



El Colegio de la Frontera Sur

Diversidad y estructura genética de árboles tropicales en la  
Reserva de la Biósfera Selva El Ocote, Chiapas, México.

Tesis  
presentada como requisito parcial para optar el grado de  
Maestría en Ciencias en Recursos Naturales y Desarrollo Rural  
Con orientación en Manejo y Conservación de los Recursos Naturales

Por

María Zenaida López López

2017



# El Colegio de la Frontera Sur

San Cristóbal de Las Casas, a 20 de junio de 2017

Las personas abajo firmantes, miembros del jurado examinador de **María Zenaida López López**, hacemos constar que hemos revisado y aprobado la tesis titulada: **“Diversidad y estructura genética de árboles tropicales en la Reserva de la Biósfera Selva El Ocote, Chiapas, México”**, para obtener el grado de **Maestra en Ciencias en Recursos Naturales y Desarrollo Rural**

Directora Dra. Lorena Ruíz Montoya

---

Asesora Dra. Consuelo Lorenzo Monterrubio

---

Asesor Dr. Neptalí Ramírez Marcial

---

Sinodal adicional Dra. Miriam Soria Barreto

---

Sinodal adicional Dra. Suria Gisela Vásquez Morales

---

Sinodal suplente Bárbara Cruz Salazar

---

## **Dedicatoria**

A mi familia:

A mis padres Carmela y Miguel, y hermanos Araceli, Hilcea, Amado y Ángel. Siempre encuentro en ustedes apoyo y motivación para seguir adelante en el día a día.

A mis amores Dany y Daniel porque son mi fuente de inspiración.

Los amo.

## **Agradecimientos**

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca otorgada para la realización de mis estudios de Maestría.

A mi comité tutorial: A la Dra. Lorena Ruíz Montoya, Dr. Neptalí Ramírez Marcial y a la Dra. Consuelo Lorenzo Monterrubio por la oportunidad de trabajar con ellos y por el conocimiento compartido.

A mis sinodales, las doctoras Miriam Soria Barreto, Suria Gisela Vásquez Morales y Bárbara Cruz Salazar por los comentarios sugeridos.

A la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP) por el permiso otorgado para entrar a la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote.

A los guías de las localidades de Emilio Rabasa, Nuevo San Juan Chamula y Veinte Casas que me apoyaron en la búsqueda de mis especies de árboles.

A Miguel Martínez Icó por su ayuda en la colecta e identificación del material biológico.

A la Bióloga Maricela por su valioso apoyo y experiencia compartida para el trabajo de laboratorio.

A los amigos de los cuales siempre tuve apoyo para resolver dudas para la realización de este trabajo: Magaly, Bárbara, Mayra, Ana Laura, Ale, Sandra, José Daniel y Esperanza.

## Tabla de contenido

Resumen	Pág.
Capítulo 1. Introducción.....	8
Importancia de los árboles tropicales.....	9
Diversidad genética de árboles tropicales.....	9
Reserva de la Biosfera Selva El Ocote.....	11
Las especies de estudio.....	12
Objetivo.....	15
Hipótesis.....	15
Capítulo 2. Diversidad y estructura genética de árboles tropicales en la Reserva de la Biósfera Selva El Ocote, Chiapas, México.....	16
Resumen.....	17
Introducción.....	18
Materiales y métodos.....	20
Resultados.....	25
Discusión.....	27
Agradecimientos.....	31
Literatura citada.....	31
Tablas.....	38
Figuras.....	42
Capítulo 3. Conclusiones generales.....	46
Literatura citada.....	47

## Resumen

La Reserva de la Biósfera Selva El Ocote, es considerada una de las áreas de mayor extensión de selva tropical y alberga una elevada diversidad biológica. Sin embargo, se enfrenta a problemas socio-ambientales que conllevan al deterioro de los ecosistemas, lo que pone en peligro a las poblaciones de árboles tropicales. Dentro de los sitios de estudio, se distribuyen en mayor abundancia *Brosimum alicastrum* Sw., *Sapium macrocarpum* Müll-Arg., *Heliocarpus appendiculatus* L. y *Cecropia peltata* Turcz., especies de árboles que difieren en su afinidad sucesional y síndrome de dispersión. A estas especies se les comparó la diversidad y estructura genética mediante la amplificación de dos regiones de ADN nuclear ribosomal (ITS 1-2 e ITS 3-4) como marcadores genéticos, y a partir de secuencias concatenada se obtuvieron estimadores de diversidad genética convencionales. *Brosimum alicastrum* y *S. macrocarpum*, de sucesión intermedia y síndrome de dispersión zoocoria, mostraron los más altos niveles de diversidad nucleotídica ( $\pi= 0.158$ ,  $\pi= 0.127$ , respectivamente) y diferenciación genética ( $\Phi_{st}= 0.60$ ,  $\Phi_{st}= 0.25$ ; respectivamente). Mientras que especies las pioneras y con síndrome de dispersión anemocora y zoocora, presentaron menor diversidad nucleotídica y baja diferenciación genética: *H. appendiculatus* ( $\pi= 0.008$ ,  $\Phi_{st} = 0.12$ ), *C. peltata*, ( $\pi= 0.033$ ;  $\Phi_{st}= 0.13$ ). Los resultados sugieren que las especies sucesionalmente intermedias son más diversas y con poblaciones con mayor diferenciación que las pioneras en la REBISO. El síndrome de dispersión influye en el mantenimiento de la diversidad genética pero no necesariamente en la estructura poblacional de las especies.

**Palabras clave.** Áreas naturales protegidas, Bosque tropical, Diferenciación genética, Genética de la conservación, Sucesión ecológica.

## Capítulo 1. Introducción

La diversidad genética o variabilidad genética es un nivel fundamental de la biodiversidad, y se define como la variedad de unidades heredables de un conjunto de individuos de una población (Piñero et al., 2008). Con base en la estimación de la diversidad genética es posible medir el grado de diferenciación genética de las poblaciones, con lo que se puede describir su estructura genética y así entender los procesos involucrados en la historia evolutiva de las especies y poblaciones (Hufbauer, 2004). La diferenciación genética entre las poblaciones es un indicador del grado de conectividad, y es producida en gran parte por la heterogeneidad de ecosistemas (Piñero et al., 2008). Paralelamente, el flujo genético (incorporación constante de alelos de otra población) disminuye la diferenciación genética que es regularmente promovida por la selección natural y la deriva genética (Piñero et al., 2008).

El estudio de la variación genética y el tamaño poblacional de las especies es importante porque constituye el potencial de respuesta de las poblaciones a los cambios ambientales de origen natural o antrópico (Frankham et al., 2002), por lo que es particularmente fundamental conocer la diversidad genética para el planteamiento de estrategias de conservación (Frankham, 1995). La genética de la conservación, es la disciplina que hace uso de las herramientas moleculares para estudiar la diversidad y estructura genética de las especies en alguna categoría de riesgo (Piñero et al., 2008).

Las herramientas moleculares posibilitan: (a) conocer la riqueza genética y su distribución dentro y entre poblaciones en función de factores ecológicos y geográficos; (b) diseñar estrategias de aprovechamiento y conservación con un enfoque genético evolutivo; (c) entender la forma, la velocidad y las causas de la pérdida de la diversidad genética (Piñero et al., 2008). En la actualidad existen diversas técnicas moleculares



que permiten conocer cómo se encuentran las proporciones de genes en las poblaciones naturales de manera directa con estudios de ADN de plantas o animales (Rentarúa-Alcántara, 2007). Sin embargo, estos estudios no son frecuentes con especies de árboles de los bosques tropicales de México.

### **Importancia de los árboles tropicales**

El bosque tropical perennifolio (Rzedowski, 1978) es uno de los ecosistemas altamente diversos y eficientes en la transformación de la energía solar en biomasa a través de una alta complejidad de formas de vida vegetal, en las que sobresalen las especies arbóreas (Maldonado-Sánchez et al. 2010). Los bosques tropicales contienen más carbono que la atmósfera, por lo que se les adjudica una importancia nueva y en consecuencia se le reconocen doble función como productores y sumideros de carbono (FAO, 2014). Pese a esta importancia, este tipo de vegetación se ha ido reduciendo paulatinamente en su extensión debido a factores humanos y por la creciente demanda por el uso intensivo y extensivo de las tierras tropicales, como son los sistemas agropecuarios, que eliminan casi la totalidad de la diversidad biológica de este tipo de vegetación (Rzedowski, 1978). La deforestación tiene consecuencias ecológicas, económicas y sociales (Laurance, 1999), lo que provoca que las poblaciones de árboles tropicales estén en mayor peligro de extinguirse debido a que se aprovechan los árboles adultos y su densidad es baja (Fuchs y Hamrick, 2011).

### **Diversidad genética de árboles tropicales**

La diversidad genética en los árboles está influenciada por sus características ecológicas y por las particularidades de los ciclos de vida (Hamrick y Godt, 1996). Por ejemplo, un análisis genético que consideró cinco características de historia de vida (sistema de cruzamiento, mecanismo de dispersión de semillas, forma de vida,

distribución geográfica y clasificación taxonómica) mostró mayor diversidad genética en las plantas perennes cuyas semillas son dispersadas por animales (zoocoria;  $He = 0.128 - 0.225$ ), en comparación con las especies que se dispersan por el viento ( $He = 0.100 - 0.159$ ). No obstante, las especies en las que la dispersión de semillas es por el viento tuvieron menor diferenciación genética ( $Gst = 0.086$ ) que las especies dispersadas por animales ( $Gst = 0.099 - 0.321$ ) (Hamrick y Godt, 1996).

La mayoría de las especies de árboles que se dispersan por medio de animales (zoocoria) favorecen la persistencia genética local por la reducida migración, por lo que se esperaría mayor diferenciación. Contrariamente, las especies con características que favorecen la dispersión de sus propágulos a largas distancias –anemocoria - presentan menor diferenciación genética entre sus poblaciones (Nason, 2002).

Los “síndromes” de dispersión se encuentran generalmente asociados con la afinidad sucesional de las especies (Howe, 2016), lo cual influye en los patrones de diversidad y estructura genética. A partir de esto, podemos observar que el estudio genético de la dispersión de semillas es fundamental, ya que juega un papel esencial para el establecimiento y la supervivencia de las especies (Hamrick y Godt, 1996). Por otro lado, la composición y abundancia de las especies es variable a lo largo del desarrollo de un bosque, mientras que unas especies pueden ser abundantes al inicio de la formación de un bosque, son escasas hacia la madurez; esta diferencia de condiciones de establecimiento y permanencia en una comunidad clasifica a las especies como pioneras, intermedias o tardías (Gómez-Pompa, 1971; Martínez-Orea et al., 2009; Nathan y Muller-Landau, 2000; van Breugel et al., 2007).

Las especies suelen presentar características morfológicas y fisiológicas distintas, por ejemplo, tasas de crecimiento, repoblación e inicio reproductivo (Gómez-Pompa, 1971).

Las especies pioneras son las primeras que colonizan áreas abiertas, sus frutos son generalmente secos, las semillas son dispersadas por el viento (anemocoria), y tienen tasas de crecimiento rápido. Las especies intermedias se desarrollan bajo sombra y se distinguen por su crecimiento lento, presentan frutos carnosos y son dependientes de la dispersión zoocoria.

Las especies pioneras en los bosques maduros suelen tener menor número de individuos y están espacialmente distribuidas de forma más espaciada que las poblaciones de especies tardías, lo cual, podría intensificar la endogamia (Nason, 2002). Bajo este supuesto, se espera que las especies pioneras tengan menor diversidad genética que especies de sucesión intermedia y tardía (Nason, 2002; Hamrick et al., 1992; Loveless y Hamrick, 1984). Asimismo, se considera que la afinidad sucesional de las especies puede tener relación con los patrones de diversidad genética de los árboles.

### **Reserva de la Biosfera Selva El Ocote**

La Reserva de la Biosfera Selva El Ocote (REBISO) en Chiapas, se encuentra dentro de los municipios de Cintalapa, Ocozocoautla, Tecpatán y Jiquipilas, entre los paralelos 16° 45'42'' y 17° 09'00'' latitud norte y entre los meridianos 93° 21'20'' y 93° 47'00'' longitud oeste, cuenta con 101.3 km<sup>2</sup> de superficie que alberga una alta diversidad de flora y fauna (SEMARNAT, 2001). La REBISO es una de las áreas con mayor superficie de selva tropical de Mesoamérica (CONANP-SEMARNAT, 2000). En esta zona se encuentran numerosas especies forestales de importancia económica ya sea maderable, medicinal, comestible, forrajera y ornamental (Orantes et al. 2013). En la REBISO existe selva alta perennifolia donde predominan las especies de chicozapote (*Manilkara zapota* (L.) Van Royen), caoba (*Swietenia macrophylla* G. King), cedro

(*Cedrela odorata* M. Roem. King) y mojú (*Brosimum alicastrum* Sw.). Además hay selva alta o mediana subperennifolia, se encuentran especies como el molinillo (*Quararibea asterolepis* Pittier), el copalillo (*Bursera bipinnata* (Sessé y Mociño) Engl.), el palo mulato (*Bursera simaruba* (L.) Sarg.), y el frijolillo (*Pithecellobium arboreum* (L.) Urban). Contiene selva mediana o baja perennifolia, las especies representativas son el palo de coleteo (*Oreopanax peltatus* Linden ex Regel) y memelita (*Clusia flava* Jacq.), y en la vegetación secundaria se encuentran especies como el corcho colorado (*Trichospermum mexicanum* (DC) Bail), la yerbabuena del monte (*Pilea pubescens* Liebm.), guarumbo (*Cecropia peltata* L.) y el macús (*Calathea allouia* Aubl.) (Rzedowski, 1994).

A pesar de que la REBISO cuenta con importantes especies arbóreas, la colonización humana en las áreas de influencia ha promovido la deforestación para usos agrícolas y ganaderos; además, los incendios forestales son una fuerte amenaza para las comunidades de árboles (Vásquez y March, 1996; Vásquez et al., 2009). El cambio de uso de suelo asociado a diversas actividades productivas (agricultura anual y permanente, pastoreo, extracción forestal, eventos climatológicos naturales), ha impactado notablemente la superficie forestal y la diversidad biológica de la REBISO. Sin embargo, hasta el momento se desconoce el estado de la diversidad genética de las especies arbóreas que persisten en la REBISO y su relación con disturbios antropogénicos.

### **Las especies de estudio**

El estudio de la diversidad genética representa un avance del conocimiento de la diversidad a otro nivel de organización biológica, de tal manera que la información

resultante podría ser útil para el manejo de áreas naturales protegidas. Particularmente, en la REBISO no existen estudios que exploren la diversidad genética de las comunidades arbóreas presentes, por esta razón, el objetivo de esta tesis fue determinar la diversidad genética e historia demográfica de los árboles que tuvieran mayor distribución en la REBISO, con particular énfasis en el estado sucesional y síndrome de dispersión. Para estudiar la diversidad genética asociada a la dispersión y estado sucesional en árboles de la REBISO, se eligieron cuatro especies abundantes (*Brosimum alicastrum* Sw., *Sapium macrocarpum* Müll-Arg., *Cecropia peltata* y *Heliocarpus appendiculatus* L.) (Ramírez-Marcial et al. En prensa), tres de ellas con dispersión zoocórica (*Brosimum alicastrum*, *Sapium macrocarpum* y *Cecropia peltata*) y una con dispersión anemocórica (*Heliocarpus appendiculatus*). Estas especies también difirieron en la afinidad sucesional. *B. alicastrum* y *S. macrocarpum* son consideradas especies de sucesión intermedia por desarrollarse bajo sombra y tienen crecimiento lento, mientras que *C. peltata* y *H. appendiculatus* son especies pioneras, ya que son las primeras que colonizan sitios abiertos y son de rápido crecimiento.

*Brosimum alicastrum* (ramón) es un árbol que crece de manera silvestre en distintos tipos de vegetación y constituye parte del dosel superior de las selvas de México y Centroamérica (Pennington y Sarukhán, 1998). Además facilita la regeneración y coexistencia de especies de árboles de dosel (Flora Neotropica, 1972).

La especie tiene síndrome de dispersión por zoocoria es dispersada por una gran variedad de especies de aves y mamíferos (murciélagos, monos, ardillas, ratones, entre otros; Flora Neotropica, 1972).

*Sapium macrocarpum* (chileamate) se encuentra dentro de la Norma Oficial Mexicana NOM-059 (SEMARNAT, 2010) en calidad de amenazada y por la Unión

Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN) como vulnerable (CONABIO, 2016), tiene síndrome de dispersión zoocoria y se sabe que el género

*Sapium* es dispersado por varias familias de aves (Tzab 2014).

*Cecropia peltata* (guarumbo) es una especie que produce ininterrumpidamente abundantes frutos que son buscados por varias especies de aves, primates y principalmente murciélagos (síndrome de dispersión zoocoria) que consumen las semillas, lo que hace que las semillas sean ampliamente dispersadas (Fleming & Williams 1990; Cornelis et al., 2005). Además, es reconocida en su importancia para acelerar la restauración de los bosques (Lobova et al., 2003).

*Heliocarpus appendiculatus* (corcho) se distribuye del centro de México a Centroamérica y es característico de la vegetación secundaria (Pérez-Calix, 2009; Vibrans, 2009). Tiene uso artesanal, medicinal, y se utiliza para hacer papel amate (Vibrans, 2009). Aunque esta especie no está amenazada, en Costa Rica ha sido propuesta para domesticación debido a su demanda internacional por su uso tradicional como fuente de mucílago en la clarificación del dulce (CATIE, CYTED, OPS/OMS, OEA, 1994).

Para este estudio se consideró como población al conjunto de individuos de la misma especie que habitan en un área geográfica determinada (Guarriguata y Kattan, 2002). Se eligieron las localidades de Emilio Rabasa, Nuevo San Juan Chamula y Veinte Casas como sitios de estudio y la totalidad de los individuos muestreados representa una muestra de la población de la REBISO. La muestra de cada localidad constituyeron las subpoblaciones.

### **Objetivo**

Estimar la diversidad genética, estructura genética e historia demográfica de cuatro especies de árboles tropicales con relación a su estado sucesional y síndrome de dispersión en la Reserva de la Biósfera Selva El Ocote.

### **Hipótesis**

Los niveles de diversidad y diferenciación genética de especies de árboles tropicales dependen de su estado sucesional y síndrome de dispersión. Por lo que se espera que:

(1) Si la diversidad genética esta relacionada con la afinidad sucesional de las especies, entonces *Cecropia peltata* y *Heliocarpus appendiculatus* (pioneras) tendrán menor diversidad y mayor estructura genética que *Brosimum alicastrum* y *Sapium macrocarpum* (intermedias).

(2) *Heliocarpus appendiculatus*, especie que tiene síndrome de dispersión por anemocoria (viento) tendrá menor estructura genética con respecto a las especies que tienen síndrome de dispersión por zoocoria (animales). Debido a que el viento permite a los propágulos migrar a poblaciones más lejanas y aumentar el flujo genético entre las poblaciones.

**Capítulo 2. Diversidad y estructura genética de árboles tropicales en la Reserva  
de la Biósfera Selva El Ocote, Chiapas, México**

Consta de un artículo enviado a la Revista Mexicana de Biodiversidad.



**Diversidad y estructura genética de árboles tropicales en la Reserva de la Biósfera Selva El  
Ocote, Chiapas, México**

**Genetic diversity and structure of tropical trees in Selva El Ocote Biosphere Reserve,  
Chiapas, México**

María Zenaida López-López, Lorena Ruíz-Montoya\*, Consuelo Lorenzo y Neptalí Ramírez-  
Marcial

Departamento de Conservación de la Biodiversidad, El Colegio de la Frontera Sur. Carretera  
Panamericana y Periférico Sur s/n. Barrio de María Auxiliadora. San Cristóbal de Las Casas,  
Chiapas, México, C. P. 29290; [mzlopez@ecosur.edu.mx](mailto:mzlopez@ecosur.edu.mx); [lruiz@ecosur.mx](mailto:lruiz@ecosur.mx);

[clorenzo@ecosur.mx](mailto:clorenzo@ecosur.mx); [nramirez@ecosur.mx](mailto:nramirez@ecosur.mx)

**Resumen**

Se comparó la diversidad y estructura genética de *Brosimum alicastrum* Sw., *Sapium macrocarpum* Müll-Arg., *Heliocarpus appendiculatus* L. y *Cecropia peltata* Turcz, especies de árboles que difieren en su afinidad sucesional y síndrome de dispersión. Se amplificaron dos regiones de ADN nuclear ribosomal (ITS 1-2 e ITS 3-4) como marcadores genéticos, y a partir de secuencias concatenada se obtuvieron estimadores de diversidad genética convencionales. *Brosimum alicastrum* y *S. macrocarpum*, de sucesión intermedia y síndrome de dispersión zoocora, mostraron los más altos niveles de diversidad nucleotídica ( $\pi= 0.158$ ,  $\pi= 0.127$ , respectivamente) y diferenciación genética ( $\Phi_{st}= 0.60$ ,  $\Phi_{st}= 0.25$ ; respectivamente). Mientras que especies las pioneras y con síndrome de dispersión anemocora y zoocora, presentaron menor diversidad nucleotídica y baja diferenciación genética: *H. appendiculatus* ( $\pi= 0.008$ ,  $\Phi_{st} = 0.12$ ), *C. peltata*, ( $\pi= 0.033$ ;  $\Phi_{st}= 0.13$ ). Los resultados sugieren que las especies sucesionalmente

25 intermedias son más diversas y con poblaciones con mayor diferenciación que las pioneras en la  
26 REBISO. El síndrome de dispersión influye en el mantenimiento de la diversidad genética pero  
27 no necesariamente en la estructura poblacional de las especies.

28 **Palabras claves.** Areas naturales protegidas, Bosque tropical, Diferenciación genética, Genética  
29 de la conservación, Sucesión ecológica.

### 30 **Introducción**

31 Los bosques tropicales tienen doble función: productores/sumideros de carbono, y  
32 son amortiguadores fundamentales del cambio climático (FAO, 2014). Pese a esta importancia, la  
33 extensión de este tipo de vegetación se ha ido reduciendo paulatinamente debido a factores  
34 humanos como la creciente demanda por el uso intensivo y extensivo de la superficie disponible,  
35 y a la creación de sistemas agropecuarios que eliminan casi la totalidad de la diversidad biológica  
36 original de este tipo de vegetación (Ricker et al. 2007). La deforestación tiene consecuencias  
37 ecológicas, económicas y sociales de consideración (Laurance, 1999). Entre los efectos  
38 ecológicos, están aquellos que reducen las poblaciones de especies árboles tropicales por la  
39 extracción selectiva, lo que las sitúa como vulnerables o en riesgo de extinción, en particular si el  
40 aprovechamiento deja una baja densidad de árboles adultos o reproductivos (Fuchs y Hamrick,  
41 2011). Una de las consecuencias negativas asociadas a la reducción de las poblaciones de árboles  
42 es la pérdida de la diversidad genética, con lo cual queda disminuido el potencial de respuesta a  
43 los cambios ambientales (Frankham et al., 2002).

44 La diversidad genética de especies de árboles está determinada por las características  
45 ecológicas e historia de vida de la especie en estudio. Por ejemplo, los mecanismos de dispersión  
46 de polen, frutos y semillas juegan un papel importante en la estructura y diversidad genética de  
47 diversas especies de árboles (Hamrick, 2004; Hamrick y Godt, 1996), porque constituyen medios

48 para el intercambio de alelos entre poblaciones, y la transmisión de alelos a las siguientes  
49 generaciones. Por otro lado, la composición y abundancia de las especies es variable a lo largo  
50 del desarrollo de un bosque, mientras que unas especies pueden ser abundantes al inicio de la  
51 formación de un bosque, es escasa hacia la madurez del bosque (Gómez-Pompa, 1971; Martínez-  
52 Orea et al., 2009; Nathan y Muller-Landau, 2000). Las especies pioneras son las primeras que  
53 colonizan en las áreas abiertas, sus frutos son generalmente secos y las semillas son dispersadas  
54 por el viento (anemocoria), tienen tasas de crecimiento rápido. Las especies intermedias se  
55 desarrollan bajo sombra y se distinguen por su crecimiento lento, presentan frutos carnosos y  
56 dependientes de la dispersión zoocoria. Por lo que la afinidad sucesional de las especies puede  
57 tener relación con los patrones de diversidad genética de los árboles.

58 Un análisis genético de 12 familias de plantas herbáceas y leñosas (Asteraceae,  
59 Chenopodiaceae, Cucurbitaceae, Onagraceae, Orchidaceae, Schrophulariaceae, Solanaceae,  
60 Poaceae, Fabaceae, Myrtaceae, Fagaceae y Pinaceae), considerando cinco características de  
61 historia de vida: sistema de cruzamiento, mecanismo de dispersión de semillas, forma de vida,  
62 distribución geográfica y clasificación taxonómica, mostró una mayor diversidad genética en las  
63 plantas perennes cuyas semillas son dispersadas por animales (zoocoria;  $He = 0.128 - 0.225$ ), que  
64 las especies que se dispersan por el viento ( $He = 0.100 - 0.159$ ), pero las especies en las que la  
65 dispersión de semillas es por el viento tuvieron una menor diferenciación genética ( $Gst = 0.086$ )  
66 que las especies dispersadas por animales ( $Gst = 0.099 - 0.321$ ) (Hamrick y Godt, 1996). En  
67 general se asume que las especies con características que favorecen la dispersión de sus  
68 propágulos a largas distancias presenten una menor diferenciación genética entre sus poblaciones  
69 que las especies arbóreas con dispersión por gravedad (Nason, 2002).

70 La afinidad sucesional de una especie se puede establecer con base en la abundancia  
71 de la especie a lo largo de la sucesión ecológica de un bosque y se reconocen como pioneras,

72 intermedias y tardías (van Breugel et al., 2007). Las especies suelen presentar características  
73 morfológicas y fisiológicas distintas, por ejemplo, en su tipo de crecimiento, repoblación e inicio  
74 reproductivo. Las especies pioneras en los bosques maduros suelen escasas y están espacialmente  
75 distribuidas de forma más espaciada que las poblaciones de especies tardías, lo cual, podría  
76 intensificar la endogamia y por ende, se espera que las especies pioneras tengan una menor  
77 diversidad genética que las especies intermedias o tardías (Nason, 2002; Hamrick et al., 1992;  
78 Loveless y Hamrick, 1984).

79 La importancia de los estudios de variación genética en especies arbóreas radica en  
80 que representa el potencial evolutivo de las mismas (Savolainen et al., 2007; Frankham et al.,  
81 2002). El análisis de cómo factores genéticos se asocian con los ecológicos es información útil  
82 para el planteamiento de estrategias de conservación con una perspectiva evolutiva (Piñero et al.,  
83 2008; Nason, 2002; Frankham, 1995). Sin embargo, la caracterización de la diversidad genética  
84 de las diferentes especies de árboles tropicales es aún incipiente y este estudio contribuye a  
85 mejorar nuestro conocimiento genético de este grupo de organismos. Proponemos la hipótesis de  
86 que la diversidad y estructura genética de las especies de árboles está relacionada con su afinidad  
87 sucesional y síndrome de dispersión, se espera que (1) las poblaciones de especies pioneras en  
88 bosques maduros presenten menor diversidad y estructura genética que las especies intermedias,  
89 y (2) las especies que tienen síndrome de dispersión por anemocoria (viento) tienen menor  
90 diversidad genética y menos estructura que las especies que tienen síndrome de dispersión por  
91 zoocoria (animales). El objetivo de este estudio fue estimar la diversidad y estructura genética e  
92 inferir la historia demográfica de cuatro especies de árboles tropicales que difieren en su afinidad  
93 sucesional y síndrome de dispersión en la Reserva de la Biósfera Selva El Ocote.

## 94 **Materiales y métodos**

95 *Área de estudio.* La Reserva de la Biosfera Selva El Ocote (REBISO) se localiza dentro de los  
96 municipios Cintalapa de Figueroa, Ocozocoautla de Espinosa, Tecpatán y Jiquipilas, en el estado  
97 de Chiapas, México, 16° 45'42'' y 17° 09'00'' N y 93° 21'20'' y 93° 47'00'' W (SEMARNAT,  
98 2000). La REBISO fue designada área protegida desde 1997, y tiene una extensión de 101.3 km<sup>2</sup>.  
99 Se considera de especial importancia biológica y cultural debido a su proximidad a los bosques  
100 lluviosos de los Chimalapas en Oaxaca y Uxpanapa en Veracruz, que forman un corredor  
101 biológico llamado Bosque Zoque. Los suelos son poco profundos, de origen calcáreo, y el terreno  
102 es accidentado. El clima es cálido subhúmedo, cuya vegetación dominante es la selva mediana  
103 subperennifolia (CONANP-SEMARNAT, 2000). Se encuentran numerosos pueblos dentro de la  
104 zona de amortiguamiento, y para satisfacer sus necesidades básicas de alimentación y vivienda  
105 han deforestado extensas áreas y afectado la composición y estructura de la vegetación natural.  
106 Los muestreos de las cuatro especies elegidas se llevaron en tres localidades: Emilio Rabasa,  
107 Veinte Casas y Nuevo San Juan Chamula (Municipio de Ocozocoautla de Espinoza) donde la  
108 vegetación circundante corresponde a la selva mediana subperennifolia (Figura 1).  
109 *Especies de estudio.* Las cuatro especies arbóreas elegidas en el estudio fueron: *Brosimum*  
110 *alicastrum* Sw., *Sapium macrocarpum* Müll-Arg., *Cecropia peltata* L. y *Heliocarpus*  
111 *appendiculatus* Turcz. Se consideró a *B. alicastrum* y *S. macrocarpum* como especies  
112 intermedias y a *H. appendiculatus* y *C. peltata* como especies pioneras (Tabla 1). *Brosimum*  
113 *alicastrum* (comúnmente nombrado ramón) es un árbol que crece de manera silvestre en distintos  
114 tipos de vegetación y constituye parte del dosel superior de las selvas de México y Centroamérica  
115 y presenta síndrome de dispersión zoocoria (Pennington y Sarukhán, 2005). Esta especie facilita  
116 la regeneración y coexistencia de especies de árboles de dosel (Pennington y Sarukhán, 2005).  
117 *Sapium macrocarpum* (comúnmente nombrado chileamate) se encuentra dentro de la Norma  
118 Oficial Mexicana NOM-059 (SEMARNAT, 2010) en calidad de amenazada y como vulnerable

119 por la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN; CONABIO, 2016), su  
120 síndrome es por zoocoria. *Heliocarpus appendiculatus* (comúnmente nombrado corcho) se  
121 distribuye del centro de México a Centroamérica y es característico de la vegetación secundaria  
122 (Vibrans, 2009). Tiene uso artesanal, medicinal, y para hacer papel amate (Vibrans, 2009).  
123 Aunque esta especie no está amenazada, en Costa Rica ha sido propuesta para domesticación  
124 debido a su demanda internacional por su uso tradicional como fuente de mucílago en la  
125 clarificación del dulce (CATIE, CYTED, OPS/OMS, OEA, 1994), el síndrome es anemocoria.  
126 *Cecropia peltata* (comúnmente nombrado guarumbo) tiene síndrome de dispersión por zoocoria,  
127 la especie es de zonas boscosas de áreas con perturbaciones naturales o humanas y es visible  
128 debido a su copa extendida y grandes hojas; produce ininterrumpidamente abundantes frutos que  
129 son consumidos por numerosas especies de aves y mamíferos (Cornelis et al., 2005). Además, es  
130 reconocida en su importancia para acelerar la restauración de los bosques (Lobova et al., 2003).  
131 Se usa para la fabricación de tableros aglomerados y pulpa de papel, pero presenta problemas  
132 para su industrialización por la cantidad y resinas que contiene (Pennington y Sarukhán, 2005).  
133 *Muestreo*. En cada una de las tres localidades (Figura 1) se obtuvo muestra de 20 individuos de  
134 cada especie. Los individuos se eligieron al azar, cuidando que hubiera una distancia entre  
135 individuos igual o mayor a 10 m (Nassar et al., 2011; Ruiz-Montoya et al., 2011). A cada  
136 individuo se le recolectó una hoja joven y sin daño aparente o una muestra de *cambium* vascular  
137 del tallo (cuando no se podía alcanzar hojas), para la obtención de ADN nuclear. Las muestras  
138 se colocaron inmediatamente en tubos Eppendorf con buffer CTAB (Bromuro de  
139 hexadeciltrimetilamonio) 2X.  
140 *Análisis genético*. La descripción de la diversidad y estructura genética de las especies de árboles  
141 se hizo con base en la variación nucleotídica de la región de ADN nuclear ribosomal (ITS, por  
142 sus siglas en inglés, internal transcribed spacer): ITS 1 (TCCGTAGGTGAACCTGCGG) -2

143 (GCTGCGTTCTTCATCGATGC), e ITS 3 (GCATCGATGAAGAACGCAGC) -4  
144 (TCCTCCGCTTATTGATATGC; White et al., 1990). Se eligió este marcador por la  
145 universalidad de sus cebadores, lo que permite estudiar la diversidad genética de especies para las  
146 cuales se carece del diseño de marcadores específicos o de conocimiento previo de secuencias  
147 (Álvarez y Wendel, 2003). La extracción de ADN se realizó mediante el método CTAB 2X  
148 modificado para plantas (Doyle y Doyle, 1987). La amplificación de ADN fue mediante la  
149 Reacción en Cadena de la Polimerasa (PCR), el protocolo que se usó fue una amplificación de 35  
150 ciclos que constó de una desnaturalización inicial de 2 a 3 min a 95°C, un alineamiento de 30 s a  
151 57°C, una extensión de 0.5 a 2 min a 72°C, una segunda desnaturalización de 30 s a 95°C y una  
152 extensión final de 10 min a 72° C (White et al., 1990). El producto de PCR se secuenció en  
153 Macrogen Inc. (Seúl, Corea del Sur), bajo el método de Sanger.

154 *Análisis de secuencias.* Las secuencias se revisaron visualmente para detectar errores como el  
155 tamaño de la secuencia y la presencia de dímeros que sobreamplifican la secuencia, por este  
156 motivo, varias secuencias de las cuatro especies no se incluyeron en los análisis posteriores. Las  
157 secuencias se editaron en CHROMAS 1.45 (McCarthy, 1998), posteriormente se alinearon en el  
158 programa CRUSTALX (Thompson et al., 1997).

159 *Diversidad y estructura genética.* Para determinar la diversidad genética de la población (total de  
160 muestras por especie) y subpoblaciones (muestras por localidad) de cada especie, se concatenaron  
161 las secuencias obtenidas para ambos marcadores ITS 1-2 e ITS 3-4. Posteriormente se utilizó el  
162 programa DnaSP v.5 (Rozas et al., 2003) para estimar el número de sitios segregados o  
163 polimórficos ( $s$ ), número de haplotipos ( $h$ ), el número promedio de las diferencias nucleotídicas  
164 entre cada par de secuencias ( $k$ ), la diversidad de haplotipos ( $Hd$ ) y la diversidad de nucleótidos  
165 ( $\pi$ ) como promedio de sitios diferentes entre secuencias (Nei, 1987). Se aplicó la prueba  $D$ -  
166 Tajima (Tajima, 1989), para inferir los cambios demográficos de las poblaciones, en particular

167 este parámetro evalúa la desviación de la diversidad nucleotídica observada con respecto a la  
168 esperada bajo un modelo de evolución neutral (variación genética neutra para la selección  
169 natural). Esta estimación se obtiene como el cociente de la diversidad genética ( $\pi$ ) sobre el número  
170 los sitios variables por sitio ( $\Theta$ ). Valores negativos de  $D$ -Tajima son esperados en poblaciones  
171 que han experimentado una expansión demográfica relativamente reciente o como resultado de  
172 selección purificadora; los valores positivos indican procesos de selección balanceadora (o  
173 equilibrada) o reducción del tamaño poblacional (Kaplan et al., 1989; Tajima, 1989).

174 Para determinar cómo se encuentra repartida la variación genética entre especies y dentro de las  
175 poblaciones de cada especie, se realizaron dos análisis de varianza molecular (AMOVA)  
176 independientes en el programa Arlequín v. 3.1 (Excoffier et al., 2005). El AMOVA análisis  
177 subdivide la varianza molecular y a partir de esta distribución se calcularon los estadísticos  $\Phi$ ,  
178 que son análogos al estadístico  $F$ 's de Wright (1965). Este análisis se hizo primero entre especies,  
179 en el que  $\Phi_{st}$ , permitió estimar la diferenciación entre especies. Posteriormente se hizo un  
180 AMOVA para cada especie para obtener  $\Phi_{st}$  y con ello estimar la diferenciación entre  
181 subpoblaciones por especie. Asimismo, se realizó un análisis de asignación Bayesiano en el  
182 programa Structure v. 2.3.1 (Falush et al., 2003) uno entre especies y otro para cada especie.  
183 Cada corrida tuvo un "burn-in" de 200 000 pasos, seguido de 200000 cadenas de Montecarlo  
184 Markov. Se identificaron entre 1 a 5 grupos genéticos o clusters ( $K$ ) con 20 iteraciones. El valor  
185 de  $K$  real fue determinado usando la prueba de estadística de Evanno et al. (2005), implementado  
186 en Structure Harvester (Earl y vonHoldt, 2012) que selecciona el valor de Delta  $K$  más alta.  
187 Finalmente para los datos de número de sitios segregativos, diversidad haplotípica, diversidad  
188 nucleotídica y diferencias promedio nucleotídicas se hizo un análisis de varianza (ANOVA,  
189 Sokal y Rholf, 1995), para determinar si los valores son significativamente diferentes entre las  
190 especies.



## Resultados

191  
192 *Diversidad genética.* Para las cuatro especies se analizaron 166 secuencias de 578 pares de bases,  
193 producto de la concatenación de las regiones de ITS 1-2 e ITS 3-4. Se obtuvieron 42 secuencias  
194 para *B. alicastrum*, 35 en *S. macrocarpum*, 46 en *H. appendiculatus* y se examinaron 43 en *C.*  
195 *peltata* (Tabla 2). El número de haplotipos promedio por especie fue de 5 para las especies  
196 pioneras, *H. appendiculatus* y *C. peltata*, y de 10 para las especies sucesionales intermedias, *B.*  
197 *alicastrum*, *S. macrocarpum* (Tabla 2).

198 El número de sitios segregativos ( $s$ ), y los valores de diversidad nucleotídica ( $\pi$ ),  
199 diferencia promedio nucleotídica ( $k$ ) y variabilidad nucleotídica por sitio ( $\Theta$ ) fueron  
200 estadísticamente diferentes mayores en *B. alicastrum*; sin embargo, estadísticamente no difiere de  
201 *S. macrocarpum* y *H. appendiculatus* (Figura 2a, c, d). La diversidad haplotípica no fue  
202 significativamente diferente entre las especies (Figura 2b).

203 Se observó variación genética de consideración a lo largo de las subpoblaciones de todas las  
204 especies (Tabla 2). El número de sitios segregativos ( $s$ ), las diferencias nucleotídicas ( $k$ ), la  
205 diversidad haplotípica ( $Hd$ ) y nucleotídica ( $\pi$ ) fueron altos en las distintas subpoblaciones de las  
206 especies intermedias: *B. alicastrum* y *S. macrocarpum*, sobre todo en las subpoblaciones de  
207 Veinte Casas y Nuevo San Juan. Para *H. appendiculatus*, se observó la mayor variabilidad  
208 genética en Emilio Rabasa ( $s = 247$ ,  $Hd = 0.857$ ,  $\pi = 0.114$  y  $k = 63.374$ ; Tabla 2). En el caso de  
209 *C. peltata*, se destaca la población de Veinte Casas por presentar nula variación genética ( $Hd = 0$ ,  
210  $\pi = 0$ ), se registró sólo un haplotipo. Además de manera general fue la especie que presentó  
211 menor diversidad y diferencias nucleotídicas ( $\pi = 0.020$ ,  $k = 10.371$ ). La prueba de Tajima ( $D$ )  
212 fue negativa en todas las subpoblaciones de cada especie, y significativa para *B. alicastrum* y *C.*  
213 *peltata* en la población de Nuevo San Juan y Emilio Rabasa. Para todas las especies se  
214 obtuvieron valores de D-Tajima negativos, lo que sugiere una expansión demográfica reciente.

215 El análisis de varianza molecular mostró que la mayor varianza genética se encuentra  
216 entre especies (78.5 %), mientras que en las poblaciones fue sólo 9%, y dentro de las  
217 subpoblaciones corresponde al 12.3% (Tabla 3). El valor de  $\Phi_{st}$  (equivalente al estadístico  $F_{st}$   
218 de Wright, 1965) entre las cuatro especies de árboles fue 0.87 indicando una alta diferenciación  
219 genética (Tabla 3). El valor de  $\Phi_{ct} = 0.784$  (equivalente al  $F_{it}$  de Wright) indica un alto nivel de  
220 endogamia de los individuos con respecto al conjunto genético que se forma con los individuos  
221 de las cuatro especies. El índice de fijación  $\Phi_{sc}$  (correspondiente al  $F_{is}$  de Wright) tuvo un valor  
222 de 0.426, indicando también altos niveles de endogamia en los individuos con respecto la  
223 diversidad genética detectada en cada especie. Mediante el análisis de multilocus implementado  
224 en Structure v. 2.3.4 se observaron cuatro grupos genéticos y corresponden a cada una de las  
225 especies (Figura 3a).

226 El AMOVA para *Brosimum alicastrum* mostró que 60.3% de la varianza genética  
227 está entre las subpoblaciones y el 39.7% dentro de las subpoblaciones (Tabla 4). El índice  $\Phi_{st} =$   
228 0.60 indicó una diferenciación genética entre las poblaciones de *B. alicastrum*. En las especies *S.*  
229 *macrocarpum*, *H. appendiculatus* y *C. peltata*, el mayor porcentaje de variación fue dentro de las  
230 subpoblaciones (Tabla 4). El índice de  $\Phi_{st}$  para *C. peltata*, *H. appendiculatus* y *S. macrocarpum*  
231 fue de:  $\Phi_{st}=0.13$ ,  $\Phi_{st}= 0.12$  y  $\Phi_{st}= 0.25$ , respectivamente, lo cual indica diferenciación genética  
232 moderada entre las poblaciones de cada una de las especies.

233 En el análisis de la estructura genética mediante estadística Bayesiana por especie se  
234 observó que en *B. alicastrum*, *C. peltata*, *H. appendiculatus* y *S. macrocarpum* se distinguen dos  
235 grupos genéticos ( $K = 2$ ) (Figura 3 b, c, d, e). En *B. alicastrum* y *S. macrocarpum* fue más claro  
236 la formación de los dos grupos (Figura 3 b, c), uno de los grupos, lo constituyeron las  
237 poblaciones de Veinte Casas y Nuevo San Juan, y el otro grupo fue Emilio Rabasa.

238  
239  
240  
241  
242  
243  
244  
245  
246  
247  
248  
249  
250  
251  
252  
253  
254  
255  
256  
257  
258  
259  
260  
261

## Discusión

Se encontró una mayor diversidad genética en las especies intermedias (*Brosimum alicastrum* y *Sapium macrocarpum*) que en las especies pioneras (*Heliocarpus appendiculatus* y *Cecropia peltata*), asimismo en las especies intermedias se detectaron los valores más altos de diferenciación genética. No se detectó la relación esperada entre la diversidad genética y el síndrome de dispersión de las especies.

*Diversidad genética y afinidad sucesional.* Las cuatro especies presentaron de moderados a altos niveles de diversidad haplotípica y se diferenciaron claramente, entre especies, con base en las secuencias concatenadas del ITS 1-2 e ITS 3-4. Se reveló moderada variación nucleotídica entre las poblaciones de cada especie y una estructura genética alta para *B. alicastrum* y moderada para *S. macrocarpum*, *H. appendiculatus* y *C. peltata*. Cabe destacar que la nula variación genética obtenida en la subpoblación de Veinte Casas en *C. peltata*, puede deberse por efectos de muestro, ya que se debió considerar distancias más amplias entre los individuos para asegurarse de tener distintos genotipos de *C. peltata*, ya que tiene amplia distribución debido a que es dispersada por murciélagos (Fleming & Williams 1990; Hedrick y Kalinowski, 2000; Cornelis et al., 2005).

Las regiones del ITS tiene una tasa de evolución relativamente baja, por lo que ha sido especialmente útil para establecer filogenias de algunos grupos de plantas (Baldwin, 1992; Hillis y Dixon, 1991), y nuestro estudio muestra que este marcador puede funcionar para separar especies de árboles de la REBISO de forma confiable.

La diversidad nucleotídica y estructuración de las especies intermedias, *B. alicastrum* y *S. macrocarpum*, fue superior a las especies pioneras, en particular en comparación con *C. peltata*. Los resultados concuerdan con la hipótesis de que las especies sucesionalmente intermedias y tardías tiene mayores niveles de diversidad genética, y difiere con aquella que

262 señala que las poblaciones de las especies intermedias son menos estructuradas (Hamrick et al.,  
263 1992). *Brosimum alicastrum* y *S. macrocarpum* son árboles de larga vida, tienen un crecimiento  
264 relativamente rápido y regular, y alcanzan grandes dimensiones en diámetro y altura (Guariguatta  
265 y Ostertag, 2002). La persistencia de varios individuos a lo largo de la sucesión puede que  
266 contribuya a que poblaciones tengan valores altos de diversidad genética (Hamrick, 2004), si se  
267 cumple que son diferentes genotipos los que llegan a las etapas más avanzadas de los bosques.  
268 También puede deberse a que las especies intermedias experimentan selección espacialmente  
269 heterogénea (Petit y Excoffier, 2009; Otero-Arnaiz et al., 2005), diferenciando las poblaciones  
270 pero en promedio se mantiene una diversidad alta. Esto es, la variación espacial de las  
271 condiciones ambientales locales de la REBISO puede ser responsable del alto grado de  
272 estructuración genética observado en especies intermedias. El análisis Bayesiano indicó que la  
273 diferenciación mayor ocurre entre la población de Emilio Rabasa y la de del resto de las  
274 localidades, tanto para *B. alicastrum* y *S. macrocarpum*.

275 Estudios realizados en árboles Neotropicales que se encuentran bajo algún estado de protección,  
276 utilizaron microsatélites, cuya tasa de mutación es más alta que en ITS, muestran que la  
277 diversidad genética de especies intermedias como *Hymenaea courbaril* ( $He = 0.813$ ) y *Aniba*  
278 *rosaeodora* ( $He = 0.807$ ) (Angrizani et al., 2013; Lozano et al., 2011; Massimino et al., 2009) es  
279 comparativamente mayor que la que se observó en este estudio en *S. macrocarpum*. Es posible  
280 que si se desarrollan marcadores específicos se logren mayores niveles de diversidad en *S.*  
281 *macrocarpum* y en las otras especies.

282 Las especies pioneras como *Cecropia peltata* y *Heliocarpus appendiculatus*, presentan  
283 ciclos de vida más cortos y tienen una mayor posibilidad de recambio genético dentro de la  
284 población, además que la endogamia y la deriva genética pueden disminuir la diversidad  
285 genética. Las especies pioneras requieren de parches abiertos para su desarrollo y suelen ser de

286 vida corta, por lo que la colonización y extinción local de las poblaciones es relativamente  
287 frecuente, estas características promueven una menor diversidad y mayor estructuración genética  
288 (Garay-Arroyo y Álvarez-Buylla, 1997). Aunque, también se ha propuesto que en sitios  
289 perturbados o “acahuales”, se espera que los árboles pioneros estén en densidades más altas que  
290 en los bosques maduros, y esto permite que la variación genética tenga una distribución más  
291 homogénea en el espacio (Eguiarte et al., 1992; Álvarez-Buylla y Garay-Arroyo, 1994), además  
292 de que pueden llegar a mantener una alta tasa de dispersión en paisajes intervenidos por las  
293 actividades humanas, como por ejemplo *Miconia affinis* D.C. (Melastomataceae) en Panamá  
294 (Castilla et al., 2016). El estadístico *D*-Tajima obtenido para las especies pioneras es congruente  
295 con el crecimiento demográfico reciente lo que junto con el supuesto de la formación un claro en  
296 la selva es un ambiente selectivo, permiten sugerir que la disminución de la estructuración en *C.*  
297 *peltata* y *H. appendiculatus* puede ser debido a un proceso de selección convergente en claros,  
298 con la consecuencia de una diversidad genética en general reducida. Probablemente, poblaciones  
299 de *C. peltata* y *H. appendiculatus* se desarrollan bajo las mismas condiciones ambientales  
300 similares, lo que las hace coincidir en su diversidad y estructura genética.

301 *Diversidad genética y síndrome de dispersión.* La hipótesis inicial fue que las especies de árboles  
302 que se dispersan por el viento (anemocoria) albergan menor diversidad genética y presentan bajos  
303 niveles de diferenciación genética que las especies con dispersión por zoocoria. No se observó  
304 relación entre el síndrome de dispersión y la diversidad o estructura genética, lo que contrasta con  
305 estudios previos, en los que se ha observado que especies dispersadas por el viento tienen  
306 poblaciones poco estructuradas y más diversidad genética que aquellas con otras formas de  
307 dispersión (Nathan y Muller-Landau, 2000). No obstante, un estudio con 14 especies de árboles  
308 de la familia Dipterocarpaceae que se caracterizan por tener síndrome de dispersión barocoria (las  
309 semillas se reclutan cerca de la planta madre), sugiere que aún dentro de un mismo síndrome se

310 presentan variación en los niveles de diversidad genética; la diversidad genética de estas 14  
311 especies (*He*) varió de 0.440 a 0.843 (de Morais et al., 2015).

312 El síndrome de dispersión se infiere a partir de la morfología de los frutos; sin embargo,  
313 no es suficiente para determinar de forma fiable a los dispersores efectivos, ya que, la interacción  
314 planta-dispersor puede variar según la estacionalidad disponibilidad de recursos y de las  
315 necesidades dietéticas de los dispersores (Muller-Landau y Hardesty, 2005). La intervención de  
316 múltiples características morfológicas y ecológicas en la determinación de los síndromes de  
317 dispersión posiblemente contribuye a que la relación entre la diversidad genética y el síndrome de  
318 dispersión sea difusa en las especies intermedias y pioneras consideradas en el presente estudio.  
319 Posiblemente, para establecer si hay una relación entre el síndrome de dispersión y la diversidad  
320 genética de especies arbóreas de la REBISO, se requiere incrementar el número de especies y  
321 marcadores que recuperen una mayor variación genética, por lo que sería útil realizar estudios de  
322 genética del paisaje que considere las barreras que posiblemente tengan los dispersores y si estos  
323 tienen efecto sobre la diversidad genética de cada una de las especies arbóreas.

324 Los distintos valores de diversidad y estructura genética obtenidos para cada una de  
325 las especies de este estudio, aportan elementos de decisión para planificar estrategias de  
326 conservación que permitan mantener la variación genética. Un aspecto que es meritorio de  
327 abordar es si la degradación del hábitat en la REBISO (Vásquez et al., 2009) reduce los agentes  
328 de dispersión, lo que a su vez pondría en riesgo a las especies arbóreas que tienen síndrome de  
329 dispersión zoocoría, como lo es para *B. alicastrum*, *S. macrocarpum* y *C. peltata*; Cramer et al.,  
330 2007). La falta de dispersión puede reducir el flujo de genes de las poblaciones arbóreas (Howe,  
331 2016), debido a que se interrumpe la dispersión de semillas. Las especies que se dispersan por el  
332 viento como *H. appendiculatus* son menos susceptibles a los cambios en el paisaje (Howe, 2016).

333 La recuperación asistida de bosques degradados por actividades humanas o por incendios

334 forestales con las especies estudiadas, debe contemplar la inclusión de la mayor parte de la  
335 variación genética que naturalmente ocurre en la reserva a través de coleccionar los propágulos en las  
336 diferentes localidades, de esta manera se procura la conservación de la diversidad genética y se  
337 incrementa la probabilidad del establecimiento y viabilidad a largo plazo de poblaciones  
338 deliberadamente formadas.

339

340

### **Agradecimientos**

341 A Miguel Martínez Icó por su ayuda en campo, a Maricela García Bautista por su  
342 ayuda en el laboratorio de Genética y análisis de datos. Al Consejo Nacional de Ciencia y  
343 Tecnología (CONACyT) por la beca para estudios de maestría a LLMZ (573950) y por el  
344 financiamiento a través del proyecto 214650-Vulnerabilidad social y biológica ante el cambio  
345 climático en la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote.

346

347

### **Literatura citada**

348 Álvarez-Buylla, E. R. y Garay-Arroyo, A. (1994). Population genetic structure of *Cecropia*  
349 *obtusifolia*, a tropical pioneer tree. *Evolution*, 48, 437-453.

350 Álvarez, L. y Wendel, J. F. (2003). Ribosomal ITS sequences and plant phylogenetic inference.  
351 *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 29, 547-557.

352 Angrizani, R. C., Contim, L. A. S. y Lemes, M. R. (2013). Development and characterization of  
353 microsatellite markers for the endangered Amazonian tree *Aniba rosaeodora* (Lauraceae).  
354 *Applications in Plant Sciences*, 1 (9): 1200516. <http://dx.doi.org/10.3732/apps.1200516>

355 Baldwin, B. G. (1992). Phylogenetic utility of the internal transcribed spacers of nuclear  
356 ribosomal DNA in plants: An example from the Compositae. *Molecular phylogenetics*  
357 *and Evolution*, 1, 3-16.

358 Castilla R.A., Pope N., Jaffé R., Jha S. (2016). Elevation, not deforestation, promotes genetic  
359 differentiation in a pioneer tropical tree. *PloS One*, 11.

360 Cramer, J. M., Mesquita, R. C. G. y Bruce W, G. (2007). Forest fragmentation differentially  
361 affects seed dispersal of large and small-seeded tropical trees. *Biological Conservation*,  
362 137, 415-423.

363 CONABIO. (2016). EncicloVida. Recuperado el 16 de diciembre, 2016 de:  
364 <http://www.enciclovida.mx>

365 CONANP-SEMARNAT. (2000). *Programa de manejo. Reserva de la Biosfera Selva El Ocote*,  
366 *México*. México: Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas.

367 CATIE., CYTED., OPS/OMS y OEA. (1994). *Domesticación de plantas medicinales en*  
368 *Centroamérica: actas de la reunión técnica*. Turrialba: CR, CATIE.

369 Cornelis, B., Franco, P. y Davidson, D. W. (2005). Cecropia. *Flora Neotropica*, 94, 1–230.

370 Doyle, J.J. y Doyle, J. L. (1987). Isolation of DNA from small amounts of plant tissues. *BRL*  
371 *Focus*, 12, 13-15.

372 de Morais, T.C., Ghazoul, J., Maycock, C. R., Bagchi, R., Burslem, D. F. R. P., Khoo, E., Itoh,  
373 A., Nanami, S., Matsuyama, S., Finger, A., Ismail, S. A. y Kettle, C. J. (2015). Multi-site,  
374 multi-species approach: Implications for forest management and restoration. *Forest*  
375 *ecology and management*, 356, 153 – 165.

376 Earl, D.A y vonHoldt, B. M. (2012). STRUCTURE HARVESTER: a website and program for  
377 visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method. *Conservation*  
378 *Genetics Resources*, 4, 359-361.

379 Eguiarte, L.E., Perez, N. y Piñero, D. (1992). Genetic structure, outcrossing rate, and heterosis in  
380 a tropical palm, *Astrocaryum mexicanum*: implications for evolution and conservation.  
381 *Heredity*, 69, 217-228.



382 Evanno, G., Regnaut, S. y Goudet, J. (2005). Detecting the number of clusters of individuals  
383 using the software Structure: A simulation study. *Molecular Ecology*, 14, 2611–2620.

384 Excoffier, L., Laval, G. y Schneider, S. (2005). Arlequin ver 3.0: An integrated software package  
385 for population genetics data analysis. *Evolution Bioinformatics Online*, 1, 47-50.

386 Falush, D., Stephens, M. y Pritchard, J. K. (2003). Inference of population structure using  
387 multilocus genotype data: linked loci and correlated allele frequencies. *Genetics*, 164,  
388 1567-1587.

389 FAO. (2014). *The state of the world's forest genetic resources*. Roma.

390 Frankham, R. (1995). Conservation genetics. *Annual Review of Genetics*, 29, 305-327.

391 Frankham, R., Ballou, J.D. y Briscoe, D. A. (2002). *Introduction to Conservation Genetics*.  
392 Cambridge: Cambridge University Press.

393 Fuchs, E. J y Hamrick, J. L. (2011). Mating system and pollen flow between remnant populations  
394 of the endangered tropical tree, *Guaiacum sanctum* (Zygophyllaceae). *Conservation*  
395 *Genetics*, 12, 175-185.

396 Garay-Arroyo, A. y Alvarez-Buylla, E. R. (1997). Isozyme variation in a tropical pioneer tree  
397 species (*Cecropia obtusifolia*, Moraceae) with high contents of secondary compounds.  
398 *Biotropica* , 29, 280-290.

399 Gómez-Pompa, A. (1971). Posible papel de la vegetación secundaria en la evolución de la flora  
400 tropical. *Biotropica*, 3, 125-135.

401 Guariguatta, M. y Ostertag, R. (2002). Sucesión secundaria. En M. Guariguatta y G. Kattan  
402 (Eds.), *Ecología y conservación de Bosques Neotropicales*. Costa Rica: LUR Press.

403 Hamrick, J. L., Godt W, M. J. y Sherman-Broyles, S. L. (1992). Factors influencing levels of  
404 genetic diversity in woody plant species. *New Forests*, 6, 95-124.

405 Hamrick, J.L. y Godt, M. J. W. (1996). Effects of life history traits on genetic diversity in plant  
406 species. *Biological Sciences*, 351, 1291-1298.

407 Hamrick, J. L. (2004). Response of forest trees to global environmental changes. *Forest Ecology*  
408 *and Management*, 197, 323-335.

409 Hedrick, P. y Kalinowski, S. 2000. Inbreeding depression in Conservation Biology. *Annual*  
410 *Review of Ecology and Systematics*, 31, 62 – 139.

411 Hillis, D. M. y Dixon, M. T. (1991). Ribosomal DNA: Molecular evolution and phylogenetic  
412 inference. *The Quarterly Review of Biology*, 66, 411-453.

413 Howe, H. F. (2016). Making dispersal syndromes and networks useful in tropical conservation  
414 and restoration. *Global Ecology and Conservation*, 6, 152-178.

415 Kaplan, N. L., Darden, T. y Hudson, R. (1989). The coalescent process in models with selection.  
416 *Genetics*, 120, 819-829.

417 Laurance, W. F. (1999). Reflections on the tropical deforestation crisis. *Biological Conservation*,  
418 91, 109-117.

419 Lobova, T. A., Mori, S. A., Blanchard, F., Peckham, H. y Charles-Dominique. P. (2003).  
420 *Cecropia* as a food resource for bats in French Guiana and the significance of fruit  
421 structure in seed dispersal and longevity. *American Journal of Botany*, 90, 388–403.

422 Loveless, M. D. y Hamrick, J. L. (1984). Ecological determinants of genetic structure in plant  
423 populations. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 91, 65-95.

424 Lozano U, F., Herrera V, W. y Viera, G. (2011). Desarrollo inicial de *Aniba rosaeodora* Ducke  
425 en claros artificiales de bosque primario, amazonia central brasilera. *Ingenierias y*  
426 *Amazonia*, 4, 5-18.

427 Martínez-Orea, Y., Castillo, A. S. y Guadarrama, C. P. (2009). La dispersión de frutos y semillas.  
428 *Ciencias*, 96, 38-41.

429 Massimino, J., Corbo, M., Antonio, M., Magno, A., Yamaguishi, A. y Alzate-Marin, A. L.  
430 (2009). Microsatellite diversity and effective population size in a germoplasm bank of  
431 *Hymenaea courbaril* var. *stilbocarpa* (Leguminosae), an endangered tropical tree:  
432 recommendations for conservation. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 56, 797-807.

433 McCarthy, C. (1998). *Chromas ver 1.45*. Australia: School of Health Science, Griffith University  
434 Queensland.

435 Muller-Landau, H.C. y Hardesty, B. D. (2005). Seed dispersal of woody plants in tropical forests:  
436 concepts, examples and future directions. En D. Burslem, M. A. Pinard y S. D. Hartley  
437 (Eds.), *Biotic interactions in the tropics: Their role in the maintenance of species diversity*  
438 (pp. 268-300). Cambridge: Cambridge University Press.

439 Nathan, R. y Muller-Landau, H. C. (2000). Spatial patterns of seed dispersal, their determinants  
440 and consequences for recruitment. *Trends in Ecology and Evolution*, 15, 278-285.

441 Nassar, J. M., García, A. E y González, J. A. (2011). Patterns of genetic diversity in tree species  
442 of fragmented dry forests in Venezuela. *Interciencia*, 36, 914-922.

443 Nason, J. D. (2002). La estructura genética de las poblaciones de árboles. En M. R. Guariguatta,  
444 G. H. Kattan (Eds.), *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. Costa Rica:  
445 Ediciones LUR.

446 Nei, M. (1987). *Molecular Evolutionary Genetics*. New York: Columbia University Press.

447 Otero-Arnaiz, A., Casas, A., Hamrick, J. L. y Cruse-Sanders, J. (2005). Genetic variation and  
448 evolution of *Polaskia chichipe* (Cactaceae) under domestication in the Tehuacán Valley,  
449 central Mexico. *Molecular Ecology*, 14, 1603-1611.

450 Pennington, T. y Sarukhán, J. (2005). *Árboles tropicales de México*, segunda edición. México:  
451 Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Ecología y Fondo de cultura  
452 económica.

453 Petit, R. J. y Excoffier, L. (2009). Gene flow and species delimitation. *Trends in Ecology &*  
454 *Evolution*, 24, 386-393.

455 Piñero, D., Caballero, J., Cabrera, D., Canteros, C. E., Casa, A., Castañeda, A., Castillo, A.,  
456 Cerritos, R., Chassin, O., Colunga, P. et al. (2008). La diversidad genética como  
457 instrumento para la conservación y el aprovechamiento de la biodiversidad: estudios en  
458 especies mexicanas. En D. Piñero (Eds.), *Capital natural de México, volumen I:*  
459 *Conocimiento actual de la biodiversidad* (pp. 437-483). México: Conabio.

460 Ricker, M., Ramírez-Krauss, I., Ibarra-Manríquez, G., Martínez, E., Ramos, C.H., González-  
461 Medellín, G., Gómez-Rodríguez, G., Palacio-Prieto, J.L., Hernández, H.M. (2007).  
462 Optimizing conservation of forest diversity: a country-wide approach in Mexico.  
463 *Biodiversity and Conservation*, 16, 1927-1957.

464 Rozas, J., Sánchez Del Barrio, J., Messenguer, X. y Rozas, R. (2003). DnaSP, DNA Sequence  
465 polymorphism analyses by the coalescent and other methods. *Bioinformatics*, 19, 2496-  
466 2497.

467 Ruiz-Montoya, L., Correa-Vera, V., Alfaro-González, F. C., Ramírez-Marcial, N. y Verónica-  
468 Vallejo, R. (2011). Diversidad genética de *Oreopanax xalapensis* (Araliaceae) en los  
469 Altos de Chiapas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 88, 15-25.

470 SEMARNAT. (2000). *Programa de manejo de la Reserva de la Biosfera Selva el Ocote, México.*  
471 México: INE-SEMARNAT.

472 SEMARNAT. (2010). *NORMA Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección*  
473 *ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y*  
474 *especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo.*  
475 México: Diario Oficial.

476 Sokal, R. y Rohlf, J. (1995). *Biometry: The principles and practice of statistics in biological*  
477 *research*. WH Freeman: New York.

478 Tajima, F. (1989). Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA  
479 polymorphism. *Genetics*, *123*, 585-595.

480 Thompson, J., Gibson, T., Plewniak, F., Jeanmougin, F. y Higgins, D. (1997). The Clustal X  
481 windows interface: flexible strategies for multiple sequence alignment aided by quality  
482 analysis tools. *Nucleic Acids Research*, *25*, 4876-4882.

483 Savolainen, O., Pyhäjärvi, T. y Knür, T. (2007). Gene flow and local adaptation in trees. *Annual*  
484 *Review Ecology Evolution and Systematic*, *38*, 595-619.

485 van Breugel, M., Bongers, F. y Martínez-Ramos, M. (2007). Species Dynamics During Early  
486 Secondary Forest Succession: Recruitment, Mortality and Species Turnover, *Biotropica*,  
487 *39*, 310-619.

488 Vázquez, J. R., Enríquez, P. y Rangel, J.L. (2009). Diversidad de aves rapaces diurnas en la  
489 Reserva de la Biosfera Selva El Ocote, Chiapas, México. *Revista Mexicana de*  
490 *Biodiversidad*, *80*, 203-209.

491 Vibrans, H. (2009). Malezas de México. Recuperado el 09 diciembre, 2016 de  
492 [http://www.conabio.gob.mx/malezasdemexico/tiliaceae/heliocarpus-appendiculatus](http://www.conabio.gob.mx/malezasdemexico/tiliaceae/heliocarpus-appendiculatus/fichas/ficha.htm)  
493 [/fichas/ficha.htm](http://www.conabio.gob.mx/malezasdemexico/tiliaceae/heliocarpus-appendiculatus/fichas/ficha.htm).

494 White, T. J., Bruns, T., Lee, S. y Taylor, J. (1990). A Guide to Methods and Applications:  
495 Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics.  
496 En M. A. Innis, D. H. Gelfand, J. J. Sninsky y T. H. White (Eds.), *PCR protocols: a guide*  
497 *to methods and applications* (pp. 315-322). New York: Academic Press.

498 Wright, S. (1965). The interpretation of population structure by F-statistics with special regard to  
499 system of mating. *Evolution*, *19*, 395-420.

500

## Tablas

501

**Tabla 1.** Características ecológicas y de ciclo de vida de cuatro especies de árboles de la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote

502

(Chiapas, México). DAP= Diámetro a la altura del pecho.

Especie	Estatus de protección	Estado de Sucesión	Distribución geográfica	Síndrome de dispersión	Reproducción	DAP	Altura	Flores
<i>Brosimum dlicastrum</i>	Ninguno; especie cultivada y silvestre	Intermedia	Desde el sur de México, Colombia, Perú, Venezuela y en las islas del Caribe	Zoocoria	Sexual y asexual	1.5 m	40 m	Monoica o dioica
<i>Sapium macrocarpum</i>	Amenazada	Intermedia	Sur de México hasta Costa Rica	Zoocoria	Sexual	1 m	35 m	Monoica
<i>Heliocarpus appendiculatus</i>	Ninguno; silvestre	Pionera	Del centro de México hasta Costa Rica	Anemocoria	Sexual o asexual	40 cm	25 m	Gimonoico
<i>Cecropia peltata</i>	Ninguno; Silvestre	Pionera	Desde México hasta el norte de Sudamérica	Zoocoria	Sexual	50 cm	15 m	Dioica

503

504

505

506

507

**Tabla 2.** Parámetros de diversidad genética por localidad y promedio de *Brosimum alicastrum*, *Sapium macrocarpum* *Heliocarpus appendiculatus* y *Cecropia peltata*, en tres localidades de la Reserva de la Biósfera Selva El Ocote (REBISO) con base en la concatenación de la región del ADN ribosomal nuclear ITS 1-2 e ITS 3-4. DG = parámetros de diversidad genética;  $N$  = tamaño de muestra,  $s$  = sitios segregativos,  $h$  = número de haplotipos,  $Hd$  = diversidad de haplotipos,  $\pi$  = diversidad de nucleótidos,  $k$  = diferencias nucleotídicas,  $D$  = prueba de Tajima,  $\Theta$  = variabilidad nucleotídica por sitio. NS = No significativo, \*\*\*= 0, 0.001 \*\*= 0.001, \*= 0.01

Localidad	DG	Especies			
		<i>B. alicastrum</i>	<i>S. macrocarpum</i>	<i>H. appendiculatus</i>	<i>C. peltata</i>
Emilio Rabasa	N	20	18	14	20
	$s$	193	170	247	113
	$h$	12	13	8	8
	$Hd$	0.916	0.928	0.857	0.821
	$\pi$	0.104	0.083	0.114	0.027
	$k$	54	46.118	63.374	15.353
	$D$	-1.506 <sup>NS</sup>	-1.142 <sup>NS</sup>	-1.607 <sup>NS</sup>	-2.44***
	$\Theta$	0.104	0.088	0.139	0.056
Veinte casas	N	11	12	16	8
	$s$	278	164	162	0
	$h$	7	12	13	1
	$Hd$	0.818	1	0.967	0
	$\pi$	0.186	0.118	0.091	0
	$k$	94.582	63.697	50.383	0
	$D$	-1.227 <sup>NS</sup>	-1.099 <sup>NS</sup>	-0.888 <sup>NS</sup>	-
	$\Theta$	0.187	0.101	0.087	0
Nuevo San Juan	N	11	5	16	15
	$s$	319	138	23	78
	$h$	11	5	15	7
	$Hd$	1	1	0.992	0.781
	$\pi$	0.158	0.127	0.008	0.033
	$k$	82.164	71.100	4.667	15.762
	$D$	-1.915*	-1.133 <sup>NS</sup>	-1.658 <sup>NS</sup>	-2.089*
	$\Theta$	0.209	0.118	0.012	0.050
REBISO	N	42	35	46	43
	$h$	10	10	5.3	5.3
	$D$	-1.549	-1.125	-1.509	-1.509
	$\Theta$	0.167	0.103	0.079	0.035

**Tabla 3.** Análisis de varianza molecular (AMOVA) de ITS 1-2 y 3-4 entre especie de árboles de la Reserva de la Biósfera Selva El Ocote, Chiapas, México.

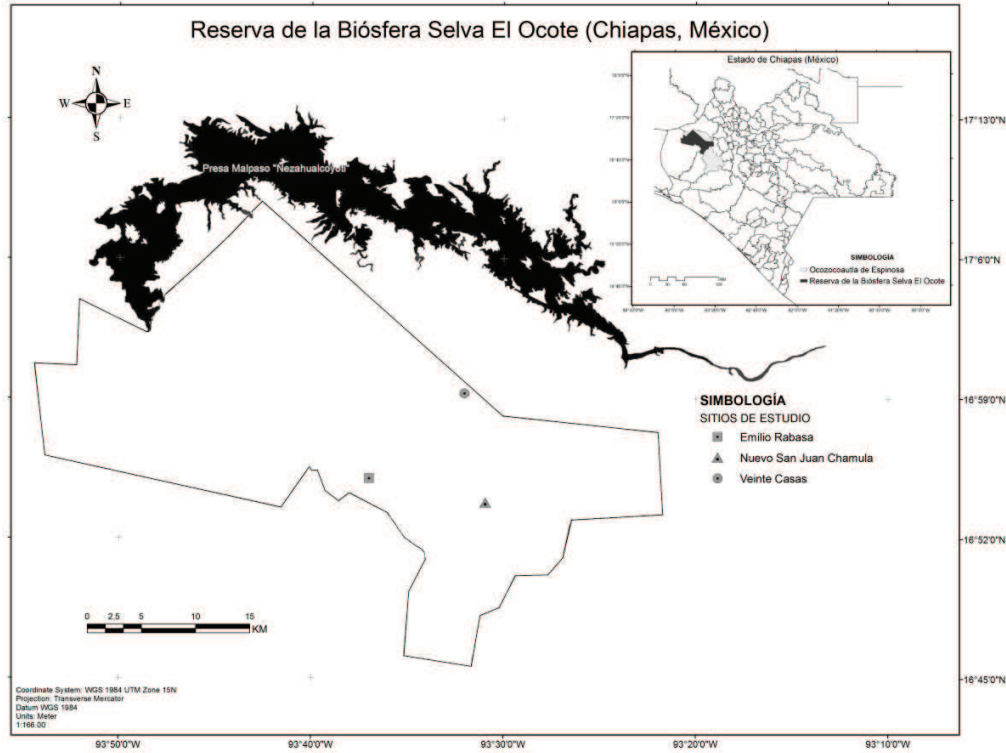
Fuente de variación	Grados de libertad	Suma de cuadrados	Componente de la varianza	Porcentaje de la variación
Entre especies	3	21607.564	166.350	78.490
Entre subpoblaciones dentro de cada especie	8	2251.108	19.404	9.155
Dentro de las subpoblaciones	154	4031.894	26.181	12.353
Total	165	27890.566	211.936	



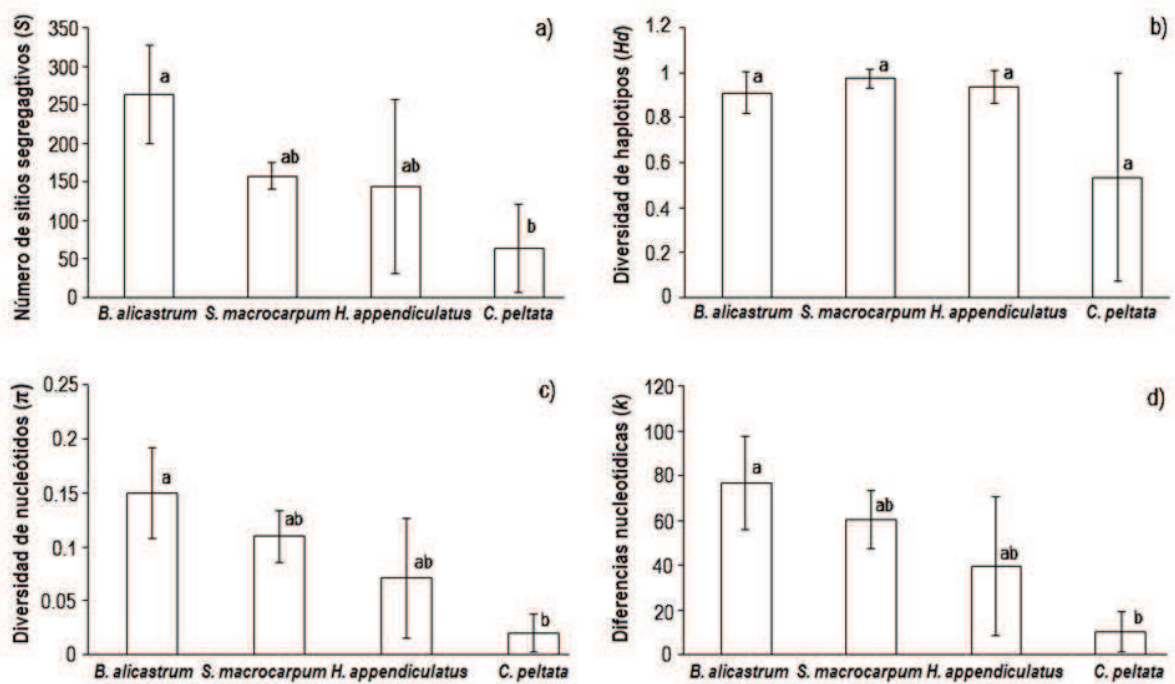
**Tabla 4.** Análisis de varianza molecular para los ITS 1-2 y 3-4 por especie de árbol de la Reserva de la Biósfera Selva El Ocote, Chiapas, México.

Especie	Fuente de variación	Grados de libertad	Suma de cuadrados	Componente de varianza	Porcentaje variación
<i>Brosimum alicastrum</i>	Entre subpoblaciones	2	1752.038	62.503	60.3
	Dentro de las subpoblaciones	39	1604.795	41.148	39.7
	Total	41	3356.833	103.652	
<i>Sapium macrocarpum</i>	Entre subpoblaciones	2	290.618	10.839	25.3
	Dentro de las subpoblaciones	32	1022.839	31.963	74.7
	Total	34	1313.457	42.802	
<i>Heliocarpus appendiculatus</i>	Entre subpoblaciones	2	133.488	2.949	12.0
	Dentro de las subpoblaciones	43	928.643	21.596	88.0
	Total	45	1062.130	24.546	
<i>Cecropia peltata</i>	Entre subpoblaciones	2	74.965	1.897	13.8
	Dentro de las subpoblaciones	40	475.617	11.890	86.2
	Total	42	550.581	13.787	

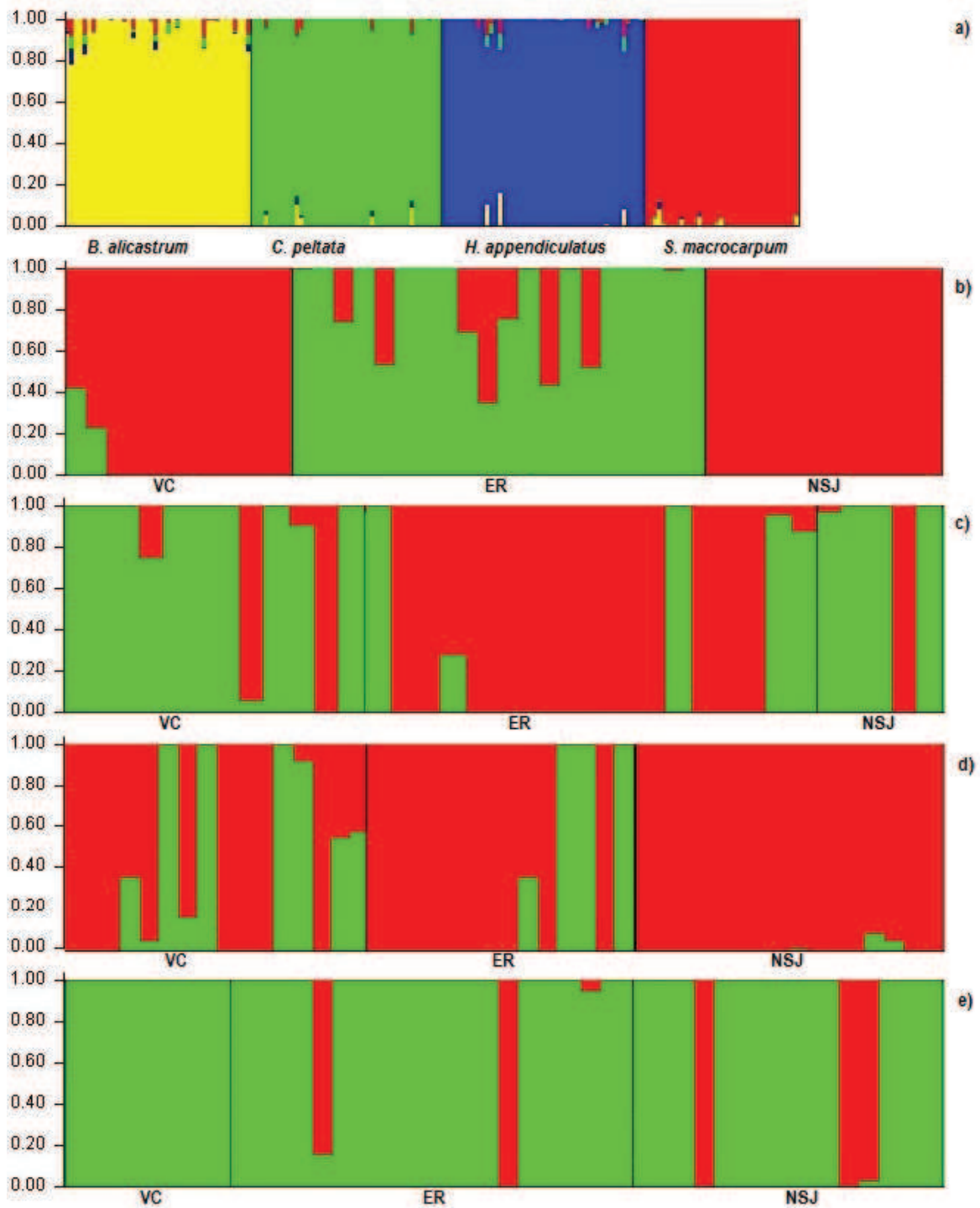
## Figuras



**Figura 1.** Ubicación geográfica de las tres localidades donde se realizó el muestreo de cuatro especies de árboles (*Brosimum alicastrum*, *Sapium macrocarpum*, *Heliocarpus appendiculatus* y *Cecropia peltata*) en la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote, Chiapas, México.



**Figura 2.** Diversidad genética de cuatro especies de árboles en la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote. (a) Número de sitios segregativos en cuatro especies de árboles tropicales, (b) Diversidad de haplotipos, (c) Valores de diversidad de nucleótidos, (d) Número medio de diferencias nucleotídicas. Los valores son media  $\pm$  desviación estándar. Letras diferentes arriba de las barras indican diferencias significativas con base en la prueba de Tukey con un valor crítico  $\leq 0.05$ .



**Figura 3.** Estructura genética con base en un análisis Bayesiano de la diversidad genética

implementado en el software STRUCTURE, comparando las cuatro especies y por especie. (a) Estructura genética de cuatro especies de árboles: (b) *B. alicastrum*, (c) *S. macrocarpum*, (d) *H. appendiculatus* y (e) *C. peltata*. ER= Emilio Rabasa, VC= Veinte Casas, NSJ= Nuevo San Juan.

### Capítulo 3. Conclusión general

El entendimiento de la relación entre la variación genética y los aspectos ecológicos de las especies arbóreas tropicales es importante para diseñar e implementar estrategias de conservación. Para ello, en este estudio se consideraron dos rasgos ecológicos de los árboles, el estado sucesional y el síndrome de dispersión. De manera general, se encontró que las poblaciones de *Brosimum alicastrum*, *Sapium macrocarpum*, *Heliocarpus appendiculatus* y *Cecropia peltata* son genéticamente diversas y presentan estructuración genética. No se encontró relación entre la variación genética y el síndrome de dispersión, pero si entre el estado sucesional. Las especies sucesionalmente intermedias (*B. alicastrum* y *S. macrocarpum*) presentan mayor diversidad genética que las especies que se presentan en las primeras etapas de la sucesión (pioneras) como *H. appendiculatus* y *C. peltata*. Este efecto puede ser explicado porque las especies de sucesión intermedia son especies longevas, lo que les permite persistir en poblaciones remanentes durante mucho tiempo y resistir condiciones ambientales adversas en contraste a *H. appendiculatus* y *C. peltata* consideradas especies pioneras de corta duración (Hamrick 2004). Con base en los resultados, sería importante conservar y mantener las subpoblaciones que tienen mayor diversidad genética. Así mismo, considerar las subpoblaciones con baja diversidad genética, ya que pueden ser menos hábiles para resistir las nuevas condiciones del ambiente, ante esto, es necesario considerar el interambio genético entre las subpoblaciones. Por ejemplo, en programas de restauración de bosques, sería importante considerar las subpoblaciones más diversas de *Cecropia peltata* para las áreas que son afectadas por incendios en la REBISO.

Por otra parte, los estudios con los ITS pueden proporcionar una buena aproximación de la diversidad genética de las poblaciones de cada una de las especies. Sin embargo, debido a su bajo polimorfismo (Álvarez y Wendel, 2003), para estudios de flujo genético es necesario el uso de marcadores con altas tasas de mutación como los microsatélites.

### **Recomendaciones**

Es importante considerar las métricas de la heterogeneidad del paisaje para dar nuevas explicaciones de dónde provienen los niveles de diversidad y estructura genética de los árboles; principalmente porque la Reserva de la Biósfera Selva El Ocote ha sido afectada por incendios, el cual ha tenido efectos negativos (deforestación, erosión, mortalidad de flora y fauna, entre otros) en gran parte de su superficie, y por lo tanto a las poblaciones de las especies arbóreas y de otros organismos. En este sentido, será útil considerar los procesos históricos y contemporáneos (barreras geográficas, disturbios, colonización-extinción) que han ocurrido en la REBISO y que pueden impactar en los procesos de flujo génico (conectividad), deriva génica (demografía) y selección (adaptación local).

Si bien, las especies arbóreas que se analizaron en este estudio no presentaron bajos niveles de diversidad genética, sería importante considerar a los dispersores animales de estas especies, ya que la ausencia de dispersores podría afectar la estructura y diversidad genética de las especies arbóreas. Por otro lado, analizar la diversidad genética desde la perspectiva de la regeneración (población de plántulas, juveniles y adultos) puede ayudar a entender cómo se modifica la diversidad genética en función del proceso de sucesión ecológica de las comunidades de árboles en la REBISO.

### Literatura citada

- Álvarez, I. y Wendel, J. F. 2003. Ribosomal ITS sequences and plant phylogenetic inference. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 29, pp. 417-434.
- CATIE, CYTED, OPS/OMS, OEA. 1994. *Domesticación de plantas medicinales en Centroamérica: actas de la reunión técnica*. Turrialba: CR, CATIE.
- CONABIO. 2016. *EncicloVida*. < <http://www.enciclovida.mx> > (accessed December 10, 2016).
- CONANP-SEMARNAT. (2000). *Programa de manejo. Reserva de la Biosfera Selva El Ocote, México*. México: Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas.
- Cornelis B, Franco P, Davidson DW. 2005. Cecropia. *Flora Neotropica* 94, pp.1–230.
- FAO. 2014. The state of the world's forest genetic resources. Roma.
- Flora Neotropica. 1972. *Brosimum alicastrum Sw. subsp. alicastrum C.C. Berg (1972)*. *Monograph 7*, pp.170-171.
- Fleming T, Williams C. 1990. Phenology, seed dispersal, and recruitment in *Cecropia peltata* (Moraceae) in Costa Rican tropical dry forest. *Journal of Tropical Ecology* 6, pp.163-178.
- Frankham, R. 1995. Conservation genetics. *Annual Review of Genetics*, 29: 305-327.
- Frankham, R., Ballou, J.D. y Briscoe, D.A. 2002. *Introduction to Conservation Genetics*. Cambridge: Cambridge University Press.



- Fuchs, E.J. y Hamrick, J.L. 2011. Mating system and pollen flow between remnant populations of the endangered tropical tree, *Guaicum sanctum* (Zygophyllaceae). *Conservation Genetics*, 12, pp.175-185.
- Guariguatta M, Kattan G. 2002. *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. Costa Rica: LUR Press.
- Gómez-Pompa A. 1971. Posible papel de la vegetación secundaria en la evolución de la flora tropical. *Biotropica* 3, pp. 125-135.
- Hamrick, J. L., Godt W, M. J. y Sherman-Broyles, S. L. (1992). Factors influencing levels of genetic diversity in woody plant species. *New Forests*, 6, pp. 95-124.
- Hamrick, J. L. y Godt, M. J. W. 1996. Effects of life history traits on genetic diversity in Plant Species. *Biological Sciences*, 351, pp.1291-1298.
- Hamrick, J. L. 2004. Response of forest trees to global environmental changes. *Forest Ecology and Management*, 197, pp. 323-335.
- Hufbauer, R. A. 2004. Population genetics of invasions: Can we link neutral markers to management? *Weed Technology*, 18, pp.1522-1527.
- Howe, H. F. 2016. Making dispersal syndromes and networks useful in tropical conservation and restoration. *Global Ecology and Conservation*, 6, pp. 152-178.
- Laurance, W.F. 1999. Reflections on the tropical deforestation crisis. *Biological Conservation* ,91, pp.109-117.
- Loveless, M. D. y Hamrick, J. L. (1984). Ecological determinants of genetic structure in plant populations. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 91, pp. 65-95.

- Lobova TA, Mori SA, Blanchard F, Peckham H, Charles-Dominique P. 2003. *Cecropia* as a food resource for bats in French Guiana and the significance of fruit structure in seed dispersal and longevity. *American Journal of Botany* 90; pp. 388–403.
- Maldonado-sánchez, E.A. 2010. Estructura y diversidad arbórea de una selva alta perennifolia en tacotalpa, tabasco, México. *Universidad y Ciencia*, 26, pp.235-245.
- Martínez-Orea, Y., Castillo, A. S. y Guadarrama, C. P. (2009). La dispersión de frutos y semillas. *Ciencias*, 96, pp.38-41.
- Nason, J. D. 2002. La estructura genética de las poblaciones de árboles. En: M. R. Guariguatta y G. H. Kattan, eds., *Ecología y conservación de bosques neotropicales*, Costa Rica: Ediciones LUR.
- Nathan, R. y Muller-Landau, H. C. (2000). Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology and Evolution*, 15, pp. 278-285.
- National Academy of Science. 1975. *Underexploited Tropical Plants with Promising Economic Value*. Washington, D.C.: Commission on International Relations (JH 215), National Academy of Sciences-National Research Council.
- Nora, S., Albaladejo, R. G., González M, S. C., Robledo-Arnuncio, J. J. y Aparicio, A. 2011. Movimiento de genes (polen y semillas) en poblaciones fragmentadas de plantas. *Ecosistemas*, 20, pp. 35-45.

Orantes, C., Pérez, M. A., del Carpio, C. U., y Tejeda, C., 2013. Aprovechamiento del recurso maderable tropical nativo en la comunidad de Emilio Rabasa, Reserva de la Biosfera Selva El Ocote, Chiapas, México. *Madera y Bosques*, 19(1), pp. 7-21

Pennington T, Sarukhán J. 2005. *Árboles tropicales de México: manual para la identificación de las principales especies*. México: Universidad Nacional

Autónoma de México, Instituto de Ecología y Fondo de cultura económica.

Pérez-Calix E. 2009. *Flora del Bajío y de regiones adyacentes*. Instituto de Ecología, A.

C.

Piñero, D., Caballero, J., Cabrera, D., Canteros, C. E., Casa, A., Castañeda, A., Castillo, A., Cerritos, R., Chassin, O., Colunga, P. 2008. La diversidad genética como instrumento para la conservación y el aprovechamiento de la biodiversidad: estudios en especies mexicanas. En: D. Piñero, ed., *Capital natural de México, vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad*. México, pp. 437-494.

Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa. México, 432 p.

Rzedowski, J., 1994. *Vegetación de México*. 6ª ed. Limusa, México D.F., p. 432

Rentaría-Alcántara, M. 2007. Breve revisión de los marcadores moleculares. En: L. E. Eguiarte, V. Souza y X. Aguirre, eds., *Ecología molecular*, IEPISA, México, pp. 544-557.

SEMARNAT, 2001. *Programa de manejo: Reserva de la Biósfera Selva El Ocote*, México, pp. 1-144.

SEMARNAT. 2010. *NORMA Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de*

*riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo.* México: Diario Oficial.

Tzab LA. 2014. *Diversidad de murciélagos y roedores y su relación con la composición vegetal en tres sitios de los Tuxtlas, Veracruz.* MSc. Thesis, Universidad Veracruzana.

van Breugel, M., Bongers, F. y Martínez-Ramos, M. (2007). Species Dynamics During Early Secondary Forest Succession: Recruitment, Mortality and Species Turnover, *Biotropica*, 39, pp. 310-619.

Vásquez, M. A. y March, I. 1996. *Conservación y desarrollo sustentable en la Selva El Ocote, Chiapas.* El Colegio de la Frontera Sur, San Cristóbal de las Casas, Chiapas.

Vázquez, J. R., Enríquez, P. y Rangel, J.L. 2009. Diversidad de aves rapaces diurnas en la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote, Chiapas, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 80, pp. 203-209.

Vibrans H. 2009. Malezas de México. <

[http://www.conabio.gob.mx/malezasdemexico/tiliaceae/heliocarpus-appendiculatus /fichas/ficha.htm](http://www.conabio.gob.mx/malezasdemexico/tiliaceae/heliocarpus-appendiculatus/fichas/ficha.htm) > (acceso en diciembre, 2016).

