio, y aun hasta julio en años muy secos como en 1989. A partir de finales de junio ocurre el fenómeno de la “canícula”, caracterizada a veces por mucho calor o por una sequía.

La precipitación promedio anual en la región caobera varía entre 1000 mm (p. ej., en Xpuchil) hasta casi 1500 mm en el extremo sur, con mucha variabilidad año por año. El poblado de Limones (Ejido Cafetal) tiene un rango



Distribución de la caoba en México y sitios de recolecta (tomado de Pennigton y Sarukhán, 2005)



de 1000 a 2000 mm; Felipe Carillo Puerto va desde 600 mm hasta 2300 mm (Vester y Navarro, 2005, citando a Orellana Lanza *et al.*, 1999).

La precipitación anual y la duración de los tiempos de lluvia y de sequía están influidas por el fenómeno de El Niño, cada cinco a siete años. La temporada de lluvias varía desde menos de 150 días hasta más de 200. El inicio de las lluvias puede variar por cuatro a seis semanas.

Vester y Navarro (2005) y Gerhardt (1996) han enfatizado el impacto de la variabilidad de las lluvias, año por año y mes por mes, sobre la regeneración de la caoba. Es muy probable que la variabilidad en la duración de la temporada de lluvias, y en su total anual, tenga un impacto importante en la producción de semillas y en la regeneración y su supervivencia.



El interior de la selva con algunas caobas, Noh-Bec.

Foto: Claudia Palafox

4. Distribución geográfica por municipio y ejido

El mapa más conocido y reproducido de la distribución de la caoba fue publicado por Lamb (1966, p. 53). Sin embargo, es evidente que el límite norte en este mapa es muy arbitrario, siguiendo una línea horizontal a lo largo de los $19^{\circ} 45'$ N. El mapa en Pennington y Sarukhán (2005, p. 301, *cf.* p. 12) muestra el área potencial de la caoba en prácticamente todo el estado de Quintana Roo, menos en el extremo norte, a partir de Cancún (aprox. $21^{\circ} 30'$ N).

Los inventarios forestales han registrado la presencia de algunos individuos de caoba en bosque natural en los ejidos del norte de Quintana Roo, en el municipio de Lázaro Cárdenas (F. Sánchez, com. pers.):



- Kantunilkin (inventario de 1996), 40 km al norte de la carretera Cancún-Mérida, aprox. 21° 30' N, 87° 25' W.
- El Naranjal (2005) y Héroes de Nacozari (2004), c. 10 km al sur de la carretera, c. 21° 05' N, 87° 20' W.

El ejido Kantunilkin es el sitio más norteño de la caoba en la península de Yucatán del que tengo información. La caoba se encuentra (o se encontraba) hasta aprox. 22° N en el estado de Veracruz (*cf.* mapas en Pennington y Sarukhán, 2005, p. 301, y en Lamb, 1966, p. 53). Lamb (1960 y 1966) reportó que la caoba llega hasta 23° N, pero no he visto confirmación de esta distribución en el estado de Tamaulipas.

5. Distribución por grupos en el bosque

En la mayor parte de su rango natural, la caoba se encuentra dispersa en la selva, típicamente hasta uno o dos árboles maduros por hectárea, a veces más, junto con otros árboles, desde 60 especies en el norte de su rango hasta 300 cerca del ecuador (Pennington, 2002). A veces, se encuentra la caoba en agrupaciones concentradas. La presencia de agrupaciones de caoba ha sido mencionada en un gran número de informes y estudios. Sin embargo, no han sido bien cuantificadas y el concepto de los grupos o agrupaciones parece variar mucho entre diferentes observadores. Algunas descripciones de grupos:

- Eventualmente, se encuentran grupos de caoba representando rodales prácticamente puros con hasta 50 árboles comerciales por hectárea en áreas limitadas (Lamb, 1966, p. 142).
- Instancias eventuales de rodales naturales casi puras de caoba sobre un área limitada de unos pocos acres [una hectárea o más] han sido reportadas en Panamá, Nicaragua, Guatemala, México y Belice. Grupos de árboles abarcando menos de media hectárea, pero con densidades equivalentes a 60-75 árboles/ha, son algo frecuentes, y los he visto en varias regiones productivas de caoba. Áreas extensas con una densidad de aprox. 12 árboles maduros por hectárea de caoba han sido observadas [en el norte de El Petén]. Sin embargo, [en el norte del Petén] la densidad promedio de caoba madura es menos de 2 árboles/hectárea (Lamb, 1966, p. 152).



En Bolivia “se encontraron manchas de hasta 6 árboles grandes por hectárea, distanciados de no más de 300 m” (Quevedo, 1986, p. 87). Irmay (1949) proporcionó una descripción más detallada de los grupos:

La presencia de la mara tampoco se distribuye en forma regular; en ciertas áreas, dentro de su natural dispersión, sólo encontramos algunas veces a razón de un árbol de mara cada dos o tres hectáreas; en otras, en cambio, se hallan hasta doce árboles por hectárea. En ciertas áreas que podríamos llamar privilegiadas se han ubicado hasta veinte y siete árboles adultos de esta especie, pero ello es sumamente raro; en el norte del Departamento de Santa Cruz, en el triángulo formado por los ríos Grande y Piray, por ejemplo, es muy típica verla por manchones, distando empero éstos unos de otros a veces hasta tres kilómetros entre sí.

El tamaño de estos manchones no queda claro, pero son aparentemente pequeños o de muy pocas hectáreas.

En Brasil, Veríssimo y Grogan (1998) se refieren a agregaciones de varias decenas o cientos de árboles maduros con densidades de menos de un árbol maduro por hectárea. Este concepto de agregaciones implica extensiones entre tal vez 50 y 500 hectáreas, separadas por varios kilómetros de bosque “vacío”.

En Quintana Roo, Snook ha usado otro concepto de grupos y agregaciones para los árboles de todos los tamaños y edades, no solo para árboles maduros. “Es importante reconocer que las caobas típicamente existen en agregaciones coetáneas que pueden ser tan pequeñas como una media hectárea o tan grandes como varios miles de hectáreas” (Snook, 1993, p. 214); “La caoba suele encontrarse en agregaciones coetáneas que se remontan a un acontecimiento catastrófico” (Snook, 1999); “...todos los árboles en una agregación suelen llegar al tamaño comercial en aproximadamente el mismo tiempo. El bosque consiste en un mosaico de agregaciones de diferentes edades” (Snook y Negreros, 2004). En estos casos, parece que las agrupaciones pueden tener dimensiones muy variables, según la magnitud del disturbio o catástrofe. Después, Snook *et al.* (2005a) observaron que “los árboles de la caoba se encuentran típicamente en agrupaciones en las cuales sus densidades pueden ser equivalentes a casi 50 árboles/ha”, lo que implica agrupaciones de más o menos una hectárea.

Snook (1993) mostró claramente la existencia de agrupaciones de árboles jóvenes de caoba, más o menos coetáneas, en los 10 rodales estudiados, derivados de la regeneración natural después de disturbios entre dos y 75 años antes.



Sin embargo, parece peligroso extrapolar esta situación en todo el bosque, para afirmar que “la selva de Quintana Roo está conformada por rodales de caoba en su mayor parte coetáneos” (Snook, 1999).

Estas descripciones abarcan una variedad de situaciones diferentes. Se ve la existencia de pequeños grupos de más o menos una hectárea con altas concentraciones, y también de áreas grandes con concentraciones variables, altas y bajas. Existe poca evidencia publicada en la forma de mapas o diagramas acerca de la distribución espacial de árboles o de la variación de sus densidades.

Mapeo de distribuciones. Argüelles Suárez (1991, impreso en 1992) incluye mapas de las densidades de la caoba en Noh-Bec, en tres niveles de densidad (0-0.5/ha, 0.5-5/ha, >5/ha) y tres clases diamétricas (15-35, 35-55 y >55 cm DNP). Estos mapas muestran claramente la variación en densidad en diferentes partes de los bosques, pero las concentraciones no corresponden de manera clara con las descripciones de grupos en los diferentes informes citados. En algunas zonas, altas densidades de árboles pequeños coinciden con altas densidades de árboles grandes, en otras no.

Los mapas de las densidades de varias especies >10 cm DNP en Argüelles Suárez *et al.* (1998) también muestran mucha variación, con áreas significantes con 0, 0-2, 2-4, 4-6 y 6-8 árboles/ha, y áreas muy reducidas con >8. En ciertas áreas, la densidad de la caoba parece tener una relación con la historia del sitio o con la distribución de otras especies, o con su estado sucesional (p. ej., la zona afectada por los fuertes incendios después del huracán Janet de 1955, en el extremo este del ejido, tiene casi cero caobas (Argüelles Suárez *et al.*, 1998, p. 82). Sin embargo, no se ven muchas indicaciones de agregaciones con densidades altas separadas por bosque sin caoba. Más bien hay grandes áreas con casi cero caobas y grandes áreas con algunas caobas. Hasta ahora no ha sido posible relacionar el padrón de distribución en Noh-Bec con el drenaje o la topografía.

Los diagramas de Gullison y Hubbell (1992) y de Gullison *et al.* (1996) muestran densidades variables, a veces más altas alrededor de las líneas de drenaje. La evidencia más clara viene en Grogan (2001) y en Grogan *et al.* (2005), que muestra que la caoba se encuentra “en lugares bajos y más húmedos cerca de los arroyos”, lo que confirma las observaciones empíricas de muchos madereros e investigadores anteriores. Las áreas entre los arroyos son muchas veces “bosques vacíos”.



Explicaciones. Estas agrupaciones, con sus diferentes sentidos, han sido muy poco definidas en términos cuantitativos y mucho menos explicadas. Las agrupaciones más pequeñas de árboles maduros descritas por Lamb, Quevedo e Irmay pueden ser fenómenos muy diferentes a las agrupaciones más extensas descritas por Veríssimo, Grogan y Snook. Aunque parece claro que en el sur de Pará, Brasil, la caoba suele concentrarse cerca de los arroyos, los otros padrones pueden tener sus orígenes en diferentes factores, tanto permanentes (topografía, suelos) como eventuales (incendios, vientos o desmontes).

Además, existen otras posibles explicaciones, incluyendo variaciones en las poblaciones de depredadores de las semillas, combinadas con variaciones en la producción de éstas, lo que resulta en una regeneración natural abundante en ciertos sitios o ciertos años. Incluso, las variaciones en la densidad de la caoba, en todos sus tamaños y edades, tienen quizá componentes aleatorios, con árboles distribuidos aparentemente al azar, respondiendo a un gran número de combinaciones de factores ambientales con diferentes probabilidades.

6. Distribución según suelos y topografía

Diferentes informes han señalado que la caoba puede regenerarse y desarrollarse en una gran variedad de suelos y sitios. En esta región parece que la caoba crece mejor en suelos kan-kab profundos (Roque, 1991, p. 97), evitando los sitios más húmedos y pedregosos. Las variaciones en sus densidades sugieren que hay muchos factores ambientales y ecológicos controlando la presencia y abundancia de la caoba, y el papel de los suelos y de la topografía no ha sido bien analizado o cuantificado. Grogan (2001) identificó la importancia de ciertos sectores en el sistema de drenaje para el desarrollo de la caoba en Pará, Brasil, pero no se puede extrapolar sus observaciones a esta región. Faltan más estudios para aclarar este elemento.

7. Distribución por tamaños

LAS CURVAS Y SU INTERPRETACIÓN

En bosques naturales en un estado de equilibrio (es decir, no muy afectado por disturbios recientes), la curva que representa la distribución diamétrica de individuos de todas las especies tiene forma de una *J invertida*. Hace más de cien años



De Liocourt demostró que esta curva casi siempre tiene la misma forma matemática, un modelo exponencial negativo, aunque la caída de la curva varía entre diferentes bosques y especies. Esta curva indica que hay muchos más individuos de los tamaños pequeños, con muy pocos de los más grandes.

Este mismo modelo parece ser válido no sólo para todos los árboles juntos, sino también para todas las especies que tienen su regeneración en equilibrio con su mortalidad, es decir, cuando su regeneración es adecuada para sostener su población.

Ésta es la *curva De Liocourt*, llamada “regular” o “normal” según el sentido técnico forestal de Bosques Normales de Selección en Europa (la forma J invertida). En su forma ideal, la gráfica es una línea casi recta sobre papel semilogarítmico. Sin embargo, pocas especies tropicales siguen una curva ideal o una línea semilogarítmica recta; hay mucha variación entre especies y sitios, como fue demostrado por Rollet (1974) en muchos países tropicales y posteriormente por otros estudios.

En contraste, algunas especies en bosques naturales muestran una curva en forma de campana, con relativamente pocos o cero árboles pequeños. Esta forma de curva es también característica de plantaciones o rodales naturales de árboles coetáneos. Típicamente, se interpreta esta curva en bosques naturales como una indicación de que la especie logró establecerse durante un periodo pasado, pero ahora no tiene suficientes árboles pequeños para mantener la población de árboles mayores, es decir, la especie no se sostiene.

A veces, la curva en forma de campana es típica de una especie pionera: en bosques maduros formados por un proceso de colonización de sitios abiertos es común encontrar árboles pioneros grandes y medianos, los vestigios de la etapa de colonización, sin encontrar plántulas, arbolitos ni árboles jóvenes. Así que la curva en forma de campana es síntoma de una población que no se mantiene.

En otras ocasiones, la misma interpretación se aplica aun cuando se encuentre regeneración natural y plántulas en abundancia en el sotobosque, junto con números significativos de árboles grandes, pero sin encontrar árboles de otros tamaños: cuando los árboles pequeños son más escasos que los medianos y grandes se supone que la especie no está logrando mantenerse, a pesar de la presencia de plántulas pequeñas.

Esta es la *curva gaussiana*, llamada “normal” en un sentido estadístico (forma de campana). En su forma ideal, la curva gaussiana es simétrica, con un número y distribución igual a ambos lados del punto medio.



Pascual Blanco Reyes
con una caoba en Noh-Bec.

Foto: Claudia Palafox

Lamentablemente, las dos curvas pueden llamarse “normales”. La curva de J invertida ha sido identificada como típica de los bosques “normales”, característicos del sistema de selección descrito por De Liocourt en 1898, y ha sido llamada una “curva normal” en estudios forestales desde hace más de un siglo. La curva gaussiana, en forma de campana, muestra una distribución muy importante en estadísticas, y es llamada “normal” desde hace más de 130 años.

En las publicaciones sobre la distribución de la caoba en México y en otros países, las curvas de distribución de la caoba toman varias formas: la de J invertida, la de campana y la irregular o plana. La verificación e interpretación de estas curvas es un elemento muy importante de este estudio para entender el comportamiento de la caoba.

Algunos estudios e informes forestales han reportado que las pequeñas desviaciones de una forma J invertida ideal significan un desequilibrio, una indicación de que la especie no logra mantenerse. Por ejemplo, Sánchez y Argüelles (2004, sección 6.4.2) muestran curvas claramente en forma de J invertida (aunque ninguna precisamente ideal) y distribuciones semilogarítmicas para las 15 especies más abundantes en la selva, y concluyen que “todas éstas curvas muestran un desbalance hacia los diámetros mayores”. En contraste, en los huamiles, la distribución del tzalam (*Lisyloma bahamensis*), una especie pionera, tiene más la



forma de campana, lo que indica poblaciones más o menos coetáneas (*op. cit.*, p. 55). Las especies más escasas, con menos individuos en la muestra, tienen más irregularidades y variabilidad en sus distribuciones. Por ejemplo, la caoba, con aproximadamente 330 árboles de todos tamaños en la muestra, tiene el mismo número de individuos de 20 a 29 como de 30 a 39 cm DNP, lo que indica una cierta irregularidad (*op. cit.*, apéndice 9, y anexo I de este informe). Carreón Mundo (1991) presentó 36 histogramas para las especies más comunes, todas con la forma de J invertida, con la excepción del tzalam. No hay evidencia de que las irregularidades ocasionales, y las ligeras desviaciones de una J invertida ideal, sean prueba de un desequilibrio en la habilidad de la especie para mantenerse; más bien, indican variaciones eventuales y normales en la abundancia, supervivencia y crecimiento de los árboles establecidos y la regeneración.

Relación diámetro-edad. La forma de las curvas o histogramas no es prueba definitiva de la distribución por edades: típicamente, en un sitio determinado, existe una relación entre el tamaño de un árbol y su edad, pero esta relación tiene mucha flexibilidad, fácilmente visible en la amplitud de la curva de una plantación coetánea. Una distribución de acuerdo con una J invertida indica (pero no comprueba) una población multietánea, con el potencial para mantener su existencia. Este potencial se conserva aun cuando hay desviaciones significantes en la forma ideal de la curva, siempre y cuando haya más árboles jóvenes que viejos, más pequeños que grandes. La distribución en forma de campana indica (pero no comprueba) que la especie se regeneró y se estableció menos en los últimos años; una campana amplia o irregular puede indicar más épocas de regeneración y más edades, y una campana muy estrecha y definida indica un rango de edades más reducido.

La relación entre diámetros y edades no es exacta sino una aproximación. Así que cualquier distribución por diámetros puede darse por una gran variedad de causas y trayectorias biológicas. Ante la ausencia de información confiable sobre la distribución de edades, es imprudente suponer que una curva de campana “unimodal” necesariamente representa una población coetánea, o que una curva de J invertida representa siempre una población con un balance adecuado entre edades, mortalidad y crecimiento.

Sin embargo, las curvas e histogramas de diámetros siguen siendo indicadores útiles, sobre todo cuando estén basados en una muestra adecuada y replicada. Es más, cuando una especie muestra típicamente la forma de J invertida



es probable que no tenga una población coetánea. Cuando una especie muestra la forma de campana, quizá presente una deficiencia de regeneración. Así se puede intentar una interpretación de la evidencia.

En los anexos I y II se presenta una colección de datos e histogramas relevantes.

DISTRIBUCIÓN DIAMÉTRICA DE LA CAOBA EN QUINTANA ROO

Snook (1993) estudió la distribución diamétrica de la caoba, incluyendo árboles de todos los tamaños, para evaluar la dinámica de la caoba en el ejido Noh-Bec. Snook presentó sus datos en varios diagramas, histogramas y cuadros, y concluyó que las franjas más grandes “revelan una distribución diamétrica normal en forma de campana” (pp. 98-100, Figs. 6c hasta 6g). Esta conclusión no es muy evidente: dos de los cinco histogramas (Figs. 6c y 6d) tienen más la forma de J invertida que de campana. Estas franjas tuvieron superficies de apenas una a cuatro hectáreas, así que difícilmente representan el estado de cada rodal completo. Mucho menos pueden ser extrapoladas al nivel de bosque entero o de paisaje.

Sin embargo, el estudio de Snook (1993) mostró claramente que un sitio devastado por un incendio, huracán, cultivo o aprovechamiento puede regenerarse con un conjunto de especies (muchas veces incluyendo la caoba), formando un rodal más o menos coetáneo. Cuando el disturbio no es tan drástico, y la destrucción no tan completa, algunos árboles de todas las edades y tamaños pueden persistir, formando parte del nuevo rodal. En unos años, nuevos arbolitos logran regenerarse bajo la sombra o en pequeñas aperturas en el rodal, el cual resulta cada vez más multietáneo. No hay indicaciones de qué proporción de las selvas de esta región contiene todavía un número significativo de árboles coetáneos, pero los inventarios típicamente indican una estructura con una representación balanceada de tamaños.

Las muestras con superficies pequeñas suelen dar resultados muy variados, por la variabilidad del bosque, mientras que los inventarios con áreas más grandes suelen dar resultados más consistentes y más representativos del rodal.

El anexo II muestra los resultados de 28 inventarios llevados a cabo en los ejidos de Campeche y Quintana Roo a partir de 1983, en predios forestales desde 900 hasta 25 000 hectáreas, muestreados con intensidades típicamente de 2 a 4%. Estos primeros inventarios tuvieron algunas debilidades, tanto en sus diseños como en su ejecución. Algunos no cubrieron bien toda la superficie del AFP y solían aplicarse en las áreas más ricas en caoba, sobreestimando los



volúmenes totales. Por esta razón, muchos ejidos tuvieron que reducir su producción anual de caoba a partir de 1993 (Bray, 2004, p. 224). Además, las mediciones en su mayoría pasaron por alto algunas de las caobas pequeñas e individuos de todos tamaños de las demás especies, por tener menos interés para la comercialización, así que los resultados solían subestimar estas fracciones (F. Sánchez y A. Argüelles, com. pers., 2006).

Por esta razón, los datos presentados en el anexo II probablemente muestran una subestimación de la clase diamétrica más pequeña (10-24 o 15-24 cm DNP).

En el anexo II, 20 de los 28 inventarios muestran curvas cercanas a la J invertida; cinco muestran lo mismo excepto en la clase diamétrica más pequeña (10 a 24 o 14 a 24 cm DNP); dos muestran distribuciones irregulares, y uno tiene forma de campana (Chan Santa Cruz). Así que la gran mayoría se aproximan a la forma de J invertida (aunque por supuesto no en forma perfecta), a pesar de la probable subestimación de los tamaños pequeños.

A pesar de las posibles debilidades en los muestreos, el anexo II representa un cuerpo de datos bastante grande sobre la distribución diamétrica de la caoba en esta región. En el conjunto de todos los resultados (sin ajustar los datos por los diferentes tamaños de los predios o de las muestras), los promedios muestran la siguiente distribución por hectárea:

Estos datos no son una representación estadísticamente válida para la caoba en esta región. Sin embargo, muestran algunas de las características que suelen encontrarse en la caoba del lugar:

1. El número de individuos en cada clase diamétrica es típicamente más grande que el de la siguiente clase más grande: hay más árboles pequeños que grandes.

15-24 cm DNP
Clase diamétrica: 15-24, 25-34, 35-44, 45-54, 55-64, 65-74, 75-84, 85+
Total de árboles/ha: 1.73, 1.41, 0.82, 0.50, 0.27, 0.11, 0.06, 0.75, 4.98/ha
Distribución diamétrica promedio de la caoba, de 18 inventarios para la clase 15-24 cm DNP, y 28 inventarios para las demás clases en Campeche y Quintana Roo (anexo II).

2. La caída en la densidad (y en la curva) desde la clase 15-24 hasta la 25-34 no es tan pronunciada como la de otras especies. Este hecho ha sido in-



terpretado como una indicación de falta o deficiencia de regeneración; más bien indica que las tasas de mortalidad en los árboles del tamaño 15-24 parecen relativamente bajas y que una población pequeña de árboles jóvenes está logrando mantener la población de adultos.

3. Por sus características ecológicas, la regeneración natural y la población de árboles pequeños de la caoba es relativamente baja, aun en bosques con una reputación de una gran riqueza.

Un inventario de aproximadamente 20 000 hectáreas en Noh-Bec en 1985-1986 agrupó las densidades de la caoba en tres clases con forma de J invertida. Las distribuciones en los cinco bloques de 4 000 a 5 000 hectáreas muestran formas diferentes: tres muestran claramente la forma de J invertida y dos parecen irregulares por tener menos árboles en la clase 15-25 (Argüelles Suárez, 1991, cuadro 5.13 y Fig. 5.7). Una explicación del número reducido en la clase de 15 a 25 cm DNP, ofrecida por Argüelles (sección 5.6.1), tiene que ver con la historia de las explotaciones anteriores; otra posible explicación se relaciona con la intensidad del muestreo, apenas de 0.5% para esta clase y 2% para los árboles más grandes. Otras posibles explicaciones se presentan más adelante y en el apartado IV.6 de este informe.

Patiño y Marín (2003) también mencionan que “la caoba es relativamente abundante y muestra una distribución normal de clases diamétricas” en la península de Yucatán con base en los inventarios de ejidos en Quintana Roo y Campeche. En este caso, Patiño y Marín usan el término “distribución normal” en el sentido de la curva J invertida, con muchos más árboles pequeños que grandes, típica de bosques naturales estables.

Vester y Navarro (2005) presentan un histograma de los árboles de la caoba en clases de 1 hasta 50 cm, mostrando una abundancia de plantas con <5 cm en el ejido X-Hazil. Sin embargo, está basado en un total de apenas cinco hectáreas, con apenas cinco árboles entre 10 y 40 cm, y siete árboles >40 cm, así que hay que esperar datos de inventarios más extensos.

Torres Rojo (2003) y Torres *et al.* (2006) afirman que “es evidente que la población actual de caoba presenta una considerable ausencia de categorías de tamaño pequeño y de regeneración”, una conclusión que aparece en muchas publicaciones. Sin embargo, los datos de distribuciones diamétricas en estos dos artículos muestran que la categoría más pequeña tiene poblaciones más abun-



dantes, correspondiendo a una curva de J invertida, cerca de la distribución exponencial negativa.

Así que todavía quedan ciertas dudas sobre la caracterización y evaluación de la distribución diamétrica de la caoba en esta región. Hay que ver la situación de la caoba en otras regiones.

DISTRIBUCIÓN DIAMÉTRICA DE LA CAOBA EN OTROS PAÍSES

Quevedo (1986) fue uno de los primeros investigadores en cuantificar la distribución de la caoba (y otras especies) de acuerdo con todos sus tamaños y en diferentes sitios. Su tesis incluye varios histogramas de diferentes formas, basados en áreas relativamente pequeñas en Bolivia. Los resultados parecen indicar una escasez en cuanto a la regeneración joven de la caoba, tanto en bosque intacto como después de cortes selectivos.

Los datos en el anexo 1 de Quevedo muestran la distribución diamétrica de las poblaciones por hectárea, sumando datos de cuatro rodales. Éstos son los definitivos (cuadro 41a, p. 221), aunque no caben precisamente con los histogramas (pp. 111 y 152). Los datos representan los árboles con >60 cm DNP encontrados en un área total de 16 hectáreas, y con 10 a 59 cm DNP encontrados en un área total de cuatro hectáreas, incluyendo los árboles vivos y los tocones explotados tres o nueve años atrás. La distribución de densidades parece irregular.

La densidad de árboles vivos de 10 a 60 cm (1.31/ha) es comparable con la densidad de los de 60 a 110 cm (1.13/ha en árboles vivos; 1.87/ha con los tocones). Quevedo (1986) concluyó que “su distribución tiende a la de una campana”. La forma de campana no parece muy clara, pero sí que el número de árboles pequeños es deficiente. Sin embargo, los árboles de 10 a 59 cm DNP estaban levantados en un total de apenas cuatro hectáreas, y siempre existe la sospecha de haber omitido algunos de los árboles pequeños en el muestreo. Con base en las experiencias de los últimos 20 años, parece que la muestra es demasiado pequeña para definir con confianza la distribución diamétrica general en estos rodales. Una muestra mayor hubiera podido mostrar una distribución más clara y tal vez diferente.

Después de este estudio clave, casi todos los estudios sobre la dinámica de la caoba han seguido su ejemplo, basándose en parcelas o franjas de varios tamaños.

Gullison *et al.* (1996) estudiaron diferentes rodales de caoba en el bosque Chimanes, Bolivia. Su informe incluye nueve histogramas de diámetros, basados en 4 hasta 245 árboles (Figs. 3, 5 y 13), que muestran una variedad de formas:



campana, J invertida y casi plana. Según su interpretación de las distribuciones diamétricas, los rodales de caoba están compuestos de uno o pocos conjuntos o grupos coetáneos.

El histograma más importante tiene 245 árboles, con muy pocos árboles de menos de 80 cm DNP (Fig. 13). El mismo histograma aparece en la figura 2 en Gullison y Hubbell (1992) como “Distribución del diámetro de los árboles talados para madera en un ‘grupo’ de 245 individuos”, incluyendo 11 que no fueron cortados. El límite del diámetro para el corte de la caoba en el bosque Chimanes era de 80 cm; por lo tanto, el inventario oficial de los árboles talados no incluyó individuos con diámetros de menos de 80 cm. Este histograma abarca árboles desde 50 hasta >180 cm DNP y tiene la forma de una campana irregular con dos picos. Se presenta para apoyar la hipótesis de regeneración episódica. Esta conclusión depende en una relación estrecha entre diámetro y edad o incremento. Sin embargo, la figura 12 muestra una amplia variabilidad en los incrementos de los diámetros en todas las clases diamétricas. Así, un histograma con forma irregular puede resultar de diferentes trayectorias de crecimiento y reclutamiento.

Pennington (2002) observó que “la especie [en el sur de Pará] tiene la estructura poblacional normal (J invertida), común con otros árboles de la selva, donde individuos de todas las clases diamétricas están presentes, pero con una mayoría en los tamaños más pequeños (Jennings)”. Confirmó que sus propias observaciones en Perú y Bolivia indicaban una situación similar y señaló que, en la mayor parte del rango de la especie, “la estructura poblacional es normal”, es decir, una J invertida.

Brown *et al.* (2003) presentan datos de un inventario de todos los individuos >10 cm DNP en 300 hectáreas en Pará, Brasil, mostrando que el número de individuos en cada clase diamétrica va disminuyendo en tanto que aumenta su tamaño (una J invertida clásica). Su artículo incluye un gran número de distribuciones publicadas, con una gran variedad y con curvas de campana, de J invertida o casi plana (amodal). También muestran claramente que los inventarios con áreas pequeñas no reflejan bien la distribución de tamaños en la población más amplia. De la misma región de Pará, Jennings y Brown (2001) publicaron datos para la distribución diamétrica en cuatro sitios, incluyendo plántulas de <1 cm DNP y de 1-25 cm DNP; todos mostraron muchas más plantas de los tamaños menores [falta publicar los resultados del inventario completo en más de mil hectáreas (S. Jennings, com. pers., mayo de 2006)].



Grogan (2001) presentó datos para diferentes sitios en el sureste de Pará. La mayoría de los histogramas tienen formas irregulares o amodales. Grogan enfatizó repetidamente que las gráficas no incluyen todos los árboles más pequeños (<30 cm DNP) por diferentes razones: los árboles jóvenes fueron mucho más difíciles de detectar dentro del bosque; los trabajadores tenían poca experiencia en detectar árboles jóvenes, con la corteza distinta a la de los árboles grandes; el estudio no cumplió el objetivo principal de caracterizar la estructura poblacional, y también comentó (p. 127) que las caobas pequeñas pueden tener una representación baja, debido a una mortalidad de árboles pequeños en los incendios frecuentes en el sotobosque. La dificultad de ubicar todos los árboles pequeños, por las razones descritas por Grogan, puede ser un factor que contribuya a la percepción generalizada de una escasez de regeneración de la caoba.

Así que las gráficas no representan precisamente las estructuras de las poblaciones estudiadas (Grogan, 2001, p. 115). Para interpretar la estructura poblacional de la caoba, Grogan presentó diferentes líneas de evidencia (p. 140), las cuales indican que todos los sitios estudiados tuvieron múltiples tamaños y edades, resultado de múltiples oportunidades para la regeneración. “Los arbolitos y árboles de la caoba se encuentran casi siempre en rodales mezclados con especies pioneras, secundarias y primarias, indicando disturbios frecuentes” (p. 136). La regeneración y el establecimiento de la caoba se da “en forma constante o espasmódica, en escala pequeña” (p. 133). Sus mediciones de tasas de incremento diamétrico mostraron un alto grado de variación dentro de cada clase diamétrica, así que cada evento de regeneración pudo resultar en árboles de múltiples tamaños.

Grogan concluyó, de acuerdo con sus múltiples líneas de estudio, que tanto la regeneración como la mortalidad tienen componentes continuos y espasmódicos: la mortalidad es un proceso continuo, con eventos más concentrados durante tormentas severas; la caoba puede regenerarse con la caída de un solo árbol, o de una rama, después de tormentas grandes. Su análisis de los rodales estudiados mostró tal vez cuatro hasta diez eventos significantes de regeneración o reclutamiento durante la vida de los árboles más grandes, formando así rodales de árboles de todos los tamaños y con múltiples edades.

En general, este estudio contradice las opiniones de muchos madereros (y de algunos investigadores) con respecto a que arbolitos y árboles jóvenes de la caoba son típicamente escasos, y también la implicación de que el uso de diámetros mínimos tendría que inducir la eliminación de la especie de los bosques



naturales. En esta región, casi 50% de las caobas con más de 10 cm DNP tienen entre 10 y 50 cm DNP.

López Tejada (2006) mostró datos para las clases de 10-19 hasta 90+, con un promedio de 3.29 árboles/ha, comparable a las existencias en Campeche y Quintana Roo (anexo I) y comentó que “la distribución de clases diamétricas forma aproximadamente la típica J boca abajo” en el Petén de Guatemala. En la misma región del Petén, Manzanero (2003) evaluó la distribución de la caoba cerca de árboles semilleros. Encontró siempre más brinzales que latizales bajos, y siempre más latizales bajos que latizales altos.

CONCLUSIONES

Conclusiones generales

- La distribución diamétrica de una especie en un área grande o un bosque completo (como en los inventarios ejidales) puede dar mucha información sobre su dinámica y sustentabilidad dentro del área total, pero no dice mucho sobre su dinámica en diferentes rodales o microsítios con condiciones o historias diferentes.
- La distribución diamétrica para áreas pequeñas puede dar mucha información sobre la dinámica en estos sitios y en otros similares (como en los estudios de Snook en rodales escogidos por la presencia de caoba después de disturbios recientes), pero no dice mucho sobre sitios con condiciones o historias diferentes, ni sobre el bosque completo.
- Existe un riesgo al suponer que todos los árboles en un rodal son coetáneos, con base en una curva en forma de campana. Evidencia objetiva de rodales coetáneos con edades conocidas (como en Snook, 1993) es muy escasa.

Conclusiones para esta región, según la información disponible

- Inventarios de la caoba con muestras grandes (25 hectáreas o más) típicamente muestran una distribución exponencial negativa, o una curva J invertida.
- Inventarios con muestras pequeñas (hasta cinco a 10 hectáreas) incluyen relativamente pocos árboles, así que pueden mostrar mucha variabilidad, según la historia y características del sitio, con una distribución irregular, unimodal, amodal y de J invertida. No se deben extrapolar estas pequeñas muestras en un bosque entero. En sitios donde hubo un episodio de regene-



ración abundante durante pocos años (por ejemplo después de un desmonte o su destrucción en años recientes, como muestran los datos y conclusiones de Snook, 1993) se encuentran distribuciones en forma de campana (unimodal).

LAS IMPLICACIONES

Aunque muchos inventarios suelen mostrar curvas de distribuciones diamétricas en forma de J invertida, lo que indica una regeneración exitosa, quedan todavía varias interrogantes.

Existe regeneración natural, pero ¿es suficiente para asegurar la existencia de la especie? Las especies “del clímax”, o “tolerantes de la sombra”, suelen tener densidades de plántulas y de árboles pequeños dentro del bosque mucho más altas que las especies pioneras o NPDL, así que las densidades de la caoba pueden parecer muy limitadas en comparación (sobre todo para los gerentes forestales ansiosos por encontrar una abundancia de esta especie). Sin embargo, mientras las curvas muestran que una cierta proporción de cada clase diamétrica esté logrando pasar a la próxima clase, y en tanto los inventarios sucesivos o las parcelas permanentes de muestreo (PPM) muestren que la población promedio no está disminuyendo, no hay causa de preocupación.

Además, Condit *et al.* (1998) han evaluado el uso de datos de distribución por tamaños para interpretar o pronosticar el crecimiento de la población. Analizando datos extensos de muchas especies, concluyeron que las especies con crecimiento más rápido tuvieron menos individuos en los tamaños juveniles.

Con base en el estudio de Condit *et al.* (1998), Brown *et al.* (2003) constataron que las distribuciones con forma de campana se producen con frecuencia en las especies con juveniles de rápido crecimiento o donde sus poblaciones tienen una tasa de mortalidad baja en cualquier tamaño (es decir, con árboles longevos). Distribuciones de tamaño con esta forma, con uno o más picos, “no proveen evidencia suficiente para concluir que una población es una cohorte coetánea, o que el reclutamiento es episódico”.

Una escasez de árboles pequeños no es automáticamente señal de una regeneración inadecuada. En esta región hay dudas legítimas que se espera resolver con los próximos inventarios y las nuevas mediciones de las PPM.

La regeneración parece suficiente para que la especie no se extinga, pero ¿será suficiente para mantener la cosecha de madera? Los inventarios y las PPM pueden mostrar cambios en las densidades de la caoba de diferentes tamaños. En el



caso de que se presente una reducción, sería probable que la producción volumétrica estuviera en declive, a menos que las tasas de crecimiento hubieran aumentado mucho o las de mortalidad hubieran bajado. Esta posibilidad ha sido prevista y es normal en los primeros turnos de aprovechamientos selectivos.

Ésta es la situación típica que prevalece con la introducción de manejo y aprovechamiento en bosques. En el primer ciclo, suelen cortarse todos los árboles arriba del diámetro mínimo (una “liquidación del volumen excedente”), un volumen que refleja la acumulación de siglos. En los próximos ciclos de corte, la cosecha de las mismas especies está sujeta al incremento periódico, y puede ser mucho menor que el volumen de la primera cosecha.

Aun cuando las densidades de los árboles pequeños se mantengan estables, no hay garantía de que las próximas cosechas serán iguales en volumen, aunque puedan seguir igual en número a la primera. Al contrario, con el mismo diámetro mínimo de 55 cm DNP sería más probable que el volumen de caoba por hectárea en el próximo ciclo fuera menor que en el primero, simplemente porque la cosecha ya no incluye los árboles muy grandes y viejos.

Para pronosticar las futuras existencias (en números, áreas basales o volúmenes) se pueden aplicar estimaciones de las tasas promedio de incremento diamétrico en cada clase diamétrica (Torres *et al.*, 2006). Este método es sencillo y muy tradicional, pero proporciona un pronóstico aproximado e impreciso, dado que no toma en cuenta las tasas de mortalidad y el reclutamiento. Para mayor confianza, hay que basarse en inventarios continuos o en modelos de crecimiento y productividad.

II. GRUPOS ECOLÓGICOS

En este capítulo, se describe la clasificación de la caoba en uno u otro grupo ecológico, con base en sus preferencias de luz y sombra para su germinación y establecimiento.

1. La diversidad de descripciones y las fuentes de confusión

Lamb ofreció descripciones de la presencia de la caoba en una amplia variedad de situaciones y dijo que su “amplitud ecológica” la pone en el grupo de organismos muchas veces descrito como *pioneros* o *especies sucesionales*, que pueden invadir áreas perturbadas o “zonas de tensión” con más abundancia que en las situaciones donde la vegetación ha logrado las condiciones de equilibrio (vegetación clímax) (Lamb, 1966, p. 91).

Swaine y Whitmore (1988) clasificaron la caoba como *pionera*, aunque de gran tamaño y larga vida. De nuevo, Whitmore (1991) clasificó la caoba como *pionera longeva*. Sin embargo, años después, Whitmore (1998) describió la caoba como una especie *clímax, demandante de luz*. Luego, Whitmore (2003) confirmó que *Swietenia* y *Entandrophragma* tienen requerimientos ecológicos muy similares y caracterizó *Swietenia* como un género *muy demandante de luz, que puede establecerse bajo un dosel cerrado*.

Flachsenberg *et al.* (1992) se refieren al carácter de especies pioneras longevas de las meliáceas, según la clasificación de Lamprecht (1990). Van Rhee-*nen et al.* (2004) también la clasifican como una pionera longeva.

Sin embargo, Gerhardt (1996) opinó que, en una estricta interpretación de la clasificación de las especies pioneras y no pioneras, la caoba pertenece más bien al grupo de no pioneros. Wang y Scatena (2003) confirman que “las caobas... no tienen muchas de las características típicamente asociadas con especies pioneras, en el sentido de Swaine y Whitmore, 1988”.

Budowski (1965) y también Fetcher *et al.* (2003) la caracterizan como una especie de sucesión tardía (*late successional* o *late secondary*). Grogan *et al.* (2002) también clasifican la caoba como pionera o *secundaria tardía*.

Medina *et al.* (2003) sugieren que la caoba tiene características de una especie de *sucesión tardía parcialmente tolerante a la sombra* (*partially shade-tolerant late-successional species*).



Por su parte, Negreros y Mize (1993) y Snook (1993, p. 78; 2003) clasificaron la caoba como intolerante. Quevedo (1986), Álvarez Alatraste (1987) y también Boege y González (1996) caracterizan a la caoba como una especie *heliófila* o *heliófita*. Gullison *et al.* (1996), Walters *et al.* (2005) y muchos otros la llaman una especie *demandante de la luz* (*light demanding*).

Gullison *et al.* (1996) y también Jennings *et al.* (2001) consideran a la caoba como una *especie clímax demandante de luz*.

Brown *et al.* (2003) se refiere a la reputación de la caoba como una *especie no pionera demandante de luz*, en el sentido de Hawthorne (1995), quien describe con detalle las características de esta categoría. Grogan y Galvao (2006) la asignan igual, sin definir el concepto. Además, la caoba ha sido descrita como una “nómada”, según Lamprecht (1990).

Es evidente que existe cierta confusión. Vale la pena aclarar la situación, para entender mejor el comportamiento de la caoba.

Los silvicultores e investigadores suelen describir y agrupar los árboles forestales según su tolerancia a la sombra y según su estatus en la sucesión ecológica. Las descripciones incluyen, por ejemplo, las especies de clímax y las colonizadoras, pioneras o invasoras; las especies “demandantes de luz” (heliófilas) y las especies tolerantes e intolerantes; las especies primarias o secundarias, y otras. Los términos tolerante e intolerante, en la terminología forestal, se refieren a las habilidades de la especie para tolerar sombra en diferentes etapas de su desarrollo y crecimiento. Las especies “intolerantes” exigen más luz solar o aguantan menos sombra para germinar, establecerse, crecer o reproducirse; las especies “tolerantes” aguantan más sombra y pueden crecer, o por lo menos sobrevivir, en un cierto grado de sombra.

Estos términos han sido útiles como elementos de la silvicultura y manejo forestal, ayudando a los forestales a describir o comparar (en términos muy generales) el comportamiento de varias especies en diferentes situaciones, ya sea en bosques naturales o en plantaciones. Los términos tienen utilidad para fines comparativos entre diferentes especies, pero no tienen mucho valor para describir el carácter de una sola especie, al menos que estén bien definidos y explicados.

La mayoría de las publicaciones mencionadas en esta sección usaron sus términos sin definiciones o explicaciones. Así que una especie puede describirse como pionera simplemente porque se encuentra con frecuencia después de disturbios, como en milpas abandonadas. Este modo de usar los términos no



causa problemas cuando queda claro que no pretende formar parte de una clasificación científica rigurosa. Sin embargo, no es muy recomendable y puede llevar a malentendidos en algunos casos, como el de la caoba. Como sustentan Swaine y Whitmore, un sistema más riguroso de definiciones sería muy valioso para comunicaciones entre investigadores y para comparaciones entre especies.

2. Algunos sistemas de terminología y clasificación

Algunos investigadores han desarrollado sistemas de clasificación en detalle, abriendo la posibilidad de asignar otras especies a sus categorías o gremios.

Swaine y Whitmore (1988) lamentaban la confusión de terminología y ofrecen explicaciones detalladas de los diferentes términos y clasificaciones (como en la sección 3.1 de su obra), y describen los puntos débiles de la mayoría de ellos. Propusieron que todos los árboles tropicales forestales ocupan uno de dos nichos, de clímax o pioneros. Recomiendan usar solamente estos dos grupos o “gremios”, los cuales se definen por las condiciones de la germinación de las semillas y el establecimiento de las plántulas. Entre 16 características típicas de los pioneros, consideran que tres son cubiertas por todos los pioneros conocidos por ellos (*op. cit.*, cuadro 2):

1. Las semillas germinan únicamente en claros, abiertos al cielo, que reciben algo de luz directo del sol.
2. Las plántulas no pueden sobrevivir en sombra; nunca se encuentran plántulas jóvenes debajo del dosel cerrado.
3. Las semillas son ortodoxas (con mecanismos para quedar en estado latente), nunca recalcitrantes (que pueden germinar pronto, no resisten bajas temperaturas ni secado, y son difíciles de almacenar por mucho tiempo).

Esta división entre pioneros y de clímax presenta problemas, a pesar de lo atractivo de tener un solo sistema de clasificación tan sencillo. La caoba no corresponde estrictamente con esta definición de un pionero, porque puede germinar y sobrevivir un tiempo bajo sombra (como especies típicas de clímax), pero sí necesita claros, disturbios o luz plena para desarrollarse y crecer (como un pionero típico).

Hawthorne (1995) explicó por qué la simple división entre pioneros y de clímax, basada en la germinación de las semillas, es menos clara que lo espera-



do y propuso otra clasificación genérica, con cuatro gremios. En esta clasificación, la caoba se incluye más bien como un no pionero demandante de luz (NPDL) por su habilidad para germinar y establecerse bajo sombra. Sin embargo, parece que cabe cerca del límite entre pionero y NPDL por sus grandes necesidades de luz solar para lograr su desarrollo.

Otra clasificación, con más gremios, fue desarrollada por Oldeman y van Dijk (1991) y Vester (1997), y ha sido adaptada y aplicada en las selvas de la península de Yucatán por Vester y Calmé (2003). Esta clasificación de “temperamentos” abarca las condiciones de germinación y establecimiento de los árboles, y está relacionada con las fases o ecounidades de la selva: 1] iniciación o claros, 2] organización o construcción, 3] biostasis maduro y 4] degradación, degeneración o transición. Vester y Calmé (2003) adoptaron cuatro de los temperamentos para estos bosques:

- los apostadores extremos (p. ej., *Cecropia peltata*),
- apostadores (en el sentido de jugadores o oportunistas; *gamblers* en inglés) (p. ej., *Bursera simaruba* o *Swietenia macrophylla*),
- luchadores (*Manilkara zapota* o *Brosimum alicastrum*), y
- luchadores extremos (p. ej., *Pouteria campechiana*)

Finegan *et al.* (1999) identificaron cuatro gremios para bosques de Costa Rica: pioneros efímeros, pioneros longevos, intermedios y tolerantes a la sombra. Estos gremios se basan en la posición de los árboles adultos, desde el sotobosque hasta emergentes, tomando en cuenta también la información disponible sobre sus incrementos en diámetro. Esta clasificación no incluye la caoba.

Estos sistemas están descritos con suficiente detalle para permitir su aplicación a otras especies en otras regiones. Hawthorne recomendó que fuera más valioso integrar otras características en una clasificación más holística para fines de manejo. Propone el uso de estos gremios no sólo para clasificar especies, sino para determinar y comparar el estatus de comunidades forestales, según las características de las especies presentes. Hay algunas investigaciones científicas en este sentido (p. ej., Sheil *et al.* 2006). Además, es conveniente evaluar el comportamiento de especies en diferentes climas.

Aun así, los gremios no son rígidos ni exclusivos. Swaine y Whitmore (1988) enfatizaron que hay una variación continua de características (temperamentos)



Cuadro 1. Resumen de los cuatro gremios de especies, basados en la reacción de su regeneración (plántulas muy jóvenes) y su establecimiento (plantas >1-5 cm de diámetro), según grados de luz y sombra

	Plantas >1-5 cm DAP ausentes o raras bajo el dosel cerrado	Plantas >1-5 cm DAP frecuentes bajo el dosel cerrado
Plántulas muy jóvenes ausentes o muy escasas bajo el dosel cerrado	Pioneros (evidentes)	Pioneros crípticos
Plántulas muy jóvenes que ocurren con frecuencia bajo el dosel cerrado	NPDL: no pioneros demandantes de luz	Tolerantes a la sombra

Fuente: Hawthorne (1995).

Cuadro 2. Especies no pioneras demandantes de luz en África

<i>Albizia adianthifolia</i>	<i>Khaya anthotheca</i>
<i>Antiaris toxicaria</i>	<i>K. ivorensis</i>
<i>Entandrophragma angolense</i>	<i>Milicia excelsa</i>
<i>E. cylindricum</i>	<i>Piptadeniastrum africanum</i>
<i>E. utile</i>	<i>Pycnanthus angolensis</i> (Hawthorne 1995, Sheil <i>et al.</i> 2006)
<i>Funtumia africana</i>	

Cuadro 3. Algunas especies no pioneras demandantes de luz en América Latina

<i>Amburana cearensis</i>	<i>Swietenia macrophylla</i>
<i>Brosimum alicastrum?</i>	<i>Tachigali vasquezii</i>
<i>Bursera simaruba</i>	<i>Trichilia?</i> (Hawthorne, Poorter, Vester)
<i>Guarea?</i>	

dentro de sus dos grupos principales y dentro de otros gremios (tolerante/intolerante, entre otros). Hawthorne también realza el continuo de variación entre y dentro de sus cuatro gremios. Álvarez-Buylla y Martínez-Ramos (1992) llegaron a la misma conclusión: no existe una separación entre especies clímax y pio-



neras en México, más bien un continuo de estrategias. Como enfatizan Oldeman y van Dijk (1991): “Los temperamentos no son categorías sencillas ligadas a los requerimientos de luz o tamaño de claros, pero salen de estrategias complejas adaptadas al desarrollo de la ecounidad”.

Además, existen indicaciones de que una sola especie puede exhibir diferencias en sus características en diferentes regiones. Estas diferencias pueden tener bases genéticas, pero parece que están relacionadas con el clima. Esta situación es de suma importancia para la caoba, con su distribución amplia en diferentes regímenes de lluvia y en selvas desde perennifolias hasta caducifolias.

Brown *et al.* (2003) sugieren que la ausencia o escasez de la caoba en las selvas siempreverdes de la Amazonia central se debe a la densidad y altura de los doseles, con una sombra tan densa al nivel del suelo que las plántulas de caoba raras veces logran sobrevivir y desarrollarse. En contraste, en las regiones más secas y en las selvas subperennifolias de Quintana Roo la radiación solar al nivel del suelo aumenta significativamente por varios meses cada año durante el periodo de sequía. Así que una especie como la caoba parece comportarse más como pionero en zonas donde la regeneración de la selva es más difícil. En cambio, en las regiones más secas se regenera mejor en sitios no muy expuestos al sol, incluso en las selvas subperennifolias (como especie algo “tolerante” de la sombra).

Como ejemplo, Whitmore (1991, citando a J. Salo) mencionó que la caoba coloniza los bancos abiertos de sedimentos aluviales nuevos, al lado de ríos en la región amazónica del Perú. Se desarrollan “alfombras de plántulas” que maduran en rodales de árboles monoespecíficos. En las selvas siempreverdes en las regiones con más lluvia de Ghana, Hawthorne (com. pers.) ha observado que “la *Khaya ivorensis* se regenera como una maleza al lado de los viejos caminos”. Este vigor de regeneración no se ha observado en las selvas subperennifolias de Quintana Roo.

Dentro del gremio de los NPDL (los apostadores de Vester y Calmé), el temperamento de la caoba puede estar cerca del límite con los pioneros (o apostadores extremos). Gracias al carácter semicaducifolio de la selva en esta región, su regeneración y distribución por tamaños a lo largo de la selva es lo que se espera de una especie NPDL (cuadros 1 y 2).

Este gremio incluye muchas especies de importancia forestal. Todas ellas pueden germinar y empezar su establecimiento en una amplia variedad de



Interior de la selva en
Quintana Roo.

Foto: Rosalba Becerra

condiciones de luz; sin embargo, para crecer bien, necesitan niveles más altos de luz solar. Poorter *et al.* (2005) evaluaron la relación entre altura, exposición y crecimiento en 7 460 árboles de 47 especies por periodos de hasta 9.8 años en África, y concluyeron que

la mayoría de las especies seguían el perfil vertical de iluminación, empezando en ambientes de luz baja en la etapa juvenil y terminando en ambientes de luz alta en la etapa adulta. Muchas especies comerciales bien conocidas, como las especies de *Entandrophragma* y *Khaya*, pueden establecerse en el sotobosque y crecer hasta un metro de altura, pero necesitan un claro para crecer bien hasta llegar a la edad adulta.

Así que la caoba puede ser un ejemplo más o menos típico de su gremio.



3. Conclusión

La caoba no tiene todas las características típicas de un pionero ni de una especie de clímax. Su germinación y supervivencia inicial no dependen de altos niveles de luz; puede sobrevivir y crecer en algo de sombra, pero no puede alcanzar el dosel de la selva ni producir frutos si no recibe luz solar directa en su copa.

Con frecuencia, se pueden encontrar semillas germinando y plántulas muy jóvenes de caoba bajo el dosel del bosque, tolerando la sombra, siempre que no sean eliminadas por depredadores. Sin embargo, no crecen bien bajo el dosel cerrado; sólo logran desarrollarse bien cuando tienen más acceso a la luz solar.

Para caracterizar la influencia de la luz y sombra sobre la regeneración, usando una clasificación con definiciones claras, se recomienda la de grupos o gremios de Hawthorne, en la cual la caoba entra como una especie no pionera demandante de luz, o la de Vester, donde la caoba tiene el temperamento de un apostador. Sin embargo, hay que recordar que existe un continuo de comportamientos ecológicos y que las clasificaciones no son divisiones absolutas.

III. REGENERACIÓN NATURAL

En esta sección, se consideran las etapas y procesos ecológicos de la regeneración natural, así como los elementos ambientales que afectan su éxito. Ésta es la fase más estudiada de la autecología de la caoba, pero aun así hay muchas incertidumbres. Aquí pretendo presentar una síntesis.

1. La escasez de regeneración natural

La escasez o presencia de regeneración de la caoba ha sido uno de los temas persistentes para los investigadores interesados en el manejo forestal en la región. ¿Qué dicen los investigadores y sus informes sobre este tema?

Hay un gran número de observaciones destacando la escasez de regeneración en bosques naturales cerrados o ligeramente aprovechados por su madera. Según muchos observadores, en general hay muy pocas o cero plántulas jóvenes y pequeñas; cuando existen, hay muy pocos arbolitos jóvenes en comparación con el número de árboles más grandes, lo que lleva a la conclusión de que las poblaciones en muchos rodales no pueden mantenerse. Por ejemplo, Snook (2003) citó a varios autores en apoyo de la conclusión de que “casi nunca se encuentra plántulas de caoba en el sotobosque, ni suelen sobrevivir en los claros después del aprovechamiento”, citando a Finol (1964), Lamb (1966), Snook (1993), Gerhardt (1996), Stevenson (1927), Quevedo (1986), Veríssimo *et al.* (1995) y Gullison *et al.* (1996).

Sin embargo, la situación parece más variable y no tan clara. Los mismos autores citados por Snook (2003) muestran la gran variabilidad de situaciones y la habilidad de la caoba para lograr por lo menos algo de regeneración en muchas situaciones diferentes. Vale la pena escudriñar la evidencia.

Finol (1964) estudió la distribución diamétrica de las especies comerciales en el bosque universitario El Caimital en Venezuela. Éste es un bosque secundario viejo, el resultado de la regeneración natural en un cafetal abandonado, todavía con muchos arbustos de café en el sotobosque. Finol encontró 71 árboles de caoba, de los cuales 10 tenían menos de 20 cm DNP, y clasificó su distribución como “irregular”. Muchas de las caobas grandes en El Caimital pueden ser casi coetáneas, como los rodales de caoba analizados por Snook (1993) en Noh-Bec, pero no necesariamente muestran la situación



encontrada en los mosaicos de edades y condiciones en bosques naturales más viejos.

El estudio pionero de Quevedo (1986) en Bolivia ha sido citado como evidencia de que la regeneración provocada por la cosecha selectiva no sobrevive más que muy pocos años. Quevedo encontró apenas tres plántulas de caoba con 20 a 100 cm de altura dentro de todas las subparcelas en cuatro diferentes rodales. El área total levantada para plántulas en cada rodal fue apenas de 80 m² (cuatro parcelas con cinco subparcelas de 2 × 2 m; p. 72). Todas las plántulas se encontraron (aparentemente suprimidas) en el rodal aprovechado tres años antes. Quevedo señala correctamente que estos resultados no podrán ser analizados cuantitativamente por razones del diseño del levantamiento, así que tres plántulas en 80 m² no es evidencia de una densidad de 3 750 árboles por hectárea. Sin embargo, hay que tener mucha cautela al interpretarlos cualitativamente. La presencia de tres plántulas en 80 m² tres años después de la cosecha no demuestra que ésta provocó la regeneración, igual que la ausencia de plántulas en una muestra tan pequeña de los rodales no cosechados no comprueba que éstos nunca tienen regeneración natural. La ausencia de arbolitos de un metro de altura y 10 cm DNP en las subparcelas levantadas por Quevedo es, de nuevo, señal de su muy conocida escasez, pero no indica su densidad actual, mucho menos comprueba su ausencia del rodal.

Tampoco se encontraron plántulas en el área cosechada nueve años antes. Snook (1996) observó que “Quevedo no encontró regeneración de la caoba nueve años después de la cosecha en Bolivia”. Sin embargo, hay que enfatizar que el área levantada (80 m²) es demasiado pequeña para extrapolar los resultados. Al contrario, los datos de Quevedo pueden usarse para promover una conclusión opuesta. El rodal cosechado nueve años atrás fue el único de los cuatro rodales en tener árboles de la clase diamétrica entre 10 y 29 cm DNP (con 11, 21 y 26 cm DNP; p. 135). En este caso, el área levantada para árboles de este tamaño fue de una hectárea en cada rodal. Quevedo afirma que “estos tres individuos se instalaron antes de la explotación”; así que se podía afirmar que existieron plántulas o arbolitos pequeños antes de la cosecha, y que fueron liberados exitosamente como consecuencia de ésta. Sin embargo, de nuevo, no debemos sacar conclusiones generales de áreas levantadas tan pequeñas.

En Quintana Roo, Snook (1993) evaluó las poblaciones de plántulas en pequeñas parcelas (2 m²) en algunas de sus franjas. Los resultados en los cuadros 5g y 6c muestran densidades equivalentes a 0, 667, 1 070 y 1 945 plántulas



de <50 cm de altura por hectárea. Estas densidades no son tan bajas. Sin embargo, las muestras ocuparon áreas aparentemente tan pequeñas como 30 m² en cada rodal, así que no se puede sacar conclusiones definitivas.

En Costa Rica, Gerhardt notó que la caoba germina bien en el sotobosque y que su regeneración natural se da en bosques secundarios, con lo que confirmó que la caoba sí se regenera de tiempo en tiempo en bosques secundarios (Gerhardt y Fredriksson, 1995; Gerhardt, 1996).

En Bolivia, Gullison y Hubbell (1992) notaron que “la densidad de plántulas es con frecuencia muy alta, cerca de los árboles adultos, alcanzando hasta 300 plántulas por hectárea alrededor de árboles de tamaño comercial en el bosque no alterado. Un mínimo razonablemente alto de plántulas sobrevive a la tala de árboles adultos”. Añade: “Las plántulas de mara sobreviven en abundancia en los claros donde los árboles adultos han sido extraídos”.

Gullison *et al.* (1996) encontraron densidades de 174/ha de plántulas de caoba de <2.5 cm DNP (p. 17), más densidades de 32/ha de árboles de >2.5 cm, incluyendo 9/ha de árboles grandes de >80 cm (Fig. 3). Concluyeron que la distribución de árboles jóvenes no está relacionada con los claros formados por aprovechamientos 18 a 20 años antes; apenas tres árboles jóvenes (>2.5 cm DNP) fueron encontrados cerca de 39 tocones viejos. En su estudio sobre la regeneración en cinco parcelas de 2.7 a 15 hectáreas encontraron árboles jóvenes (2.5 a 25 cm DNP), principalmente en áreas afectadas por inundaciones y sedimentación anuales (Figs. 6, 7 y 8). Sin embargo, aun aquí la situación no parece tan clara, dado que una de sus parcelas (Bolsón 5) no está sujeta a inundaciones y tuvo cuatro árboles de 2.5 a 25 cm en 3.2 hectáreas.

En Brasil, Veríssimo *et al.* (1995) evaluaron la regeneración natural en 69 claros formados por aprovechamientos de tres a nueve años antes. Encontraron plántulas en 21 de los claros (31%). En promedio, los claros tuvieron un área de 75 m², con 0.46 plántulas por claro, es decir, 61 plántulas por hectárea. Tuvieron sus dudas sobre la posibilidad de supervivencia de estas plántulas, pero por lo menos sus datos mostraron la existencia de regeneración.

Así que esta escasez de la regeneración natural no es una regla absoluta. Otros observadores han notado la presencia, incluso la abundancia, de plántulas en bosques cerrados o bosques afectados por un aprovechamiento muy selectivo.

Grogan *et al.* (2003, p. 205) observaron densidades de plántulas de 3 750 en una parcela de 0.5 hectáreas, y de 10 000 en tres hectáreas, cerca de dos ár-



boles adultos. Mayhew *et al.* (2003) notaron la presencia de regeneración natural abundante en plantaciones, muchas veces bajo un dosel cerrado con niveles bajos de luz.

Sin embargo, Gullison y Hubbel (1992), Grogan *et al.* (2003), Snook (2003) y muchos otros han comentado que la mayoría de las plántulas nuevas no suelen sobrevivir por mucho tiempo en las selvas cerradas. Hace 80 años, Stevenson (1927) fue uno de los primeros en reportar una muy buena regeneración del cedro y la caoba alrededor de los tocones de árboles cortados, donde el dosel había sido abierto, pero mucha de esta regeneración había muerto un año después. Así que Stevenson llamó la atención sobre las altas tasas de mortalidad, pero no dijo que todas ni casi todas las plántulas mueren.

Tanto para la caoba como para otras especies, la presencia de muchas plántulas muy pequeñas o jóvenes no es garantía de una población numerosa ni adecuada de árboles más grandes. Pero, como destacó Richards (1996), su escasez tan poco implica la desaparición de la especie. Hay que seguir las pistas.

Dónde se encuentra la regeneración. Se ha reportado con frecuencia que la regeneración es, a veces, más abundante en claros, bacadillas, caminos, brechas, milpas abandonadas y bosques afectados por incendios, huracanes y (en otros países) inundaciones y sedimentación.

Wolffsohn (1961) describió que se encontraron las densidades más altas de árboles jóvenes en milpas, quemadales grandes y caminos viejos de extracción. Álvarez Alatríste (1987) estudió tres bacadillas en Noh-Bec y encontró que todas tuvieron más árboles jóvenes de caoba y cedro que el resto del bosque aprovechado.

Flachsenberg *et al.* (1992) dijo que “los caobales más ricos se originaban presumiblemente de quemadales”. También, Flachsenberg (1994) opinó que se considera al terreno quemado como condición óptima para la regeneración natural de la caoba.

Se han dado muchas explicaciones para explicar la ausencia o escasez de plántulas. La gran mayoría de las investigaciones de los últimos años en la península de Yucatán se han enfocado en el papel de los disturbios fuertes y las aberturas en el dosel, con conclusiones explícitas o implícitas de que el factor determinante en la presencia o ausencia de la regeneración es el nivel de luz. Sin embargo, hay otras posibles explicaciones y otros factores importantes.



Wright *et al.* (1959) propusieron el papel que tienen diferentes tipos de suelo. Wolffsohn (1961) logró promover una abundante regeneración de la caoba después de la aplicación del insecticida Aldrín y sugirió que la falta de regeneración fue por la depredación de semillas por gorgojos. Muchos investigadores y campesinos han notado el impacto de depredación por varias causas, sin cuantificar sus impactos.

Es tiempo de evaluar la evidencia. Hay que considerar factores como la disponibilidad de semillas, depredación e infecciones, y luego los posibles efectos que pueden tener los aprovechamientos madereros, incendios, tormentas, inundaciones o la agricultura sobre la supervivencia y la regeneración.

2. Las cuatro fases de la regeneración

Para entender los procesos de la regeneración natural, suele ser útil reconocer las etapas o fases críticas para la mayoría de las especies:

1. Producción de frutos y semillas
2. Dispersión de las semillas
3. Germinación de las semillas
4. Establecimiento de las plántulas

Todas estas fases están incluidas en el concepto de “regeneración natural”. Una adecuada regeneración natural indica que todas estas fases tuvieron algún grado de éxito. La ausencia o escasez de regeneración natural no siempre indica las causas ni en qué fase ocurren los problemas. Un enfoque reduccionista puede ayudarnos, seguido por una síntesis de la situación. Hay que diseccionar el bicho para estudiarlo y conocerlo. Aquí se considera la estrategia de reproducción de la caoba (incluyendo el impacto de la depredación y los disturbios).

3. Producción de frutos y semillas

Polinización. Las flores de la caoba aparentemente son visitadas por abejas, mariposas nocturnas y otros insectos, pero no se sabe con seguridad qué especies efectúan la fertilización. Es posible que las variaciones anuales en la produc-



ción de frutos estén determinadas tanto por fluctuaciones en estos insectos como por cambios del clima, pero no hay evidencia al respecto.

Temporadas. La floración de la caoba en Quintana Roo empieza en el mes de marzo (Snook, 1993), con plena floración en abril a junio; los frutos maduran desde noviembre hasta marzo (Pennington y Sarukhán, 1998; Snook *et al.*, 2005a). En Quintana Roo, la caoba pierde sus hojas por un periodo corto al final de la época seca durante febrero a junio (Chavelas y Contreras, 1990). Según Pennington (2002), la caoba es siempre caducifolia, hasta en las selvas siempreverdes cerca del ecuador.

Edad de inicio. Parece que la caoba es biológicamente capaz de producir semillas desde joven. En plantaciones, la caoba ha producido semillas con apenas ocho años. La primera producción de semillas registrada por Mayhew y Newton (1998, p. 27) va desde 8 hasta 30 años, con un estimado de 12 años en México. Lamb (1966) reportó la producción de semillas en plantaciones de 12 años en varios países, incluyendo Belice. En Noh-Bec, Esteban Mex, uno de los silvicultores de caoba más experimentados, me mostró un árbol de 19 años con frutos y reportó que éste empezó a producir frutos a los 16 años. Snook (2000) opina que la caoba empieza a producir flores desde joven, alrededor de los 12 años, en las selvas de Quintana Roo. Sin embargo, con las condiciones de competencia en los bosques naturales, parece que la producción de frutos y semillas típicamente empieza más tarde.

Variación entre árboles individuales. La producción anual de frutos y semillas puede variar desde cero hasta miles. En un estudio de 168 árboles de >20 cm de diámetro en Brasil en 1996, Grogan *et al.* (2003) encontraron que apenas 43% tuvieron frutos, con un rango desde uno hasta >100 y un promedio de 9.2 frutos/árbol, con una producción estimada de semillas entre 50 y >5 000. Esta productividad es relativamente baja, debido al tamaño promedio de los árboles, en sitios parcialmente aprovechados con anterioridad. Gullison *et al.* (1996) encontraron un máximo de 33 000 semillas/árbol al año, en un estudio de 106 árboles maduros en Bolivia. Las semillas pesan de 30 a 40 g (peso fresco).

Rodríguez Santiago *et al.* (1994) reportaron un promedio de 45 semillas/fruto en Bacalar, Quintana Roo. Niembro (1995, citado por Snook *et al.*, 2005a)



reportó un promedio de 49 semillas/fruto en Campeche. Gullison *et al.* (1996) encontraron un promedio de 55.7 semillas/fruto en Bolivia. Así que un árbol maduro puede producir desde cero hasta más de 30 000 semillas en un año.

Relación con el tamaño del fuste y la copa. Hay varios estudios sobre la relación entre la producción de frutos y el diámetro del árbol, o el tamaño de la copa. En Bolivia, Gullison *et al.* (1996) encontraron que la producción es relativamente baja para árboles de 30 a 80 cm de diámetro; mucho más alta para árboles arriba de 80 cm de diámetro, y la máxima es en aquellos de cerca de 120 cm de diámetro. Grogan (2001) observó en el sur de Pará árboles de <20 cm DNP en bosque cerrado produciendo flores, y árboles de <30 cm produciendo semillas, pero la productividad de árboles de <40 cm fue baja.

En Quintana Roo, Snook *et al.* (2005a) concluyeron que los árboles con diámetros mayores producen más frutos. Observaron 75 a 82 árboles durante 1997-2002, con diámetros desde 23 cm hasta >100 cm DNP y encontraron mucha variación entre árboles y entre años. Durante esos seis años, 39% de los árboles no produjeron frutos por los menos una vez. En cada año, 12 a 27% de los árboles de <75 cm de diámetro y hasta 7% de los árboles de >75 cm de diámetro no produjeron frutos. Entre los árboles de >75 cm de diámetro la producción promedio de frutos/árbol variaba entre 116 en 1998 y 27 en 2000. La producción total de frutos en 1998 fue casi tres veces más alta que en 1999. En general, muy pocos árboles produjeron más de 100 frutos, pero en 2001 encontraron un árbol con más de 300 y otro con más 400 frutos. Este estudio mostró una relación entre la producción de frutos, el diámetro y la altura del árbol y el diámetro de la copa, pero la relación tiene mucha variabilidad. El estudio mostró otras relaciones más confiables: hubo una relación positiva entre la producción de frutos y el volumen de la copa de diferentes tamaños de árboles en los seis años y también con el incremento en el área basal. Estos datos confirman que los árboles con fustes, copas e incrementos más grandes producen más semillas.

Mayhew y Newton (1998, p. 11) citan evidencia de que plantaciones de caoba en Fiji pueden dejar de producir semillas hasta tres años después de un ciclón. Negreros y Mize (1993) y otros investigadores señalan lo mismo (*cf.* la sección 5.3). Esto sería compatible con el concepto de que la producción de frutos y semillas depende directamente tanto del estado como del tamaño total de la copa: su diámetro, profundidad, densidad y salud, por lo que una copa dañada es menos fructífera.



Estas observaciones de la relación entre el tamaño del árbol y la producción de semillas en bosques naturales vienen principalmente de bosques que todavía contaban con árboles grandes de caoba (y de muchas otras especies). No hay tanta información sobre esta relación en bosques muy aprovechados donde los árboles que han alcanzado el dosel cuando son relativamente más pequeños. Jennings y Baima (2005) advierten que es necesario tomar en cuenta la contribución de los árboles de todos los tamaños. Snook (1993, p. 200) ya había advertido que las caobas precomerciales de diámetros menores pueden servir como fuentes de semillas. En vista de las repetidas observaciones acerca de la producción de semillas en plantaciones jóvenes (incluyendo las de San Felipe Bacalar), no queda claro si es necesario dar mayor prioridad a los árboles más grandes (y más valiosos) como semilleros.

La relación entre el tamaño y la producción de frutos y semillas no es siempre estricta: la producción varía entre árboles del mismo tamaño por razones que pueden incluir factores genéticos.

Variación anual. Además, la producción varía bastante de año en año. Lamb (1966, p. 96) opinó que esta variación puede ser en respuesta a las condiciones ambientales para el crecimiento. Grogan *et al.* (2003) también comentaron que en algunos años los árboles son mucho más productivos que en otros, con ciclos de tres años o más. Lugo y Fu (2003) reportaron fluctuaciones anuales y años “mast” de mayor abundancia. Snook *et al.* (2005a) midieron la producción de aproximadamente 80 árboles durante seis años y observaron que la producción máxima superó tres veces la producción mínima; sin embargo, descartaron los años de producción masiva (*mast-years*). Una proporción significativa de los árboles de tamaño mediano suele no producir semillas en algunos años.

Depredación. Los frutos y semillas parecen estar relativamente libres de depredación, mientras que siguen en la copa del árbol. A veces, los frutos están dañados y las semillas mordidas por loros. Lamb (1966, p. 97) reportó “varios cientos de loros (*Amazona* sp.)” abriendo frutos y comiendo semillas en tres caobas grandes en el Petén, y cita lo mismo en Perú. Supuso que los loros comen las semillas en todo su rango de distribución.

El loro yucateco o loro cocha ha sido implicado por Rodríguez Santiago *et al.* (1994) en Quintana Roo: los frutos “son perforados por el loro cocha (*Amazona xantholora*), el cual rompe la cubierta desde la base, para luego comer las



semillas. Después de tal depredación, las alas de las semillas quedan fijas al ápice de la cápsula, la cual cae con algunas de las semillas que no fueron dañadas por el loro y se pudren en el suelo”. Mayhew y Newton (1998, p. 15) concluyeron que varias especies de loros y papagayos comen las semillas de la caoba. El loro de frente blanca (*Amazona albifrons*) y el loro verde (*Amazona farinosa*) tienen rangos naturales que coinciden con gran partes del rango de la caoba en México (Howell y Webb, 1995).

Probablemente hay otros animales (como las ardillas) que dañan los frutos y consumen las semillas de la caoba en las copas de los árboles, pero no hay información disponible. En Noh-Bec, en octubre de 2005, se observaron muchos frutos caídos prematuramente, saturados con una goma, pero no se sabe la importancia, frecuencia o causa de este fenómeno. En la misma época, en Noh-Bec se observó un número grande de monos araña (*Ateles geoffroyi*) comiendo las semillas de frutos jóvenes de caoba (E. Mex, com. pers., septiembre de 2006); no he encontrado otro reporte de este fenómeno.

CONCLUSIONES E IMPLICACIONES PARA EL MANEJO

La producción de frutos y semillas tiene cierta variación anual y mucha variación entre árboles. La caoba en plantaciones puede producir semillas a partir de los ocho años, pero en bosques naturales la producción empieza cuando la copa del árbol alcanza el dosel. La producción varía con el diámetro del árbol, y más con el volumen y condición de la copa. La producción por hectárea está en relación con la densidad de los árboles y el volumen y condición de sus copas.

4. Dispersión de las semillas

Dispersión por el viento. Las semillas de la caoba son diseminadas por el viento después de que las válvulas de los frutos caen. En la Selva Maya la mayoría de las semillas caen desde enero o febrero hasta mayo, principalmente en marzo y abril.

La mayoría de las semillas caen al suelo bajo la copa o muy cerca del árbol padre, o hasta 40 a 50 m del árbol. En un estudio en Brasil, Grogan y Galvao (2006) encontraron que 50% de todas las semillas cayeron dentro de un área de 0.12 hectáreas alrededor del árbol padre, y casi todas en un área de 0.91 hectá-



reas. Presumiblemente, las semillas de árboles más altos tienen más probabilidades de caer a una distancia mayor.

La distancia de dispersión ha sido reportada en 60 m (Rodríguez Santiago *et al.*, 1994), más de 80 m (Gullison *et al.*, 1996), 90 m (Wolffsohn, 1961) o 100 m (Navarro *et al.*, 2003). Snook (1993) observó la distribución por viento hasta en 200 m. Grogan (2001, p. 209) encontró semillas a 250 m del árbol padre más cercano. Sin duda, algunas semillas alcanzan distancias mucho más grandes cuando el viento sopla en rachas fuertes.

En un estudio innovador en Bacalar se limpió un área de 8000 m² alrededor de un árbol de caoba con 181 frutos. Después de la caída de las semillas, encontraron 6 861 en el suelo, alrededor de 84% de las semillas teóricamente disponibles. La mayoría de las semillas cayeron en la dirección del viento, al noroeste del árbol padre, con densidades de hasta 174 semillas/100 m². Sin embargo, seis meses después, únicamente 20% de las semillas habían dado plántulas (Rodríguez Santiago y Escoto, 1990; Rodríguez Santiago *et al.*, 1994).

De la poca información cuantitativa disponible, parece claro que en condiciones normales la gran mayoría de las semillas caen cerca del árbol padre, en un área de una hectárea o menos. Sin embargo, una proporción variable puede llegar hasta 80 a 100 m del árbol, y un número pequeño puede “volar” mucho más lejos.

En un estudio de la distribución de semillas de *Entandropbragma utile* (muy parecidas a las de la caoba), Medjibe y Hall (2002) observaron que las semillas que cayeron a más de 50 m del árbol padre tuvieron una distribución más relacionada con las ráfagas de viento durante las tormentas de convección, sin relación con la dirección dominante del viento. Sugieren que esta dispersión por ráfagas puede ser más importante para la regeneración natural que la dispersión de corta distancia por los vientos dominantes o normales.

La dispersión de larga distancia de semillas indudablemente tiene un significado importante e histórico para la dispersión de los genes, y ha contribuido al enorme rango natural de la especie. Es un factor ecológico que ayuda, a la larga, a evitar la fragmentación del recurso genético. Sin embargo, la proporción de semillas que “vuela” más de 100 m es pequeña. No puede tener un papel muy importante para un sistema de silvicultura basado en fomentar la regeneración natural, durante un periodo limitado justo después del aprovechamiento.



En general, hay un buen nivel de sincronización en la producción de semillas. Ésta es un factor importante en su germinación y regeneración. La mayoría de las semillas típicamente caen durante marzo y abril, justo antes de las lluvias.

En Puerto Rico se han observado árboles individuales no sincronizados con frutos maduros y semillas todo el año (Bauer y Francis, 1998). Francis (2002) comenta que algunos pocos árboles no sincronizados producen algunas semillas durante la mayor parte del año. Grogan y Galvao (2006) observaron que es común que algunos árboles dispersen sus semillas muy temprano en la temporada seca, y algunas de estas semillas logran germinar en los suelos todavía húmedos. Lamb (1966, p. 97) reportó el mismo efecto en Panamá: la germinación de semillas distribuidas en el suelo como consecuencia del aprovechamiento de árboles en diciembre. Esta variabilidad puede ser un factor importante en la evolución y dispersión de la especies.

Dispersión por animales. No he leído informes ni observaciones sobre la dispersión de las semillas de caoba por animales en esta región. Lamb (1966, p. 97) opinó que “no se sabe qué animales y aves son un factor importante en la dispersión de las semillas de caoba”. Sin embargo, existen abundantes informes sobre la distribución de frutos y semillas de plantas tropicales por animales, sobre todo por aves y mamíferos. Esto suele suceder no sólo en los casos de frutos evidentemente adaptados (con una pulpa jugosa y dulce, o con vainas nutritivas), sino también en los casos donde los animales depredadores son la principal causa de la muerte de las semillas antes y después de su germinación.

En estos casos los depredadores siempre pierden u olvidan un cierto número de las semillas. A veces, éstas caen abajo o cerca del árbol padre, pero a veces son llevadas lejos, hasta los nidos o madrigueras, y son almacenadas en escondites donde buscan guardar reservas de comida o simplemente donde puedan comérselas en paz. Durante este proceso, siempre se pierden algunas, por accidente.

Muchas especies de roedores tienen la práctica de acumular frutos o semillas como reservas: acumulan las semillas individualmente y en grupos pequeños (“provisiones dispersas”, *scatter hoarders* en inglés) o con muchas semillas juntas (“provisiones en despensa”, *larder hoarders* en inglés). En todos los casos, los roedores siempre pierden u olvidan algunas de sus provisiones, o algunas de las semillas, lo que da como resultado que estas semillas logren germinar.



Para estas semillas, los roedores han servido como mecanismo de dispersión, para llevarlas lejos del árbol padre. Este mecanismo resulta importante en la ecología reproductiva y la regeneración de muchas especies de plantas, incluyendo árboles forestales.

Hay observaciones directas de la dispersión de semillas de caoba por el roedor *Proechimys* sp. en Brasil (Clements, 2000). Éste fue el primer estudio científico que demuestra la importancia de la depredación de semillas de caoba por roedores usando filmación nocturna con videocámaras. Clements reportó la evidencia de que *Proechimys* forma “provisiones dispersas” y logró filmar al roedor removiendo semillas de caoba. Clements concluyó que este roedor funciona como un agente de dispersión para la caoba.

Hay indicaciones en todo el rango de la caoba de que las semillas son comidas por aves y roedores, y que estos animales (o especies parecidas) han sido implicados en la dispersión de semillas de otras especies, incluyendo árboles de otras meliáceas.

En esta región, el tepezcuintle o paca (*Agouti paca*) es el animal más conocido por su práctica de acumular provisiones. En Chiapas “prefieren diversos frutos y semillas silvestres”, y se reporta “su tendencia a llevar su comida a un comedero oculto”, reconocido por las cáscaras y restos de comida (Álvarez del Toro, 1952, citado por Leopold, 1982).

El sereke o agutí (*Dasyprocta punctata*) tiene hábitos semejantes al tepezcuintle y ha sido caracterizado como un acumulador de semillas en provisiones dispersas, así como un importante agente de dispersión de semillas (DeMattia *et al.*, 2004). Una especie muy relacionada, *Myoprocta exilis*, en los bosques tropicales de América del Sur, guarda provisiones de semillas, incluyendo de *Carapa procera*, de la familia de las meliáceas. Jansen *et al.* (2006) reportaron un fenómeno peculiar de esta especie: normalmente, las semillas germinan pronto, como las de la caoba, pero este roedor tiene la práctica de podar las nuevas raíces y brotes (radículas y epicótilos) para detener la germinación y mantener las semillas vivas, sin germinar, en estado latente, como “zombis”.

Grogan (2001, p. 222) observó acumulaciones de semillas de caoba en su estudio de depredación, con lo que determinó que algunos depredadores desempeñan un papel muy complejo en la distribución de semillas.

Entre los demás animales que quizá consumen y distribuyen las semillas de caoba en esta región se puede incluir el tejón (*Nasua narica*) y una o varias especies de tlacuache (*Didelphys marsupiales*, *D. virginiana*, *Philander opossum*).



Es importante entender el papel de los roedores depredadores en la dispersión de las semillas. Los roedores que consumen una gran parte de las semillas cada año parecen ser los principales enemigos del árbol, pero no necesariamente es así: algunas especies de árboles tropicales son muy dependientes de los roedores para distribuir sus semillas y facilitar su regeneración natural.

Carapa sp. (Meliaceae) y muchas otras especies con semillas grandes parecen depender para su dispersión de los mamíferos de tamaño mediano o grande, principalmente roedores, que seleccionan y guardan sus semillas en la tierra u hojarasca. En contraste, los roedores pequeños son menos hábiles para transportar y guardar semillas, y tienen un papel de depredadores simples, con un impacto fuerte en las semillas con un alto valor nutritivo. Los roedores más grandes (tepezcuintle, agutí, *Proechimys* sp.) consumen grandes cantidades de semillas, pero también las cargan y guardan como una reserva de alimento.

La caoba no es tan dependiente de la dispersión por animales; su dispersión inicial es por el viento (o por gravedad). Sin embargo, la gran mayoría de sus semillas caen debajo de un árbol padre, o muy cerca, donde están expuestas a la depredación de los roedores pequeños. En el caso de que una cierta proporción de semillas sea llevada muy lejos del árbol padre por los roedores más grandes, las semillas sobrevivientes tendrán más posibilidades de encontrar sitios (como claros) aptos para que su regeneración.

Se propone así que los agentes responsables de lograr la dispersión de las semillas hasta los sitios más aptos para su regeneración son las ráfagas fuertes de viento y los roedores que guardan semillas en provisiones dispersas (*scatter hoarders*) o en provisiones en despensa (*larder hoarders*).

Dispersión por agua. Las semillas de caoba flotan fácilmente en agua cuando están maduras y secas. Varios autores han sugerido la posibilidad de dispersión de las semillas por el agua. Lamb (1966, p. 97) comentó que “dado que las semillas caen justo antes de la temporada de lluvias, es probable que las inundaciones tengan un papel importante en la dispersión en algunas regiones”. Esta sugerencia es acorde con su observación de que la caoba es notablemente abundante en los bajos boscosos en el norte del Petén y Belice, y en la zona de transición entre los bajos y la tierra firme, en su asociación botanal-escobal (Lamb, 1966, pp. 71-72, 105-106). Gullison *et al.* (1996) también sugirieron que la dispersión de semillas por el agua de los ríos puede ser un factor importante, al



igual que Whitmore (1991, p. 77), basándose en observaciones en Perú. Hasta ahora no he visto que este modo de dispersión sea importante en los bosques de Quintana Roo y Campeche, donde hay pocos ríos permanentes y escasas inundaciones. Sin embargo, vale la pena mantenerse alerta.

CONCLUSIONES

La gran mayoría de las semillas caen muy cerca de los árboles padre, mientras que una pequeña y desconocida proporción es llevada más lejos, por ráfagas de vientos fuertes o por animales. La dispersión de mayor distancia puede ser clave para la regeneración de la caoba, y puede explicar la amplia distribución de la especie, así como su habilidad para mantenerse con poblaciones escasas.

5. La germinación y el establecimiento durante el primer año

Una etapa crítica de la regeneración va desde la caída de las semillas hasta que la nueva plántula está establecida, una vez acabados los recursos energéticos de los cotiledones, para vivir de su propia fotosíntesis. Esta etapa dura menos de un año.

Las semillas de caoba (al igual que las semillas de *Khaya* y *Entandrophragma*, sus familiares en África) pueden empezar su germinación con facilidad en la sombra, hasta en la oscuridad completa, una vez que tienen suficiente agua (de la lluvia o de riego).

En Quintana Roo, el tiempo seco es por lo general entre octubre y mayo o junio, y la mayoría de las semillas caen desde febrero hasta mayo, cuando la sequía es fuerte. Típicamente, la germinación empieza con la llegada de las primeras lluvias fuertes. En algunos casos reportados, las semillas empezaron su germinación con las primeras lluvias y luego murieron deshidratadas cuando pasaron unas semanas sin lluvia. En otro caso, algunos frutos maduraron más temprano de lo normal y sus semillas lograron germinar con la humedad del suelo de las últimas lluvias del año anterior (Grogan, 2001, p. 208; Grogan y Galvao, 2006).

Así que la disponibilidad de agua, y la humedad del suelo, son factores clave para la germinación.

Otro factor clave es la viabilidad. Se puede medir la viabilidad de las semillas en el laboratorio, con pruebas químicas o con ensayos en placas de petri. Así, la viabilidad de las semillas, frescas y maduras, suele ser de alrededor de



90%, a veces más, al momento de caer del árbol padre. Puede ser menos, para las semillas más pequeñas o de los frutos más pequeños (Mayhew y Newton, 1998, p. 30). La viabilidad de las semillas se reduce rápidamente con el tiempo dependiendo de las condiciones (humedad, temperatura) del almacenaje. En condiciones ambientales tropicales, lo normal es que la viabilidad disminuya 10% o más cada mes. Se puede conservar una alta viabilidad guardando las semillas en un refrigerador y con baja humedad, en bolsas de plástico u otros contenedores cerrados.

También se puede medir la viabilidad, o más bien la tasa de germinación, en viveros. Las tasas de germinación en viveros suelen ser más bajas que en las pruebas en laboratorio, por el impacto de factores ambientales y las características del suelo.

Las *tasas de germinación* en el bosque y otras situaciones naturales suelen ser aún más bajas porque reflejan factores ambientales e impactos biológicos, al igual que la viabilidad inherente de las semillas.

Gerhardt (1996) reportó tasas de germinación de 35 a 60% en semillas sembradas debajo de doseles cerrados en bosque natural semicaducifolio. Mayhew y Newton (1998, pp. 54-56) presentan resultados de ensayos de siembra en varias regiones, con diferentes métodos, cuyas tasas de germinación varían entre 10 y 60%. En un ensayo de siembra directa en Bacalar, Negreros y Hall (1996) reportaron una tasa de germinación de 41% para las semillas depositadas en el suelo, y de 47% para las semillas a 3 cm debajo de la superficie. La variación en estos resultados refleja la variabilidad de condiciones de temperatura, humedad, disturbios, enfermedades y depredación en condiciones naturales.

Las semillas maduras y frescas de caoba no siempre tienen dificultades para germinar y establecerse en condiciones naturales. No tienen mecanismos de latencia (permanecen “dormidas”) ni otras exigencias aparte de la humedad. Cuando la tasa de germinación en el campo no alcanza el nivel de viabilidad de las semillas, algún factor ambiental o biológico está logrando inhibir o frenar la germinación, o provocar la muerte de las semillas o de las pequeñas plántulas.

FACTORES AJENOS QUE LIMITAN LA REGENERACIÓN

Hojarasca. Una capa de hojarasca puede impedir que la radícula de la semilla logre penetrar hasta el suelo donde se encuentran los minerales. Este factor es más importante cuando las hojas están secas. Mientras que la radícula intenta penetrar por abajo, la semilla queda expuesta y vulnerable. También queda ines-



table y la radícula parece dar vueltas como un sacacorchos hasta que logra penetrar, o muere.

Quizá existen diferencias importantes entre las hojas de diferentes especies, algunas duras y resistentes, y otras más fáciles para penetrar, sobre todo cuando están húmedas y viejas. Los árboles considerados típicos del “clímax” suelen tener hojas más gruesas y resistentes que los de especies pioneras. Este factor no ha sido estudiado ni comprobado, pero puede ser uno de los factores que rijan las diferencias en la abundancia de la regeneración natural en diferentes comunidades.

La capa de hojarasca puede ser afectada por muchos factores eventuales:

- Los incendios pueden reducir la profundidad de la capa, lo que puede originar una capa más gruesa después por la caída de hojas de los árboles y arbustos afectados.
- Los vientos fuertes y huracanes aumentan la capa de hojarasca.
- El paso de animales y también el escurrimiento de agua, inundaciones y sedimentación pueden quitar, acumular y enterrar la hojarasca, formando superficies y micrositios más favorables, o menos, para la germinación.

Sequía. La supervivencia de la plántula depende de que pueda penetrar el suelo con su radícula para conseguir agua suficiente a fin de convertir todas sus reservas de energía en tallo, hojas y raíces. Durante sus primeras semanas, la radícula mide unos pocos centímetros y la plántula queda muy vulnerable a una sequía. Gerhardt y Fredriksson (1995) y Gerhardt (1996) sugirieron que la falta de agua durante el tiempo seco puede ser la causa principal de la mortalidad en plántulas pequeñas.

El régimen de lluvias cambia drásticamente de un año a otro, en cantidad y en su distribución durante el año. Una demora en la llegada de las lluvias deja las semillas expuestas por más tiempo a la depredación. Un periodo de sequía, después de la germinación, puede provocar la muerte de las semillas o plántulas que no han logrado penetrar suficiente en el suelo.

DEPREDACIÓN DE SEMILLAS

- Un creciente conjunto de investigaciones indica la probabilidad de que las densidades de muchas especies de árboles en bosques naturales estén limitadas por la depredación de semillas, antes o después de su disper-



sión... Las semillas que no fueron dispersadas, es decir, aquellas que cayeron abajo o cerca del árbol padre, tienen casi cero posibilidades de escapar a la depredación... O están perforadas por larvas, comidas por roedores, o después de su germinación, están infestadas por hongos. Ahora, diferentes estudios han mostrado que las mejores perspectivas de supervivencia las tienen las semillas que han sido dispersadas muchos metros lejos del árbol padre. Para mantener una buena regeneración de estas especies, es preciso mantener los animales distribuidores en el sistema (Terborgh, 1990, p. 188).

- En bosques tropicales continentales, más de 90% de todas las especies de árboles tienen más de 50% de sus semillas muertas por animales u hongos entre la maduración de las semillas y su germinación (Janzen y Vázquez-Yanes, 1991).

Estudios en los últimos 15 años, incluso estudios sobre la caoba, han reforzado estas conclusiones. Ahora, se sabe que la depredación es un factor dominante para la supervivencia de las semillas, al determinar las proporciones mínimas de las semillas que logran establecerse como plántulas.

Las semillas de caoba (al igual que las de *Khaya* y *Entandrophragma*) tienen altos niveles de aceites en sus cotiledones (50 a 60%). Hilditch y Williams (1964) señalan que los principales ácidos oleicos (en orden de importancia) en las semillas de *Swietenia macrophylla* son el linoleico, oleico, esteárico y palmítico, con un poco de arachídico (véase también Chakrabarty y Chowdury, 1958).

Para *Swietenia mahogany*, los mismos autores indican que su aceite es similar, nada más que tiene más ácido oleico que linoleico. Lamb (1966) confirma que el aceite contiene principalmente ácidos oleico y linoleico. En contraste, Majid *et al.* (2004) reportan que el aceite de la misma especie tiene principalmente los ácidos palmítico, esteárico, arachídico y mirístico, con muy poco ácido oleico. El aceite en las semillas de *Entandrophragma utile* contiene principalmente ácidos oleico, linoleico y esteárico, con cantidades menores de los ácidos linoleico y palmítico (Synnott, 1975). A pesar de ciertas diferencias en los análisis, es evidente que las semillas son una fuente importante de energía y nutrición.



Tepezcuintle (*Cuniculus paca*).

Foto: Manuel Lemus

DEPREDADORES POTENCIALES

Existe un gran número de animales identificados como depredadores de las semillas de caoba y de plántulas pequeñas recién germinadas en diferentes partes de su rango en los trópicos americanos.

Los siguientes mamíferos han sido implicados como depredadores:

- Tepezcuintle, paca, jaleb (*Agouti paca*, syn. *Cuniculus paca*)
- Sereke, agutí (*Dasyprocta punctata*)
- Tuza (*Orthogeomys hispidus*)
- Ratón espinoso (*Proechimys* sp.) (Brasil y Bolivia)
- Coatí, coatimundo, tejón (*Nasua narica*)
- Conejo (*Sylvilagus brasiliensis*) (Brasil)
- Venado, temazate rojo (*Mazama americana*)
- Jabalí de collar (*Pecari tajacu*, syn. *Tayassu tajacu*)
- Jabalí de labios blancos, senso (*Tayassu pecari*)

Las siguientes aves de la región comen semillas en la tierra (han sido sugeridas pero no confirmadas como depredadores de semillas de la caoba):

- Chachalaca (*Ortalis vetula*)
- Pavo de monte, pavo ocelado, cutz (*Meleagris (Agriocharis) ocellata*)
- Hocofaisán (*Crax rubra*)

Con respecto a los insectos, se encuentran (aparte de los que atacan el tallo y follaje de plántulas y árboles):



- Hormiga arriera (*Atta cephalotes*)
- Gorgojos (coleópteros: curculiónidos y brúgidos)
- Termitas (*Coptotermes niger*)

REGISTROS DE DEPREDACIÓN

Lamb (1966) mencionó que algunos campesinos han observado a serekes (agutíes) y tepezcuintles (pacas) comiendo las semillas con frecuencia, eviden-

Cuadro 4. Roedores de la Selva Maya	
Ardillas <i>Sciurus yucatanensis</i> <i>Sciurus deppei</i>	Ratones (familia Heteromyidae) <i>Heteromys gaumeri</i> <i>H. desmarestianus</i>
Topos <i>Orthogeomys hispidus</i>	Ratones (familia Muridae) <i>Oryzomys couesi</i> <i>O. rostratus</i> <i>Oligorizomys fulvescens</i> <i>Sigmodon hispidus</i> <i>Otodylomys phyllotis</i> <i>Otonyctomys hatti</i> <i>Reithrodontomys gracilis</i> <i>Peromyscus yucatanicus</i>
Puecoespines <i>Coendou mexicanus</i>	
Agutíes <i>Dasyprocta punctata</i>	
Pacas <i>Agouti paca</i>	

cia desde hace muchos años del valor nutricional de las semillas y de su depredación por roedores. Un trabajador experimentado en Bacalar, Quintana Roo, me dijo en 2005 que es muy común observar a los tepezcuintles comiendo las semillas en las viejas plantaciones de caoba, establecidas en 1964 en la estación del INIFAP, lo que confirma las observaciones de Lamb.

Lamentablemente, no fue sino hasta 1999 que se llevó a cabo el primer estudio técnico y científico sobre la depredación por mamíferos de las semillas de caoba (Clements, 2000) en Brasil. La falta de atención a la depredación puede explicarse, tal vez, por la subestimación de su importancia. Janzen (1988) señaló que las semillas de la *Swietenia* son muy tóxicas, y así están protegidas contra la dispersión por vertebrados. Mayhew y Newton (1998, p. 10) comentaron que “las semillas de caoba están consideradas como de mal sabor para la mayoría de los mamíferos”; a su vez, Pennington y Sarukhán (1998) reportan



que “las semillas son sumamente amargas y astringentes”. Sin embargo, se ha reconocido que la aceptabilidad de las semillas varía entre diferentes depredadores: “Las semillas de caoba (*Swietenia*) son rechazadas por los ratones *Liomys*, pero los serekes (*Dasyprocta*) las comen de buena gana” (Janzen y Vázquez-Yanes, 1991).

Jennings *et al.* (en prep.) mostraron que un promedio de 67% de todas las semillas de la caoba fueron comidas por roedores, principalmente *Proechimys* sp., en un estudio en Pará. Synnott (1975) demostró que varias especies de pequeños roedores consumen una proporción similar de las semillas de *Entandrophragma utile* en Budongo, Uganda.

Los tepezcuintles y serekes son roedores relativamente grandes (>750 g), fácilmente observados y conocidos por los cazadores y campesinos. Estos roedores tienen una dieta variada, siendo casi omnívoros, y son importantes depredadores de semillas, pero también tienen un papel en su dispersión.

Asimismo, la Selva Maya tiene más especies de pequeños roedores, conocidos como ratas de monte, que también se alimentan de las semillas. Estas especies son poco conocidas, pero es muy probable que tengan mucha influencia sobre la supervivencia de las semillas de la caoba.

RELACIÓN DINÁMICA ENTRE DEPREDACIÓN Y DISPERSIÓN

Los mamíferos más grandes, desde *Proechimys* (320 a 540 g), tepezcuintles y agutíes hasta jabalíes, pueden desempeñar un papel tanto en la dispersión como en la depredación, lo que contribuye a interacciones variadas. Los pequeños roedores en la selva suelen ser más especializados en el consumo de semillas. Los más pequeños (50 a 150 g) tienen un impacto negativo de depredación. Las poblaciones de cada especie de roedor, y el papel de cada especie en la depredación de semillas, suelen variar mucho año con año. Estas variaciones pueden afectar las tasas de depredación de semillas y la relativa importancia de la dispersión por los roedores que guardan provisiones, con impactos en la dinámica de la regeneración. Una reducción en la población de tepezcuintles y agutíes puede cambiar la dinámica de una interacción variada entre depredación y dispersión hacia la interacción negativa de pura depredación (DeMattia *et al.*, 2004).

Muchas investigaciones han mostrado que la cacería tradicional, aprovechando una variedad de mamíferos y aves para el consumo doméstico, puede causar una reducción severa en las poblaciones de estas especies. Esta reducción puede resultar en una selva desfaunada, un “bosque vacío”. Las semillas y



plántulas antes consumidas por estos mamíferos resultan liberadas de la depredación. Observaciones en México han mostrado que la densidad de plántulas, dominadas por las especies liberadas, aumenta mientras que la diversidad promedio decrece, resultando, después de muchos años, en un bosque con mucho más presencia de las especies liberadas. Este proceso puede ayudar a explicar la abundancia de ciertas especies, como el ramón, cerca de los pueblos y sitios abandonados por los mayas, como resultado de su cacería histórica (para mayor detalle, véase Lambert *et al.*, 2005; Dirzo y Miranda, 1991; Ogata 1993). Otras observaciones han mostrado que la situación es menos predecible: la desfaunación puede reducir la depredación, y también la dispersión de la misma especie (Roldan y Simonetti, 2001).

Es posible que el mismo proceso de cacería y desfaunación pueda ser una pequeña parte de la explicación de la presencia de la caoba, sobre todo en pequeños grupos y en las milpas abandonadas.

Además, es probable que varias especies de insectos estén involucradas en la muerte de las semillas. Wolffsohn (1961) logró promover una abundante regeneración de la caoba con la aplicación del plaguicida Aldrín, y atribuyó la falta de regeneración a la depredación de semillas por gorgojos. Presentó dos propuestas relevantes:

1. Las fluctuaciones en las poblaciones de insectos pueden ser responsables de grandes variaciones en las tasas de supervivencia de las semillas y plántulas, por consecuencia responsables de las irregularidades en la distribución de tamaños y edades.
2. La regeneración abundante observada en las áreas grandes afectadas por incendios puede deberse a la muerte de los insectos y la lenta recolonización de éstos.

Sin embargo, esta demostración exitosa no ha sido seguida por más estudios. Los gorgojos no han sido identificados y su papel no ha sido cuantificado.

Hasta ahora, no hay indicaciones de que los insectos sean depredadores importantes de plántulas pequeñas en esta región; más bien, afectan plántulas más grandes y arbolitos. En contraste, estudios en Brasil han mostrado que los daños por insectos como *Steniscardia poliophaea* pueden ser muy importantes para la supervivencia de las plántulas desde su germinación.



Whitmore (1991, p. 77) comentó que, en muchas especies de la selva, es común encontrar altas tasas de mortalidad cerca del árbol padre, donde la densidad de plántulas es mayor, aunque no es siempre el caso. Esto ha sido demostrado con la caoba en Brasil, con la depredación por *Steniscardia poliophaea* (Norghauer *et al.*, 2006a, 2006b) y por *Proechimys* sp. (Clements, 2000), dos especies no conocidas en México.

IMPORTANCIA Y VARIABILIDAD DE LA DEPRADACIÓN

La abundancia de los depredadores, y de cada depredador por separado, es afectada por una gran variedad de factores ambientales. La abundancia de los depredadores grandes (tepezcuintle, agutí, venado, jabalí) es afectada también por la cacería. Las tasas de depredación y de supervivencia son afectadas no sólo por la abundancia total de depredadores en un momento dado, sino también por la abundancia relativa de diferentes especies y por la proporción de ellos que almacenan semillas y contribuyen a su dispersión.

Así que la importancia de la depredación de semillas y la alta tasa de las pérdidas han sido conocidas (pero no estudiadas) desde hace muchos años. Es evidente que la depredación de las semillas puede tener un papel crítico en la regeneración de la especie. Hasta ahora, no he leído observaciones directas por parte de los investigadores forestales sobre la depredación de semillas en Quintana Roo.

Parece que éste es un elemento significativo que hay que considerar para entender la ecología de la caoba. Éste es uno de los estudios más necesarios para mejorar el conocimiento acerca de su regeneración. Hasta que tengamos información confiable sobre los factores ecológicos que controlan la mortalidad de la gran mayoría de las semillas y plántulas, las propuestas para mejorar el sistema de silvicultura para promover la regeneración natural de la caoba no tienen alta confiabilidad.

CONCLUSIONES

Las semillas de caoba típicamente tienen una alta tasa de viabilidad durante sus primeros meses. Empiezan a germinar, con el inicio de las lluvias durante mayo y junio. Su germinación y supervivencia inicial no son afectadas por la sombra del bosque. La gran mayoría de las semillas y de las plántulas recién germinadas mueren durante su primer año. Depredadores como el tepezcuin-



tle parecen desempeñar un papel importante en la reducción de la supervivencia de las semillas.

La tasa de supervivencia es reducida por varios factores, especialmente por la hojarasca, la sequía y los depredadores. La importancia de estos factores puede variar mucho durante el año, y año con año. La abundancia o escasez de la regeneración joven es determinada por estos factores, combinados de maneras diferentes, con variaciones en la producción y dispersión de semillas.

6. El establecimiento y crecimiento de las plántulas

PANORAMA GENERAL

En esta sección se considera el destino de las plántulas que logran sobrevivir hasta un año o más desde la caída de las semillas del árbol padre. Empezando su segundo año, estas plántulas se encuentran en una gran variedad de ambientes, desde el sotobosque de una selva intacta, bien ocupado por plantas preexistentes de todos tamaños, hasta áreas totalmente abiertas con pocas plantas y cobertura. En este momento, las plántulas han agotado sus reservas de nutrientes y sus cotiledones han caído. Tienen varias hojas: cuatro o cinco en el caso de plántulas en la sombra del bosque; menos en el caso de plántulas parcialmente dañadas; un poco o mucho más en el caso de aquellas que han logrado crecer bien. Su peso seco puede ser similar al de la semilla original, en el caso de las plántulas con mínimo crecimiento, o mucho más en plántulas con un buen crecimiento.

El número y densidad de las plántulas que ingresan al segundo año dependen de muchos factores, resumidos en los apartados 3, 4 y 5 de este capítulo: la producción de semillas del año anterior, su dispersión, las tasas de depredación y el éxito de la germinación y supervivencia inicial. Todos estos factores varían mucho cada año. Es durante este primer año, la gran mayoría de las semillas producidas por cada árbol padre mueren o desaparecen.

Los sobrevivientes son pocos: más en algunos años, y sitios o micrositos, que en otros. Su supervivencia depende en parte, sin duda, de factores genéticos desconocidos, y también de haber llegado a un sitio relativamente favorable (sin demasiada hojarasca ni a pleno sol, ni en tierra inundada ni muy dura) y de evadir a los depredadores hambrientos.

Ahora, estos sobrevivientes enfrentan otros factores de los cuales depende su suerte, supervivencia y crecimiento. Y su suerte ha sido estudiada en una



gran variedad de situaciones, desde la regeneración natural en las selvas, claros y pastos hasta los arbolitos plantados.

Los estudios de los investigadores, y la experiencia empírica de los forestales, han indicado algunos de los factores de más importancia para la supervivencia, crecimiento y desarrollo de los árboles, desde su segundo año en adelante. Los siguientes parecen ser los más importantes:

- Las características del sitio: su humedad y drenaje, características y profundidad del suelo, el sustrato geológico, la topografía y altitud
- El clima: precipitación, temperaturas, etcétera
- La depredación
- El régimen de luz y sombra

CARACTERÍSTICAS DEL SITIO

Existen varios estudios que muestran las preferencias de la caoba entre los diferentes sitios en Quintana Roo y Campeche. Por ejemplo, Lamb (1966) señaló que la caoba “encuentra su hábitat óptimo en los suelos profundos, alcalinos, con buen drenaje, en pendientes moderadas” (p. 63), pero enfatizó que es adaptable a un rango amplio de condiciones ecológicas (p. 88). Este elemento merece un estudio intensivo.

CLIMA

La caoba tiene una distribución amplia en regiones con diferentes regímenes de precipitación y temperatura. La especie está adaptada a sobrevivir y crecer en estos regímenes. Sin embargo, la evidencia sugiere que las temporadas secas y calientes, y los años de sequía, son factores de estrés para las plántulas y los arbolitos jóvenes. La falta de agua es una causa importante de muerte, en combinación con otros factores como la debilidad causada por un exceso de sombra.

Existe la posibilidad de que el acceso a más humedad en el suelo pueda compensar parcialmente un alto nivel de sombra, y que el acceso a más iluminación solar pueda promover un vigor y crecimiento suficientes para sobrevivir las temporadas secas. Sin embargo, esta sinergia no ha sido estudiada.



DEPREDACIÓN DE PLÁNTULAS

Las plántulas de caoba, sin sus cotiledones, son mucho menos afectadas por la depredación de mamíferos que las semillas. Lamb (1966) mencionó que las plántulas están a veces dañadas por ratones, pero no he leído informes de depredación por los herbívoros normalmente asociados con el ramoneo de árboles y arbustos, como los venados en esta región.

Varios insectos afectan las plántulas y los arbolitos, como desfoliadores y barrenadores. En esta región, el único insecto que causa daños importantes en el bosque natural es el barrenador *Hypsipyla grandella*. Además, *Egchiretes nominus* y *Chrysobothris yucatenensis* han sido implicados en los daños a plántulas y arbolitos de caoba.

Egchiretes nominus fue identificado por Lamb (1966) como desfoliador de plántulas en Belice. *Steniscardia poliophaea* ha sido identificado por Grogan (2001) y Grogan *et al.* (2005) como una importante causa de muerte en Pará, pero no ha sido reportado en México.

Norghauer *et al.* (2006a, 2006b) mostraron que la mortalidad de las plántulas pequeñas por el ataque de *Steniscardia poliophaea* está altamente relacionada con la densidad de las plántulas y con la densidad y tamaño de los árboles padre. En el transcurso de un año, 87% de las plántulas situadas cerca de cinco árboles padre murieron, mientras que apenas 28% murieron cerca de un solo árbol padre aislado. Así que, según estas indicaciones, los mecanismos de depredación, tanto por mamíferos como por insectos, logran reducir drásticamente la población de plántulas durante los primeros años, aun en situaciones con una producción abundante de semillas.

El papel de los insectos en la mortalidad de plántulas de caoba no ha sido estudiado en la Selva Maya, pero puede ser importante.

No he visto confirmación de ramoneo de la caoba por venados en esta región, pero ha sido registrado en otras partes del mundo, por ejemplo en plantaciones en India (Dawkins, 1997, p. 95). El venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*) es común en esta región, pero parece que no daña la caoba. En un estudio sobre el ramoneo de arbolitos forestales por este venado en Cuba, Hernández Martínez *et al.* (2001) reportaron que ni *S. macrophylla* ni *S. mahogani* manifestaron daño alguno por ramoneo, aunque casi 60% de los individuos de *S. macrophylla* en una plantación presentaron desgarramientos en la corteza.



UN PANORAMA GENERAL DE LA DEPRDACIÓN DE SEMILLAS Y PLÁNTULAS

La información sobre los daños y mortalidad atribuidos a los insectos, hongos y mamíferos ha aumentado en los últimos años, mostrando mucha variabilidad en el grado y las causas de los daños entre especies y países. Los diferentes estudios han implicado a un gran número de organismos en los daños y pérdidas de semillas y plántulas, incluyendo hormigas, escarabajos, larvas de mariposas nocturnas y roedores, pero la importancia de cada uno de estos depredadores varía mucho. Es demasiado pronto para hacer generalizaciones, pero parece que la variabilidad tiene dos elementos:

1. Cada una de las especies activas como depredadores de la caoba varía mucho en su densidad poblacional, año con año y de sitio en sitio, como respuesta a variaciones del tiempo y de recursos, como frutos, flores, etc., por lo que sus impactos varían también. El destino de las semillas y plántulas es afectado cada año por una combinación diferente de depredadores; el más importante en un año puede ser escaso al año siguiente. Esta explicación fue propuesta por Wolffsohn en 1961 con respecto a los gorgojos en Belice, y ha sido elaborado por DeMattia *et al.* (2004) con respecto a roedores de diferentes especies.
2. La distribución de las especies depredadoras de la caoba no siempre coincide con la distribución de la caoba misma. *Proechimys* sp. y *Steniscardia* sp. son depredadores muy importantes en otras regiones, pero no han sido identificados en la Selva Maya. Así que hay diferencias regionales e internacionales importantes, además de las diferencias anuales.

La única información confiable, empírica y no cuantitativa, sobre la depredación en la Selva Maya tiene que ver con que el tepezcuintle y probablemente el agutí comen las semillas, los gorgojos pueden tener importancia y la *Hypsipyla grandella* no causa pérdidas significantes entre las plántulas pequeñas. En términos más detallados, no sabemos por qué desaparecen la gran mayoría de las semillas y plántulas de la caoba durante su primer año. ¿Por qué hay poca presencia de plántulas en el primer año a partir de la caída de las semillas? ¿Por qué hay mayor presencia en algunas ocasiones?



EL RÉGIMEN DE LUZ Y SOMBRA

En este apartado se considera el papel que tienen los diferentes niveles de luz/radiación solar visible, como factor distinto del hábitat, la depredación, la competencia con otras plantas, la humedad y el clima.

Primero, las conclusiones y luego la evidencia:

Plántulas jóvenes, desde 6 a 12 meses. Las semillas pueden germinar y las plántulas establecerse en plena sombra, bajo el dosel cerrado de la selva. Pueden también establecerse con niveles más altos de luz, bajo sombra parcial. Niveles muy altos de luz solar, en situaciones abiertas, perjudican su desarrollo, causando estrés hídrico y sobrecalentamiento de las hojas.

Plántulas pequeñas, entre 1 y 3 años, o con 1 a 3 m de altura. Éstas no aguantan la sombra densa de la selva, con apenas 1 a 4% de luz exterior. Pueden mantenerse suprimidas pero vivas en una sombra menos densa. Necesitan más luz para crecer y desarrollarse, tal vez con un mínimo de 10 a 20% de luz exterior, de acuerdo con la calidad del sitio. Necesitan niveles más altos, del orden de 50% o más, de luz exterior para un buen crecimiento, pero se benefician de algo de sombra lateral durante los primeros años.

Arbolitos y árboles más grandes. Pueden seguir creciendo mientras alguna parte de su follaje y copa esté expuesta a luz solar directa. El máximo crecimiento viene cuando toda su copa está expuesta a la luz del sol.

La evidencia en la literatura es algo confusa, como en otros elementos de su ecología:

Evidencia. Para la caoba existe mucha experiencia empírica sobre el comportamiento de plántulas y árboles de todos tamaños en diferentes condiciones de luz y sombra, en bosques, plantaciones y viveros. Sin embargo, muy pocos estudios han incluido medidas cuantitativas o comparativas de niveles de radiación solar o luz, y aún menos en la península de Yucatán. (Las mediciones de Negreiros y Hall (1996) en San Felipe Bacalar en 1989 o 1990 son entre las pocas que sí tienen información, pero no he encontrado los datos publicados).

En muchos informes, implícita o explícitamente, la falta de regeneración de la caoba, la escasez de plántulas y su estancamiento y mortalidad son atribuidos a la falta de luz; en efecto, la regeneración de la caoba está controlada



principalmente por el nivel de luz. Muchos observadores han comentado que la caoba casi no existe o no sobrevive bajo el dosel intacto de los bosques naturales, y que una relativa abundancia de plántulas está típicamente asociada con claros, sitios abiertos, cultivos abandonados, acahuales o bosques fuertemente afectados por incendios, tormentas o inundaciones; todas estas situaciones ocasionan los niveles de luz más altos al nivel del suelo.

La caracterización de la caoba como especie pionera, intolerante a la sombra, es acorde con estas observaciones. Está apoyada por conclusiones sobre la dependencia de la caoba a la insolación directa del sol para todas las fases de su desarrollo. Snook (1993) observó que “queda claro que la caoba puede regenerarse únicamente en sitios soleados con competencia mínima o nula con plántulas establecidas o arbolitos o adultos residuales”. Sin embargo, hay múltiples observaciones de plántulas de caoba estableciéndose y creciendo en varios niveles de sombra, tanto en bosques naturales como viveros y plantaciones.

La reseña de Lamb (1966) es una de las más importantes, tanto por la cobertura geográfica de su experiencia personal como por sus conocimientos de la literatura y su entendimiento del comportamiento del organismo. Lamb quedó satisfecho de que la caoba sea intolerante a la sombra oscura de selvas cerradas en buenos sitios; sin embargo, observó que las plántulas pueden persistir por muchos años, creciendo despacio, bajo una sombra mediana. Comentó que una vez que un arbolito ha logrado una altura aproximada de 3 m, sigue creciendo despacio aunque suprimido (pp. 98 y 105).

Fetcher *et al.* (2003) y Medina *et al.* (2003) reportaron un estudio con plántulas de caoba híbrida en un vivero en Puerto Rico, con tres niveles de luz, equivalentes a 6, 33 y 80% del nivel de radiación solar registrada en un lugar abierto (arriba de un techo cercano). El crecimiento, medido en diferentes formas, aumentó con el nivel de luz, pero las tasas de fotosíntesis en los niveles bajo y mediano de luz alcanzaron 79 y 85% de la tasa en el nivel alto de luz. Los autores llamaron la atención al hecho de que la caoba puede mantener un balance positivo de carbono cuando el nivel de luz es tan bajo como 6% del de un sitio abierto; hay indicaciones de que puede aguantar niveles más bajos. Al mismo tiempo, mostraron que el nivel más alto de luz solar puede causar altos niveles de estrés hídrico.

Sin embargo, estos mismos autores sospechan que el dosel cerrado e intacto de una selva sin disturbios puede tener niveles de luz demasiado bajos.



Según varios estudios (p. ej., Clark, 1990, citando datos de Costa Rica), la intensidad de luz en el sotobosque es equivalente apenas a 1 a 2% de la intensidad de luz afuera. El porcentaje de radiación en las ondas aptas para la fotosíntesis suele ser más bajo: apenas 1% del valor afuera del bosque.

Gullison *et al.* (2003) utilizaron fotografías hemisféricas en una selva natural en Bolivia para comparar los grados de densidad del dosel, como indicadores de los niveles de luz. El crecimiento de plántulas de caoba, de regeneración natural o plantadas, estaba relacionado con el grado de apertura del dosel. Su gráfica 11.10 (p. 231) muestra que la gran mayoría de las plántulas mantuvieron un crecimiento positivo, aun con grados de apertura de casi 0%. Los datos fueron extrapolados por computadora hasta 12 años, lo que lleva a la conclusión de que la iluminación en bosques sin disturbio, o con poco disturbio, sería insuficiente para permitir el crecimiento y supervivencia de la regeneración natural. Esta conclusión va de acuerdo con la experiencia empírica.

Ramos y Grace (1990) criaron plántulas de caoba en gabinete con dos regímenes de iluminación: “sol” (ca. 40% del nivel de luz típico de sol pleno) y “sombra” (ca. 10% del nivel de “sol”). Encontraron que la fotosíntesis en las plántulas de “sombra” fue saturada con apenas 12.5 a 25% del nivel de luz solar plena, y las plántulas producidas con luz máxima fueron casi saturadas con alrededor de 38% de luz solar plena. Estos resultados no son del todo aplicables a las condiciones naturales, pero sugieren que la caoba puede crecer bien con mucho menos que la luz solar plena (*cf.* también Ramos y del Amo, 1992).

Grogan *et al.* (2003) estudiaron el crecimiento de plántulas bajo sombra en Pará y sus resultados muestran necesidades de luz algo más altas para la supervivencia y crecimiento; su estudio usó plántulas criadas en un vivero, las cuales no necesariamente tienen las mismas características que la regeneración natural *in situ*.

Existen diversas observaciones de que, en ciertas circunstancias, la caoba puede establecerse en condiciones de sombra bajo un dosel forestal:

Mayhew *et al.* (2003, pp. 265-266) reportaron que la regeneración natural abundante ha sido notada bajo rodales de plantaciones en Trinidad, Indonesia, Islas Salomón, Filipinas, Fiji, Puerto Rico, Santa Lucía y Sri Lanka, muchas veces bajo un dosel cerrado con niveles bajos de luz. Esta observación está confirmada en el mismo libro por Lugo y Fu (2003), Wadsworth *et al.* (2003) y Wang y Scatena (2003).



En Quintana Roo, Morris *et al.* (2000) encontraron que la germinación de la caoba aumentó con los niveles de sombra y riego, en un ensayo en un vivero. En otro estudio, Negreros y Hall (1996) no encontraron relación entre la germinación y los niveles de luz (*cf.* también Negreros y Mize, 1993).

Además, existen ciertas indicaciones de que niveles altos de radiación solar pueden perjudicar la germinación y regeneración, tanto en la caoba como en otros árboles no pioneros. Muchos informes han sugerido que las plántulas de caoba prosperan mejor con un poco de sombra, como Stevenson (1927), quien comenta que “la plántula de la caoba en los primeros meses de su existencia es marcadamente intolerante de la luz fuerte”. Grogan (2001, p. 225) concluyó que las tasas de germinación y establecimiento son más altas en el bosque cerrado que en claros, pero que las tasas de supervivencia y crecimiento son mayores donde hay más luz.

Las observaciones de la regeneración de otras especies de la tribu Swietenieae en África pueden dar algunos indicios relevantes. Makana y Thomas (2005) mostraron que especies NPDL de *Kbaya* y *Entandrophragma* se establecen mejor por medio de semillas en lugares sombreados. Hall *et al.* (2003b) mostraron que las plántulas de *E. utile* crecen mejor con alrededor de 40% de sombra en su ensayo de vivero, y ninguna de las tres especies de *Entandrophragma* crecieron bien con luz del sol plena.

7. Resumen del panorama de la regeneración natural

La producción de semillas por hectárea aumenta con la densidad de árboles maduros y más con el tamaño de los árboles, pero sobre todo con el volumen de la copa en buenas condiciones, con buena salud y bien expuesta a la luz del sol. La mayoría de estas semillas caen dentro de 50 a 100 m del árbol padre. Una proporción desconocida, y seguramente muy variable, cae mucho más lejos.

La proporción de las semillas y de las plántulas que logran sobrevivir los primeros meses depende de un gran número de factores, dominados por el clima (la cantidad y continuidad de las lluvias) y la depredación por roedores e insectos. Parece que la intensidad de la depredación (en términos del número y porcentaje de pérdidas) es mayor cuando es más alta la densidad de semillas; así que, cuando la dispersión de la semilla es mayor (semillas aisladas, lejos de su árbol padre), cada semilla tiene más probabilidades de sobrevivir. No obstante, el número de sobrevivientes suele ser mayor cuanto más alta es la densidad de semillas. Com-



Árbol de caoba
en Noh Bec.

Foto: Claudia Palafox

binando todos estos factores, se encuentra una densidad baja de regeneración repartida por el bosque y concentraciones a veces más altas localizadas donde el surgido de semillas fue más alto o el impacto de depredadores más bajo.

Las semillas de caoba no tienen necesidad de luz para germinar. Pueden hacerlo en la sombra, o en oscuridad total, inmediatamente después de su caída del árbol, siempre y cuando encuentren suficiente agua, de lluvia o de riego en un vivero. Muchas veces, la germinación es mejor y más rápida bajo sombra, donde se conserva mejor la humedad del suelo. Sitios con luz del sol plena, donde las semillas y el suelo pierden su humedad rápidamente, pueden perjudicar la germinación.

El establecimiento de las plántulas durante las primeras semanas también puede darse con diferentes niveles de sombra y luz. Situaciones muy abiertas pueden perjudicar el crecimiento inicial cuando la carga de radiación y calor es muy alta, sobre todo cuando las plántulas no tienen suficiente agua para evitar el calentamiento de sus hojas.

Las plántulas pueden alcanzar cierta altura (probablemente de 15 a 25 cm) utilizando las reservas de nutrientes de las semillas, aun bajo una sombra forestal muy densa. Una vez que estas reservas se hayan terminado, las plántulas están en riesgo de morir si siguen bajo una sombra densa. El nivel mínimo de radiación necesario para la supervivencia no ha sido determinado y puede variar entre diferentes regiones, dependiendo del clima, el régimen solar y otros



factores ambientales, pero es probablemente que sea menos de 10% de la radiación solar externa.

Si las plántulas se encuentran en sitios con un poco más de luz, o con exposiciones solares ocasionales, la evidencia indica que pueden seguir vivas, creciendo lentamente o manteniéndose estancadas, por muchos años, hasta que reciban más luz (crecen más rápido) o menos (mueren suprimidas).

En otras partes del bosque, con un dosel menos denso, o abierto por árboles caídos o tumbados, las plántulas y árboles jóvenes crecen más rápido, según la disponibilidad de agua y la fertilidad del suelo. Una vez bien establecidos, con más luz, los árboles jóvenes crecen más rápido. No se ha definido la cantidad de luz necesaria para que un árbol joven pueda sobrevivir y crecer bien, evitando el estancamiento y la supresión, pero opino que sería del orden de 20 a 25% de la luz solar total afuera del bosque. Quizá, los árboles jóvenes pueden alcanzar la copa y su madurez gracias a una secuencia de periodos de aperturas y crecimientos, y no necesariamente por una sola apertura muy prolongada.

Los datos de Grogan (2001) en Pará muestran que muchos árboles de 10 a 20 cm DNP crecieron acorralados por los árboles a alrededor, mientras que los árboles de >30 cm DNP solían tener >50% de su copa expuesta a luz plena.

La regeneración natural de la caoba está afectada y controlada por un gran número de factores ecológicos. Como en todas las especies, muchos elementos entran en juego, de los cuales unos pocos han sido identificados o estudiados en forma ocasional y local.

La densidad, distribución y desarrollo de la regeneración, en un momento y lugar dados, con o sin la contribución de disturbios, incluyen las siguientes variables ya identificadas:

- La producción de semillas (varían entre individuos, años, con la altura y el volumen y la condición de la copa)
- Las poblaciones de los polinizadores (no identificados todavía), los depredadores de flores, frutos, semillas y plántulas, y los dispersores (cada especie varía año con año)
- Distancia entre árboles padre
- Efectos de depredación de acuerdo con la densidad
- La dispersión de larga distancia (varía con las tormentas y las poblaciones de diferentes dispersores)



-
- La iluminación en el sotobosque, en relación con las necesidades del arbolito, que van aumentando con su tamaño
 - La competencia con hierbas y lianas
 - La capacidad de rebrotes de especies competidoras después de un disturbio
 - Los impactos del fuego y las diferentes susceptibilidades de acuerdo con tamaños y especies de plantas
 - La precipitación antes y después de la dispersión y germinación de las semillas
 - Las características de diferentes suelos, posiciones topográficas y regímenes de drenaje

Con respecto a estas variables existen algunos datos y observaciones. Seguramente hay otros elementos de los cuales sabemos poco o nada. Por ejemplo, el papel de la competencia en el suelo, al nivel de las raíces, ha sido estudiado por Dickinson (1998), lo que muestra que merece mucho más atención. El papel de los hongos como enfermedades o micorrizas casi no ha sido estudiado.

La producción de semillas por año y por árbol varía mucho, por factores genéticos y climatológicos. La mayoría de las semillas suelen desaparecer antes de su germinación, sobre todo por depredación de roedores e insectos. De las semillas que logran germinar, una gran parte (variable año con año) suele morir antes de cumplir un año, principalmente por falta de humedad. Después de cumplir el año, la tasa de mortalidad se reduce. Las plántulas o arbolitos pueden sobrevivir siempre y cuando la densidad del dosel, y la competencia por otras plantas, no sea muy grande. Para crecer hasta llegar al dosel del bosque tienen que tener acceso a niveles más altos de luz, estar en un claro grande o por una sucesión de aperturas del dosel.

IV. EL IMPACTO DE LOS DISTURBIOS

Esta sección trata sobre los disturbios fuertes, como los cultivos, incendios, huracanes, el aprovechamiento maderero, claros, tratamientos silvícolas; sobre la reacción del bosque, y sobre las implicaciones para la regeneración, el establecimiento y el crecimiento de la caoba. Se consideran, por separado, cinco tipos de disturbios:

- Cultivos
- Incendios
- Huracanes y otros vientos fuertes
- Inundaciones, erosión y sedimentación
- Aprovechamientos de madera y tratamientos silvícolas.

En cada caso, se considera la importancia de los disturbios en dos etapas:

- El impacto físico e inmediato
- La reacción y respuesta del ecosistema forestal y de la caoba

Cuando se considera su significado para la caoba, en cada caso hay que evaluar dos posibles resultados:

- El impacto sobre la germinación y supervivencia de semillas y plántulas
- El impacto sobre el crecimiento de plántulas y árboles preexistentes

1. Cultivos

Los cultivos agrícolas en esta región, tanto los semipermanentes como los sistemas tradicionales de roza-tumba-quema, tienen algunos de los impactos típicos de la agricultura en otras regiones: destrucción total o parcial de la vegetación, disturbios fuertes o ligeros al suelo y la ocupación, tarde o temprano, por malezas y plantas forestales colonizadoras.

Estos impactos tienen una larga historia en la Selva Maya. La agricultura fue introducida en esta región hace aproximadamente 6 000 años. Con la llegada de los pueblos mayas a la península, hace alrededor de 5 500 años, hubo desmon-



tes extensos por los cultivos de maíz y otras plantas, sobre todo en los márgenes de los humedales (Coe, 2005, p. 47). El auge de los cultivos, a costa de las selvas, llegó cerca de 800 d.C, seguido por una fase de despoblación y abandono.

Durante el florecimiento de la cultura maya, la región fue afectada no sólo por la agricultura rotativa de la roza-tumba-quema, también por la semi-permanente en terraplenes y terrazas agrícolas (Barrera *et al.*, 1977), un sistema que empezó a caer en el abandono hace mil años.

Mayhew y Newton (1998, p. 14) citaban varios informes indicando que el abandono de la agricultura de las tierras agrícolas mayas fomentó la regeneración de la caoba, con evidencia visible en su distribución en los bosques de hoy:

Se piensa que las gráficas de distribución irregular de diámetros en los bosques de Yucatán, México, se deben a la despoblación de la región y al abandono de los cultivos como consecuencia de la Guerra de Castas, a partir de 1847. Se conoce que muchos rodales ricos en caoba en México, Belice y Guatemala están en áreas que anteriormente fueron afectadas por la agricultura maya. No es raro encontrar la caoba creciendo en los sitios de las ruinas mayas. El análisis de polen ha indicado un aumento marcado en la abundancia de las meliáceas (que puede incluir tanto *Cedrela odorata* como *Swietenia macrophylla*) después del abandono de la tierra agrícola maya en Copán, Honduras, cerca del inicio de siglo XIII. Es concebible que la distribución actual de la caoba por América Central y del Sur pueda ser en parte una reflexión de la actividad humana anterior.

Como dice Lamb, faltan más estudios para evaluar esta posibilidad. Sin embargo, esta posibilidad es plenamente compatible con lo que se sabe de la regeneración de árboles forestales en milpas abandonadas.

Los mayas tuvieron otro impacto sobre el bosque, ligado con su agricultura. Hay indicaciones de que daban preferencia a ciertas especies de árboles, los proveedores de frutos comestibles y otros productos útiles. Gómez Pompa (1982, 1995) ha sugerido que la alta densidad específica actual de árboles como *Chrysophyllum mexicanum* (caimito), *Spondias mombin* (jobo), *Psidium guajava* (guayabo, pichi), *Brosimum alicastrum* (ramón, ox, oxche), *Manilkara zapota* (chicozapote), *Pouteria campechiana* (k'anixté) y otros se debe a vestigios de los árboles mantenidos por los antiguos mayas en sus huertos familiares. Esta práctica tuvo el impacto inmediato de conservar árboles existentes de estas especies en las áreas cultivadas, incrementando sus números en comparación con



otras especies, así como el de aumentar su regeneración natural, en relación con otras especies, por la abundancia de sus semillas. Según varios autores, se puede ver este resultado todavía en la abundancia de árboles útiles en el bosque (Barrera *et al.*, 1977; Boege y González, 1996; Edwards, 1986).

Sin embargo, esta idea no está comprobada. Coe (2005, p. 21) sugiere que estudios más recientes indican que el ramón no fue más que una comida de reserva para tiempos de hambruna, y que su abundancia cerca de los sitios mayas es resultado de las características del suelo.

Investigaciones desde 1980 han sugerido que la abundancia del ramón y otras especies en ciertos sitios se debe a las características biológicas de las mismas y al impacto de mamíferos depredadores y distribuidores, y no tanto a la intervención directa de los mayas. Se sabe que los mayas cazaban, y todavía lo hacen, un gran número de mamíferos silvestres como elementos importantes de su dieta. En tiempos pasados, esta cacería seguramente dio como resultado una importante reducción de estas especies, como todavía suele ocurrir en bosques sujetos a la cacería tradicional (Dirzo y Miranda, 1991, en Las Tuxtlas; Jorgenson, 1994, en Quintana Roo). Ogata (1993) ha descrito con claridad las implicaciones para la depredación y distribución de semillas de diferentes especies, y los cambios en su regeneración natural: “En el caso de la selva defaunada, la diversidad vegetal decrece y aumenta la densidad, expresándose esta última en forma de carpetas monoespecíficas (por ejemplo, *Nectandra ambigens*, *Omphalea oleifera* y *Brosimum alicastrum*)”. Sus encuestas en El Ramonal y Felipe Carrillo Puerto, Quintana Roo, y una evaluación de la literatura muestran una larga lista de mamíferos que consumen semillas del ramón, incluyendo un murciélago, de los cuales todos (menos el murciélago) figuran entre los animales cazados por los mayas. El murciélago es también un dispersor importante. “Es muy probable que los murciélagos estén implicados en la abundancia de *B. alicastrum* en y cerca de los asentamientos mayas, si se toma en cuenta sus hábitos alimenticios que promueven el almacenamiento y dispersión de semillas”. Varios de los artículos citados “sugieren que la abundancia del ramón en las zonas arqueológicas se debe a las características biológicas de las especies y no como el resultado de prácticas agrosilvícolas de los antiguos mayas”.

Estas conclusiones coinciden con investigaciones más recientes en la Amazonia: “Donde los herbívoros grandes son selectivos en su consumo de semillas y plántulas, su ausencia [por cacería] puede liberar algunas especies



de los efectos de la herbivoría, teniendo como resultado una comunidad de plantas dominada por estas especies” (Roldan y Simonetti, 2001).

No hay indicaciones de que la caoba fuera una de las especies favorecidas por las prácticas agrícolas de los mayas. Sin embargo, parece que las milpas tradicionales proporcionan un ambiente favorable para su regeneración. El suelo cultivado ofrece un sustrato fácil de penetrar por la radícula de la nueva plántula, o por lo menos más fácil que una capa de hojas secas y resistentes. Las malezas agrícolas ofrecen una sombra ligera, que protege contra el efecto secador del sol, pero sin perjudicar la germinación y crecimiento de las plántulas de caoba durante sus primeros meses. Las malezas anuales dejan de dar sombra y competencia durante la época seca, cuando las plántulas empiezan a necesitar más luz para su desarrollo y crecimiento. Este hábitat resulta muy favorable para la caoba, tanto para su germinación y establecimiento como para su crecimiento, siempre que el sitio no está ocupado desde antes por una alta densidad de árboles pioneros. Además, de acuerdo con las conclusiones de Sánchez y Martínez (1998), es posible que los pequeños roedores del bosque eviten estos claros por el peligro que corren frente a sus propios depredadores, los búhos y las víboras.

CONCLUSIÓN

En áreas de cultivos abandonadas, las condiciones son ideales para la regeneración de la caoba (siempre y cuando lleguen sus semillas): la vegetación incluye muchas hierbas anuales y de corta vida, junto con arbustos y árboles colonizadores, dando una sombra no muy densa, con pocas plantas perennifolias en el dosel y quizá con menos roedores depredadores. Así que es posible que muchas áreas de la caoba tuvieran su origen en cultivos abandonados.

2. Incendios

La gran mayoría de los incendios en bosques naturales en la región se ubican en una de tres categorías.

INCENDIOS AGRÍCOLAS

Casi cada año, algunas quemas de residuos agrícolas o de pastos, o los incendios que forman parte del sistema roza-tumba-quema se salen de control y pasan a un bosque cercano. Aunque estos incendios son frecuentes, no suelen



ser muy grandes, excepto en años muy secos. El número y la superficie de estos incendios cambian año con año por las variaciones del tiempo, desde casi cero hasta cientos de hectáreas.

INCENDIOS FORESTALES EN AÑOS DE SEQUÍA

En ciertos años de sequía excepcional, grandes áreas de bosques naturales se vuelven inflamables. Estos bosques subperennifolios, a diferencia de las selvas altas siempreverdes de la Amazonia central, son propensos a incendios en las temporadas secas. Lamb (1966, citando a Lundell, 1937) reportó que los años de sequía ocurren alrededor de cada cinco años, y que es común que los incendios se incrementen en estos años.

En años normales, los incendios de origen agrícola no logran avanzar lejos en el bosque antes de extinguirse solos. La intensidad de una sequía afecta la cantidad de materia combustible (hojas, ramas y sotobosque seco). Esta cantidad se ve afectada también por la humedad del sitio, la etapa de madurez del bosque y el tiempo transcurrido desde el último incendio o tormenta en el mismo sitio. Así que la intensidad de los incendios y sus impactos en los bosques varían mucho (*cf.* también Wolffsohn, 1967).

INCENDIOS FORESTALES DESPUÉS DE LOS HURACANES

Los huracanes y tormentas tropicales afectan las selvas de la región cada año, con más o menos fuerza y frecuencia, derribando y quebrando árboles y ramas. Al comienzo de la temporada seca, la gran cantidad de materia orgánica seca se hace muy vulnerable a los incendios, los cuales pueden extenderse por áreas muy grandes.

En Belice, la intensidad del incendio de 1945 fue mayor en las áreas afectadas por el huracán de 1942 (Lamb, 1946). El huracán Janet destruyó grandes áreas forestales en el norte de Belice y el sur de Quintana Roo en septiembre de 1955 y fue sucedido por incendios forestales; todavía se pueden ver los helechales extensos cerca de Cocoyol, resultado de estos incendios. En 1975, 80 incendios afectaron 97 655 hectáreas, sobre todo cerca de Bacalar. Éstos probablemente fueron propiciados por el paso del huracán Carmen en 1974 (López Portillo *et al.*, 1990).

El caso mejor documentado sucedió en 1989, después del huracán Gilberto. Según López Portillo *et al.* (1990), Gilberto afectó un millón de hectáreas en septiembre de 1988 y fue sucedido por una temporada seca que duró



hasta julio de 1989. Los incendios fuertes afectaron 135 000 hectáreas en el norte del estado de Quintana Roo, desde marzo hasta agosto de 1989. García Cuevas *et al.* (1992) reportaron un total similar (127 303 hectáreas) causado por 10 incendios (véase García Cuevas *et al.*, 1996).

Aunque los huracanes y las tormentas son frecuentes, no derriban grandes áreas forestales todos los años, ni siempre están seguidos por grandes incendios. Sus impactos varían mucho, según la fuerza del viento, el estado de la vegetación, la humedad del suelo, etc. Sin embargo, este fenómeno es notorio y fuerte, aunque muy poco estudiado.

EL IMPACTO DE LOS INCENDIOS

Se pueden identificar, en general, algunos de los impactos directos e inmediatos de todos estos incendios forestales:

1. La quema de casi toda la hojarasca y ramitas secas en la superficie, y de una proporción muy variable de las ramas y fustes caídos.
2. La muerte de la mayoría de las semillas y plántulas en la superficie del suelo, y de una proporción muy variable de los arbolitos y árboles maduros.
3. La esterilización de una capa superficial del suelo, que varía hasta algunos centímetros de profundidad.
4. La deposición de carbón y cenizas en el suelo.
5. La muerte de una proporción alta de animales (insectos, artrópodos, vertebrados pequeños) (véase Wolffsohn, 1961) y la salida de muchas de las aves y de los mamíferos grandes, así como de los roedores depredadores.

En conjunto, el impacto de un incendio severo puede ser devastador, comparable a los impactos inmediatos de la agricultura; o puede ser más ligero, afectando principalmente la hojarasca y las plantas pequeñas. Para la caoba, cualquier incendio durante la época seca quizá elimine la mayoría de las nuevas semillas y de las plántulas de uno a dos años.

CONSECUENCIAS DE LOS INCENDIOS

Si los impactos de los incendios tienen mucha variabilidad, sus consecuencias y las respuestas del bosque tienen mucha más. Sin embargo, hay ciertas consecuencias de los incendios forestales que siempre se presentan en mayor o menor grado.



Acumulación de nutrientes. La quema de hojas, ramas, plantas, y el calentamiento suelen agregar minerales al suelo y cambiar la relación de los elementos (C:N) en el mismo.

Aumento de la radiación solar al nivel del suelo. Con la quema de una proporción de las plantas, o por lo menos de su follaje, hay un aumento en la cantidad y un cambio en la calidad (un incremento en la relación rojo-infrarrojo) de la radiación solar que llega a la superficie del suelo y al sotobosque.

El lavado de cenizas y de suelo superficial por las primeras lluvias. Después del incendio, la superficie del suelo queda sin su típica protección del dosel forestal y el follaje del sotobosque. Alguna recuperación de la vegetación puede iniciarse muy pronto, pero es muy común que las primeras lluvias intensas tengan más fuerza erosiva en áreas quemadas que en los bosques cerrados y sean capaces de llevar cenizas, hojas y suelo, que pueden perderse en los cauces de los ríos o quedar acumulados en sitios más planos. No hay erosión intensiva en esta región, gracias a la topografía relativamente plana. Sin embargo, en el curso de los siglos, este proceso seguramente ha contribuido a la variabilidad en la fertilidad y profundidad de los suelos, haciendo más lenta su maduración en ciertos sitios, lo que puede ser uno de los factores responsables de la poca profundidad de los suelos forestales de la región.

LA RESPUESTA DEL ECOSISTEMA FORESTAL A LOS INCENDIOS

Rebrotes

El bosque empieza a restablecerse inmediatamente después del incendio, con rebrotes de raíces, tallos y fustes que han sobrevivido a las llamas y el calor: rebrotes de hierbas perennes, enredaderas, arbustos y árboles. Sus reservas de nutrientes y humedad permiten una respuesta rápida, a veces dentro de una semana, sin esperar las lluvias. Aun cuando falta la lluvia, estos rebrotes pueden establecer una cobertura vegetal, no muy densa, dentro de unos pocos meses. Se supone que las caobas pequeñas están entre las plantas que pueden, a veces, rebrotar después de un incendio: Cuevas López (1947, citado por Macario Mendoza, 1991) concluyó que la caoba en Quintana Roo tiene la capacidad de rebrotar hasta la edad de tres o cuatro años.



López Portillo *et al.* (1990) estudiaron la regeneración en bosques afectados por los incendios de 1989. Notaron que predominó la regeneración por rebrotes y no encontraron regeneración de árboles por semillas. Una alta proporción de esta regeneración fue de árboles (incluyendo palmas) típicos de las selvas de la región, y concluyeron que la combinación de huracanes e incendios no necesariamente tiene un impacto fuerte sobre la composición de la selva.

Regeneración de semillas preexistentes

Algunas semillas siempre sobreviven a los incendios, hasta los más severos, por estar enterradas en el suelo o protegidas debajo de troncos no del todo quemados, o en micrositios favorables. Generalmente, muchas de las semillas en el suelo son de especies pioneras que (casi por definición) tienen siempre una reserva de sus semillas ortodoxas en el suelo, esperando condiciones favorables. Estas condiciones favorables siempre incluyen los altos niveles de luz solar (y en algunas especies pueden incluir altas temperaturas inducidas por el sol o por incendios). Con el tiempo, las semillas sobrevivientes pueden incluir una proporción importante de especies no pioneras que, por casualidad, acaban de producir sus frutos.

Todas estas semillas tienen una ventaja inicial con la posibilidad de germinar cuando encuentren condiciones favorables (p. ej., las lluvias). Pueden empezar su germinación junto con la salida de los rebrotes o un tiempo después. Muchas de las especies pioneras están adaptadas para aprovechar los nutrientes extra liberados por el incendio. Las semillas de los no pioneros tienen que competir con el vigor de los pioneros. Se supone que algunas semillas de caoba pueden a veces sobrevivir un incendio, aunque no hay evidencia de que puedan resistir mucho calor; al ser relativamente grandes, pueden tener alguna ventaja en la competencia con los pioneros.

Regeneración de semillas nuevas

Una lluvia de semillas llega constantemente al suelo, tanto de especies pioneras como de no pioneras. Cuando llegan después de un incendio, sus plántulas entran en competencia con la regeneración de las semillas preexistentes y los rebrotes. Encuentran una amplia variedad de situaciones ambientales, algunas con más luz, más fertilidad y menos competencia radicular que en el bosque intacto y cerrado. Esta situación es favorable para los pioneros y también para los NPD, una vez que han logrado establecerse. Manzanero (2003, 2005) ha



encontrado buenas densidades de caoba algunos años después de incendios, y Stanley (1999) mostró que los incendios controlados pueden ser seguidos por la regeneración de las especies maderables en El Petén, Guatemala.

Supervivencia y crecimiento de los árboles

La existencia de árboles maduros de caoba, vivos y reproductivos, con evidencia de quemaduras parcialmente sanadas y cerradas comprueba que son capaces de sobrevivir los incendios y superar los daños causados.

Las especies de la selva varían mucho en su resistencia al fuego. López Portillo *et al.* (1990) señalan las siguientes especies tolerantes al fuego: las palmas *Sabal mexicana* y *S. yapa*, chicozapote (*Manilkara zapota*), Pucté (*Bucida buceras*) y uva de monte (*Coccoloba spicata*). Alan Lamb (1946, en Lamb 1966, p. 109) comentó que la caoba y el cedro fueron los menos afectados por el incendio en Belice en 1945. Lamb (1966, p. 104) comentó que los árboles maduros de caoba son más resistentes al fuego que muchos de las especies asociadas. Snook (1993) afirmó que la caoba sobrevive a los huracanes e incendios mejor que todas las otras especies, con la excepción del chicozapote. Después, Snook (1999) fue más allá y reportó que la caoba sobrevive “mejor que cualquier otra especie a los incendios forestales, probablemente debido a su gruesa corteza”.

La corteza de la caoba tiene un grosor de hasta 10 a 25 mm, según Pennington y Sarukhán (2005). Sin embargo, Grogan (2001) comentó que únicamente los árboles >70 cm de diámetro tienen una corteza con un grosor de más de 15 mm en Brasil.

Según parece, la corteza de los árboles más pequeños no ofrece resistencia a incendios. Stevenson (1927) observó en Belice que “la caoba es sensible al fuego, mientras que de vez en cuando un árbol en un claro quemado puede sobrevivir el tiempo necesario para producir semillas, este [caso] sería probablemente la excepción y no la regla”. Oliphant (1928) comentó simplemente que “la caoba es intolerante al fuego”. Grogan trabajó en una región donde los incendios entran en el bosque con frecuencia, matando muchos árboles. No observó evidencia alguna de que los árboles de la caoba con <60 cm diámetro tuvieran resistencia a los incendios (Grogan 2001, p. 326).

Existe la percepción en Bolivia de que la caoba es muy sensible al fuego y que su resistencia es baja (L. Quevedo, com. pers., 2006). Pablo Gil (La Chonta, com. pers., 2006) comentó que, en comparación con la mayoría de las especies



la mara [caoba] es medianamente resistente al fuego, puesto que de ser poco resistente habría desaparecido de las zonas afectadas, sin embargo se siguen encontrando ejemplares vivos después de haber ocurrido el fuego, pero cada vez más escasos. La corteza de la mara es leñosa y arde con facilidad comparando con otras especies que no tiene mucha escamosidad, sin embargo tiene buena capacidad de cicatrización si el fuego no afectó internamente el tronco.

Luego, en una zona de 2 400 hectáreas, anteriormente conocida como El Maral, que sufrió incendios fuertes en 1995 y 2004, a primera vista “se observa poca abundancia de la especie mara en ese lugar”, lo que indica que no es muy resistente al fuego.

Hasta ahora, no he visto datos ni mediciones para apoyar estas opiniones diversas, pero parece que se debe tratar con cierta cautela la conclusión de que la caoba resiste bien los incendios.

Recuperación del bosque después de los incendios

Contamos con algunas observaciones sobre la recuperación de los bosques y de la caoba después de algunos de los incendios más severos.

El incendio de 1945 destruyó 115 000 hectáreas en Belice (Lamb, 1946). La intensidad del incendio varió mucho, como siempre, y fue más fuerte en las áreas afectadas por el huracán de 1942. Muchos árboles sobrevivieron. Diez años después del incendio, un levantamiento completo de la regeneración en 500 hectáreas mostró un promedio de 46 arbolitos de caoba y 62 de cedro por hectárea. F.B. Lamb observó un alto índice de nueva regeneración de cedro y caoba en la misma área 15 años después del incendio y concluyó que las densidades estaban todavía aumentando (Lamb 1966, p. 109).

Lamb (1966, p. 107) describió las implicaciones para la caoba de los intensos incendios del año 1945, que afectaron grandes áreas del Petén, el norte de Belice, Campeche y Quintana Roo. Para ello examinó distintas áreas en 1950. En áreas menos afectadas se encontraron árboles de tamaños mediano y grande dañados, pero no muertos, incluyendo la caoba, que contribuía a la regeneración natural. En otras, se encontraron islas intactas de vegetación forestal que incluían algunas caobas; alrededor de estas islas, en la vegetación secundaria, se observó nueva regeneración de la caoba, junto con árboles y enredaderas colonizadores. En otra área, donde el incendio fue más intenso, el bosque fue completamente destruido; la regeneración de vegetación secundaria



incluyó sobre todo enredaderas y arbustos, con algunos pocos árboles colonizadores.

López Portillo *et al.* (1990) reportaron los efectos de los intensos incendios de 1989 en Quintana Roo. No encontraron la caoba en su estudio del Ejido Bonfil, pero comentaron que “en la zona afectada por el incendio, predominó la regeneración por rebrotes ... un alto porcentaje de los árboles sobrevivientes... son los típicos de la selva bien conservada”. García Cuevas *et al.* (1992) describió la regeneración natural en algunas áreas afectadas sin mencionar la caoba. Estos incendios se encontraron en el extremo norte del rango natural de la caoba, pero no fuera de él, según Pennington y Sarukhán (2005, p. 301) (véanse Wolffsohn, 1967; Pérez Villegas, 1980).

Existen amplias observaciones empíricas sobre la recuperación de la flora forestal después de un incendio. La recuperación de los árboles dañados y la colonización con especies pioneras pueden ser muy rápidas. Es más difícil llegar a conclusiones sobre la recuperación de la fauna. La única fauna que queda parcialmente intacta (aunque sí impactada por el calor y los cambios químicos) sería la del suelo, desde animales microscópicos hasta algunos vertebrados. Las poblaciones de otros animales son devastadas por incendios fuertes.

La recuperación de la fauna puede iniciarse de inmediato. Las aves e insectos voladores empiezan a aprovechar el espacio, y algunos mamíferos y reptiles pasan por las cenizas, tan pronto como el humo y el calor se han disipado. Estos animales seguramente pueden empezar a aprovechar los recursos comestibles o nutritivos de inmediato. En algunos casos, se ha reportado un aumento llamativo en los escarabajos barrenadores después de incendios, seguido por un aumento de pájaros carpinteros; sin embargo, un bosque quemado está lejos de ser un hábitat ideal para la mayoría de la fauna forestal, consumidores de hojas, flores y frutos, o para sus depredadores.

Después de los intensos incendios en las selvas tropicales, con frecuencia surge la pregunta ¿qué hacer con las áreas aparentemente devastadas? Tanto Wolffsohn (1989 y com. pers.) como López Portillo *et al.* (1990) coincidieron en que no es indicado intentar intervenciones en la selva, la cual suele tener la capacidad de recuperarse sola.

CONCLUSIONES

Los incendios forestales tienen diferentes orígenes, intensidades e impactos. Todos suelen afectar el sotobosque, la regeneración y la hojarasca. Los incen-



dios fuertes causan altas tasas de mortandad en los árboles y la fauna. Parece que la flora y fauna forestales se recuperan en pocos años, ya que demuestran cierta adaptación a estos disturbios. Las áreas afectadas pueden formar sitios favorables para la regeneración de la caoba, siempre y cuando las semillas lleguen a tiempo y el sitio no sea ocupado por una vegetación colonizadora demasiado densa.

3. Huracanes y tormentas

Las tormentas y los vientos fuertes tienen una importancia especial en la Selva Maya por su frecuencia e intensidad. Todos los bosques con todas sus especies han tenido que desarrollarse y adaptarse en un ambiente con huracanes fuertes, que causan impactos extremos cada 20 a 50 años y, a la vez, con vientos menos fuertes que ocasionan impactos menos devastadores en comparación con los huracanes, tormentas tropicales y de convección (véase Hawthorne y Hughes, 1997).

Los impactos de las tormentas y las reacciones de los bosques han sido descritos en detalle por forestales e investigadores desde los años cuarenta, en los reportes anuales del Departamento Forestal de Belice. Tanto los impactos como los resultados suelen variar mucho entre regiones, sitios, suelos y micrositios. La intensidad de los impactos sobre la estructura del bosque y el número de los árboles dañados y tumbados pueden variar mucho entre sitios muy cercanos. Por ejemplo, Tanner *et al.* (1991), en una evaluación de la información disponible, notaron que los impactos en la supervivencia de plántulas y arbolitos, y sobre la composición de la nueva regeneración, parecen variar de un estudio a otro: algunos encontraron una abundancia de pioneros y otros enfatizaron que los pioneros fueron reducidos por la acumulación de hojarasca.

En la Selva Maya hay algunos estudios detallados sobre la reacción del bosque después del huracán Gilberto que afectó un millón de hectáreas en 1988, pero la respuesta a los otros huracanes no ha sido estudiada con tanto detalle. Algunas de las conclusiones son directamente relevantes para el estudio de la regeneración de la caoba.

López Portillo *et al.* (1990), García Cuevas *et al.* (1992) y Sánchez e Islebe (1999) estudiaron la regeneración natural en algunos sitios afectados por Gilberto, pero no mencionaron a la caoba en sus informes. Lynch (1991) observó que los cambios iniciales en la composición de la avifauna no duraron mucho tiempo y las comunidades normales de aves forestales se restablecieron en muy pocos años. Comentó que el ecosistema entero de la península “puede



considerarse como adaptado a grandes disturbios irregulares pero relativamente frecuentes”. Whigham *et al.* (1991) también observaron un aumento importante en las tasas de mortalidad después del huracán (aproximadamente seis veces mayor que antes del huracán), pero también que la mayoría de los árboles sobrevivientes se recuperaban pronto. Tampoco mencionaron a la caoba (véanse también Bauer *et al.*, 1989; García Cuevas *et al.*, 1996; Meerman, 2004; Morales, 1993; Pereira y Vester, 2001; Pennington, 2002; Wolffsohn, 1967).

Los daños causados por huracanes con frecuencia suelen reducir o posponer la producción de semillas entre los árboles forestales de la región (Uriarte *et al.*, 2005; Walker y Neris, 1993). Mayhew y Newton (1998, p. 11) citan evidencia de que las plantaciones de caoba en Fiji pueden dejar de producir semillas hasta tres años después de un ciclón. Snook (1993) también opinó que la falta de semillas en 1989 fue quizá el resultado del huracán Gilberto en 1998. Estas observaciones ponen en duda la dependencia de la caoba a los huracanes.

Las consecuencias del potente huracán de 1942 en Belice fueron resumidas por Lamb (1966, p. 110): “En los suelos negros profundos, las copas de los árboles grandes de caoba fueron quebradas pero los árboles quedaban de pie, mientras que en suelos poco profundos fueron derribados”. 39% de los árboles maduros de caoba quedaron en pie y no fueron severamente dañados. De éstos, la mitad (20%) estaban vivos y completamente recuperados después de cuatro años. En la densa vegetación secundaria que se desarrolló en las áreas devastadas observaron plántulas de caoba, establecidas antes del huracán, y liberadas por la destrucción del dosel forestal. Después de seis años, en una parcela de cuatro hectáreas se encontraron 42 árboles/ha entre 1 y 5 m de altura.

Parece que la caoba está entre las especies más resistentes a los vientos, aunque faltan datos claros. Francis y Alemañy (2003) analizaron los impactos del huracán Hugo en 1989 sobre 16 procedencias de las tres especies de *Swietenia*, incluyendo 11 procedencias de *S. macrophylla*. Encontraron diferencias significativas en cuanto a los impactos y las tasas de recuperación durante cuatro años. Concluyeron, muy cautelosos, que “la distribución por el Caribe de procedencias resistentes al viento no fue incompatible con la hipótesis de que las diferencias en resistencia al daño entre procedencias pueden haber resultado por selección por las frecuentes tormentas durante la historia geológica reciente. Las procedencias más resistentes estaban en el camino de los huracanes frecuentes del Caribe y la costa este y centro de México, hasta Guatemala”.



Copa de una caoba
madura, Noh-Bec.

Foto: Claudia Palafox

Lamb resume su interpretación así: “Por su resistencia al viento, y su habilidad de colonizar áreas perturbadas, la caoba tiene ventaja en reocupar terrenos forestales dañados por huracanes. Esto, sin duda, explica las altas existencias de la caoba en algunas de las áreas sujetas a huracanes” (véase también Nelson *et al.*, 1994).

CONCLUSIÓN

Los huracanes y las tormentas de convección, junto con fuertes vientos en cualquier tiempo del año, causan impactos de todo tipo, desde quebrar algunas ramas hasta derribar la mayoría de los árboles y reducir la producción de semillas para un año o más, siempre abriendo el dosel del bosque. A diferencia de los cultivos e incendios, no necesariamente dañan las plántulas y los arbolitos, ni matan todos los árboles maduros de la caoba. Así que la apertura parcial o completa del dosel favorece a los arbolitos y abre espacio para la nueva regeneración de las semillas de los árboles sobrevivientes o de más lejos. Una posible reducción en la población de roedores depredadores puede ofrecer una ventaja para las semillas de la caoba.

4. Inundaciones, erosión y sedimentación

En Brasil, Bolivia y Perú, la presencia de vegetación colonizadora y de bosques secundarios está asociada con áreas afectadas por inundaciones, erosión y depósitos de sedimentos. Estos impactos pueden ser eventos “catastróficos”, en el



caso de derrumbes o cambios en los cauces de los ríos, que dejan el área totalmente abierta —un campo limpio para la colonización—, o pueden ser disturbios aislados y más o menos frecuentes, asociados con los cambios anuales de los niveles de agua en la cuenca amazónica, que causan la muerte de una parte de la vegetación forestal, dejando más espacio y luz al nivel del suelo.

En algunos lugares hay indicaciones de la presencia de caoba, tanto en árboles maduros como de nueva regeneración, asociada con estas áreas de disturbio. Gullison *et al.* (1996) concluyeron que “la caoba se regenera después de los disturbios hidrológicos en el bosque Chimanes” y que “la alta densidad de árboles y tocones en esta parcela está asociada con el área grande de erosión en el pasado”. Hasta ahora, no he visto evidencia de la importancia de este tipo de impacto para la regeneración de la caoba en Campeche y Quintana Roo.

5. Aprovechamientos forestales

Los impactos del aprovechamiento varían, como siempre, de acuerdo con el sistema de extracción, el volumen y número de árboles extraídos, y el cuidado de los operadores. En esta región, la topografía y las características del suelo no causan muchos problemas, dado que existen pocas pendientes fuertes y los suelos profundos y pantanosos no tienen existencias grandes de madera comercial.

La intensidad del aprovechamiento en esta región no es alta, pero está aumentando con la lista de especies comerciales. Los suelos son típicamente delgados, con una velocidad rápida de drenaje, así que el paso de vehículos de extracción en el bosque no daña severamente los suelos, ni cuando hace interferencia con el drenaje superficial, porque no provoca un estancamiento importante del agua ni una compactación severa de los suelos, salvo en casos aislados.

Sin embargo, los sistemas de extracción causan muchos daños innecesarios al arbolado y al sotobosque, destruyendo la regeneración y plantas valiosas. El desarrollo y difusión de sistemas de aprovechamiento de bajo impacto continúa siendo urgente.

Aparte de estas generalidades, hay poca información sobre el rango de los impactos; además, hay que considerarlos desde dos puntos de vista: como daños al ambiente forestal y como aberturas favorables a la regeneración de la caoba y otras especies valiosas.



Estimaciones en Quintana Roo. En los primeros años del PPF se estimó que los impactos de aprovechamiento selectivo en Noh-Bec fueron los siguientes: bacadillas con alrededor de 2% del la superficie total del área de corta; caminos con más de 1%, y las aberturas y carriles de arrime con aproximadamente 10%, contra un total estimado de 13% de disturbios de varios grados (Álvarez Alatríste, 1987).

El estudio de Roque (1991) indicó promedios similares: “Un 2% para bacadillas, un 4% para carriles de arrastre y un 9% para los claros a pie de tocón”, con un promedio total aproximado de 15%.

Una estimación sobre el impacto del sistema de extracción en el ejido X-Hazil calculó “los huecos a pie de tocón en un 5% del área a intervenir, los carriles de arrime en más bajo porcentaje ya que se cierra el dosel pronto, las bacadillas que representan entre un 3% y 5% del área, y los caminos y brechas de saca en un 0.5% del área de corta. En total se estima que el método abrirá un dosel de aproximadamente 8.5% a 11.5% del área de corta” (Escobar Ruiz, 1998).

Sin embargo, no es fácil relacionar estos datos de “disturbio” con el concepto de “daño” en un sentido negativo, dado que casi siempre hay una recuperación rápida, tanto de la estructura como de la biodiversidad del bosque.

Tampoco se pueden usar estos datos como indicadores de la apertura favorable a ciertas especies, como la caoba: Stöger y Galletti (1987, citados por Roque, 1991) concluyeron que “al extraer todos los árboles con diámetros cortables en 10 hectáreas, sólo 0.7 hectáreas entre claros y bacadillas se consideraron aptas para el establecimiento de la regeneración natural, o para realizar plantaciones de enriquecimiento de las especies heliófilas comerciales”. Flachsenberg *et al.* (1992) también concluyeron que no toda la superficie de una bacadilla ofrece un sitio favorable para la regeneración y estimaron que “las condiciones favorables en bacadillas se presentan en promedio en 0.26% de la superficie total de un área de corta”.

Parece que los aprovechamientos selectivos típicos de esta región, hasta la fecha, no han sido tan fuertes como para causar impactos drásticos en la estructura del bosque, ni como para crear condiciones abiertas muy favorables para la regeneración natural de las especies comerciales.

Otros países. En Belice, un aprovechamiento selectivo en 1992, evaluado un año después, afectó directamente a 12.9% del área de corta y fue distribuido de la siguiente manera: 2.8% en los claros causados por la caída de árboles, 3.8% en carriles de arrime con impactos severos y 6.3% al lado de los carriles con impac-



Un rodal de caoba con aclareos en un ensayo silvicultural, Noh-Bec, 2005.

Foto: Claudia Palafox

tos menos severos, aparentemente con una apertura del dosel equivalente a 2% (Whitman *et al.*, 1997). Otro estudio en Belice mostró una apertura del dosel de 2.8% (Shono y Snook, 2004, citando a Robinson, 1998). El estudio de Snook *et al.* (2005c) en Belice sugiere que las pequeñas aperturas en el dosel, formado por el aprovechamiento de árboles individuales, se cierran en muy pocos años.

El impacto de los aprovechamientos madereros y de los tratamientos silvícolas ha sido estudiado en Bolivia, por medio del Proyecto Bolfor. En general, se reportó que los impactos eran modestos y que la fauna se recuperó rápidamente después de las intervenciones. El impacto de la cacería sobre la fauna suele ser mucho mayor que el impacto de aprovechamientos selectivos (Putz *et al.*, 2004).

Es prácticamente imposible hacer comparaciones entre estos resultados, dado que los impactos están registrados con medidas diferentes, como en números de árboles o en metros cúbicos por hectárea, y las consecuencias presentan una variedad aún más grande de medidas. Como una conclusión empírica, se puede deducir que los aprovechamientos madereros típicos de la región, hasta los más intensivos, no son tan fuertes como para provocar una invasión de especies colonizadoras ni para perjudicar los suelos ni cauces de agua, salvo en casos aislados, pero sí contribuyen a dar algo de espacio para la regeneración y el crecimiento de especies como la caoba, complementando los disturbios eventuales de los vientos y la mortalidad natural.



Herencia y erosión genética. Muchas de las características de forma y crecimiento de la caoba están probablemente controladas genéticamente. Estudios en plantaciones han mostrado evidencia de control genético sobre la forma del fuste y las tasas de crecimiento, la resistencia a los vientos fuertes (Francis y Alemañy, 2003) y probablemente la resistencia a la *Hypsipyla* sp. (Newton *et al.*, 1996). Styles y Khosla (1976) y Styles (1981) argumentaron que el aprovechamiento selectivo de los árboles mejores y más grandes puede provocar una seria erosión genética, cuando no está acompañado por intervenciones silvícolas con criterios selectivos.

Sin embargo, hasta ahora no hay evidencia clara acerca de la importancia del componente genético en las características fenotípicas, en comparación con los componentes ambientales (luz, suelo, humedad), y mucho menos hay evidencia de que esta erosión haya ocurrido en la caoba. Lugo (1999) argumentó que no se han sustanciado las aseveraciones de erosión genética y deterioro de la calidad genética en la caoba como resultado del aprovechamiento comercial, así que Ward y Lugo (2003) opinan que los riesgos pueden ser pequeños. Cornelius *et al.* (2005) han hecho un análisis detallado de los posibles efectos genéticos del aprovechamiento selectivo y concluyen que, como amenaza a la conservación y producción sustentable de la caoba, el aprovechamiento selectivo es quizá insignificante en comparación con otros factores, como los desmontes. Ellos citan a Ledig (1992) para sugerir que el aprovechamiento de sólo los mejores árboles es mucho menos dañino que el aprovechamiento de todos menos los peores; los aprovechamientos menos selectivos son los más dañinos para la conservación.

6. El papel de los disturbios catastróficos

En esta sección, se trata la interpretación del papel de los disturbios drásticos y catastróficos en el establecimiento de la caoba.

ANTECEDENTES

Desde el inicio de los estudios en los bosques de caoba en esta región hace 80 años (Stevenson, 1927; Oliphant, 1928), ha quedado claro que los disturbios naturales y antropogénicos tienen un papel importante en la historia y estructura de la selva, así como en la regeneración de la caoba; la caoba puede aprovechar y regenerarse bien después de ciertos disturbios, incendios, huracanes,



aprovechamientos madereros en milpas y pastos abandonados (Janzen, 1988; Gerhardt y Fredriksson, 1995). Los tratamientos silvícolas aplicados en Belice entre 1923 y 1959 se basaron en las observaciones de regeneración más abundante después de fuertes aperturas del dosel. Así que se puede analizar el ecosistema y la ecología de la caoba en lo que se refiere al papel de estos disturbios, al igual que con otros factores ambientales (suelos, drenaje, lluvia, etcétera).

Un énfasis en los disturbios catastróficos como elementos clave en la distribución y regeneración de la caoba tiene su origen en el primer informe de Laura Snook (1989), durante el primer año de sus estudios en Quintana Roo. Snook reportó la existencia de un número importante de rodales de caoba que deben su existencia a la regeneración natural después de disturbios drásticos. Además, enfatizó que muchos de los árboles en estos rodales son de la misma edad, un resultado inevitable de su regeneración simultánea.

Entre sus “observaciones iniciales” en parcelas escogidas en el ejido de Noh-Bec, Snook reportó que la caoba se estableció en forma natural en grupos con densidades equivalentes a 6 a 7 árboles/ha en sitios afectados por disturbios drásticos, en comparación con la densidad promedio de 1 a 2 árboles/ha. También comentó que los bosques tropicales complejos, de muchos estratos, de Quintana Roo incluyen muchos rodales de edad uniforme, o de dos edades como los encontrados comúnmente en los Estados Unidos.

LOS DISTURBIOS COMO UNA NECESIDAD

A partir de este trabajo de Snook (1989) han salido las propuestas acerca de que la caoba necesita y depende de disturbios catastróficos (huracanes, incendios, erosión, inundaciones) para asegurar su regeneración, además de que la caoba no sólo puede aprovechar los disturbios fuertes sino que depende de ellos para su regeneración y existencia.

Esta interpretación reconoce que la caoba puede regenerarse bien después de disturbios muy grandes (incendios, huracanes, desmontes, y la erosión y sedimentación fluvial) y afirma que la gran mayoría de las caobas en las selvas de Quintana Roo, y de otras regiones, tienen su origen en un episodio de regeneración natural después de uno de estos disturbios catastróficos.

Las principales evidencias para esta interpretación son la relativa escasez de regeneración en selvas intactas y la forma de campana de la distribución diamétrica de los árboles encontrados por algunos investigadores. Las principales consecuencias o conclusiones de esta interpretación son que la caoba no



puede mantenerse como componente de la selva sin la intervención de uno u otro de estos disturbios, además de que la gran mayoría de las caobas existen en rodales más o menos coetáneos.

Gullison y Hubbell (1992), en las primeras etapas de sus investigaciones en el bosque Chimanes, extendieron las conclusiones de Snook (1989) como una *generalización* aplicable a la caoba en otros sitios.

La mara requiere grandes cambios naturales para un reclutamiento exitoso, por consiguiente, las asociaciones locales de mara tienden a ser de una edad similar en un área determinada. La mayoría de las plántulas de mara son reclutadas casi sincronizadamente durante un periodo de cambio, existiendo sólo un mínimo reclutamiento posterior... Todos los árboles también exhiben un tamaño similar. Cada “grupo” de árboles de mara consiste de individuos de aproximadamente la misma edad.

Los autores no presentan datos ni referencias de apoyo a esta generalización, pero sí posibles ejemplos.

Después de estudios más detallados en Bolivia, la misma interpretación se está presentado con más confianza como generalización por Gullison *et al.* (1996): “La caoba es una especie de larga vida, maduración tardía, que se regenera después de disturbios hidrológicos a gran escala en el bosque Chimanes... La caoba se regenera después de estos disturbios episódicos, y sus rodales consisten en una o pocas unidades”.

La propuesta de que los disturbios catastróficos son una necesidad para la existencia de la caoba, o por lo menos para un rendimiento sostenido, salió de estos informes. “Dr. Raymond Gullison ha comprobado que la explotación sustentable de la caoba... es inalcanzable, porque la caoba necesita disturbios naturales muy grandes para crecer, y por eso se encuentra en rodales coetáneos con poca regeneración” (ICTE, 1997).

LA EXTENSIÓN DE ESTA INTERPRETACIÓN

La conclusión de que la caoba depende de los disturbios catastróficos ha salido en un gran número de informes:

Aparentemente, la caoba ha coevolucionado con disturbios catastróficos periódicos que ocurren por todo su rango: huracanes e incendios en América Central; vientos



fuerter, incendios o inundaciones en la región Amazónica... sobre áreas de cientos o miles de hectáreas de bosques de caoba... Las plántulas de la caoba se establecen en estos claros en unidades efectivamente coetáneas, mezcladas con otras especies.

Los únicos histogramas de las distribuciones diamétricas para la caoba en bosques naturales, publicados de México, Bolivia y Venezuela, muestran curvas en forma de campana, característica de rodales de una sola unidad, ...la caoba existe en congregaciones efectivamente coetáneas, ...se puede suponer que el número limitado de plántulas que pueden existir después de un aprovechamiento iban a morir, a menos que un huracán u otro evento de liberación ocurra dentro un año o dos. En la península de Yucatán y en América Central... las unidades coetáneas de la caoba, de diferentes edades, existen distribuidas por estos bosques (Snook, 1996).

...la caoba suele encontrarse en congregaciones coetáneas que se remontan a un acontecimiento catastrófico... La selva de Quintana Roo está conformada por rodales de caoba en su mayor parte coetáneos, de diferentes edades y por lo general separados entre sí (Snook, 1999).

La caoba se regenera abundantemente tras perturbaciones catastróficas que destruyen la mayoría de las especies asociadas y crean espacios abiertos relativamente amplios (lo ideal es más de 5 000 m²). Los bosques típicos son mosaicos de rodales de diferentes edades, con edad uniforme dentro de cada rodal (Snook *et al.*, 2005b).

Belice. Brokaw *et al.* (1999), acerca del impacto de huracanes, describen que “estas perturbaciones producen rodales coetáneos, en los cuales todos los individuos alcanzan un tamaño apto para la corta más o menos al mismo tiempo”, (aunque no ofrecen evidencia de que los árboles comerciales tengan casi las mismas edades y las mismas tasas de crecimiento).

“El reclutamiento adecuado y la regeneración de la caoba necesitan disturbios más grandes que los realizados por la operación del aprovechamiento” (Whitman *et al.*, 1997)

Brasil. “Puede ser que la unidad actual de árboles grandes de caoba se estableciera después de disturbios a gran escala, como incendios, hace varios cientos de años, y no ha podido reproducirse bien desde ese tiempo” (Veríssimo *et al.*, 1995).



“Algunas especies, como *Swietenia macrophylla*, necesitan disturbios a gran escala, como incendios, y no pueden establecerse en condiciones naturales... Esta especie puede, en ocasiones, regenerarse con éxito sin intervención, pero esto parece poco común” (D’Oliveira, 2000).

En general, “La caoba se regenera en áreas extensas desmontadas después de desastres de gran escala y por consecuencia existe típicamente en rodales coetáneos” (unep.wcmc.org).

“El reclutamiento es impulsado por grandes disturbios poco frecuentes que forman rodales coetáneos de árboles” (Kometter *et al.*, 2004).

Esta interpretación ha alcanzado un amplio reconocimiento y prestigio, e incluso Grogan *et al.* (2005) la llaman “el paradigma de disturbios catastróficos”.

Resumen: según esta interpretación, los disturbios e impactos muy fuertes, causados por huracanes, incendios e inundaciones, son factores obligatorios para asegurar que las plántulas pequeñas de caoba puedan desarrollarse de árboles juveniles hasta llegar a adultos. Al mismo tiempo, la teoría asevera que la caoba típicamente no logra desarrollarse como adulto en los bosques intactos ni en pequeños claros, ni después de disturbios menores como aprovechamientos madereros.

RESERVAS

Reservas y críticas a esta teoría han sido publicadas por algunos investigadores. Pennington (2002) observó que “dos estudios han producido resultados anómalos (Snook, 1996, y Gullison *et al.*, 1996)” con respecto a su distribución diamétrica.

“Encontramos poca evidencia de apoyo a la generalización de Snook (1996) de que ‘la caoba ha coevolucionado con disturbios catastróficos periódicos que ocurren por todo su rango’” (Brown *et al.*, 2003).

“La evidencia en apoyo del paradigma de disturbios catastróficos es principalmente por deducción, basada en observaciones de las estructuras de poblaciones de árboles adultos y los padrones de la distribución espacial” (Grogan *et al.*, 2005).

Algunos investigadores han comentado sobre las poblaciones importantes de la caoba en regiones donde no hay historia ni de huracanes (con los incendios asociados) ni de inundaciones, como en el sureste de Pará (Grogan,



2001, p. 4). Quevedo (com. pers., 2006) comentó que “en Bolivia existen bosques que no sufren disturbios catastróficos como los de México, ni inundaciones como las que describe Gullison en Chimanes, pero que cuentan con poblaciones de caoba. Estos bosques son básicamente los de la Chiquitanía y de Guarayos, en Santa Cruz”.

LA EVIDENCIA

La evidencia para el “paradigma de disturbios catastróficos” incluye algunas parcelas en Quintana Roo y Bolivia, algunas distribuciones diamétricas en forma de campana y observaciones empíricas. En vista de la importancia de las implicaciones y recomendaciones asociadas con esta teoría, intentaré hacer una evaluación de la evidencia.

La evidencia cuantitativa viene principalmente de la investigación de Snook (1993) en Noh-Bec, Quintana Roo. Ahí, Snook analizó la estructura poblacional de la caoba en 10 rodales de diferentes edades. Los rodales fueron escogidos por tener una presencia significativa de caoba y por haber sufrido un disturbio muy fuerte en fechas comprobables. Los impactos incluyeron incendios, huracanes y desmonte en una bacadilla, entre 2 y 75 años antes de los trabajos de campo del aprovechamiento forestal en 1989. Los rodales estudiados salieron espontáneamente donde todos o la gran mayoría de los árboles preexistentes fueron destruidos.

El estudio se concentró en la caoba, pero también sacó conclusiones sobre otras especies importantes. Las distribuciones diamétricas, las observaciones empíricas y la teoría ecológica coinciden e indican que la gran mayoría de las caobas se establecieron juntas, justo después del disturbio. Algunas caobas más grandes, identificadas por sus tamaños y daños, fueron sobrevivientes del rodal que existía antes del disturbio. Algunos árboles pequeños posiblemente han salido años después. Parece claro que la mayoría de las caobas en estos rodales son casi coetáneas. La escasez de plántulas pequeñas en la mayoría de las parcelas es una señal de que la caoba no logró establecerse con igual abundancia en ellas, bajo la sombra densa del rodal joven. Así que las parcelas estudiadas por Snook son evidencia de la capacidad de la caoba de regenerarse bien en sitios recién afectados por grandes disturbios: una comprobación científica de las observaciones empíricas hechas durante muchos años y una conclusión consistente con los entendimientos de la colonización y la sucesión serial en bosques templados y tropicales.



Pocos años después, en Bolivia, el informe de Gullison *et al.* (1996) incluye observaciones y conclusiones claras: “La caoba se regenera después de disturbios hidrológicos en el bosque Chimanes”, en particular erosión e inundaciones.

Erosión. “En el sitio Chirizi... la caoba está asociada con áreas de erosión previa [en barrancas] en terrazas altas”. Sin embargo, no queda claro si la erosión causó la regeneración, mucho menos si fue necesaria para la misma, dado que la única parcela con erosión en barrancas tiene caobas de varios tamaños alejadas de las barrancas.

Inundaciones. Los dos sitios afectados por inundaciones tuvieron 35 arbolitos de entre 2.5 y 25 cm DNP en 15.6 hectáreas (2.2 por hectárea). Sin embargo, una parcela no afectada por inundaciones tuvo cuatro arbolitos en 3.2 hectáreas (1.2 por hectárea). La inundación ocurrió apenas siete años antes del estudio y no se sabe cuántos arbolitos <25 cm DNP existían antes. Así que la relación causa-efecto entre las inundaciones y la regeneración de la caoba no está clara.

Parece que la caoba ha logrado aprovechar los disturbios actuales y pasados en algunos casos, pero no queda claro si la regeneración depende de los disturbios (como fue sugerido por Veríssimo *et al.*, 1995, y D’Oliveira, 2000).

Histogramas. Gullison *et al.* (1996) concluyen que la caoba logra regenerarse después de disturbios a gran escala y que los rodales de caoba en el bosque Chimanes están compuestos de una o pocas unidades (p. 29 y p. 32) o de coetáneos (*even-aged*, p. 32). Esta conclusión se presenta como interpretación de los histogramas de distribución de diámetros. El informe incluye nueve histogramas, cada una con 4 hasta 245 árboles. En efecto, se muestra una variedad de formas: campana, J invertida y casi plana (Figs. 3, 5 y 13).

Una población coetánea puede tener una distribución en forma de campana (unimodal) siempre que los árboles más pequeños hayan tenido un crecimiento más bajo que el promedio, y los árboles más grandes un crecimiento mayor. Sin embargo, su figura 12 muestra incrementos muy variables en todas las clases diamétricas, donde los árboles grandes (80 a 160+ cm) tienen un promedio comparable a los más pequeños (2.5 a 20 cm). Así que estos incrementos no concuerdan con la conclusión de que los rodales (como en la Fig. 13) tienen un solo grupo coetáneo o dos.



El histograma más importante tiene 245 árboles, entre ellos muy pocos menores de 80 cm DNP. El mismo histograma aparece como figura 2 en Gullison y Hubbell (1992), como “Distribución del diámetro de los árboles talados para madera en un ‘grupo’ de 245 individuos...”, incluyendo 11 que no fueron cortados. Se trata sobre todo de árboles arriba del diámetro límite para aprovechamiento (80 cm) y por ello hay apenas 10 árboles menores de 80 cm. Los 235 árboles entre 80 y casi 190 cm DNP tienen una distribución irregular, con dos picos. Esta distribución puede tener varias explicaciones y es compatible con la interpretación de que los rodales han experimentado una regeneración episódica. Sin embargo, está muy lejos de ser evidencia decisiva, dado que no se sabe la ubicación, el área, la edad y la tasa de crecimiento de los árboles en este grupo. Gullison y Hubbell (1992) comentan que “todos los árboles también exhiben un tamaño similar. Cada ‘grupo’ de árboles de mara consiste de individuos de aproximadamente la misma edad”, una conclusión que parece algo insegura cuando se trata de árboles con un rango desde 80 hasta 190 cm DNP.

Los datos vienen de un inventario del Programa Chimanes del gobierno de Bolivia. Snook (1996) cita a Gullison y Hubbell (1992) en cuanto a que los inventarios en el bosque Chimanes parecen ser sobreestimaciones gruesas (*gross over-estimates*), pero ello no aparece en el artículo de Gullison y Hubbell. Así que la evidencia parece cada vez más confusa.

Se propone que la caoba existe en grupos coetáneos, así que las concentraciones de árboles grandes y pequeños no se encuentran juntas. Esto es cierto en varios de los pequeños sitios evaluados en Noh-Bec (Snook, 1993), en Bolivia (Quevedo, 1986; Gullison *et al.*, 1996) y en otros casos, pero no es fácil averiguar esta conclusión en una escala mayor. Los mapas de las densidades de la caoba en las diferentes clases diamétricas en Noh-Bec no muestran una separación evidente (Argüelles Suárez, 1991; Argüelles Suárez *et al.*, 1998).

OTRAS INTERPRETACIONES DE LA DINÁMICA DE LA REGENERACIÓN

No hay duda acerca de la habilidad de la caoba (y de muchas otras especies) para regenerarse y formar rodales casi coetáneos en los claros ocasionados por grandes disturbios. Sin embargo, hay diferencias de opinión sobre su habilidad para regenerarse en bosques relativamente intactos, ante la ausencia de grandes disturbios.

Vester y Navarro (2005) mostraron la distribución por tamaños de la caoba en una muestra de 5 hectáreas en bosques explotados 40, 20 y dos años antes en



el ejido X-Hazil. La caoba tuvo una densidad muy alta ($>100/\text{ha}$) de plántulas en la clase de 1 cm de diámetro y una distribución discontinua en hasta 54 cm DNP (Fig. 9.3). “Estos estudios comprobaron que la regeneración natural de la caoba existe y que la supervivencia es baja, pero que por lo menos algunos arbolitos sobreviven en claros pequeños”. “Nuestra conclusión es que las poblaciones de caoba sí pueden mantenerse en pequeños claros, como los formados por el aprovechamiento forestal”.

Este y otros estudios enfatizan las diferencias en la estructura y arquitectura visibles en el bosque, que representan diferentes fases de desarrollo o “ecounidades”, incluyendo la fase de innovación (más favorable para la regeneración de plántulas pequeñas), de agradación (con juveniles), de biostasis (bosque maduro) y de transición o degradación (en proceso de degeneración, vulnerable a los vientos fuertes, que libera árboles suprimidos). La regeneración natural de la caoba se da principalmente en manchones de la fase de innovación. En este caso, los manchones no son causados por catástrofes a gran escala; son más bien pequeños (máximo de 250 m^2).

Esta interpretación de la regeneración y el desarrollo es consistente con las ideas concebidas hace 70 años en África por Aubreville (1938), conocidas como la “teoría del mosaico”, y que fueron desarrolladas después por Oldeman (1990) y en las múltiples publicaciones de Whitmore (p. ej., 1998), con sus clasificaciones del ciclo de crecimiento en diferentes fases o manchones: claros, construcción, madurez y degeneración, con tamaños desde muy pequeños hasta muy grandes.

Al escribir sobre la teoría del mosaico, Richards (1996, p. 68) comentó: “Es evidente que la escasez o ausencia aparente de regeneración de algunas especies no necesariamente implica su desaparición inminente del rodal... La mayoría de los árboles de la selva son probablemente longevos, y se requieren muy pocos individuos jóvenes para reponer los árboles viejos cuando mueren... Más evidente, y probablemente más importante, es el padrón irregular de las fases de claro, construcción y madurez que se encuentran en todas las selvas, con la extensión de las tres fases variando entre el grado y la frecuencia de los disturbios externos”.

Vester y Navarro (2005) demostraron que el crecimiento diamétrico de los árboles jóvenes de varios tamaños parece similar a las estimaciones típicamente usadas en los programas de manejo en los ejidos (*ca.* 0.8 cm/año). Además, sugieren “que la escasez de arbolitos y juveniles es probable que se deba a la com-



binación de los métodos de muestreo y la arquitectura forestal, que hacen difícil cuantificar la regeneración con los métodos actuales de inventario forestal”.

Brown *et al.* (2003) constatan que las distribuciones diamétricas en forma de campana de los árboles grandes se dan con frecuencia en las especies con árboles juveniles de rápido crecimiento o donde sus poblaciones tienen tasas bajas de mortalidad en cualquier tamaño. Distribuciones de tamaño de esta forma, con uno o más picos, “no proveen evidencia suficiente para concluir que una población es una unidad coetánea, o que el reclutamiento es episódico”. Además, muestras pequeñas del área de la población no reflejan adecuadamente la distribución de tamaños en una población más amplia. Presentan datos de un gran número de distribuciones publicadas, que muestran una gran variedad, con curvas de J invertida, de forma de campana o plana (amodal). Sus propios datos, de un inventario completo de 300 hectáreas en Pará, con 239 individuos >10 cm DNP, mostraban una curva de J invertida. Los datos completos de su proyecto abarcan 1 200 hectáreas (Jennings y Brown, 2001), pero no han sido publicados todavía. Evidencia objetiva de rodales coetáneos, con edades conocidas, es escasa (p. ej., Snook, 1993), aparte de las inferencias derivadas por las curvas de distribución de tamaños.

Tanto Brown *et al.* (2003) como Vester y Navarro (2005) (y muchos otros) están de acuerdo en que la caoba puede regenerarse, y sí lo hace, después de disturbios catastróficos, pero estos disturbios no son necesarios para mantener la especie en bosques deciduos y subperennifolios. (Hay indicaciones en Brasil, y también con otras meliáceas en África, de que la caoba y especies semejantes no pueden persistir o mantenerse en selvas altas perennifolias, en regiones más húmedas, pero esta situación no parece aplicarse a esta región).

Veríssimo y Grogan (1998) ofrecen un punto de vista similar: la estrategia de regeneración de la caoba puede aprovechar los disturbios catastróficos que suceden con intervalos grandes e irregulares (huracanes, incendios, inundaciones, erosión y sedimentación), pero la caoba tiene una amplitud ecológica mucho más amplia, ya que existe en una variedad muy amplia de situaciones, con diversas historias de disturbio.

CONCLUSIÓN GENERAL

¿Hasta dónde es cierto que la caoba y su regeneración dependen de disturbios catastróficos?

Esta aseveración es válida en el sentido de que la caoba puede aprovechar los disturbios grandes y lograr una regeneración y existencia relativamente



abundantes en áreas afectadas, siempre y cuando lleguen semillas, un número suficiente de éstas logren evitar la depredación de los roedores e insectos y un número también suficiente de las plántulas logre sobrevivir la competencia con los pioneros, rebrotes y lianas. Así que algunas regiones y localidades con incidencias altas de disturbios frecuentes o fuertes tienen poblaciones altas de caoba, incluso mayores que en algunas regiones con bosques que no han sufrido disturbios en siglos.

En estos casos, se puede concluir que una cierta proporción de las caobas de Quintana Roo y Campeche deben su existencia a los grandes disturbios, uno de los muchos factores responsables de las altas densidades de caoba en ciertas regiones, zonas o manchones; algunos de estos árboles deben su existencia a un fuerte disturbio en el pasado. Esta conclusión es consistente con las observaciones empíricas e informes de los peritos forestales de los últimos 80 años, y los estudios científicos de los últimos 20. Se puede especular que la caoba hubiera tenido una distribución menos amplia, o existencias menores, ante la ausencia de estos disturbios fuertes.

Sin embargo, no ha sido comprobado que la supervivencia y existencia de la caoba exija forzosamente los disturbios catastróficos, o que la caoba dejaría de existir sin ellos. No hay un vínculo ecológico conocido que determine que la caoba existe o se regenera únicamente en áreas recién afectadas por disturbios catastróficos.

Además, un gran número de inventarios confiables muestran la existencia de plántulas y árboles jóvenes en bosques que no han sufrido disturbios catastróficos en las últimas décadas: densidades bajas en relación con las esperanzas de los forestales, pero altas en cuanto al número de árboles grandes y maduros. Los inventarios en Noh-Bec muestran números altos de árboles jóvenes (10 a 40 cm DNP) en áreas extensas que no han sufrido devastaciones en los últimos 50 años (Argüelles Suárez *et al.*, 1998, pp. 40-41); se identifica una zona con una deficiencia aparente de árboles jóvenes, pero aún tiene 0.65 árboles/ha de 10 a 25 cm DNP, y 1.61 árboles/ha de 25 a 35 cm DNP. Es notable que la zona afectada por los fuertes incendios después del huracán Janet de 1955 casi no tengan caobas (*op. cit.*, p. 82).

Además, investigaciones ecológicas en los últimos 10 años han mostrado que la regeneración de la caoba está controlada por muchos más elementos (depredación, lluvias, humedad del suelo, producción y distribución de semi-



llas), y que estos elementos varían año con año, y en cada sitio. Así que los disturbios grandes y pequeños son una entre muchas variables importantes.

La regeneración y el desarrollo de la caoba, y su persistencia como especie en las selvas de esta región, no parecen dependientes únicamente de disturbios catastróficos; la evidencia indica que algunos individuos logran desarrollarse hasta llegar a árboles maduros en bosques naturales, aprovechando los cambios en la estructura del bosque y de su dosel, ocasionados por la caída de árboles por varias causas, incluyendo el aprovechamiento maderero, los caminos y las brechas de extracción. En bosque natural, la regeneración en manchones y mosaicos (*patch regeneration*), promovida por pequeños disturbios y la mortalidad natural, es un mecanismo que puede complementarse con la regeneración que se da como resultado de los disturbios más grandes.

Parece que la caoba puede mantenerse, con densidades típicamente bajas, en el bosque natural, siempre y cuando existan suficientes árboles semilleros en el rodal, que aprovechen los claros y aperturas eventuales, grandes y pequeñas, sin la necesidad de intervenciones o tratamientos silvícolas fuertes.

UNA POSIBLE RECONCILIACIÓN DE IDEAS

Pueden reconciliarse las dos interpretaciones, la de los disturbios catastróficos y la de la regeneración continua.

En una parte de las selvas de la región, la estructura poblacional de los árboles todavía refleja las consecuencias del último disturbio fuerte: un incendio, tormenta o desmonte. En estos sitios, una proporción importante de los árboles (no necesariamente los más grandes) debe su establecimiento o liberación al último disturbio. Estos rodales pueden tener cualquier edad, desde un par de años hasta uno o más siglos.

Los ejemplos más claros de este proceso, descritos por Snook (1993), dan un respaldo científico y cuantitativo a las experiencias de los últimos 80 años. Estos rodales pueden incluir algunos árboles más viejos, sobrevivientes desde antes del disturbio, y con el tiempo otros árboles logran establecerse, pero en sus primeros años y décadas la mayoría de ellos son casi coetáneos.

Después de algunos años, la evidencia del disturbio empieza a desaparecer. Los árboles más viejos mueren y árboles más jóvenes los alcanzan y superan en el dosel. Cada año, la estructura poblacional del rodal presenta menos síntomas del disturbio y empieza a tener una estructura típica de las selvas que no han sufrido un impacto fuerte. No se sabe cuántos años tienen que pasar



Árboles de caoba
conservados después
de un desmonte.

Foto: Claudia Palafox



para perder los efectos de los disturbios catastróficos, mucho menos qué proporción de las selvas de la región tiene poblaciones casi coetáneas de caoba o de otras especies. Esta dinámica puede aclararse con los datos de las parcelas permanentes de muestreo.

Así que en otra parte de la selva, la estructura poblacional no muestra evidencia de disturbios grandes en el pasado, ya sea porque la reacción del rodal no resultó en una población coetánea o porque han pasado tantos años que la evidencia ha desaparecido. En estas áreas es probable que los procesos de regeneración y establecimiento sigan la dinámica descrita hace 70 años por Aubreville y elaborada por Whitmore y Oldeman, e ilustrada por Vester en Quintana Roo, con un proceso de construcción y degradación a escala pequeña. Se supone que este proceso puede interrumpirse en cualquier momento por



un disturbio fuerte pero, en su ausencia, el bosque, con algo de caoba, sigue manteniéndose.

Sin embargo, todavía existen dudas. Snook (com. pers., julio de 2006) sugiere que las distribuciones diamétricas en forma de J invertida en muchos inventarios forestales se deben a la regeneración natural que se encuentra al lado de los caminos, brechas, bacadillas y en algunos de los claros más grandes formados por el aprovechamiento maderero, y no a una regeneración natural ampliamente distribuida en el bosque. Así que la regeneración está localizada y no evita el empobrecimiento del bosque como tal.

Suponiendo que la caoba sí puede regenerarse en los claros naturales de la selva intacta, no sabemos todavía si esta regeneración constituye una mayoría o una pequeña minoría de su regeneración total. No sabemos qué proporción de las caobas debe su origen a disturbios drásticos o a la regeneración tipo mosaico. No sabemos si los rodales coetáneos son la mayor parte del bosque o una minoría.

Para aclarar la situación, sería conveniente buscar evidencia en los datos de inventarios eventuales y parcelas permanentes sobre dos aspectos específicos:

- Las proporciones de la selva con poblaciones de caoba de múltiples edades y tamaños
- La capacidad de la caoba para regenerarse en las áreas de edades múltiples y donde los efectos del último disturbio catastrófico han desaparecido

7. Conclusión general

Los disturbios tienen y han tenido una influencia importante sobre las selvas y la caoba en esta región. Aquí, las selvas tienen una larga historia de impactos masivos, por huracanes, incendios y cultivos. Parece que son capaces de regenerarse y mantenerse con el tiempo. También, estas selvas, como todos los bosques, son afectadas por disturbios pequeños, con un envejecimiento y muerte sucesiva de ramas, árboles y grupos de árboles.

Así que es frecuente encontrar caobas (tanto árboles maduros como arbolitos jóvenes) asociadas con disturbios: desde los pequeños causados por la caída de un árbol muerto o cortado hasta los más grandes ocasionados por milpas, incendios, huracanes y otros factores.



Sin embargo, es evidente que estos disturbios no son el único factor: las semillas de la caoba se producen, dispersan, caen y germinan todos los años, y pueden germinar y sobrevivir un tiempo bajo sombra. Luego, el desarrollo de las semillas y plántulas hasta árboles adultos depende de dos factores: sobrevivir la mortalidad causada por mamíferos, aves, insectos y hongos, y, una vez establecidas como plántulas, tienen que encontrarse en un sitio o micrositio con suficiente luz y humedad.

La iluminación en el bosque cerrado e intacto no es suficiente para asegurar el crecimiento de las plántulas de caoba. En la selva subperennifolia, la apertura del dosel durante cada temporada seca es quizá un factor favorable para la regeneración, siempre y cuando la sequía no sea muy fuerte. El aumento en la radiación y la reducción en la competencia radicular, después de un pequeño disturbio, como la caída o corte de un árbol, puede dar una oportunidad a las plántulas y arbolitos. Una sucesión de pequeños disturbios puede ser suficiente para que algunos arbolitos alcancen el dosel, como sucede en rodales muy maduros con la muerte sucesiva de varios árboles. Un disturbio mayor abre el dosel del bosque y ayuda a las plántulas a crecer y desarrollarse, como sucede en las bacadillas y claros, y después de los huracanes y otros vientos fuertes. Así que la caoba tiene diferentes caminos de regeneración, aprovechando diferentes oportunidades.

Aun cuando faltan plántulas y arbolitos, los disturbios más grandes y destructivos pueden favorecer a la caoba (junto con muchas otras especies), siempre y cuando lleguen suficientes semillas, ya sea de un árbol padre cercano o transportadas desde más lejos por ráfagas de viento. Un factor clave de estos disturbios “catastróficos” (aunque no ha sido estudiado) puede ser el impacto sobre los depredadores. La destrucción total o parcial del bosque por incendios, inundaciones o cultivos tendrá un impacto devastador en los mamíferos e insectos por algunos años, reduciendo las tasas de mortalidad y mejorando las oportunidades para las pocas semillas. Una vez germinadas y establecidas, las plántulas forman parte de una vegetación colonizadora que puede ser favorable para su desarrollo, con plantas no muy longevas y con copas no muy altas y densas.

SIGLAS Y ACRÓNIMOS

AFP	Área forestal permanente (en ejidos)
AMA	Acuerdo México-Alemania
CBMM	Corredor Biológico Mesoamericano-México
CITES	Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Flora and Fauna
Conabio	Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad
Conafor	Comisión Nacional Forestal
DFID	Department for International Development (Reino Unido)
DNP/DAP	Diámetro al nivel del pecho/diámetro a la altura del pecho (1.3 m)
FSC	Forest Stewardship Council
GTZ	Gesellschaft für Technische Zusammenarbeit (Alemania)
LGDFS	Ley General de Desarrollo Forestal Sustentable
LGEEPA	Ley General de Equilibrio Ecológico y Protección al Ambiente
MIA	Manifestación de impacto ambiental
MIQRO	Maderas Industrializadas de Quintana Roo
NOM	Norma oficial mexicana
NPDL	No pionero demandante de luz
ODA	Overseas Development Administration (Reino Unido)
OIT	Organización Internacional del Trabajo
PMF	Programa de Manejo Forestal
PEF	Plan Estatal Forestal (Quintana Roo)
PPF	Plan Piloto Forestal (Quintana Roo)
PPM	Parcela permanente de muestreo
Procymaf	Proyecto de Conservación y Manejo Sostenible de Recursos Forestales
PSTF	Prestador de servicios técnicos forestales
SARG	Secretaría de Agricultura, Riego y Ganadería
SARH	Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos
Semarnap	Secretaría de Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca
Semarnat	Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales
SFF	Subsecretaría Forestal y de Fauna Silvestre
SPR	Sociedad de Producción Rural
UIEF	Unidad Industrial de Explotación Forestal

BIBLIOGRAFÍA

- Álvarez Alatríste, A. 1987. "Perspectivas de la regeneración natural y de plantaciones de enriquecimiento en las áreas de aprovechamiento de los ejidos del Plan Piloto Forestal de Quintana Roo, México". Taller Internacional sobre Silvicultura y Manejo de Selvas. Chetumal, SARH-COFAN-FAO, 11-20 de mayo de 1987.
- Álvarez-Buylla, E.R., y M. Martínez-Ramos. 1992. "Demography and allometry of *Cecropia obtusifolia*, a neotropical pioneer tree: An evaluation of the climax-pioneer paradigm for tropical rain forests". *Journal of Ecology* 80:275-290.
- Álvarez del Toro, M. 1952. *Los animales silvestres de Chiapas*. Tuxtla Gutiérrez, Ediciones del Gobierno del Estado.
- Argüelles Suárez, L.A. 1991. "Plan de manejo forestal para el bosque tropical de la empresa ejidal Noh-Bec". Tesis, UACH, Departamento de Bosques, Texcoco. Versión impresa, 1992.
- Argüelles Suárez, L.A., F. Sánchez Román, A. Caballero R. y E. Ramírez Segura. 1998. *Programa de Manejo Forestal para el Bosque Tropical del Ejido Noh-Bec*. Chetumal, TRL.
- Aubreville, A. 1938. "La forêt coloniale: les forêts de l'Afrique occidentale française". *Annales, Académie des Sciences Coloniales*, vol. 9, pp. 1-245.
- Barrera V., A., A. Gómez Pompa y C. Vázquez-Yanes. 1977. "El manejo de las selvas por los mayas: sus implicaciones silvícolas y agrícolas". *Biótica* 2(2):47-61.
- Bauer, G.P., et al. 1989. "Hurricane Gilbert impact on the forests of Quintana Roo, Mexico". Report, Technical Assistance Project for North American Forestry Commission.
- Bauer, G.P., y J.K. Francis. 1998. "*Swietenia macrophylla* King". General technical Report SO-IITF-SM-81. Rio Piedras, Puerto Rico, USDA Forest Service, Southern Forest Experiment Station.
- Boege, E., y D. González. 1996. "Extractivismo en la selva maya de México. ¿Una alternativa para el desarrollo de un Polo Verde en el sureste mexicano?", informe no publicado.
- Bray, D.B. 2004. "Community forestry as a strategy for sustainable management: perspectives from Quintana Roo", en D.J. Zarin et al. (eds.), *Working forests in the Neotropics*. Columbia University Press, pp. 221-237.
- Brokaw, N.V.L., A.A. Whitman, R. Wilson, J.M. Hagan, N. Bid, E.P. Mallory, L.K. Snook, P.J. Martins, D. Novelo, D. White y E. Losos. 1999. "Hacia una silvicultura sustentable en Belice", en R.B. Primack, D. Bray, H.A. Galletti e I. Ponciano (eds.), *La Selva Maya. Conservación y desarrollo*. México, Siglo Veintiuno Editores, pp. 267-283.
- Brown, N., S. Jennings y T. Clements. 2003. "The ecology, silviculture and biogeography of mahogany (*Swietenia macrophylla*): A critical review of the evidence". *Persp. Plant Ecol. Evol. Syst.* 6(1/2):37-49.



- Budowski, G. 1965. "Distribution of tropical American rain forest species in the light of successional process". *Turrialba* 15, 40-42.
- Carreón Mundo, M. 1991. "Desarrollo de una metodología para el establecimiento de sitios permanentes de muestreo en los ejidos forestales de la Zona Maya de Quintana Roo". Tesis, Universidad Autónoma de Chapingo.
- Chakrabarty, M.M., y D.K. Chowdury. 1958. "The fatty acid composition of the seed fat from *Swietenia macrophylla*". *American Oil Chem. Society Journal* 34(10): 489-490.
- Chavelas, J., y J.A. Contreras. 1990. "Fenología de diez especies forestales del estado de Quintana Roo", en C. Rodríguez Franco y A.M. Fierros González (eds.), *Taller Internacional sobre Investigación en Silvicultura y Manejo de Selvas. Informe del Taller 29 de octubre al 9 de noviembre de 1990*, Escárcega, Campeche. SARH-INIFAP y USDAFS-COFAN. Publicación COFAN núm. 006, pp. 138-156.
- Clark, D.B. 1990. "The role of disturbance in the regeneration of neotropical moist forests", en K.S. Bawa y M. Hadley (eds.), *Reproductive ecology of tropical forest plants*. París, UNESCO-The Parthenon Publishing Group, pp. 291-315.
- Clements, T. 2000. "Mahogany seed predation in two forest fragments in southern Pará". BA thesis, Biological Sciences, University of Oxford.
- Coe, M.D. 2005. *The Maya*. Londres, Thames y Hudson, séptima edición.
- Condit, R., R. Sukumar, S.P. Hubbell y R.B. Foster. 1998. "Predicting population trends from size distributions: a direct test in a tropical tree community". *The American Naturalist* 152: 495-509.
- Cornelius, J.P., C.M. Navarro, K.E. Wightman y E. Ward. 2005. "Is mahogany dysgenetically selected?". *Environmental Conservation* 32(2):129-139.
- Cuevas López, A. 1947. "Explotación de tres especies forestales y propagación artificial de caoba en Quintana Roo". Tesis, ENA Chapingo.
- Dawkins, H.C. 1997. *Silviculture in the tropical rain forest. An historical analysis of success and failure*. Annotated Abstracts, Oxford Forestry Institute.
- DeMattia, E.A.D, L.M. Curran y B.J. Rathcke. 2004. "Effects of small rodents and large mammals on neotropical seeds". *Ecology* 85(8):2161-2170.
- Dickinson, M.B. 1998. "Tree regeneration in natural and logging canopy gaps in a semideciduous tropical forest". Ph.D. thesis, Florida State University.
- Dirzo, R., y A. Miranda. 1991. "Altered patterns of herbivory and diversity in the forest understorey: A case study of the possible consequences of contemporary defaunation", en P.W. Price, T.M. Lewinsohn, G.W. Fernández y W.W. Benson (eds.), *Plant animal interaction: Evolutionary ecology in tropical and temperate regions*. Nueva York, Wiley, pp. 273-287
- D'Oliveira, M.V.N. 2000. "Artificial regeneration in gaps and skidding trails after mechanised forest exploitation in Acre, Brazil". *Forest Ecology and Management* 127:67-76.
- Edwards, R.C. 1986. "The human impact on the forest in Quintana Roo, Mexico". *Journal of Forest History* 30(3):120-127.



- Emmons, L.H. 1990. *Neotropical rainforest mammals. A field guide*. University of Chicago Press.
- Escobar Ruiz, C. 1998. *Actualización del Programa de Manejo Forestal, ejido X-Hazil y anexos*.
- Fetcher, N., S. Wen, A. Montaña y F. de Sastro. 2003. "Photosynthetic response of hybrid mahogany grown under contrasting light regimes", en A. Lugo, J.C. Figueroa Colón y M. Alayón (eds.), *Big-leaf mahogany: Genetics, ecology and management*. Nueva York, Springer, pp. 117-128
- Finegan, B., M. Camacho y N. Zamora. 1999. "Diameter increment patterns among 106 tree species in a logged and silviculturally treated Costa Rican rain forest". *Forest Ecology and Management* 121:159-176.
- Finol, H. 1964. "Estudio silvicultural de algunas especies comerciales en el Bosque Universitario 'El Caimital', Estado Barinas". *Revista Forestal Venezolana* 7(10/11):17-63.
- Flachsenberg, H. 1994. "Regeneración natural en patios de concentración de trocería y el incremento medio anual de la caoba". Chetumal, Acuerdo México-Alemania, informe.
- Flachsenberg, H., A. Álvarez, C. Moreno, S. Gutiérrez y C. Juárez B. 1992. "Evaluación de la regeneración natural y de plantaciones en la región sureste de México". Chetumal, Acuerdo México-Alemania, informe.
- Francis, J.K. 2002. "Chapter 2", en J.A. Vozzo (ed.), *Tropical trees seed manual*. MacVean, AL, U.S. Department of Agriculture Forest Service, Agriculture Handbook 721.
- Francis, J.K., y S.E. Alemañy. 2003. "Hurricane damage to mahogany crown associated with seed source", en A. Lugo, J.C. Figueroa Colón y M. Alayón (eds.), *Big-leaf mahogany: Genetics, ecology and management*. Nueva York, Springer, pp. 95-102.
- García Cuevas, X., B. Rodríguez Santiago y J. Chavelas Polito. 1992. "Regeneración natural en sitios afectados por el huracán Gilberto e incendios forestales en Quintana Roo". *Ciencia Forestal en México* 17(72):75-100.
- García Cuevas, X., B. Rodríguez Santiago y J. Chavelas Polito. 1996. *Evaluación de áreas afectadas por el huracán Gilberto e incendios forestales en Quintana Roo*. Mérida, Yucatán, INIFAP, Centro de Investigación Regional del Sureste, publicación especial.
- Gerhardt, K. 1996. "Germination and development of sown mahogany (*Swietenia macrophylla* King) in secondary tropical dry forest habitats in Costa Rica". *J. Tropical Ecology* 12:275-289.
- Gerhardt, K., y D. Fredriksson. 1995. "Biomass allocation by broad-leaf mahogany seedlings, *Swietenia macrophylla* King, in abandoned pasture and secondary dry forest in Guanacaste, Costa Rica". *Biotropica* 27:174-182.
- Gómez-Pompa, A. 1982. "La etnobotánica en México". *Biótica* 7(2):151-161.
- . ca. 1995. "La silvicultura maya", en V.M. Toledo, F. Eccardi, N. Barrera y Carillo (eds.), *Introducción a la ecología humana (antología)*. México, Friedrich Ebert Stiftung, pp. 179-188.



- 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". PhD thesis, Yale University.
- Grogan, J., P. Barreto y A. Veríssimo. 2002. *Mahogany in the Brazilian Amazon: Ecology and perspectives on management / Mogno na Amazonia brasileira: ecologia e perspectivas de manejo*. Belém, Imazon.
- Grogan, J., J. Galvao, L. Simões y A. Veríssimo. 2003. "Regeneration of big-leaf mahogany in closed and logged forests of southeaster Pará, Brazil", en A. Lugo, J.C. Figueroa Colón y M. Alayón (eds.), *Big-leaf mahogany: Genetics, ecology and management*. Nueva York. Springer-Verlag, pp. 193-208.
- Grogan, J., R.M. Landis, M.A. Ashton y J. Galvao. 2005. "Growth responses by big-leaf mahogany (*Swietenia macrophylla*) advance seedling regeneration to overhead canopy release in southeast Pará, Brazil". *Forest Ecology and Management* 204:399-412
- Grogan, J., y J. Galvao. 2006. "Factors limiting post-logging seedling regeneration by big-leaf mahogany (*Swietenia macrophylla*) in southeastern Amazonia, Brazil, and implications for sustainable management". *Biotropica* 38(2):219-228.
- Gullison, R.E., y S.P. Hubbell. 1992. "Regeneración natural de la mara (*Swietenia macrophylla*) en el Bosque Chimanes, Bolivia". *Ecología en Bolivia* 19:43-56.
- Gullison, R.E., y J.J. Hardner. 1993. "The effects of road design and harvest intensity on forest damage caused by selective logging: Empirical results and a simulation model from the Bosque Chimanes, Boliva". *Forest Ecology and Management* 59:1-14.
- Gullison, R.E., S.N. Panfill, J.J. Strouse y S.P. Hubbell. 1996. "Ecology and management of mahogany (*Swietenia macrophylla* King) in the Chimanes Forest, Beni, Bolivia". *Botanical Journal of the Linnean Society* 122(1):9-34.
- Hall, J.S., P.M.S. Ashton y G.P. Berlyn. 2003a. "Seedling performance of four sympatric *Entandrophragma* species (Meliaceae) under simulated fertility and moisture regimes of a Central African rain forest". *J. Trop. Ecol.* 19:55-66.
- Hall, J.S., V. Medjibe, G.P. Berlyn y P.M.S. Ashton. 2003b. "Seedling growth of three co-occurring *Entandrophragma* species (Meliaceae) under simulated light environments: Implications for management in Central Africa". *Forest Ecology y Management* 179:135-144.
- Harris, W.V. 1959. "Notes on termites injurious to forestry in British Honduras". *Empire Forestry Review* 38(2), núm. 96:181-185.
- Hawthorne, W.D. 1995. "Ecological profiles of Ghanaian forest trees". *Tropical Forest Paper* 29, Oxford Forestry Institute.
- Hawthorne, W.D., y C.E. Hughes. 1997. *Bioquality of the forests of Quintana Roo*. Biology Component, Final Report, Quintana Roo Forest Management Project, UK-DFID.
- Hernández Martínez, F., R. Aranda Ramos y J.I. Uvalle Saucedo. 2001. "Observaciones sobre el ramoneo del venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*) en bosques



- semidecuidos en las provincias de Pinar del Río y Matanzas, Cuba”. *Crónica Forestal y del Medio Ambiente* 16(1), Universidad Nacional de Colombia, pp. 67-73.
- Hilditch, T.P., y P.N. Williams. 1964. *The chemical composition of natural fats*. Londres, Chapman y Hall.
- Howell, S.N.G., y S. Webb. 1995. *A guide to the birds of Mexico and Northern Central America*. Oxford University Press.
- ICTE. 1997. Newsletter vol. IV, núm.1, mayo de 1997. International Centre for Tropical Ecology, University of Missouri-St. Louis.
- Irmay, Hernando de. 1949. “La caoba, *Swietenia macrophylla* King, en Bolivia”. *Caribbean Forester* 10(1):43-52.
- Jansen, P.A., F. Bongers y H.H.T. Prins. 2006. “Tropical rodents change rapidly germinating seeds into long-term food supplies”. *Oikos*.
- Janzen, D.H. 1988. Management of habitat fragments in a tropical dry forest. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 75:105-116.
- Janzen, D.H., y C. Vázquez-Yanes. 1991. “Aspects of tropical seed ecology of relevance to management of tropical forested wildlands”, en A. Gómez-Pompa, T.C. Whitmore y M. Hadley (eds.), *Rainforest regeneration and management*. París, UNESCO y Parthenon Publishing Group, pp. 137-157.
- Jennings, S., y A.M.V. Baima. 2005. “The influence of population and forest structure on fruit production in mahogany (*Swietenia macrophylla* King) and their consequences for sustainable management”. *International Forestry Review* 7(4):363-369.
- Jennings, S.B., N.D. Brown, D.H. Boshier, T.C. Whitmore y J. do C.A. Lopes. 2001. “Ecology provides a pragmatic solution to the maintenance of genetic diversity in sustainably managed tropical rain forests”. *Forest Ecology and Management* 154:1-10.
- Jennings, S.B., T. Clements, N.D. Brown, T.C. Whitmore y J. do C.A. Lopes. En prep. “Spatial variation in population densities of a spiny rat (*Proechimys cf. guyanensis*-group), a major seed predator of mahogany (*Swietenia macrophylla* King) in the Amazonia”.
- Jennings, S.B., y N.D. Brown. 2001. *Ecology and silviculture of mahogany (Swietenia macrophylla King) in the state of Pará in the Brazilian Amazon*. Final technical report, DFID Project Reference Number R6912.
- Jorgenson, J.P. 1994. “La cacería de subsistencia practicada por la gente maya en Quintana Roo”, en L. Snook y A. Barrera de Jorgenson, *Madera, chicle, caza y milpa: fundamentos para el manejo integral de las selvas de Quintana Roo*. Chetumal, pp. 19-46.
- Keay, R.W.J. 1996. The future for the genus *Swietenia* in its native forests. *Botanical Journal of the Linnean Society* 122:3-7.
- Kometter, R.F., M. Martines, A.G. Blundell, R.E. Gullison, M.K. Steininger y R.E. Rice. 2004. “Impacts of unsustainable mahogany logging in Bolivia and Peru”. *Ecology and Society* 9(1):12-45.
- Lamb, A.F.A. 1946. *Report of the Forest Department for the year ended 31st December 1945*. Forest Department, Honduras Británica (Belice).



- Lamb, F.B. 1963. "On further defining mahogany". *Economic Botany* 17:217-231.
- . 1965. "African mahogany". *Turrialba* 15:130-131.
- . 1966. *Mahogany of tropical America, its ecology and management*. University of Michigan Press, Ann Arbor.
- Lambert, T.D., J.R. Malcolm y B.L. Zimmerman. 2005. "Effects of mahogany (*Swietenia macrophylla*) logging on small mammal communities, habitat structure, and seed predation in the south-eastern Amazon Basin". *Forest Ecology and Management* 206:381-398.
- Lamprecht, H. 1990. *Silvicultura en los trópicos*. Eschborn, GTZ.
- Ledig, F.T. 1992. Human impacts on genetic diversity in forest ecosystems. *Oikos* 63:87-108.
- Leopold, A.S. 1982. *Fauna silvestre de México*. México, IMRNR.
- Loveless, M.D., y R.E. Gullison. 2003. "Genetic variation in natural mahogany populations in Bolivia", en A. Lugo, J.C. Figueroa Colón y M. Alayón (eds.), *Big-leaf mahogany: Genetics, ecology and management*. Nueva York, Springer, pp. 9-28.
- López Tejada, E.O. 2006. "Guatemala. Resumen de presentación en el taller regional sobre el manejo sostenible de la caoba en Centroamérica", en G. Magin (ed.), *Estado y aprovechamiento sostenible de la caoba en Centroamérica*. Cambridge, Reino Unido, Fauna y Flora Internacional, pp. 30-31.
- López Portillo, J., M.R. Keyes, A. González, E. Cabrera C. y O. Sánchez. 1990. "Los incendios de Quintana Roo: ¿catástrofe ecológica o evento periódico?". *Ciencia y Desarrollo* 16:43-57.
- Lugo, A. 1999. *Point-counterpoints on the conservation of big-leaf mahogany*. General Technical Report WO-64, USDA Forest Service, Institute of Tropical Forestry, Puerto Rico.
- Lugo, A., J.C. Figueroa Colón y M. Alayón (eds.). 2003. *Big-leaf mahogany: Genetics, ecology and management*. Nueva York, Springer.
- Lugo, A., y S. Fu. 2003. "Structure and dynamics of mahogany plantations in Puerto Rico", en A. Lugo, J.C. Figueroa Colón y M. Alayón (eds.), *Big-leaf mahogany: Genetics, ecology and management*. Nueva York, Springer, pp. 288-328.
- Lundell, C.L. 1937. *The vegetation of the Petén*. Washington, Carnegie Institute.
- Lynch, J.F. 1991. "Effects of hurricane Gilbert on birds in a dry tropical forest in the Yucatán Peninsula". *Biotropica* 23:488-496.
- Mabberley, D.J. 1998. *The plant book*. Cambridge, 2a. edición.
- Macario Mendoza, P.A. 1991. "La repoblación natural en una selva subperennifolia de Quintana Roo bajo aprovechamiento forestal". Tesis de maestría, Chapingo, Colegio de Posgraduados.
- Majid, M.A., I.M.M. Rahman, M.A.H. Shipar y R. Chodhury. 2004. "Physico-chemical characterisation, ant-microbial activity and toxicity analysis of *Swietenia mahogani* seed oil". *International Journal of Agriculture and Biology* (6)2:350-354.
- Makana, J.-R., y S.C. Thomas. 2005. "Effects of light gaps and litter removal on the seedling performance of six African timber species". *Biotropica* 37(2):227-237.



- Manzanero, M.A. 2003. "Estudio de la regeneración natural de las especies de interés económico, en árboles semilleros y áreas afectadas por incendios forestales, en las concesiones comunitarias de Carmelita y San Andrés, Petén, Guatemala". Tesis de Maestría, Universidad Rural de Guatemala.
- . 2005. *Establecimiento de la regeneración natural después del aprovechamiento y labores silviculturales*. Informe, CONAP, Petén.
- Mayhew, J.E., y A.C. Newton. 1998. *The silviculture of mahogany*. RU, CABI, Wallingford.
- Mayhew, J.E., M. Andrew, J.H. Sandom, S. Thayaparan y A.C. Newton. 2003. "Silvicultural systems for big-leaf mahogany plantations", en A. Lugo, J.C. Figueroa Colón y M. Alayón (eds.), *Big-leaf mahogany: Genetics, ecology and management*. Nueva York, Springer, pp. 261-277.
- Medina, E., H.-H. Wang, A.E. Lugo y N. Popper. 2003. "Growth-, water- and nutrient-related plasticity in hybrid mahogany leaf development under contrasting light regimes", en A. Lugo, J.C. Figueroa Colón y M. Alayón (eds.), *Big-leaf mahogany: Genetics, ecology and management*. Nueva York, Springer, pp. 146-168.
- Medjibe, V., y J.S. Hall. 2002. "Seed dispersal and its implications for silviculture of African mahogany (*Entandrophragma* spp.) in undisturbed forest in the Central Africa Republic". *Forest Ecology and Management* 170:249-257.
- Meerman, J. 2004. *Rapid ecological assessment Columbia River Forest Reserve past hurricane Iris*. Informe para el Ya'axche Conservation Trust y el Toledo Institute for Development and Environment.
- Miranda, F., y X.E. Hernández. 1963. "Los tipos de vegetación de México y su clasificación". *Bol. Soc. Bot. Mex.* 28:29-179.
- Morales, J.J. 1993. *Los huracanes en la península de Yucatán*. Mérida, Talleres Gráficos del Sureste.
- Morris, M.H., P. Negreros y C. Mize. 2000. "Sowing date, shade and irrigation affect big-leaf mahogany (*Swietenia macrophylla* King)". *Forest Ecology and Management* 132:173-181.
- Navarro, C., J. Wilson, A. Gillies y M. Hernández. 2003. "A new Mesoamerican collection of big-leaf mahogany", en A. Lugo, J.C. Figueroa Colón y M. Alayón (eds.), *Big-leaf mahogany: Genetics, ecology and management*. Nueva York, Springer, pp. 13-114.
- Negreros Castillo, P. 1991. "Ecology and management of mahogany (*Swietenia macrophylla* King) regeneration in Quintana Roo, Mexico". PhD thesis, Iowa State University, Ames.
- Negreros, P., y C. Mize. 1993. "Effects of partial overstory removal on the natural regeneration of a tropical forest in Quintana Roo, Mexico". *Forest Ecology and Management* 58:259-272.
- Negreros, P., y R.B. Hall. 1996. "First-year results of partial overstory removal and direct seeding of mahogany (*Swietenia macrophylla*) in Quintana Roo, Mexico". *Journal of Sustainable Forestry* 3(2/3):65-76.



- Nelson B.W., V. Kapos, J.B. Adams, W.J. Oliveira, O.P.G. Braun e I.L. do Amaral. 1994. "Forest disturbance by large blowdowns in the Brazilian Amazon". *Ecology* 75(3):853-858.
- Newton, A.C., J.P. Cornelius, P. Baker, A.C.M. Gillies, M. Hernández, S. Ramnarine, J.F. Mesén y A.D. Watt. 1996. "Mahogany as a genetic resource". *Botanical Journal of the Linnean Society* 122:61-73.
- Niembro R., A. 1995. *Producción de semilla de caoba Swietenia macrophylla King bajo condiciones naturales en Campeche, México*. Memoria, Avance en la Producción de Semillas Forestales en América Latina, CATIE, pp. 249-263.
- Nittler, J., y H. Tschinkel. 2005. *Community forest management in the Maya Biosphere Reserve of Guatemala: Protection through profits*. Informe para USAID y University of Georgia.
- Norghauer, J.M., J.R. Malcolm y B.L. Zimmerman. 2006a. "Juvenile mortality and attacks by a specialist herbivore increase with conspecific basal area of Amazonian *Swietenia macrophylla* (Meliaceae)". *Journal of Tropical Ecology* 22:1-10.
- Norghauer, J.M., J.R. Malcolm, B.L. Zimmerman y J.M. Felfili. 2006b. "An experimental test of density- and distant-dependent recruitment of mahogany (*Swietenia macrophylla*) in southeastern Amazonia". *Oecologia*.
- Ogata, N. 1993. "Explicación alternativa de la abundancia de *Brosimum alicastrum* (Moraceae) en el centro de la península de Yucatán, México". *Biótica*, nueva época 1:103-107.
- Oldeman, R.A.A. 1990. *Forests: Elements of silvology*. Berlín, Springer-Verlag.
- Oldeman, R.A.A., y J. van Dijk. 1991. "Diagnosis of the temperament of tropical rain forest trees", en A. Gomez-Pompa, T.C. Whitmore y M. Hadley (eds.), *Rain forest regeneration and management*. París, MAB series, vol. 6, UNESCO y Parthenon, pp. 21-89.
- Oliphant, J.N. 1928. *The cultivation of mahogany in British Honduras*. Paper, Third Empire Forestry Conference, pp. 517-524.
- Orellana Lanza, R., M. Balam Ku, I. Bañuelos Robles et al. 1999. "Evaluación climática", en P.A. Chico Ponce de León (comp.), *Atlas de procesos territoriales de Yucatán*. Universidad Autónoma de Yucatán, pp. 163-182.
- Patiño, F., y J. Marín. 2003. *Conservation and use of mahogany in forest ecosystems in Mexico*. Case Study No. 6, Forest Resources Division, FAO.
- Pennington, T.D. 1981. *A monograph of the neotropical Meliaceae*. Nueva York, The New York Botanical Gardens.
- . 2002. "Mahogany: Carving a future". *Biologist* 49:204-208.
- Pennington, T.D., y B.T. Styles. 1975. "A generic monograph of the Meliaceae". *Blumea* 22(3): 419-540.
- Pennington, T.D., y J. Sarukhán. 2005. *Árboles tropicales de México*. México, UNAM y Fondo de Cultura Económica, 3a. edición.
- Pereira, C.A., y H. Vester. 2001. *Hurricane effects on the Quintana Roo landscape: A vulnerability analysis*. Nueva York, Banco Mundial, GEF.



- Pérez Villegas, G. 1980. "El clima y los incendios forestales de Quintana Roo", en *Quintana Roo: problemática y perspectiva*. Conference proceedings, Cancún, Quintana Roo, octubre de 1980. Instituto de Geografía, UNAM, y Centro de Investigaciones de Quintana Roo, pp. 29-36.
- Poorter, L. 2001. "Light-dependent changes in biomass allocation and their importance for growth of rain forest tree species". *Functional Ecology* 15:113-123.
- Poorter, L., F. Bongers, F.J. Sterck y H. Wöll. 2005. "Beyond the regeneration phase: Differentiation of height – light trajectories among tropical tree species". *J. Ecology* 93: 256-267.
- Putz, F.E., M.A. Pinard, T.S. Fredericksen y M. Peña-Claros. 2004. "Forest science and the Bolfor experience", en D.J. Zarin, J.R.R. Alavalapati, F.E. Putz y M. Schmink, *Working forests in the Neotropics. Conservation through sustainable management?* Nueva York, Columbia University Press, pp. 64-96.
- Quevedo H., L. 1986. "Evaluación del efecto de la tala selectiva sobre la renovación de un bosque húmedo subtropical en Santa Cruz, Bolivia". MS Thesis, Universidad de Costa Rica.
- Ramos, J., y J. Grace. 1990. "The effects of shade on the gas exchange of seedlings of four tropical trees from Mexico". *Functional Ecology* 4(5):667-678.
- Ramos, J.M., y S. del Amo. 1992. "Enrichment planting in a tropical secondary forest in Veracruz, Mexico". *Forest Ecology and Management* 54:289-304.
- Richards, P.W. 1996. *The tropical rain forest. An ecological study*. Cambridge University Press.
- Robinson, C. 1998. "Selective logging and sustainable silviculture at the Rio Bravo Conservation and Management Area in Northwestern Belize". Durham, Nicholas School of the Environment, Duke University.
- Rodríguez Santiago, B., y J.C. Escoto P. 1990. "Caracterización de regeneración natural de caoba (*Swietenia macrophylla*) en San Felipe Bacalar, Q. Roo", en C. Rodríguez Franco y A.M. Fierros González (eds.), *Taller Internacional sobre Investigación en Silvicultura y Manejo de Selvas*, informe del Taller, 29 de octubre-9 de noviembre de 1990, Escarcega, Campeche. SARH-INIFAP y USDAFS-COFAN. Publicación COFAN núm. 006, pp. 212-232.
- Rodríguez Santiago, B., J. Chavelas Polito y X. García Cuevas. 1994. "Dispersión de semilla y establecimiento de caoba después de un tratamiento mecánico del sitio", en L.K. Snook, y A. Barrera de Jorgenson, *Madera, chicle, caza y milpa. Contribuciones al manejo integral de las selvas de Quintana Roo, México*. Memorias del Taller, Chetumal, julio de 1992, pp. 81-89.
- Roldan, A.I., y J.A. Simonetti. 2001. "Plant-mammal interactions in tropical Bolivian forests with different hunting pressures". *Conservation Biology* 15(3):617-623.
- Rollet, B. 1974. *L'architecture des forêts denses, humides, semperviventes de plaine*. Nogent-sur-Marne, Centre Technique Forestier Tropical.
- Roque, J.G. 1991. *Aspectos silvícolas para promover la regeneración de Swietenia macrophylla King y otras especies comerciales en la empresa forestal ejidal Nobbec, Quintana Roo*. Chetumal, Instituto Tecnológico Agropecuario núm. 16.



- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. México, Limusa.
- Sánchez, E.F., y L.A. Argüelles. 2004. *Programa de manejo forestal para el aprovechamiento de recursos forestales maderables del predio Central Prado*.
- Sánchez, O., y G.A. Islebe. 1999. "Hurricane Gilbert and structural changes in a tropical forest of south-eastern Mexico". *Global Ecology and Biogeography* 8:29-38.
- Sánchez, V., y R. Martínez. 1998. "Postdispersal fruit and seed removal by forest-dwelling rodents in a lowland rainforest in Mexico". *Journal of tropical Ecology* 14:139-151.
- Semarnat. 2003. *Ley General de Desarrollo Forestal Sustentable*. México, Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales.
- . 2005. *Reglamento de la Ley General de Desarrollo Forestal Sustentable*. México, Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales.
- Sheil, D., A. Salim, J. Chave, J. Vanclay y W.D. Hawthorne. 2006. "Illumination-size relationships of 109 coexisting tropical forest trees". *Journal of Ecology* 94:494-507.
- Shono, K., y L.K. Snook. 2004. "Growth of Big-leaf Mahogany (*Swietenia macrophylla*) in natural forest in Belize". *Tropical Resources* 23:23-30.
- Snook, L.K. 1989. "The search for sustainable tropical silviculture: Regeneration and growth of mahogany alter disturbance in Mexico's Yucatán forests". *Yale School of Forestry and Environmental Studies: TRI News* (otoño):3-5.
- . 1993. *Stand dynamics of mahogany (Swietenia macrophylla King) and associated species after fire and hurricane in the tropical forests of the Yucatán Peninsula, Mexico*. Doctoral Dissertation, Yale School of Forestry and Environmental Studies.
- . 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.
- . 1999. "Aprovechamiento sostenido de caoba (*Swietenia macrophylla* King) de las selvas de la península de Yucatán, México. Pasado, presente y futuro", en R.B. Primack, D. Bray, H.A. Galletti e I. Ponciano (eds.), *La Selva Maya. Conservación y desarrollo*. México, Siglo Veintiuno Editores, pp. 98-119.
- . 2000. "Regeneración y crecimiento de la caoba en las selvas naturales de Quintana Roo". *Ciencia Forestal en México* 87.
- . 2003. "Regeneration, growth and sustainability of mahogany in Mexico's Yucatán forests", en A., Lugo, J.C. Figueroa Colón y M. Alayón (eds.), *Big-leaf mahogany: Genetics, ecology and management*. Nueva York, Springer, pp 169-192.
- Snook, L.K., y P. Negreros. 2004. "Regenerating mahogany (*Swietenia macrophylla* King) on clearings in México's Maya forest: The effects of clearing treatment and cleaning on seedling survival and growth". *Forest Ecology and Management* 189:143-160.
- Snook, L.K., L. Cámara Cabrales y M.J. Kelty. 2005a. "Six years of fruit production by mahogany trees (*Swietenia macrophylla* King): Ppatterns of variation and implications for sustainability". *Forest Ecology and Management* 206:221-235.



- Snook, L.K., V.A. Santos Jiménez, M. Carreón Mundo, C. Chan Rivas, F.J. May Ek, P. Mas Kantún, C. Hernández Hernández, A. Nolasco Morales y C. Escobar Ruiz. 2005b. "Ordenación de bosques naturales para la explotación sostenible de la caoba (*Swietenia macrophylla*): experiencias en bosques comunales de México", en CITRO, *Primer Congreso Internacional de Casos Exitosos de Desarrollo Sostenible del Trópico, Veracruz, México*. CITRO, Univ. Veracruzana, resumen, pp. 118-121.
- Snook, L.K., H. Iskander, J. Chow, J. Cohen y J. O'Connor. 2005c. "Supervivencia y crecimiento de caoba en claros post-extracción en Belice, a partir de semillas y plántulas". *Recursos Naturales y Ambiente* 44:76-83.
- Stanley, S.A. 1999. "Prescribed fire to augment the regeneration of mahogany (*Swietenia macrophylla*) and Spanish cedar (*Cedrela odorata*) in the Maya Biosphere Reserve, Guatemala". MSc Thesis, North Carolina State University.
- Stevenson, N.S. 1927. "Silvicultural treatment of mahogany forests in British Honduras". *Empire Forestry Journal* 6:219-227.
- Stöger, K., y H. Galletti. 1987. "El efecto silvicultural del sistema de aprovechamiento actual en el Plan Piloto Forestal de Quintana Roo, México". Taller Internacional sobre Silvicultura y Manejo de Selvas. SARH-COFAN-FAO, Chetumal, 11-20 de mayo de 1987.
- Styles, B.T. 1981. "Swietenioideae". *Flora Neotropica Monograph* 28: 359-418.
- Styles, B.T., y P.K. Khosla. 1976. "Cytology and reproductive biology of Meliaceae", en J. Burley y B.T. Styles (eds.), *Tropical trees: Variation, breeding and conservation*. Londres, Academic Press, pp. 61-67.
- Swaine, M.D., y T.C. Whitmore. 1988. "On the definition of ecological species groups in tropical rain forests". *Vegetatio* 75:81-86.
- Synnott, T.J. 1975. "Factors affecting the Regeneration and Growth of Seedlings of *Entandrophragma utile* (Dawe y Sprague) Sprague". Ph.D. thesis, Makerere University, Kampala.
- Tanner, E.V.J., V. Kapos y J.R. Healey. 1991. "Hurricane effects on forest ecosystems in the Caribbean". *Biotropica* 23:513-521.
- Terborgh, J. 1990. "Seed and fruit dispersal – commentary", en K.S. Bawa y M. Hadley (eds.), *Reproductive ecology of tropical forest plants*. París, UNESCO y The Parthenon Publishing Group, pp. 181-190.
- Torres Rojo, J.M. 2003. "Análisis técnico del sistema de manejo conocido como Plan Piloto Forestal de Quintana Roo", en D.B., Bray, V. Santos Jiménez y N. Armijo (eds.), *Investigaciones en apoyo de una economía de conservación en la Zona Maya de Quintana Roo*, informes sobre proyectos de investigación colaborativa entre instituciones académicas en México, Estados Unidos y la OEPFZM. UNORCA, pp. 38-46.
- Torres, J.M., D.B. Bray y P. Negreros. 2006. *Análisis del sistema de Manejo de caoba aplicado en el sureste de México*. Borrador.



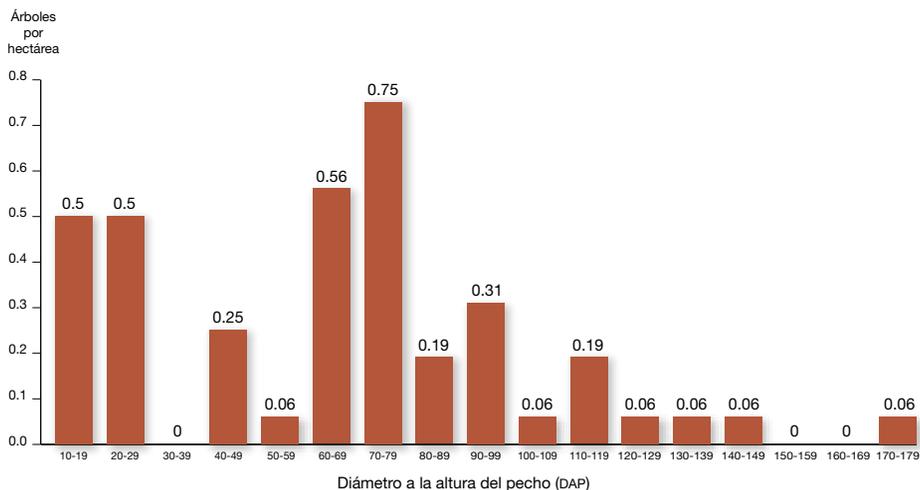
- Uriarte, M., C.D. Canham, J. Thompson, J.K. Zimmerman y N. Brokaw. 2005. "Seedling recruitment in a hurricane-driven tropical forest: Light limitation, density-dependence and the spatial distribution of parent trees". *Journal of Ecology* 93:291-304.
- Van Rheenen, H.M.P.J.B., R.G.A. Boot, M.J.A. Werger y M.U. Ulloa. 2004. "Regeneration of timber trees in a logged tropical forest in north Bolivia". *Forest Ecology y Management* 200:39-48
- Veríssimo, A., P. Barreto, R. Tarifa y C. Uhl. 1995. "Extraction of a high value natural resource in Amazonia: The case of mahogany". *Forest Ecology and Management* 72:39-60.
- Veríssimo, A., y J. Grogan. 1998. "Synthesis of the situation of mahogany at international level". Meeting of the Working Group on Mahogany. Belém, IMAZON.
- Vester, H. 1997. "The trees and the forest. The role of tree architecture in canopy development; a case study in secondary forests (Ararcuara, Colombia)". Tesis de doctorado, Universidad de Ámsterdam.
- Vester, H.F.M., y S. Calmé. 2003. "Los ecosistemas terrestres de la península de Yucatán: estado actual de los paisajes, vegetación, flora y fauna", en P. Colunga García Marín y A. Larqué Saavedra (eds.), *Naturaleza y sociedad en el área maya: pasado, presente y futuro*. México, Academia Mexicana de Ciencias y el Centro de Investigación Científica de Yucatán, pp. 159-173.
- Vester, H.F.M., y M.A. Navarro M. 2005. "Ecological issues in community tropical forest management in Quintana Roo, Mexico", en D.B. Bray, L. Merino Pérez y D. Barry, *The Community Forests of Mexico*, pp.184-213.
- Wadsworth, F.H., E. González González, J.C. Figueroa Colón y J. Lugo Pérez. 2003. "Fifty-nine-year Performance of planted big-leaf mahogany (*Swietenia macrophylla* King) in Puerto Rico", en A. Lugo, J.C. Figueroa Colón y M. Alayón (eds.), *Big-leaf mahogany: Genetics, ecology and management*. Nueva York, Springer, pp. 342-357.
- Walker, L.R., y L.E. Neris. 1993. "Posthurricane seed rain dynamics in Puerto Rico". *Biotropica* 25:408-418.
- Walters, B.B., C. Sabogal, L.K. Snook y E. de Almeida. 2005. "Constraints and opportunities for better silvicultural practice in tropical forestry: An interdisciplinary approach". *Forest Ecology and Management* 209:3-18.
- Wang, H.-H., y F.N. Scatena. 2003. "Regeneration after hurricane disturbance of big-leaf and hybrid mahogany plantations in Puerto Rico", en A., Lugo, J.C. Figueroa Colón y M. Alayón (eds.), *Big-leaf mahogany: Genetics, ecology and management*. Nueva York, Springer, pp. 237-257.
- Ward, S.E., y A.E. Lugo. 2003. "Twenty mahogany provenances under different conditions in Puerto Rico and the U.S. Virgin Islands", en A., Lugo, J.C. Figueroa Colón y M. Alayón (eds.), *Big-leaf mahogany: Genetics, ecology and management*. Nueva York, Springer, pp. 29-93.



-
- Whigham, D.F., I.Olmsted, E. Cabrera Cano y M.E. Harmon. 1991. "The impact of hurricane Gilbert on trees, litterfall and woody debris in a dry tropical forest in the north-eastern Yucatán Peninsula". *Biotropica* 23:434-441.
- Whitman, A.A., N.V.L. Brokaw y J.M.Hagan. 1997. "Forest damage caused by selection logging of mahogany (*Swietenia macrophylla*) in northern Belize". *For. Ecol. and Management* 92:87-96.
- Whitmore, T.C. 1991. "Tropical rain forest dynamics and its implications for management", en A. Gómez-Pompa, T.C. Whitmore y M. Hadley (eds.), *Rainforest regeneration and management*. París, UNESCO y Parthenon Publishing Group, pp. 67-89.
- . 1998. *An introduction to tropical rain forest*. Oxford, Clarendon Press.
- . 2003. "Mahogany: Tree of the future", en A., Lugo, J.C. Figueroa Colón y M. Alayón (eds.), *Big-leaf mahogany: Genetics, ecology and management*. Nueva York, Springer, pp. 1-5
- Wolffsohn, A.A. 1961. "An experiment concerning mahogany germination". *Empire Forest Review* 40(1):71-72.
- . 1967. "Post hurricane forest fires in British Honduras". *Commonwealth Forest Review* 46:233-238.
- . 1989. "Informe al Gobierno de México sobre la selva del norte de Quintana Roo".
- Wright, A.C.S., D.H. Romney, R.H. Arbuckle y V.E. Vial. 1959. *Land in British Honduras*. Londres, Colonial Research Publication No. 24, Colonial Office.

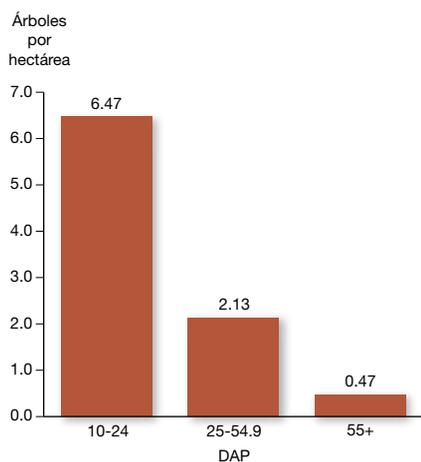
ANEXO I. DISTRIBUCIONES DIAMÉTRICAS DE LA CAOBA PUBLICADAS

En este anexo se presentan gráficas con algunos datos de las publicaciones analizadas en el apartado I.7, para hacer más evidente la distribución diamétrica de las muestras de caoba.



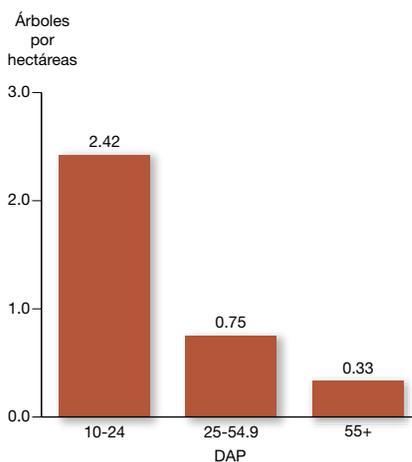
Gráfica 1. Bolivia

Fuente: Quevedo (1986), cuadro 41a. Bolivia.



Gráfica 2. Petcacab

FUENTE: Chan (2005), p. 42.



Gráfica 3. Chacchoben

FUENTE: Chan (2005), p. 42.



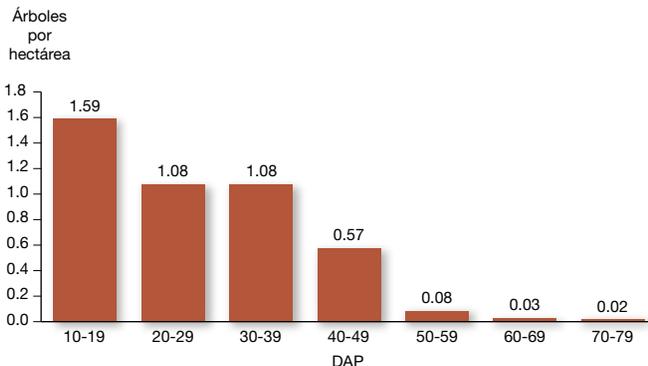
Gráfica 4.

Predio Central Prado

FUENTE: Sánchez y Argüelles (2004), apéndice 9, p. 3.

NOTA: promedio de las densidades por hectárea en un predio de 750 ha cerca de Noh-Bec, donde toda caoba comercial fue aprovechada en los años ochenta.

ÁREA INVENTARIADA: 75 ha para árboles >25 cm DNP; 37.5 ha para árboles de 10-24 cm DNP.

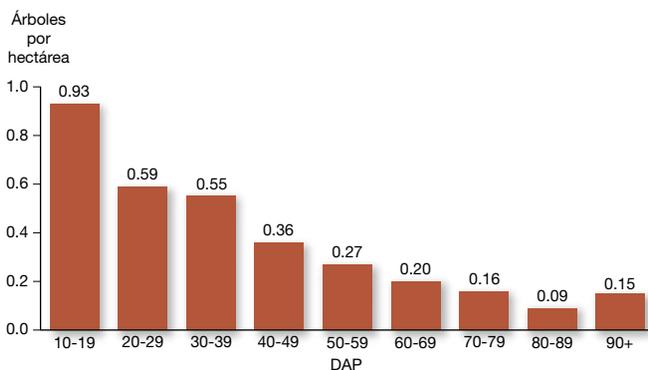


Gráfica 5.

FUENTE: López Tejada (2006)

NOTAS: 30 parcelas de una hectárea, 21 con árboles de caoba, establecidas en 1992.

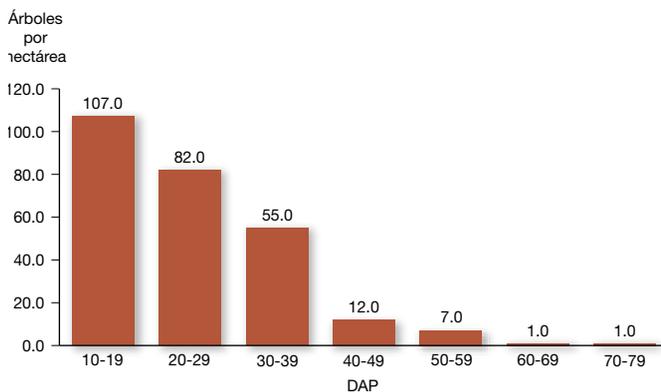
Número de árboles de caoba en 30 ha.

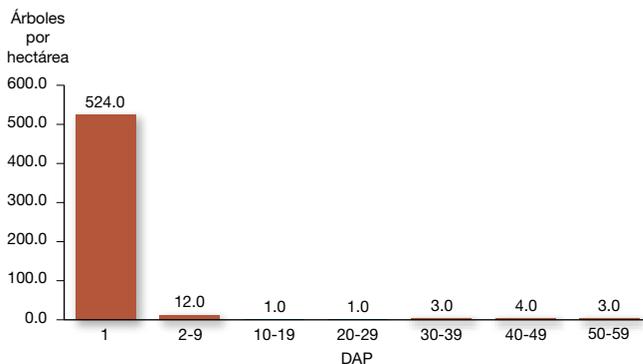


Gráfica 6.

Belice

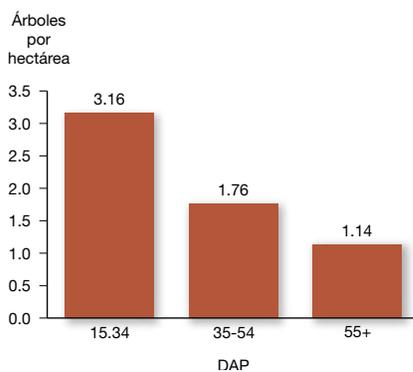
FUENTE: Bird (1998), resumido por O. Rosado (1999).





Gráfica 7.

FUENTE: Vester y Navarro (2005).



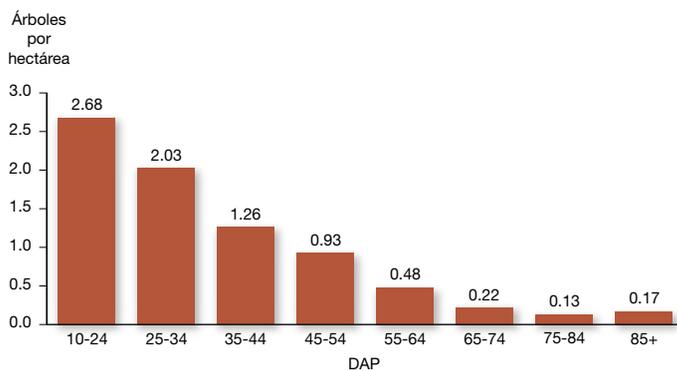
Gráfica 8. Ejido Noh-Bec

FUENTE: Argüelles (1991).

Gráfica 9. Ejido Noh-Bec
(PdMF)

FUENTE: Argüelles, Sánchez, Caballero y Ramírez (1998).

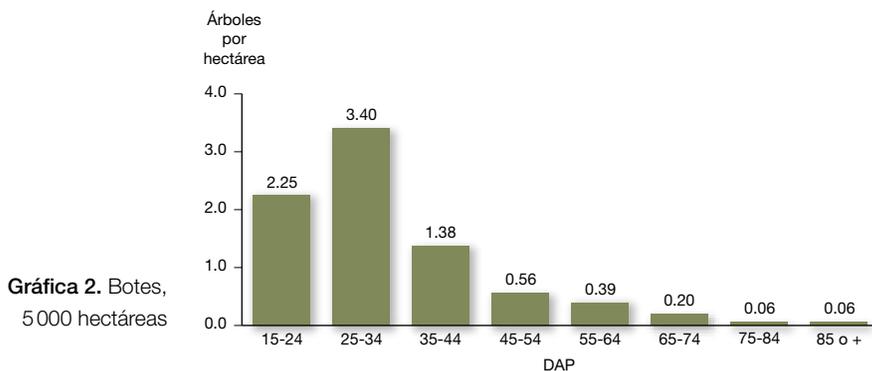
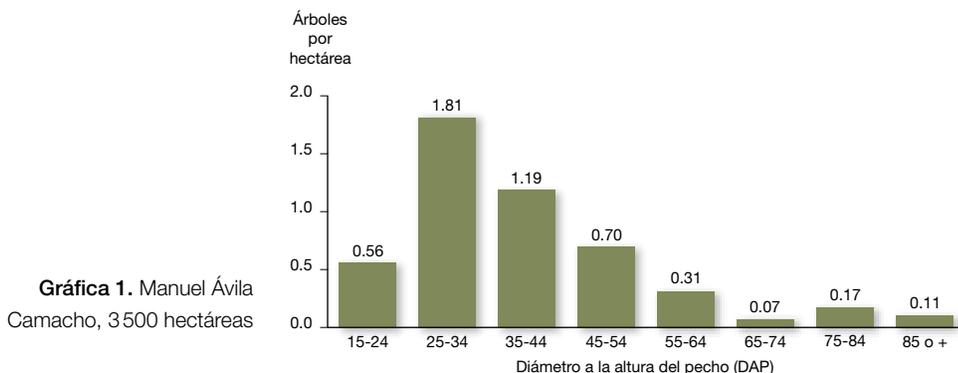
NOTAS: superficie forestal aprovechable en el área. Distribución diamétrica de la caoba en la zona de uso múltiple de la Reserva de la Biosfera Maya, El Petén, Guatemala.



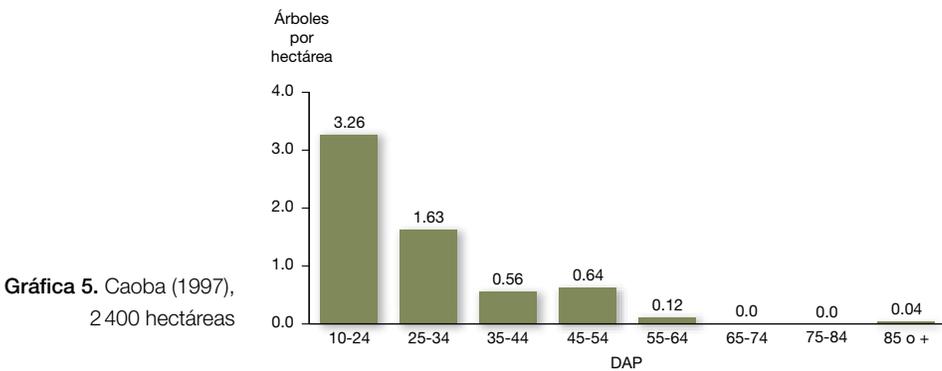
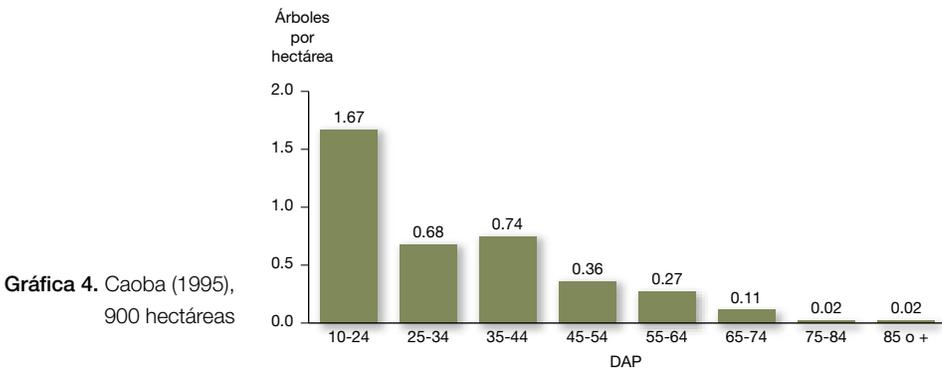
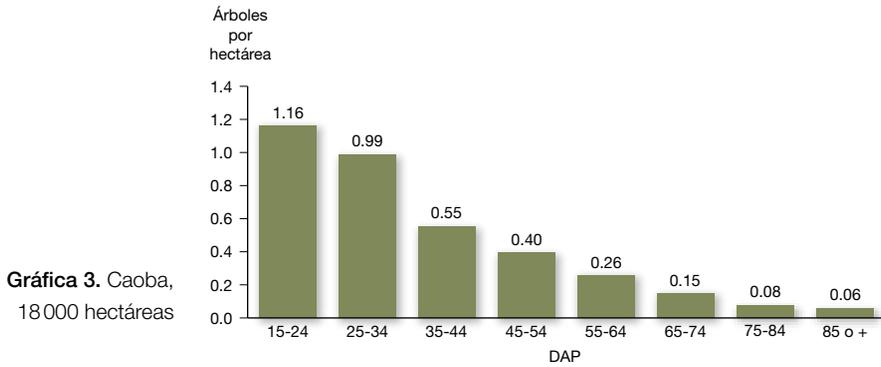
ANEXO II. DISTRIBUCIONES DIAMÉTRICAS DE LA CAOBA EN INVENTARIOS*

Este anexo presenta gráficas con algunos resultados de los inventarios en 28 ejidos de Quintana Roo y Campeche durante los últimos 15 años, para hacer más evidente la distribución diamétrica de las muestras de caoba. El análisis de estos datos se hace en el apartado I.7. Los resultados fueron usados para la preparación de los programas de manejo forestal de los ejidos y para conseguir permisos para los aprovechamientos forestales, pero no han sido publicados.

QUINTANA ROO

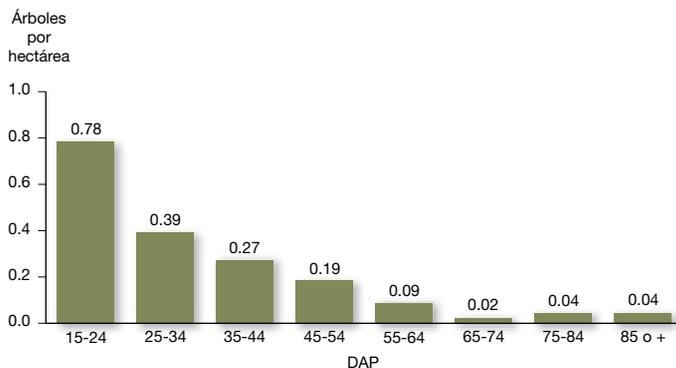


*Distribución por tamaños de la caoba en los inventarios ejidales en Quintana Roo y Campeche en los últimos años. La intensidad de muestreo fue típicamente de 2%. Los datos fueron proporcionados por el ingeniero Felipe Sánchez.

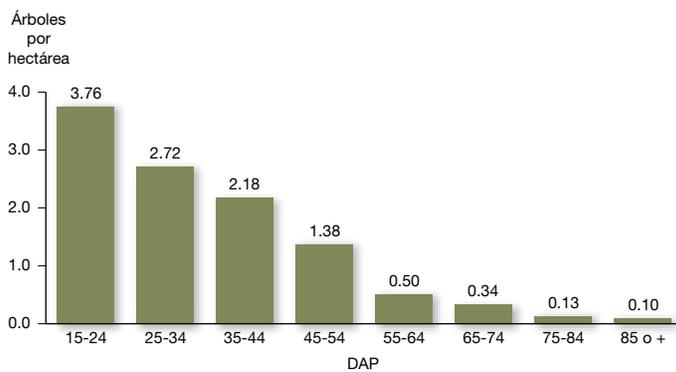




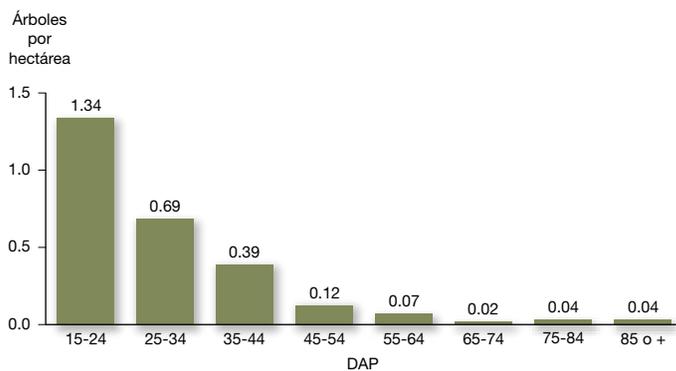
Gráfica 6. Chacchoben,
5 000 hectáreas



Gráfica 7. Los Divorciados,
3 200 hectáreas

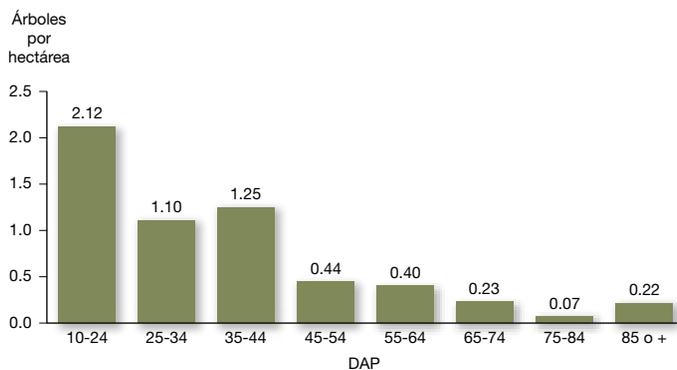


Gráfica 8. Nuevo
Guadalajara,
6 000 hectáreas

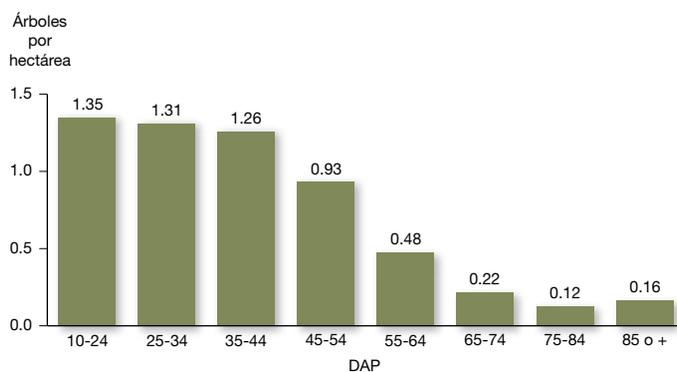




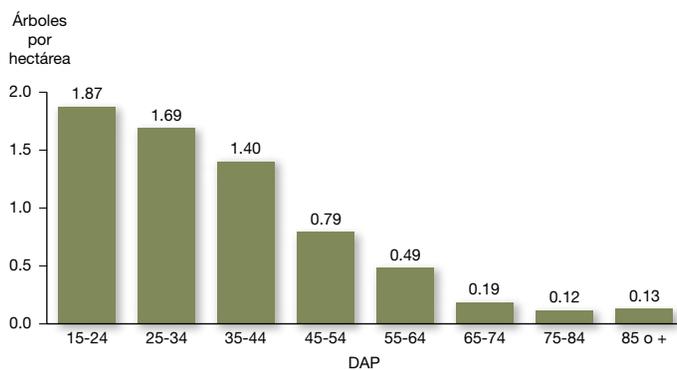
Gráfica 9. Noh-Bec (1992),
3 500 hectáreas



Gráfica 10. Noh-Bec
(1995-1996),
6 900 hectáreas

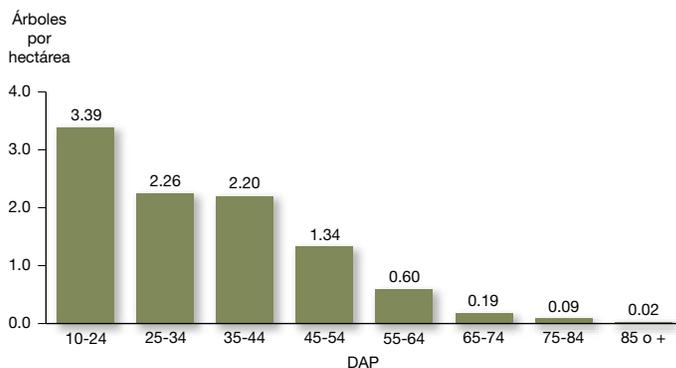


Gráfica 11. Petcacab,
21 000 hectáreas

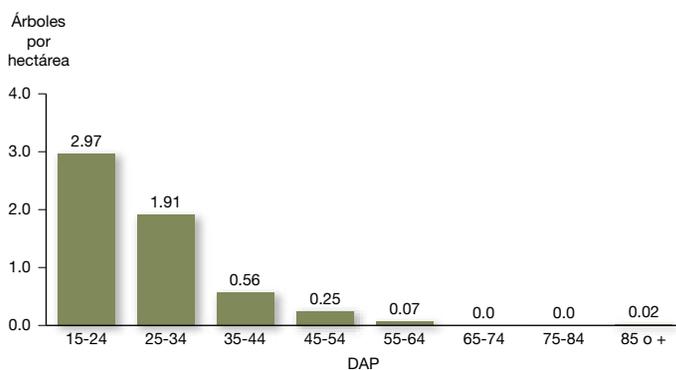




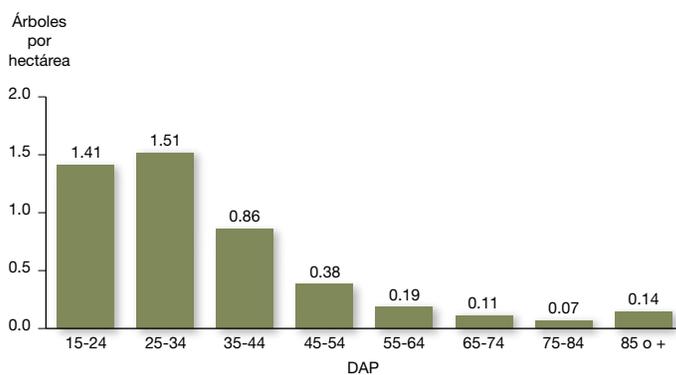
Gráfica 12. Petcacab
(1993), 6000 hectáreas

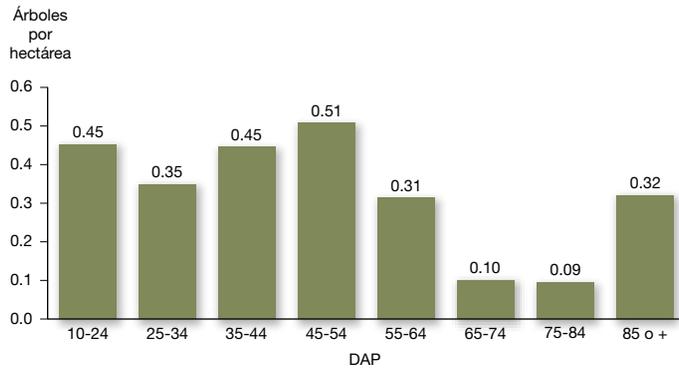


Gráfica 13. Planta de la
Noria, 6000 hectáreas



Gráfica 14. Tres Garantías,
20000 hectáreas

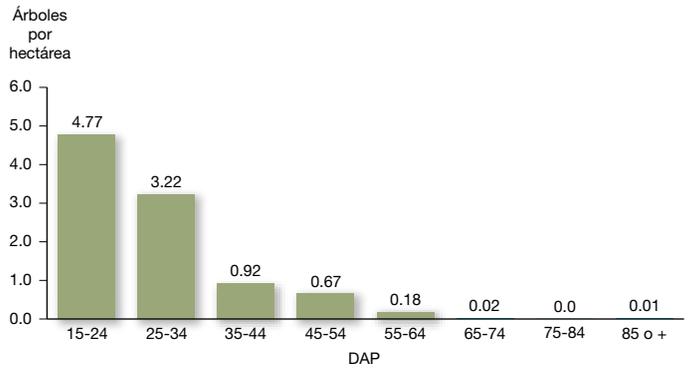




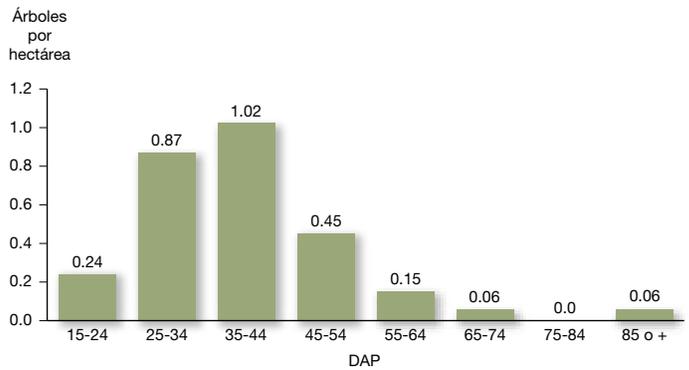
Gráfica 15. Tres Garantías (1993), 3.300 hectáreas

ZONA MAYA

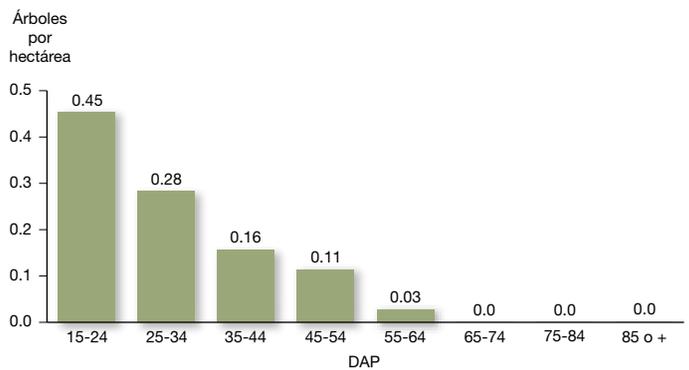
Gráfica 16. Cafetal
Limones, 10 000 hectáreas



Gráfica 17. Chan Santa
Cruz, 3 500 hectáreas

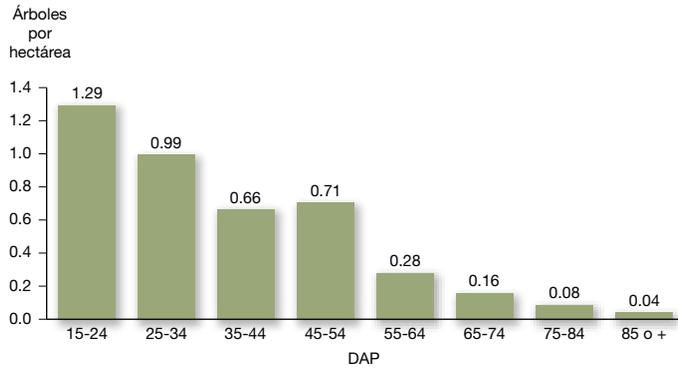


Gráfica 18. Chunhuas,
7 000 hectáreas

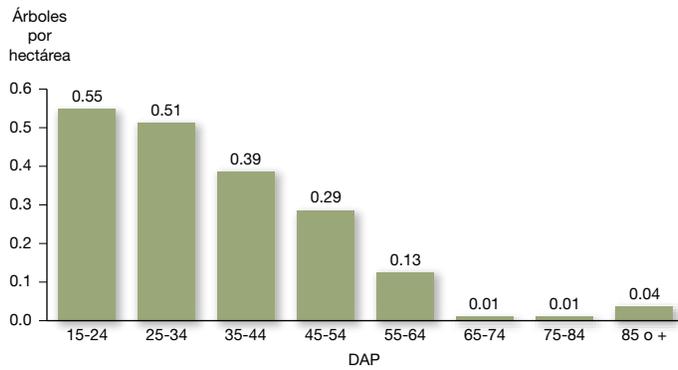




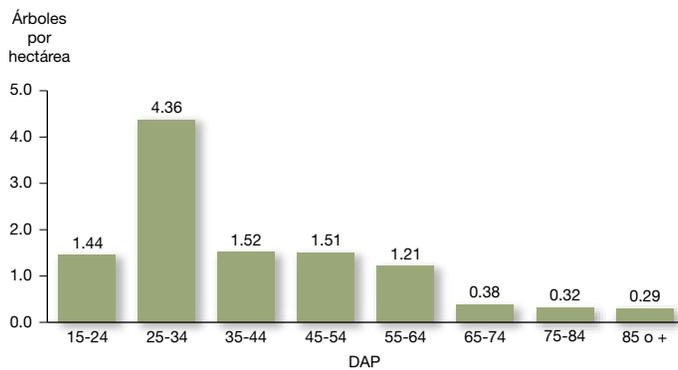
Gráfica 19. Felipe Carrillo
Puerto, 25 000 hectáreas

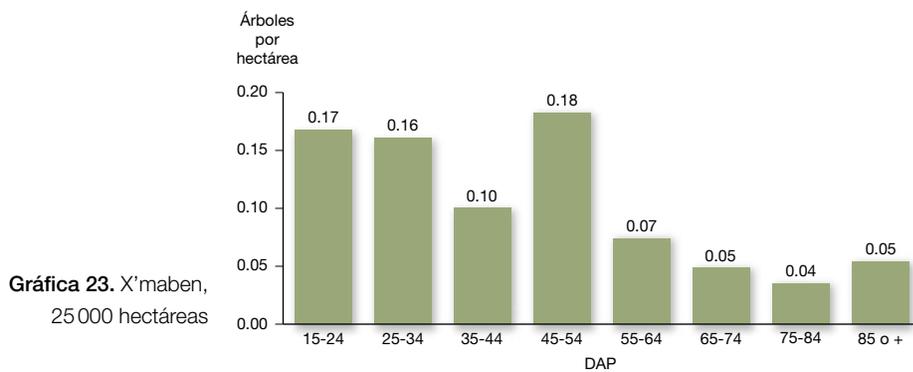
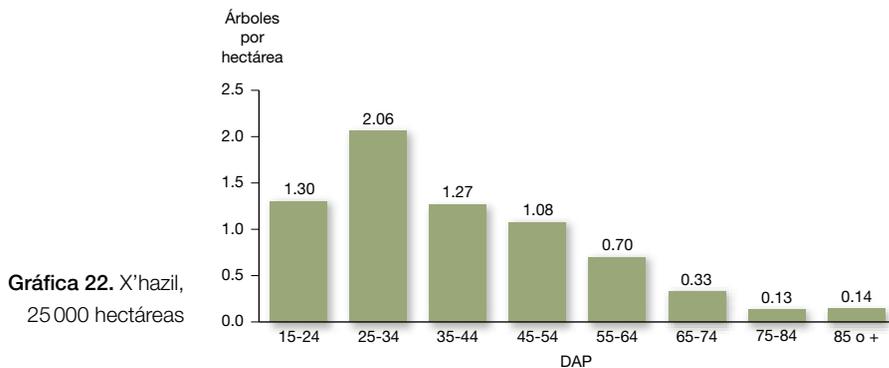


Gráfica 20. Laguna Kana,
10 000 hectáreas

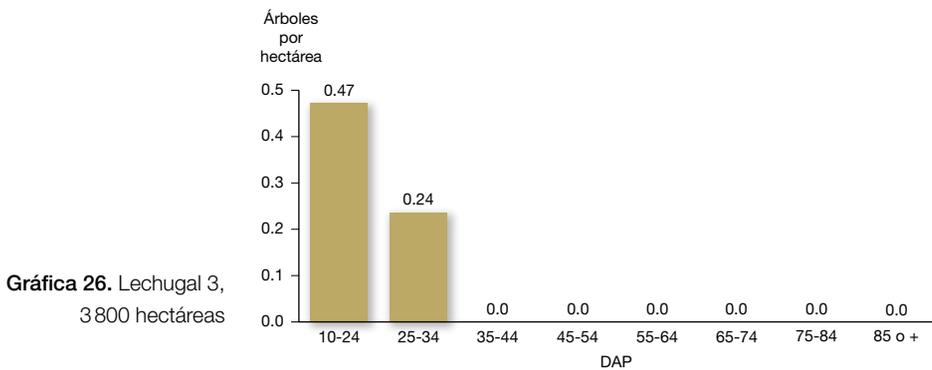
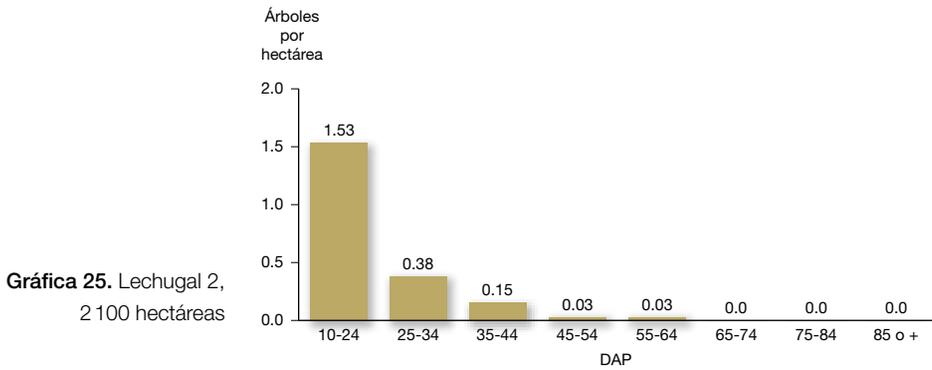
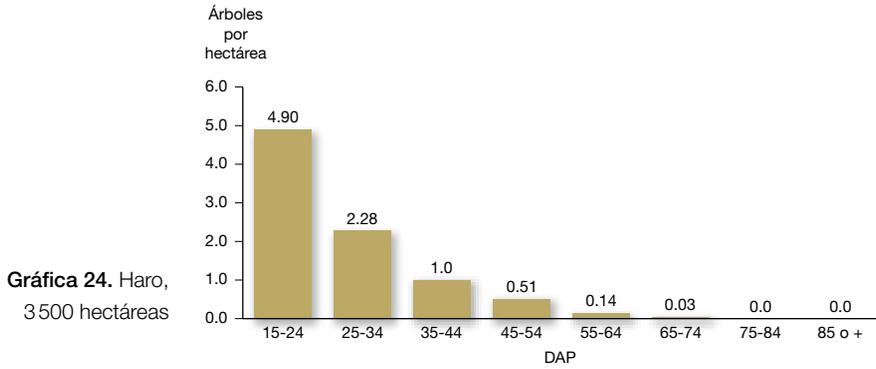


Gráfica 21. Naranjal
Poniente, 8 000 hectáreas



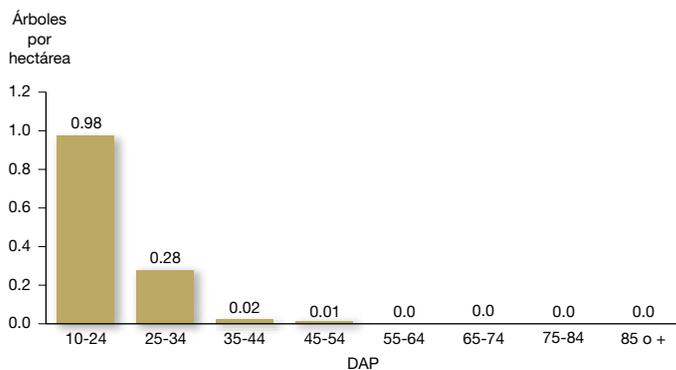


CAMPECHE

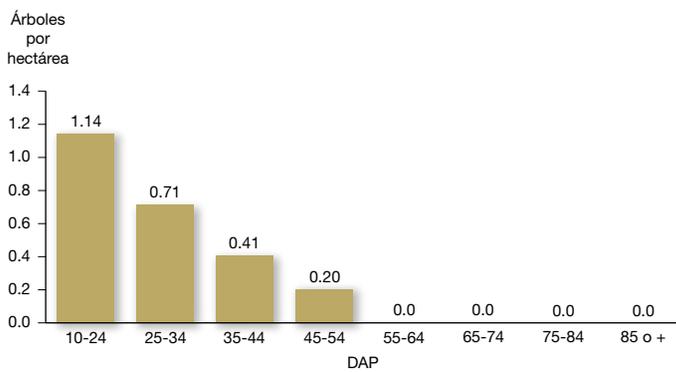




Gráfica 27. Pixoyal,
5 000 hectáreas



Gráfica 28. Colorado,
5 000 hectáreas



ANEXO III. SILVICULTURA DE LA CAOBA Y GESTIÓN CULTURAL COMUNITARIA

Este anexo proporciona una reseña de diversos aspectos sobre el manejo, el aprovechamiento y la historia de las selvas de Campeche y Quintana Roo, junto con algunas recomendaciones. Estos elementos están incluidos con más detalle en el informe completo presentando al Corredor Biológico en 2007, en los siguientes capítulos:

- La silvicultura de las selvas con caoba:
 - El control del aprovechamiento: el sistema de ordenación forestal; los diámetros mínimos; el ciclo de corta; el turno; inventarios.
 - Producción y productividad maderable: los sistemas de extracción; crecimiento en diámetro y volumen; los impactos del aprovechamiento en Quintana Roo y en otros países; los impactos socioeconómicos; la erosión genética; pronósticos del crecimiento y producción.
 - La sustentabilidad: ¿qué quiere decir sustentabilidad?; el rendimiento sostenido; ¿sostener qué en esta región?; interpretaciones, objetivos, impactos; el camino hacia la sustentabilidad forestal.
 - Tratamientos silvícolas: silvicultura en bosques naturales de Campeche y Quintana Roo: enriquecimiento, aperturas, tratamientos silvícolas selectivos; experiencias relevantes en otros países de América tropical; conclusiones sobre los tratamientos silvícolas.
 - Conclusiones sobre sistemas silvícolas.

- La gestión de las selvas con caoba:
 - La organización de la explotación forestal: reseña histórica.
 - El papel del Estado: obligaciones legales; el estatus legal de las selvas; Cites; la NOM-059; los procedimientos administrativos y trámites.
 - El modelo del manejo ejidal; certificación; fortalezas y debilidades; el papel de los ejidos en la conservación y la deforestación.
 - Conclusiones y recomendaciones sobre la gestión: el panorama regional y ejidal.

- Síntesis de las recomendaciones



Se presenta una descripción y un diagnóstico de estos elementos, además de una evaluación del conjunto y las recomendaciones.

Hoy día, como en los tiempos de MIQRO, el sistema de control de aprovechamientos es un *sistema policíclico, selectivo*, con un *ciclo de corta*, regido por *controles por área* (superficies anuales iguales y volúmenes variables) o por *controles por volumen* (áreas anuales equiproductivas pero variables en superficie), así que el volumen de cada cosecha anual es igual para las *especies guía*, principalmente la caoba, junto con límites del *diámetro mínimo* (uno para especies preciosas, otro para las demás).

El ciclo de corta ha sido fijado en 25 años desde 1956. Esta decisión no está bien respaldada por razones técnicas, económicas o silvícolas. Es una decisión algo arbitraria, con ventajas y desventajas. Se recomienda mantenerlo como una norma indicativa, con la opción de variarlo según los resultados de estudios, ensayos y modelos.

Se recomienda que el aprovechamiento de la caoba siga respetando los mismos diámetros mínimos como guía, pero no como regla absoluta, con cierta flexibilidad para tomar en cuenta el estatus, vigor, calidad y competitividad de los árboles individuales. Para las demás especies, los diámetros mínimos de aprovechamiento deben revisarse y aplicarse según la abundancia y facilidad de la regeneración natural, y según los mercados para diferentes tamaños y calidades.

Para la mayoría de los ejidos se recomienda mantener el sistema básico de ordenación, mientras se siga intentando mejorar su sistema de manejo y aumentar el mercado para más productos. En algunos ejidos, el aumento en el mercado para otras especies y calidades ha abierto otras opciones para diferentes técnicas y sistemas. Para ejidos y propiedades con superficies forestales pequeñas se recomienda desarrollar más experiencias y prácticas para sistemas uniformes, siguiendo los esfuerzos iniciados en Prado Central.

Los inventarios de los últimos 25 años han tenido puntos débiles en sus diseños y en su implementación. La mayoría de los ejidos no ha tenido inventarios de toda su área forestal permanente, lo que inevitablemente debilita la buena programación de sus cosechas. Además, las fórmulas y tablas usadas para calcular los volúmenes a pie son antiguas, muchas veces de los tiempos de MIQRO, poca adecuadas para el arbolado de hoy. Urge una revisión de los sistemas de inventario para mejorar su eficiencia estadística y económica, y adaptarlos a las múltiples necesidades de manejo. Se recomienda un sistema de inventarios basado en diámetros (no en alturas de fuste limpio) y la elaboración de nuevas tablas de volu-



men para las principales especies. Durante 2008 se ha publicada una nueva guía para inventarios (Synnott, 2008, *Una guía para el manejo de selvas comunitarias en Campeche y Quintana Roo, México*, México, The Nature Conservancy). Los inventarios llevados a cabo conforme con el reglamento de la LGDFS (y otras reglas de la Semarnat) proporcionan resultados de muy poca confiabilidad para cada anualidad, lo que lleva con frecuencia a pedir autorización para realizar modificaciones en los PdMF, con sus demoras y costos.

Existen tres principales sistemas de extracción de madera comercial en la región: el sistema tradicional con maquinaria pesada, con carriles de arrime largos y una deficiencia de caminos secundarios; el sistema Ramaleo-Pasteca, con camiones tipo rabón, principalmente en Campeche, con muchos caminos transitables hasta cada árbol cosechado y pocos carriles de arrime, y el sistema Zafar, con tractores agrícolas adaptados. En los últimos años se observa más interés (pero pocos apoyos) para el uso de maquinaria forestal especializada y ligera. Urge promover sistemas de extracción más eficientes, con inversiones en tractores y maquinaria adecuados. Se debe promover la construcción de carriles de arrime y caminos secundarios con una distribución adecuada, según un monteo detallado de los árboles aprovechables.

Se reconoce que los futuros volúmenes de las especies más aprovechadas (caoba, cedro, granadillo, ciricote) van a basarse en sus incrementos anuales, menos que en los aprovechamientos anteriores (con base en el capital acumulado). Para estimar las tasas de crecimiento y productividad de madera, se establecieron unas miles de parcelas permanentes entre 1990 y 1995, pero INIFAP y las autoridades forestales no han mostrado interés en medirlas o en desarrollar modelos de producción, y la mayoría de las parcelas están ahora abandonadas. Así que las tasas de crecimiento actual y la producción futura, son desconocidas. Aun así, es urgente promover el uso y procesamiento de más especies para mantener la viabilidad social y económica del manejo.

Hay algunas estimaciones de los impactos de los aprovechamientos, pero los datos son escasos. No hay manera de relacionar los datos de “impactos” con el concepto de “daño”, mucho menos con sus implicaciones para la productividad y regeneración. El informe incluye un análisis tentativo de los datos disponibles y de la literatura para evaluar los impactos de los aprovechamientos sobre la caoba. Resulta claro que los rendimientos de caoba en el segundo ciclo van a ser mucho menores que en el primero, pero no hay evidencia de que los aprovechamientos hayan perjudicado la supervivencia ni la calidad genética de la especie.



Las últimas cosechas de maderas preciosas —el palo de tinte, los durmientes y hasta la extracción de la palizada de buena calidad— han dado como resultado una cierta descapitalización del bosque, en términos del valor comercial de la madera. Este problema no debe exagerarse. Los bosques todavía tienen mucha madera en pie con valor comercial potencial, y los valores de la biodiversidad y los servicios ambientales siguen intactos. El valor de la madera ha sido convertido, en parte, en el valor del capital humano y de la organización del manejo forestal ejidal. Ahora, hay que dar valor a las demás maderas, para asegurar que las comunidades mantengan sus AFP, su compromiso e interés en la sustentabilidad de su manejo productivo.

Con tratamientos silvícolas se puede aumentar el número y el crecimiento de los árboles de caoba y de otras especies valiosas en todas sus etapas. Para esta región se recomienda seguir con prácticas que dan resultados claramente visibles y fáciles de medir y evaluar, siempre y cuando tengan costos mínimos. Por otro lado, se recomienda que los tratamientos con costos o impactos ambientales más altos se queden en el área de investigación o demostración, hasta que haya conclusiones confiables sobre su productividad, rentabilidad y balance costo-beneficio.

En general, los problemas de la silvicultura pueden resolverse mejor usando los productos que la selva proporcione, en vez de manipularla para que produzca lo que uno quiera o pueda vender fácilmente ahora; debe procesarse y venderse más especies en vez de eliminarlas.

El informe incluye un análisis detallado de la sustentabilidad, junto con los conceptos del desarrollo sustentable, el manejo forestal sustentable y el rendimiento sostenido. Se destaca la necesidad de identificar los objetivos de los mismos dueños, los posibles conflictos con los objetivos de la sociedad en general (o por lo menos con los reglamentos promovidos por las autoridades) y las actividades que afecten el logro de estos objetivos. Se considera que la sustentabilidad del manejo forestal es una meta: el manejo debe dirigirse hacia la sustentabilidad, sin imaginar nunca que un sistema ya sea definitivamente sustentable, o que ya llegó a la sustentabilidad. Los siguientes elementos pueden formar un sistema silvicultural, que avance hacia la sustentabilidad:

1. Control del aprovechamiento:

- *Normas flexibles* para volúmenes, tamaños, calidades, áreas y superficies anuales y periódicas, para diferentes sitios y hábitats, determinados por



las características de cada especie (abundancia, regeneración e incrementos) y por los mercados y precios.

- *Producción basada en incrementos volumétricos*, indicados por modelos de cómputo, derivados de las mediciones de árboles y parcelas permanentes.
- *Inventarios* indicativos de gran escala (AFP completa) y monteos de todos los árboles aprovechables con un año de anticipación.
- *Aprovechamiento de bajo impacto*, con caminos bien planeados y maquinaria adecuada.

2. Los productos aprovechados: comercialización de más especies y productos, maderables y no maderables, manteniendo o aumentando los volúmenes anuales totales para aprovechar más la productividad del bosque:

- El corte intensivo de maderas blandas, en todos los tamaños aceptados en el mercado (más de 25-30 cm DNP), promoviendo su regeneración por rebrotes y semillas en aberturas o claros.
- El corte de maderas duras, en los tamaños aceptados por la industria de pisos en Chetumal, usando aserraderos portátiles donde no haya una red de caminos de acceso. Hasta ahora, estas especies tienen una regeneración abundante.
- El corte de maderas preciosas (caoba, cedro, ciricote...), fijando diámetros mínimos para asegurar la producción de semillas.
- El aprovechamiento de árboles sin valor maderable (por su forma, defectos o propiedades técnicas) para leña, carbón, palizadas (siempre conservando árboles semilleros, y las especies amenazadas o de valor crítico para la fauna silvestre).

3. Tratamientos silvícolas: intervenciones a favor de especies e individuos valiosos, de preferencia combinadas con otras actividades en el bosque, siempre con costos mínimos:

- Enriquecimientos en bacadillas, claros y milpas abandonadas.
- Liberación de árboles valiosos ya establecidos para una futura cosecha.
- Corte de lianas en los árboles seleccionados para aprovechamiento o liberación.
- Siembra de semillas al inicio de las lluvias.



El informe incluye también una reseña de las experiencias con tratamientos silvícolas en la región. Durante la concesión de MIQRO se ensayaron los tratamientos silvícolas intensivos ya aplicados en Belice, pero fueron abandonados pronto. También se aplicó un gran programa de enriquecimiento, conocido como Enriquecimiento bajo dosel protector, en áreas accesibles, pero no en las de corte en la concesión, y que de nuevo pronto fue abandonado. En los últimos 25 años se ha seguido con enriquecimientos, tratamientos selectivos y la abertura de claros para promover la regeneración natural, principalmente en Quintana Roo y en Belice. Estas experiencias, ensayos y opciones están revisados en detalle. Todos tienen sus costos y beneficios, pero no hay datos confiables ni sobre los costos ni sobre las implicaciones para aumentar la productividad y la futura producción de las maderas comerciales. Para el manejo ejidal, no se puede recomendar las prácticas más costosas por la ausencia de una muestra clara de que estas intervenciones constituyen inversiones rentables y apropiadas.

Es evidente que un aumento en la demanda para más especies, calidades y productos no garantiza mejoras en el manejo. Sin embargo, es un paso necesario para ampliar la paleta de opciones para los gerentes y para sostener el manejo forestal.

La última parte del informe abarca la organización del aprovechamiento y manejo forestal hasta ahora. Parece que los aprovechamientos comerciales en esta región empezaron con el palo de tinte a partir de la década de 1540 en Campeche y alrededor de 1683 en Belice. El aprovechamiento de la caoba empezó en 1717 o 1720, cerca del río Hondo. Después, los cortes de la caoba se extendieron por todo Belice, llegando en 1800 al río Sarstoon (la frontera actual con Guatemala). Las empresas madereras de Belice extendieron sus aprovechamientos por Quintana Roo durante la guerra de castas a partir de 1847. A partir de la década de 1870, los aprovechamientos del cedro y de la caoba se extendieron por la península de Yucatán, por medio de grandes concesiones extranjeras, hasta los años veinte del siglo pasado, cuando las concesiones fueron otorgadas a empresarios de la región y luego a grandes empresas nacionales. Una de las últimas concesiones fue otorgada a MIQRO en 1954, con unas 550 000 hectáreas, y fue el primer programa de manejo forestal tropical de gran escala en América Latina, en operación hasta 1983. Mientras tanto, entre los treinta y los ochenta, la mayor parte de los terrenos nacionales fueron otorgados a ejidos y propietarios. En 1983, la política cambió radicalmente con el Plan



Piloto Forestal y luego el Plan Estatal Forestal de Quintana Roo, con aplicaciones similares en Campeche. Los permisos de aprovechamiento eran otorgados, y siguen otorgándose, directamente a los dueños ejidales y particulares.

El Estado tiene poderes y recursos para incentivar y desincentivar el manejo y la sustentabilidad del bosque, por su papel al aprobar los PdMF, otorgar los permisos anuales y financiar proyectos. Se presenta un resumen de estos requisitos y tramites. En los últimos años, estos poderes han sido usados para asegurar el cumplimiento de los trámites y para apoyar diversos proyectos ejidales eventuales, más que para promover mejoras en el manejo, la silvicultura, el procesamiento o la mercadotecnia.

Al inicio del Plan Piloto Forestal en 1983 hubo buena voluntad para promover el manejo comunitario por parte de agencias internacionales, como GTZ, las fundaciones Ford, Rockefeller y MacArthur, y DFID. Este escenario ya no existe, y el sector está en riesgo de estancamiento; a mediados de 2009, un solo ejido (Noh-Bec) cuenta con un certificado del FSC.

La filosofía impulsora del PPF fue expresada así: “Si se busca la conservación del bosque a largo plazo, éste deberá representar una opción económicamente interesante para los dueños”. Esta posición sigue siendo válida. Sin embargo, el manejo forestal es cada año menos atractivo para los ejidos y la mayoría de los ejidatarios.

El destino de los bosques, su integridad y protección, siguen en manos de los ejidos. Por 20 años, éstos han logrado frenar la deforestación y la tala ilegal, y han introducido un manejo básico. La sustentabilidad de los sistemas de manejo enfrenta ahora un declive en los volúmenes de las maderas preciosas, las demandas y los precios muy limitados para la mayoría de las demás especies, y la falta de apoyos para el mejoramiento silvicultural, gerencial y comercial del sector.

Se recomienda que las autoridades den mayor prioridad a los estudios e inversiones que puedan apoyar todo el sector del manejo sustentable de los bosques, como complemento a los apoyos eventuales de la Conafor para ejidos individuales.

El futuro de los bosques de la región depende de la capacidad y voluntad de los ejidos para mantener sus sistemas de manejo. Los peligros ahora incluyen no sólo la falta de buenas capacidades empresariales en los ejidos y la caída inevitable en los volúmenes disponibles de la caoba, sino también la dificultad de instalar un sistema de manejo sustentable, en todos los sentidos, frente a



grandes necesidades de ingresos, y la carga pesada de administración, cuando la demanda para productos forestales es tan limitada en términos de especies, calidades y precios.

Los rendimientos de la fuerza de trabajo y los beneficios socioeconómicos de los bosques pueden aumentarse con diferentes medidas, como mejorar la silvicultura, aprovechamiento y extracción; aumentar la diversificación, rendimiento, control de calidad, fabricación y comercialización de especies y productos, y fortalecer la administración y gerencia del sector, la contabilidad y su transparencia.

Los ejidos y grupos de trabajo con más éxito han logrado mantener y aumentar su equipo y maquinaria, asignar un presupuesto anual para mantener y construir caminos, y hacer una distribución de ingresos considerada justa y transparente. En muchos casos, han formado una sociedad de producción rural (SPR). Hay ejemplos con un buen grado de éxito en Noh-Bec (ejidal), en Petcacab (grupos de trabajo) y en Fidechicle, la Unión de Productores de Chicle Natural (regional).

Las SPR tienen ventajas que ayudan a superar algunos de los problemas del manejo forestal ejidal, y al mismo tiempo abrir el camino hacia el fortalecimiento institucional, la contabilidad profesional y las líneas de crédito.

El proyecto CBMM tiene una oportunidad única y la responsabilidad de organizar su programa para fomentar el desarrollo del sector como tal. No es tan necesario planear el dónde, porque las áreas forestales permanentes han sido designadas, ni el quién, porque los principales actores están identificados y experimentados. Tampoco es necesario distribuir pequeños paquetes de apoyo financiero para cubrir los gastos rutinarios de la administración forestal (PdMF, MIA, inventarios, evaluaciones anuales, etc.) porque la Conafor y el gobierno del estado se ocupan de éstos. Más bien, el CBMM debe concentrarse en las actividades y los estudios que puedan fortalecer el desarrollo de todo el sector y el manejo forestal del conjunto de ejidos.

*La caoba en la península de Yucatán: ecología
y regeneración* se imprimió en los talleres de
Seprim/HEUA730908AM1, Cerrada de Técnicos
y Manuales 19-52, Col. Lomas Estrella,
09880 México, DF.
El tiro fue de 1000 ejemplares.

En 1983 los gobiernos federal y estatal aprobaron un experimento de manejo forestal comunitario en ejidos de Quintana Roo con el objeto de empoderar a sus dueños, concepto innovador en un país en el que los derechos sobre los bosques habían sido otorgados a propietarios privados y concesionarios industriales desde el Porfiriato. A partir de ahí, los ejidos mejor organizados han logrado importantes beneficios sociales y económicos. En los núcleos agrarios con programas de manejo forestal, se registra que las tasas de deforestación y degradación suelen ser menores que en algunas de las áreas protegidas de la región. Aunque en los últimos 20 años han aumentado los apoyos para el manejo forestal en los bosques comunitarios, la situación forestal en la zona tiene síntomas propios de una crisis. La sustentabilidad en el aprovechamiento de maderas preciosas, las capacidades gerenciales de los ejidos, la calidad de la conversión y comercialización de los productos forestales y la habilidad de la caoba para mantenerse después de los aprovechamientos selectivos, son actualmente cuestionados. Por décadas, la caoba ha sido el árbol más importante para la economía y el manejo forestal en esta región, pero los ejidos y gerentes forestales tienen poca información confiable sobre su ecología y sus patrones de regeneración natural, temas que dan lugar a la publicación de este cuaderno.

Conocimientos, Acciones y Diálogos son los cuadernos en los que el Corredor Biológico Mesoamericano México va dejando constancia del trabajo realizado en favor de la conectividad entre áreas de gran riqueza biológica en nuestro territorio. Son referentes, huellas de utilidad para orientar los empeños de la gran diversidad de actores que trabajan en torno al uso o manejo sustentable de nuestros recursos y la conservación de la biodiversidad.

La serie *Conocimientos* contiene algunos de los diagnósticos e investigaciones que van teniendo lugar. *Acciones*, reúne experiencias que van cristalizando alrededor del uso sustentable y la conservación, y *Diálogos* alimenta el intercambio de saberes, son guías, inventarios y manuales de utilidad para los actores involucrados.

SEMARNAT



SECRETARÍA DE
MEDIO AMBIENTE Y
RECURSOS NATURALES



CONABIO
GOBIERNO
FEDERAL



Global
Environment
Facility