

El Colegio de la Frontera Sur

Bosques de *Guaiacum sanctum* en Balam-kin, Campeche:
composición, estructura y arquitectura

TESIS

Presentada como requisito parcial para optar al grado de
Maestro en Ciencias en Recursos Naturales y Desarrollo Rural

por

Gustavo Enrique Mendoza Arroyo

2008

AGRADECIMIENTOS

Al CONACYT, por otorgarme la beca de posgrado (registro No. 208262).

Al Colegio de la Frontera Sur, por otorgarme una beca de posgrado y por las facilidades brindadas para el uso de su infraestructura.

Agradezco a mi tutora M. en C. María Angélica Martínez Navarro, todo el apoyo brindado durante mi estancia en ECOSUR.

A mis asesores, Dra. Susana Ochoa Gaona y al Dr. Hans van der Wal, por sus valiosas aportaciones y por el tiempo dedicado a la tesis.

A Dra. Ligia Esparza Olgún y Dra. Nuria Torrescano Valle, por los comentarios aportados a la tesis.

A Dr. H.F.M Vester, por sus acertados comentarios sobre la arquitectura del bosque de guayacán.

Al Biólogo Rodolfo Noriega-Trejo, por las facilidades dadas para usar su literatura personal.

A Lisandro Cocom (guía de campo), a los ingenieros forestales Wilberth Poot y Daniel Poot, a los biólogos Carlos Pavón, Pedro Quej, Hilario Uc y Margarito Tuz (Técnico de Ecosur), por el apoyo desinteresado brindado durante el trabajo de campo.

A Jorge Hernández, Jesús Vargas, Sergio Padilla, David Olvera, Bartolo Naal, Cristina Chanatasig y Benito Dzib amigos de la unidad Campeche; por su apoyo y los momentos compartidos. A Baruch, Adriel, Heiner, Jaime, Neydi, Yol, Bety, Elda, Helda, Alex y William, con quienes compartí gratos momentos durante mi estancia en Ecosur-Chetumal.

A todas aquellas personas que sin interés alguno me brindaron su apoyo.

ÍNDICE GENERAL

RESUMEN	1
INTRODUCCIÓN.....	2
ANTECEDENTES.....	5
JUSTIFICACIÓN.....	8
OBJETIVO GENERAL	10
OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	10
HIPÓTESIS.....	10
ÁREA DE ESTUDIO.....	11
MATERIALES Y MÉTODOS	13
Inventario forestal y arquitectura	14
Análisis de datos	15
RESULTADOS.....	17
Composición arbórea.....	17
Riqueza y diversidad de especies.....	19
Estructura de la comunidad.....	20
Estructura de tamaños para las especies más abundantes.....	21
Clasificación del bosque de guayacán.....	26
Ordenación con PCA.....	29
Eco-unidades.....	30
Arquitectura	34
DISCUSIÓN	37
CONCLUSIONES	44
LITERATURA CITADA	45
Anexo 1. Atributos estructurales del bosque de guayacán.	55
Anexo 2. Perfiles de vegetación.....	62
Anexo 3. Mapas de eco-unidades.....	91

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Reserva de Balam-kin.....	13
Figura 2. Esquema del diseño de muestreo.....	14
Figura 3. Distribución diamétrica de árboles en el bosque de guayacán para las zonas de amortiguamiento y protección en Balam-kin.	18
Figura 4. Distribución de alturas de los árboles en el bosque de guayacán para las zonas de amortiguamiento y protección de Balam-kin.	18
Figura 5. Riqueza, Índice de Shannon-Weiner e Índice de Simpson,	19
Figura 6. Área basal (m ² /ha) del bosque de guayacán.....	20
Figura 7. Densidad del bosque de guayacán, según zonas.	21
Figura 8. Área basal (A) y Densidad (B) de <i>G. sanctum</i> . (1)	22
Figura 9. Distribución diamétrica de <i>G. sanctum</i> para la zona de amortiguamiento y protección de Balam-kin.	23
Figura 10. Distribución de alturas de <i>G. sanctum</i> para la zona de amortiguamiento y protección de Balam-kin.....	23
Figura 11. Estructura poblacional de las seis especies más abundantes en el bosque de guayacán en Balam-kin, Campeche.....	26
Figura 12. Dendrograma usando el modo <i>Group average linkage</i>	27
Figura 13. MDS para la ordenación de la Zona de Amortiguamiento y Zona de Protección	28
Figura 14. MDS según variable <i>G. sanctum</i>	28
Figura 15. PCA con la opción estandarizada de los sitios.....	29
Figura 16. Diagrama del modelo propuesto para la dinámica de eco-unidades del bosque de guayacán.	33
Figura 17. Desarrollo arquitectónico de <i>G. sanctum</i> , <i>T. paucidentata</i> y <i>B. simaruba</i> en el bosque guayacán en Balam-kin, Campeche.	36
Figura 18. Transecto que registró la eco-unidad de degradación.....	62
Figura 19. Transecto que registró dos eco-unidades: agradación y biostasis.	63
Figura 20. Transecto que registró dos eco-unidades: agradación y biostasis..	64
Figura 21. Transecto que registró la eco-unidad de biostasis.	65
Figura 22. Transecto que registró la eco-unidad de degradación.....	66

Figura 23. Transecto que registró dos eco-unidades: agradación y biostasis..	67
Figura 24. Transecto que registró la eco-unidad de agradación.....	68
Figura 25. Transecto que registró dos eco-unidades: biostasis y de transición.	69
Figura 26. Transecto que registró la eco-unidad de biostasis..	70
Figura 27. Transecto que registró tres eco-unidades de biostasis.	71
Figura 28. Transecto que registró dos eco-unidades de biostasis..	72
Figura 29. Transecto que registró la eco-unidad de biostasis.	73
Figura 30. Transecto que registró dos eco-unidades: agradación y biostasis.	74
Figura 31. Transecto que registró la eco-unidad de agradación.....	75
Figura 32. Transecto que registró la eco-unidad de agradación.....	76
Figura 33. Transecto que registró la eco-unidad de biostasis..	77
Figura 34. Transecto que registró la eco-unidad de biostasis.	78
Figura 35. Transecto que registró la eco-unidad de biostasis.	79
Figura 36. Transecto que registró una eco-unidad de agradación y dos de biostasis.....	80
Figura 37. Transecto que registró dos eco-unidades: agradación y biostasis.	81
Figura 38. Transecto que registró la eco-unidad de biostasis.	82
Figura 39. Transecto que registró la eco-unidad de biostasis.	83
Figura 40. Transecto que registró la eco-unidad de biostasis..	84
Figura 41. Transecto que registró la eco-unidad de biostasis.	85
Figura 42. Transecto que registró dos eco-unidades: agradación y biostasis.	86
Figura 43. Transecto que registró dos eco-unidades: agradación y biostasis..	87
Figura 44. Transecto que registró la eco-unidad de biostasis.	88
Figura 45. Transecto que registró la eco-unidad de biostasis.	89
Figura 46. Transecto que registró dos eco-unidades de biostasis..	90
Figura 47. Mapas de eco-unidades. A) agradación; B) biostasis y degradación; C) agradación; D) agradación, biostasis y degradación.	91
Figura 48. Mapas de eco-unidades. A) agradación, biostasis, degradación e innovación; B) agradación y biostasis; C) agradación, biostasis e innovación; D) agradación, biostasis y degradación.	92

Figura 49. Mapas de eco-unidades. A) agradación y biostasis; B) innovación, agradación, biostasis y degradación; C) agradación y biostasis; D) agradación, biostasis y degradación.	93
Figura 50. Mapas de eco-unidades. A) agradación y biostasis; B) agradación, biostasis y degradación; C) agradación; D) agradación, biostasis y degradación.	94
Figura 51. Mapas de eco-unidades. A) agradación y biostasis; B) agradación y biostasis; C) innovación, agradación y biostasis; D) agradación y degradación.	95
Figura 52. Mapas de eco-unidades. A) agradación y biostasis; B) agradación y biostasis; C) agradación, biostasis y degradación; D) innovación, degradación y biostasis.	96
Figura 53. Mapas de eco-unidades. A) agradación, biostasis y degradación; B) innovación y agradación; C) agradación y biostasis; D) agradación, biostasis y degradación.	97
Figura 54. Mapas de eco-unidades. A) agradación, biostasis y degradación; B) innovación, agradación y biostasis; C) biostasis y degradación; D) agradación y biostasis.	98
Figura 55. Mapas de eco-unidades. A) innovación y agradación; B) innovación, agradación y biostasis; C) agradación y biostasis y D) innovación, agradación y biostasis.	99
Figura 56. Mapas de eco-unidades. A) innovación, agradación, biostasis y degradación; B) innovación, agradación, biostasis y degradación; C) agradación, biostasis y degradación y D) agradación y biostasis.	100

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Valores de riqueza, diversidad y estructura del bosque de guayacán..	19
Cuadro 2. Área basal y densidad para <i>G. sanctum</i> según clases diamétricas.	22
Cuadro 3. Densidad de las especies abundantes en la regeneración.	24
Cuadro 4. Valores propios obtenidos con PCA	29
Cuadro 5. Áreas (m ²) de las eco-unidades del bosque de guayacán	30
Cuadro 6. Estados de desarrollo arquitectónico de algunas especies del bosque de guayacán.	35

RESUMEN

En la reserva de Balam-kin, Campeche se encuentran poblaciones de *Guaiacum sanctum*, especie de interés comercial y bajo protección especial. Esta especie constituye formaciones denominadas bosques de guayacán. Estos bosques fueron estudiados para entender el desarrollo de los árboles y dinámica de las eco-unidades, mediante el análisis de su composición, estructura, desarrollo de las eco-unidades y de la arquitectura de los árboles constituyentes. Los árboles adultos ($dap \geq 10$ cm) se midieron en parcelas de 500 m^2 y los juveniles ($dap < 10$ cm) en parcelas de 100 m^2 . Las plántulas de *G. sanctum* se contaron en cinco círculos de 1 m^2 . Se hicieron mapas de eco-unidades, perfiles de vegetación y planos de proyección de copas a escala en la zona de amortiguamiento (ZA) y de protección (ZP). Las zonas no difieren en composición, densidad, estructura (área basal, y distribución de clases diamétricas). El bosque de guayacán es un mosaico de eco-unidades (parches) en distintas fases de desarrollo, siendo la eco-unidad de agradación la de mayor superficie (56%), seguida por la biostasis (30%). *G. sanctum* fue la especie más abundante y se encontró en estado: potencial, presente y pasado. Los registros históricos de volúmenes aprovechables de *G. sanctum* y la superficie ocupada por las eco-unidades y los perfiles sugieren un intenso aprovechamiento forestal. Por ello, la abundancia de eco-unidades en agradación, donde *G. sanctum* figura en el subdosel, es debido a la extracción de esta misma especie. En tanto que, las eco-unidades de biostasis conformadas por guayacán son menos abundantes y con áreas inferiores. La arquitectura constituye una herramienta para planificar el aprovechamiento en las eco-unidades de diferente desarrollo; permitiendo evaluar la regeneración del bosque y del guayacán. Se sugiere realizar este tipo de investigación en otros sitios del Estado de Campeche y Península de Yucatán, bajo condiciones de influencia humana reciente y pasada, para tener un panorama adecuado para el entendimiento del desarrollo del bosque de guayacán.

Palabras clave: Agradación, eco-unidad, regeneración, bosque tropical seco.

INTRODUCCIÓN

La riqueza de especies, diversidad y complejidad estructural de los bosques tropicales pueden ser modificadas por disturbios naturales: huracanes (Sánchez e Islebe, 1999; Ostertag *et al.* 2005), fuego (Thonick *et al.* 2001) y disturbios antropogénicos como la extracción selectiva de especies maderables (Villela *et al.* 2006). En los bosques tropicales, los efectos de un disturbio (natural o antropogénico) se reflejan en cambios en la composición de especies (Villela *et al.*, 2006) y en la estructura del bosque (Sekercioglu, 2002).

La extracción selectiva ocasiona daños a una gran parte del bosque aún cuando solo una pequeña proporción de los árboles son extraídos (Davis, 2000). De igual forma, en las áreas bajo extracción de madera ocurren cambios en la composición y estructura a pequeña escala (m^2), principalmente al interior de los claros de reciente formación y en sitios que se encuentran bajo la influencia de caminos de arrastre de madera (Hallé *et al.*, 1978; Martínez-Ramos, 1988; Whitman *et al.*, 1998).

La apertura de un claro en el dosel constituye la evidencia inicial del impacto por la caída de un árbol (Purata, 1986; Asner *et al.*, 2004). Los claros en el bosque se presentan debido a los cambios en la estructura del dosel, altura, y conectividad de las copas de los árboles (Villela *et al.*, 2006). Los claros varían en tamaño, forma, densidad y arreglo espacial dependiendo de los atributos estructurales pre-existentes (p. ej., composición de especies, edad del rodal; arquitectura arbórea; Asner *et al.*, 2004).

Para el estudio de la dinámica de los bosques, se emplean tres conceptos los cuales se refieren al arreglo espacial dentro de un bosque de los claros de reciente formación, claros jóvenes o en regeneración (los cuales están ocupados por árboles jóvenes), y de los parches maduros (Tabañez y Viana, 2000). El primer concepto, denominado *Unidad Fisonómica*, se refiere a una unidad espacial en el bosque que presenta una fisonomía específica (Tabañez y Viana, 2000). Un segundo concepto, es el de *Fase del bosque* propuesto por Clark y colaboradores (1993) quienes definen las fases de desarrollo del bosque en función de las alturas de los árboles con respecto a la altura media de la vegetación.

Finalmente, el concepto de *Eco-unidad*; que se define como un parche de bosque que ha comenzado a crecer en una superficie delimitada en un momento definido (Oldeman, 1983). Una eco-unidad es la unidad básica de desarrollo y crecimiento del bosque (Oldeman, 1989). El reconocimiento de cada eco-unidad se basa en la determinación del desarrollo arquitectónico (potencial, presente y pasado) de los componentes arbóreos (Halle *et al.*, 1978; Oldeman, 1983; 1990) y la organización de estos formando el dosel, es decir, la arquitectura del bosque (Oldeman, 1983).

De acuerdo con Oldeman (1990) y Vester (1997) el desarrollo de una eco-unidad, esta relacionado con la altura relativa de los árboles y la arquitectura de la copa de los árboles. Según estos autores existen las siguientes eco-unidades, según su grado de madurez:

a) Innovación. Es un parche en donde recientemente ocurrió un evento que destruyó parte del bosque y donde ha comenzado su regeneración a partir del banco de semillas y los meristemos viables de remanentes de la vegetación impactada; pueden proliferar, hierbas, bejucos y plántulas de los árboles de alrededor, así como crecimiento a partir de los rebrotes. Algunos árboles de eco-unidades anteriores (ya sea agradación, biostasis o degradación) pertenecen en este parche. El desarrollo de la eco-unidad termina cuando se cierra el dosel con árboles o arbustos potenciales (los cuales continúan su crecimiento y desarrollo de la copa).

b) Agradación. Esta eco-unidad abarca el periodo entre el cierre del dosel hasta el momento en que el dosel está formado por copas de árboles del presente. La fase inicial de esta eco-unidad, esta formada principalmente por árboles potenciales en la que los individuos arbóreos aún amplían sus copas (Barthélémy *et al.*, 1989; Oldeman, 1990). La agradación termina cuando el dosel se conforma solo de árboles del presente (los cuales tienen una copa establecida que no cambia mucho de forma ni tamaño; Barthélémy *et al.*, 1989; Oldeman, 1990).

c) Biostasis. Los árboles que conforman el dosel son todos del presente y constituyen un dosel continuo que determina las condiciones de crecimiento en los estratos inferiores. Ésta eco-unidad es la más longeva y termina hasta que los árboles del presente pasan a ser árboles del pasado.

d) Degradación. Esta eco-unidad se compone de árboles del pasado los que se caracterizan por tener una copa en degeneración (Barthélémy *et al.*, 1989; Oldeman, 1990). Los árboles del dosel comienzan a perder ramas, permitiendo la entrada de luz al piso forestal, acelerando el crecimiento de plántulas y juveniles. Por el aumento de temperatura y luminosidad se estimula la germinación de semillas, hay una descomposición acelerada de materia vegetal, acompañada por su fauna de descomposición, que hace disponible los nutrientes. Cualquier evento (lluvia, tormenta, viento fuerte, caída de árboles) abre el dosel y conduce el sistema hacia una eco-unidad de innovación, repitiéndose el ciclo de regeneración.

e) Transición. Recientemente, Vester y Navarro (2005) proponen esta eco-unidad, la cual está formada por árboles usualmente tolerantes a la sombra, los que han sido cubiertos por las copas de otros de mayor altura, y de los cuales algunos tienen el potencial para formar una nuevo dosel superior (Vester, 1997).

A través del mapeo de los parches jóvenes y maduros y de los claros se puede observar la dinámica del bosque en términos del arreglo de los distintos parches (para este estudio son denominados como: eco-unidades; Tabañez y Viana, 2000). Además, mediante el mapeo de parches o eco-unidades, se puede describir la respuesta del bosque a la extracción selectiva, así como analizar la intensidad de la extracción pasada y actual (Torquebiau, 1986).

Los bosques de guayacán se caracterizan por estar constituidos entre el 20 y 60% de *G. sanctum* (Martínez y Galindo-Leal, 2002). Esta especie ha sido explotada selectivamente, por su alta importancia medicinal (Harper, 1932), maderable e industrial (Matejak, 2002). A finales de los años 70, en Campeche se extraía un promedio de 2800 m³ de guayacán, este volumen de extracción disminuyó a un promedio de 450 m³ en los años 80. Para el municipio de Champotón, Campeche existe una estimación de un total de 902 m³ de madera en rollo extraída entre el período de 1994-1997; mientras que en el año 1994, para el caso del área de 5,000 has bajo aprovechamiento hasta 2004 en Balam-kin, se estimaron 0.48 m³/ha.

En 2004, para Chencoh (al norte de la reserva) y Xbonil (ubicado al sur de Balam-kin), se estimaron respectivamente, volúmenes de 12.0 y 832.0 m³ rollo de fuste comercial (SECOL,

1999). En ambos sitios se comparte el mismo tipo de vegetación presente en Balam-kin. Actualmente, el guayacán se utiliza como madera ornamental (Martínez y Galindo-Leal, 2002).

Debido al comercio internacional, la especie se encuentra incluida en el Apéndice II de CITES (CITES, 2006). En la legislación mexicana se encuentra bajo protección especial (Pr) de acuerdo a los criterios de la NOM-059-SEMARNAT-2001 (DOF-Semarnat, 2002). Actualmente, las poblaciones de *G. sanctum* enfrentan riesgos causados por: cambio de uso de suelo (Hernández, 2001; CITES, 2005) y por alteración del régimen de fuego (PPY y TNC, 2005).

En México, la distribución de *G. sanctum* se encuentra restringida a cinco áreas conocidas: 1) costa de Oaxaca e Istmo de Tehuantepec, 2) centro del Estado de Campeche (especialmente la zona de “Los Chenes” y el norte-centro de la Reserva de Calakmul), 3) zona costera del centro-norte de Yucatán, 4) región de Cancún y Puerto Morelos, Quintana Roo y 5) Reserva de Sian Ka’an y sus alrededores (Martínez y Galindo-Leal, 2002; CITES, 2005).

En la mayor parte de su área de distribución las poblaciones de *G. sanctum* son pequeñas y concentradas en sitios con clima seco y suelos pedregosos. La reserva de Balam-kin se ubica en la porción norte de la Reserva de Calakmul, (en el área denominada “centro del Estado de Campeche” de acuerdo con CITES, 2005) la cual es un área considerada importante para la conservación dada la extensión y la densidad de más de 300 individuos con dap >10 cm por hectárea de *G. sanctum* (CITES, 2005). Además, es considerada importante, porque ecológica y funcionalmente se integra a la parte noroeste de la Reserva de la Biosfera de Calakmul (Palacio-Aponte *et al.*, 2002).

ANTECEDENTES

Vidal y Casado (2000) investigaron la regeneración de *G. sanctum* en bosques tropicales. Sus resultados señalan que la especie presenta una dominancia del 7.7% en la regeneración para bosques cosechados. Martínez y Galindo-Leal (2002) estudiaron la composición florística de la asociación vegetal de *G. sanctum* en la Reserva de la Biosfera de Calakmul, en ésta, se menciona

que ésta asociación es de importancia regional e internacional debido a que en ella se han registrado especies de acantáceas endémicas. En este sentido, estos mismos autores y Galindo-Leal y colaboradores (2000) mencionan que en los bosques de guayacán se registran especies de interés para la conservación, por ejemplo *Esenbeckia* sp. nov., una especie nueva aún no descrita.

Vester y Navarro (2007), mencionan que el temperamento - el conjunto de reacciones de crecimiento y desarrollo, mostrado por un árbol hacia su ambiente durante el ciclo de su vida; Oldeman y van Dijk (1991) - de *G. sanctum* corresponde al de un luchador, es decir que es una especie que comienza su vida en el sotobosque, en donde puede crecer bien. Solo cuando los individuos son grandes y están en el dosel reciben luz. Tienen un crecimiento lento, así que en un bosque secundario permanecen en el sotobosque, sin que esto sea un impedimento para sobrevivir. Solo cuando los individuos reciben abundante luz (apuestan a la apertura del dosel) alcanzan grandes tallas y dominan en el dosel, generalmente en la última parte de su vida. Aunque en la selva mediana subperennifolia, la especie puede mostrar un temperamento de apostador (Vester y Calmé, 2003).

En cuanto a las investigaciones realizadas, en la Península de Yucatán, sobre el mosaico de parches del bosque; solamente existen los mapas de claros realizados por Olmsted (1990) y Brokaw y colaboradores (1999). Más escasas son las investigaciones que emplean las teorías del desarrollo de los árboles de Hallé *et al.* (1978) y del bosque de Oldeman (1989); por ejemplo, en una investigación recientemente realizada por Knol (2003) se mapeo y describió la vegetación en la fase de biostasis de la selva maya de Quintana Roo.

Baltazar-Ramírez (2001) realizó un estudio de la relación entre los modelos arquitectónicos y las diferentes fases de desarrollo de la vegetación primaria y secundaria de la selva mediana subperennifolia de Quintana Roo. Posteriormente, Cetzal Ix (2002), estudió la regeneración natural, mediante parcelas ubicadas en las eco-unidades en biostasis de una selva mediana subperennifolia en la región forestal de los ejidos de X-Hazil Sur y Anexos, y Laguna Kana, Quintana Roo. Mas tarde, Vester y Navarro (2005), usando esta metodología concluyeron que el manejo forestal practicado en Quintana Roo actualmente, no representa un riesgo para la diversidad de árboles y fauna.

De igual manera, algunas investigaciones se han enfocado en la herbivoría de *G. sanctum*, como el de Eisner y colaboradores (1972), quienes estudiaron los efectos de plagas defoliadoras sobre la especie; los resultados señalaron que una especie de hormiga, *Camponotus abdominalis floridanus* (Buckley), causa una defoliación severa. Por su parte, Schaffer y Manson (1990) evaluaron que el efecto causado por *Toumeyella* sp. Esta hormiga impacta negativamente la tasa de asimilación de dióxido de carbono (CO₂). Williams (1993) reportó tres especies de insectos asociados a *G. sanctum*, estos son: *Camponotus abdominalis floridanus* (Buckley), *Wasmannia auropunctata* (Roger) y *Laetilia coccidivora* (Comstock); esta última especie es ocasionalmente encontrada alimentándose en colonias. *Toumeyella lignumvitae*, es una nueva especie de insecto registrado únicamente en los árboles de guayacán.

Con relación a la dispersión de semillas, Wendelken y Martin (1987) mencionan que debido a que *G. sanctum*, mantiene sus hojas durante todo el año, es ecológicamente importante, debido a que es visitada por más de 19 especies de aves que contribuyen con la dispersión de sus semillas.

Los aspectos de germinación de la especie fueron estudiados por Gutiérrez (2002) en la Estación Experimental de Bosque Horizontes, Guanacaste, Costa Rica. Gutiérrez concluyó que la mejor velocidad de germinación se obtuvo después de un tratamiento de escarificación. Por su parte, González-Rivas (2005) determinó que la germinación ocurre tanto en condiciones de luz como de oscuridad; sin embargo, la especie es altamente dependiente de la temperatura, siendo la óptima para la germinación de 20 a 25° C. La tasa relativa de crecimiento fue más alta en áreas abiertas que bajo sombra.

En cuanto a los estudios demográficos, Hernández (2001) estudió las poblaciones de *G. sanctum* en dos localidades de la región de Guanacaste, Costa Rica; en la que se evaluó el estado fitosanitario y fenológico (floración y fructificación), así como también se caracterizaron las propiedades físicas y químicas del suelo en el cual se desarrolla la especie.

Asimismo, Otterstrom y colaboradores (2006) al evaluar la respuesta de las plántulas al fuego; señalan que bajo el tratamiento de fuego se produce un aumento significativo en la densidad de plántulas de *G. sanctum*.

Con el fin de regular el comercio de *G. sanctum* y aclarar los conflictos en la identificación taxonómica de las especies del género *Guaiacum*, Grow y Scharzman (2001) realizaron una investigación de carácter fenético con base en descripciones de ejemplares de herbario y observaciones en campo; con lo cual concluyeron que las características morfológicas del follaje, estructura y altura del árbol permiten hacer distinciones entre las diferentes especies del género.

CITES (2005) evaluó la sustentabilidad del aprovechamiento de la especie mediante el análisis de la dinámica poblacional con base en censos rápidos de las poblaciones. Los resultados de esta investigación indicaron que la especie presenta buen potencial de regeneración de modo que las plántulas y árboles jóvenes podrían sustituir en el futuro a los árboles grandes.

Asimismo, López-Toledo *et al.* (2007a) sugieren que los regímenes de aprovechamiento tienen un impacto limitado en el reclutamiento de *G. sanctum* y que existe suficiente regeneración en la especie para mantenerla a largo plazo en bosques bajo aprovechamiento. De igual forma señalan que la germinación de las semillas es alta en la oscuridad; lo cual provee un mecanismo para el reclutamiento en bosques bajo dosel.

López-Toledo *et al.* (2007b) establecieron un protocolo de evaluación del estatus de conservación de la especie *G. sanctum*; los resultados sugieren que la especie no presenta un estatus crítico, aunque ha disminuido en 41% su área de distribución por el cambio de uso de suelo. De esta área solamente el 28.4% se encuentra protegida y 2% bajo aprovechamiento forestal. Por otra parte, el aprovechamiento parece no representar un factor negativo sobre la regeneración de la especie y sobre la demografía de las poblaciones.

JUSTIFICACIÓN

La reserva de Balam-kin es un área importante para la conservación de la biodiversidad en la península de Yucatán; parte del área de distribución del bosque seco se incluye dentro de esta reserva. Estos bosques han recibido poca atención en comparación con los bosques tropicales húmedos (Guariguata y Ostertag, 2001). Los bosques secos de Mesoamérica, Centroamérica y

norte de Sudamérica enfrentan fuertes presiones debido al desarrollo de agroindustrias. Actualmente, en los bosques remanentes se encuentran especies amenazadas como *Panthera onca*, *Tapirus bairdii*, *G. sanctum*, entre otras (Sánchez-Azofeifa, *et al.*, 2005).

Históricamente, bosques como los de Santa Rosa, Costa Rica han estado sujetos a disturbios antropogénicos por periodos de hasta 50 años (Gillespie *et al.*, 2000). De igual manera, los de Nicaragua han sido explotados para el aprovechamiento de maderas de interés comercial. Las principales especies comerciales son: *Swietenia humilis*, *Cedrela odorata*, *Bombacopsis quinata*, *Dalbergia retusa* y *Guaiacum sanctum* (Sabogal, 1992). La extracción de especies de valor comercial en Nicaragua para exportación inició en 1900 (Tercero y Urrutia, 1994 en González-Rivas, *et al.*, 2006), y continuó por décadas, resultando en una considerable reducción de las especies mencionadas.

Los bosques de guayacán en Balam-kin, como los denominan Martínez y Galindo-Leal (2002), forman parte del bosque tropical seco. En el caso del bosque de Balam-kin, ha mantenido constantes presiones por la extracción selectiva de *G. sanctum*. Lo anterior, se debió a que Balam-kin fue ampliación forestal del Ejido de Dzibalchén, la cual contaba con permisos forestales hasta el año de 1999.

Los estudios de sucesión en el bosque tropical seco son escasos respecto a los realizados en bosques húmedos (Guariguata y Ostertag, 2001). De tal forma, que se carece del adecuado conocimiento para el manejo y restauración de los bosque secos en etapas de sucesión (Ruiz *et al.*, 2005). Tomando en cuenta lo anterior se realizó una investigación dirigida a entender la dinámica y caracterizar el estado actual del bosque de guayacán en términos de su composición, estructura y arquitectura en las zonas de amortiguamiento y protección de la reserva de Balam-kin.

Los resultados obtenidos aportarán elementos para caracterizar y evaluar el impacto de las prácticas de extracción selectiva y la regeneración del bosque de guayacán en Balam-kin. Además, la información producto de esta investigación podrá emplearse en la planeación del

aprovechamiento selectivo en otros sitios donde actualmente se realiza el aprovechamiento de la especie; como es el caso de las ampliaciones forestales ubicadas en las cercanías a Balam-kin.

OBJETIVO GENERAL

Caracterizar el bosque de guayacán en Balam-kin con base en el estudio de su estructura, riqueza, diversidad, arquitectura y dinámica.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

1. Describir y comparar el bosque de guayacán, en las Zonas de Amortiguamiento y Protección de Balam-kin con base en su riqueza de especies, diversidad y estructura.
2. Describir y comparar la arquitectura del bosque de guayacán en las dos Zonas propuestas.
3. Determinar el estado de conservación y dinámica del bosque de guayacán mediante los mapas de eco-unidades.
4. Conocer la estructura poblacional de *G. sanctum* y las principales especies abundantes del bosque.

HIPÓTESIS

Los antecedentes del aprovechamiento de *G. sanctum*, en la reserva de Balam-kin señalan que las actividades del manejo forestal se desarrollaron en la mayor parte de la superficie de la reserva, por lo tanto al comparar las Zonas de Amortiguamiento y Protección se espera encontrar similitudes tanto en composición, riqueza, diversidad y parámetros estructurales (área basal, densidad, altura y distribución de frecuencias de tamaños) del bosque.

Al comparar los perfiles de vegetación de ambas zonas de igual forma no se presentarán diferencias en el desarrollo del bosque y el dosel presentará discontinuidades que pueden reflejar el efecto de la extracción de guayacán.

ÁREA DE ESTUDIO

La reserva de Balam-kin se localiza en el extremo Este del municipio de Champotón, Campeche entre los 18°50' y 19°10' de latitud norte y los 89°40' y 90°10' de longitud oeste; cubre una extensión de 110,900 ha (Figura 1). Se ubica en la zona ecológica del trópico húmedo, en la provincia fisiográfica "Península de Yucatán" y en la subprovincia "Carso y Lomeríos de Campeche" (INE, 1992). Geológicamente, pertenece al periodo Terciario Inferior del Paleoceno con presencia de rocas calizas, clasificado como Tpal (z-y) en la carta geológica del INEGI (1984).

Se encuentra en la región hidrológica RH-2 Yucatán Oeste en la Cuenca "A" en la subcuenca "b" La Gloria y Laguna Noh. Como corriente permanente sólo se registra una parte del río Arrigeña al Sur. El clima predominante es calido subhúmedo con lluvias en verano $Aw_0(w)$; las precipitaciones anuales varían entre los 1000 y 1200 mm, durante el mes más seco las precipitaciones son menores a 60 mm. La temperatura promedio varía entre los 26 y 28° C (INEGI, 1998).

De acuerdo a la clasificación de Miranda y Hernández (1963) y Miranda (1958), en la reserva de Balam-kin existen tres tipos de vegetación: selva baja caducifolia, selva baja subperennifolia y selva baja subcaducifolia; en este último tipo de vegetación es en donde *G. sanctum* forma agrupaciones casi monoespecíficas (Palacio-Aponte *et al.*, 2002) denominadas selvas de guayacán por Martínez y Galindo-Leal (2002). La selva baja subcaducifolia ocupa la mayor parte (48.6%) de la superficie de la reserva (SECOL, 1999; Palacio-Aponte *et al.*, 2002).

En décadas pasadas, Balam-kin fue la segunda ampliación forestal del Ejido Dzibalchén, perteneciente al municipio de Hopelchén. Los ejidatarios realizaron actividades de extracción de

especies maderables con especial interés en *G. sanctum*. La extracción continuó hasta 1999, año en que fue declarada Área Estatal Protegida, bajo la categoría de Zona Estatal Sujeta a Conservación Ecológica (SECOL, 1999). Sin embargo, existe un área de 5,000 hectáreas otorgadas en usufructo a la “Sociedad de Producción Forestal Chenera S.S.S.” para aprovechamiento forestal desde junio de 1997 y autorizado hasta el año de 2004.

En la reserva se diferencian tres zonas: la de Protección, Amortiguamiento y Restauración. La Zona de Protección, ocupa el 66.6% (73,919.34 hectáreas) de la superficie total de la reserva, dentro de ella quedan protegidos los diferentes tipos de vegetación, suelos y las aguadas principales identificados que permiten la subsistencia y la distribución de la fauna existente, dentro de ellos; la Zona de Restauración ocupa el 14.6% (16,204.54 hectáreas) de la superficie total del área, abarca los ambientes que por causas naturales o intervención humana han sufrido daños importantes y requieren un manejo especial para recuperar su calidad y estabilidad ambiental; la Zona de Amortiguamiento, la cual ocupa el 18.8% (20,866.12 hectáreas) de la superficie total de la reserva; se delimita como una zona inmediatamente circundante al Área Natural Protegida, se caracteriza por ser una zona de características biogeofísicas muy similares a los ecosistemas presentes en la Zona de Protección (Periódico Oficial, 1999).

La Zona de Amortiguamiento corresponde a las áreas donde hay manejo forestal y tiene la función de proteger a las Zona de Protección y Restauración, del impacto exterior. En la Zona de Protección, las únicas actividades permitidas son: la preservación del ambiente y sus elementos, la investigación científica y la educación ecológica. En esta Zona se pueden realizar actividades productivas que no impliquen su conversión parcial o total; asimismo actividades culturales, educativas, recreativas, de investigación científica y de capacitación, que deberán sujetarse a las normas oficiales mexicanas aplicables, a los planes y programas de ordenamiento ecológico y de desarrollo urbano, a las declaratorias de reservas, usos y destino, así como a la normatividad federal, estatal y municipal en materia de usos de suelo (Periódico Oficial, 1999).

En la Zona de Amortiguamiento se podrán realizar actividades productivas, tales como aprovechamiento forestales y Unidades de Manejo y Aprovechamiento Sustentable de Flora y Fauna Silvestre, así como actividades recreativas, turísticas, culturales, educativas, de

investigación científica y de capacitación, que deberán sujetarse a las normas oficiales mexicanas aplicables, a los planes y programas de ordenamiento ecológico a las declaratorias de reserva, usos y destinos, así como a la normatividad federal, estatal, y municipal en materia de uso del suelo (Periódico Oficial, 1999).

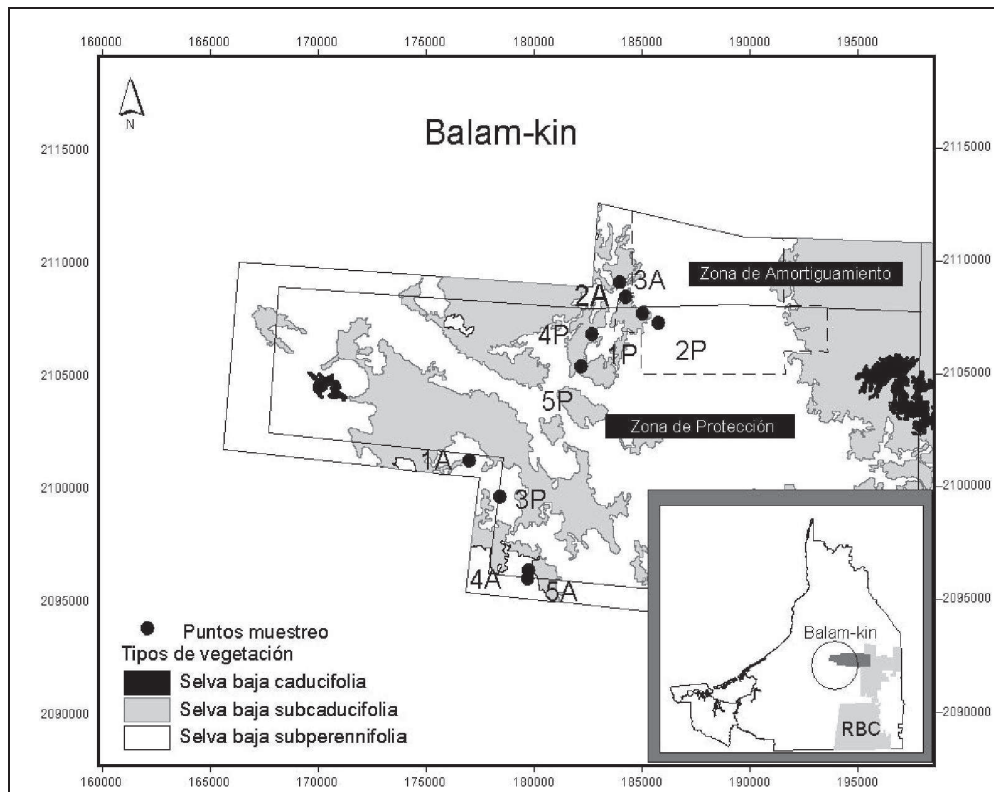


Figura 1. Reserva de Balam-kin. Se señalan las Zonas de Amortiguamiento (ZA) y Protección (ZP). Los números indican los sitios de muestreo. Línea continua demarca los límites entre ZA y ZP. Línea discontinua representa una superficie de 5,000 has con manejo forestal hasta el año 2004. RBC = Reserva de la Biosfera Calakmul. Fuente: SECOL, 1999.

MATERIALES Y MÉTODOS

Debido a la escasez de fuentes documentales no fue posible definir áreas con diferentes tiempos de extracción forestal, por lo que se optó por comparar la estructura, riqueza, diversidad, arquitectura y dinámica del bosque entre las Zonas de Amortiguamiento (ZA) y Protección (ZP) establecidas en la declaratoria de Balam-kin como Área Estatal Protegida en el año de 1999.

Inventario forestal y arquitectura

Se realizó un inventario dirigido de árboles en áreas en las que se observó la presencia de *G. sanctum*, mediante el muestreo de cinco sitios en las ZA y ZP, respectivamente. Los sitios (de una hectárea cada uno) se muestrearon en un grupo de cuatro parcelas circulares de 500 m² en las que se midieron los árboles con dap ≥ 10 cm; al interior de estas se ubicó una sub-parcela concéntrica de 100 m² en la que se identificó y midió el dap de los individuos entre 3 y 9.9 cm. Las plántulas de *G. sanctum* fueron contadas en cinco círculos (de un metro cuadrado cada uno) localizados al centro y en los límites de cada parcela de 500 m² (Figura 2). A cada individuo arbóreo se le determinó taxonómicamente la especie, se midió el dap (1.30 m del suelo), la altura total y fustal (altura a la primera rama).

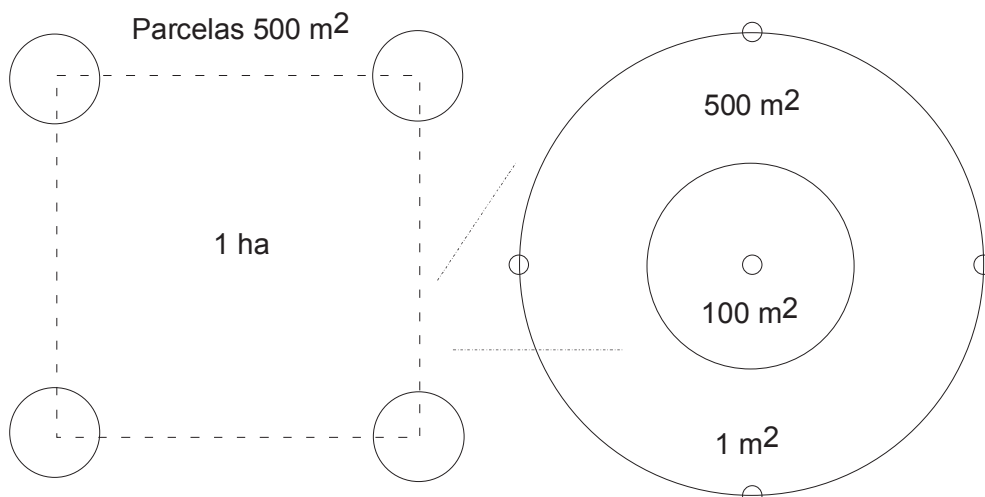


Figura 2. Esquema del diseño de muestreo.

En cada parcela de 500 m² se elaboró un mapa de eco-unidades (Oldeman, 1983), para conocer su estado de desarrollo y su distribución proporcional en el bosque. El perímetro de cada eco-unidad se representó a escala en un plano de proyección horizontal. El reconocimiento de cada eco-unidad se basó en la determinación del desarrollo arquitectónico de los árboles (potencial, presente y pasado) partiendo del reconocimiento de los árboles del presente en el dosel, los cuales describen la fase de biostasis. Los límites de cada eco-unidad se definieron considerando la conectividad de las copas de los árboles del presente; en el área restante se definieron las otras

fases. Para el cálculo del área que abarcaron las eco-unidades, se unieron las superficies de eco-unidades en transición y agradación debido a que en el campo, muchas veces se dificultó la delimitación de las primeras.

Debido a que el objetivo del estudio era el bosque de *G. sanctum*, se establecieron transectos en línea de longitud y orientación variable dependiendo del tamaño de la eco-unidad, la cual podía estar en agradación, biostasis, transición o degradación; sólo en aquellas parcelas de 500 m² en las que se observó su presencia. El transecto fue la base para dibujar un perfil diagramático y determinar el desarrollo del bosque (Oldeman, 1979; Vester, 1997).

Los árboles registrados en los transectos se dibujaron a escala según el método de Oldeman (1979), para representar sus fases de desarrollo (como árbol potencial, presente y pasado; Oldeman, 1990) y el desarrollo del bosque. La altura total y fustal se emplearon para la representación gráfica de los árboles dentro de los perfiles. Se dibujaron los planos de proyección de las copas a partir de la medición del radio de la copa de cada árbol del transecto en cuatro direcciones.

Los mapas de eco-unidades, perfiles diagramáticos y planos de proyección de copas de los árboles se digitalizaron con el software CANVAS X; de igual manera, este software se empleó para el cálculo de las superficies de cada eco-unidad.

Análisis de datos

El valor de importancia relativa (VIR) se calculó para todas las especies con dap >3 cm, basado en su densidad, dominancia y frecuencia relativas (Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974). La dominancia y área basal fueron calculadas de acuerdo a las siguientes formulas: $Dominancia = AB(spj)/AB(spp)$ y $Área Basal = \pi(dap/2)^2$ (Brower et al., 1997). Mediante la rutina DIVERSE del software PRIMER ver. 5.2.9 (Clarke y Warwick, 2001) se obtuvieron los valores de riqueza de especies (S), Índice de Shannon-Weinner (H') e Índice de Simpson (1- λ').

Las comparaciones entre las zonas se realizaron utilizando los valores de riqueza, diversidad, y área basal, así como la densidad de *G. sanctum*, para lo anterior se verificaron la normalidad e igualdad de varianzas con las pruebas de Kolmogorov-Smirnov y Levene, respectivamente. Cuando los datos cumplieron con los supuestos de las pruebas paramétricas se realizaron comparación de medias con la Prueba *t*; para el caso de la pruebas no paramétricas se empleó la Prueba *U* de Mann-Whitney (Sokal y Rohlf, 1995) usando el software SPSS ver 11.0.

Las similitudes entre zonas respecto al número de individuos de las especies, fueron probadas con un análisis de similitud (ANOSIM) aplicando la medida de Bray-Curtis con el software PRIMER ver. 5.2.9 (Clarke y Warwick, 2001). ANOSIM es un procedimiento no-paramétrico basado en permutaciones. El estadístico *R* refleja las diferencias entre sitios contrastando con las diferencias entre replicas dentro de los mismos sitios. El valor del estadístico *R* usualmente se encuentra entre -1 y +1, indicando algún grado de discriminación entre las muestras. Siendo este último valor el que denota las máximas diferencias (Clarke y Warwick, 2001).

A partir de una matriz de similitud de Bray-Curtis con datos de número de individuos de las especies transformados a raíz cuadrada, se obtuvo una clasificación aglomerativa jerárquica (CLUSTER) usando el tipo *Group average linkage* y una ordenación con *Metric Multi-dimensional Scaling* (MDS), para explorar las posibles similitudes entre la composición de especies entre las zonas. Con datos de número de individuos de las especies se realizó una ordenación usando análisis de componentes principales (PCA) con la opción estandarizada (Clarke y Warwick, 2001).

Finalmente, se realizó un análisis cualitativo visual de la arquitectura y de las eco-unidades. El análisis se basó en los perfiles diagramáticos de la arquitectura (Oldeman, 1979), planos de proyección de copa y mapas de eco-unidades de cada parcela (Oldeman, 1983), considerando las recomendaciones de Torquebiau (1986).

RESULTADOS

Composición arbórea

Se midió un total de 1246 árboles con dap ≥ 3 cm, con alturas que variaron de 1.8 a 21 m. Se registraron un total de 93 morfoespecies. De estas, 62 (66.67%) fueron determinadas hasta el nivel de especie, 12 (12.9%) hasta género y 19 (20.43%) quedaron sin determinación. Las determinaciones incluyeron 62 especies, 62 géneros y 35 familias. Las familias mejor representadas tanto por la riqueza de géneros y especies, fueron: Fabaceae (ocho géneros y diez especies), Rubiaceae (cinco géneros y seis especies) y Sapindaceae (tres géneros y cuatro especies).

Las especies con mayor densidad para la clase de individuos mayores a 10 cm de dap, fueron: *G. sanctum* (166 ind/ha), *Thouinia paucidentata* (44 ind/ha), *Bursera simaruba* y *Lonchocarpus xuul* (21.5 ind/ha), *Spondias mombin* (18.5 ind/ha) y *Gymnopodium floribundum* (17.5 ind/ha; Anexo 1a). Para el caso de los individuos de 3 a 9.9 cm de dap las especies más abundantes fueron: *G. sanctum* (130 ind/ha), *G. floribundum* (90 ind/ha), *L. xuul* (55 ind/ha), no determinado chiikché (42.5 ind/ha) y no determinado k'uxuulché (37.5 ind/ha; Anexo 1b).

En la ZA se registraron 52 especies, perteneciente a 55 géneros y 31 familias; mientras que en la ZP se registraron 46 especies, pertenecientes a 47 géneros y 31 familias. Un total de 16 especies fueron reconocidas como exclusivas de la ZA y 10 especies lo fueron para la ZP. Se comparten 36 especies y 3 morfoespecies; entre ellas *G. sanctum* y *T. paucidentata*. Sin embargo, *G. sanctum* fue abundante en la ZP; mientras que la abundancia de *T. paucidentata* fue muy similar en ambas zonas.

El análisis de similitud (ANOSIM) con los valores de número de individuos totales de las especies; por zona de la reserva, determinó una elevada similitud entre ambas zonas $R=0.128$ a un nivel de significancia de 19% (126 permutaciones). Las zonas no difieren en cuanto a número de individuos totales ($t=0.213$, $P=0.836$).

Los valores de dap variaron entre 3 y 88 cm. Los valores de dap para ZA (media= 16.58, d.e.=8.78) y para ZP (media=15.0, d.e.=8.99) mostraron que existe diferencia en la distribución de clases de dap de los árboles de todas las especies registrados en las zonas, basado en la prueba de Kolmogorov-Smirnov ($P<0.02$; Figura 3).

La altura del bosque varió entre 1.8 y 21 m. Los valores de altura para ZA (media= 10.06, d.e.=3.35) y para ZP (media=9.97, d.e.=3.14) mostraron que existe diferencia en la distribución de clases de altura de los árboles de todas las especies registrados en las zonas, basado en la prueba de Kolmogorov-Smirnov ($P<0.0001$; Figura 4).

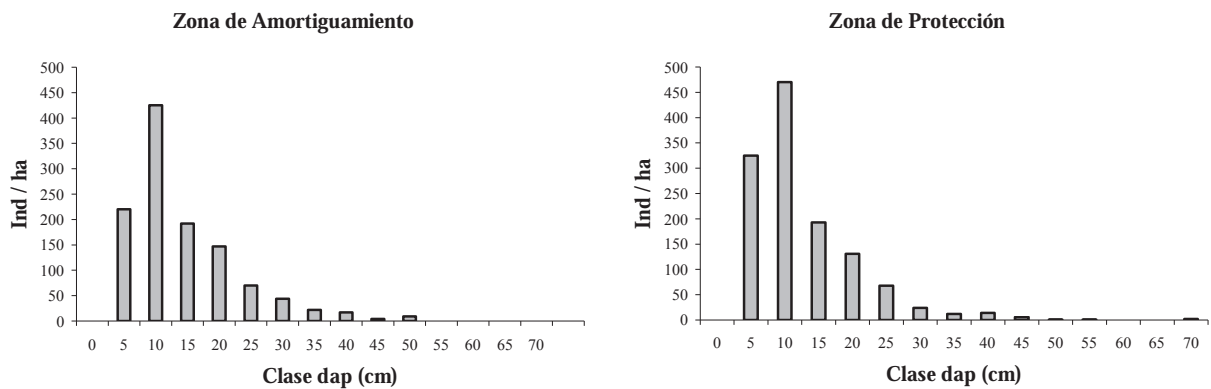


Figura 3. Distribución diamétrica de árboles en el bosque de guayacán para las zonas de amortiguamiento y protección en Balam-kin. Clases de dap en intervalos de 5 cm; ZA n=634; ZP n=612.

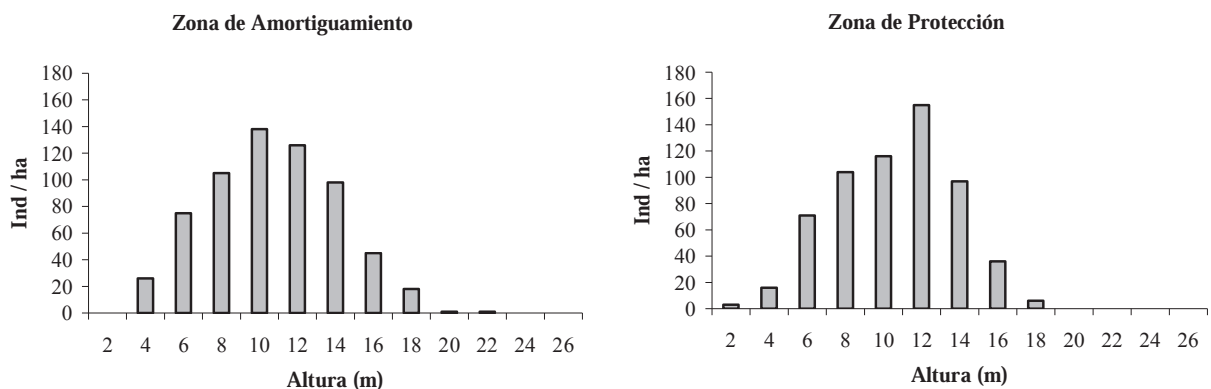


Figura 4. Distribución de alturas de los árboles en el bosque de guayacán para las zonas de amortiguamiento y protección de Balam-kin. Clases de altura en intervalos de 2 m; ZA n=634; ZP n=605.

Riqueza y Diversidad de especies

Las zonas no difieren en cuanto a los valores de riqueza ($t=0.775$, $P=0.460$) y diversidad de especies según valores de los índices de Simpson ($U=5.50$, $P=0.173$) y Shannon-Weiner ($t=1.415$, $P=0.194$; Fig. 5). Los valores más bajos de diversidad corresponden a los sitios 5P ($H'=1.64$) y 4P ($H'=1.98$); mientras que los valores máximos corresponden a los sitios 2A ($H'=3.17$) y 2P ($H'=3.09$; Cuadro 1).

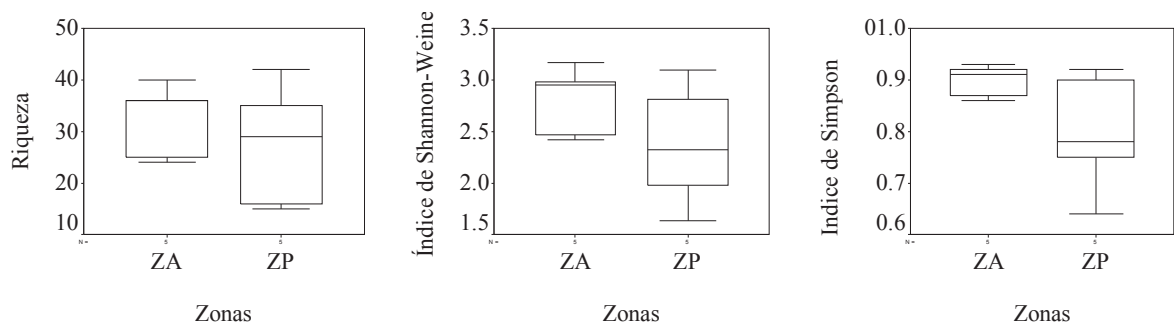


Figura 5. Riqueza, Índice de Shannon-Weiner e Índice de Simpson, según zonas. Zona de Amortiguamiento (ZA) y Protección (ZP).

Cuadro 1. Valores de riqueza, diversidad y estructura del bosque de guayacán. Riqueza (S), Índice de Shannon-Weiner (H'), Índice de Simpson ($1-\lambda'$), Densidad (ind/ha), Área Basal (m^2/ha).

Zonas	Sitios	S	H'	$1 - \lambda'$	< 10 cm		> 10 cm	
					ind/ha	m^2/ha	ind/ha	m^2/ha
Amortiguamiento	1A	24	2.42	0.87	1050	0.628	445	7.61
	2A	40	3.17	0.93	500	0.360	390	10.35
	3A	36	2.98	0.92	1225	0.445	535	8.31
	4A	36	2.95	0.91	125	0.281	605	8.33
	5A	25	2.47	0.86	325	0.318	550	7.21
Protección	1P	35	2.81	0.9	950	0.748	490	6.60
	2P	42	3.09	0.92	1550	0.582	580	9.26
	3P	29	2.32	0.78	400	0.305	585	6.54
	4P	16	1.98	0.75	450	0.201	275	5.27
	5P	15	1.64	0.64	625	0.299	335	8.75

Estructura de la comunidad

El área basal total fue de 25.86 m²/ha (se incluyen ambas categorías de tamaño diamétricas). Los valores de área basal total para el caso de individuos con dap de 3 a 9.9 cm, fue de 1.629 m²/ha, las zonas no presentaron diferencias significativas ($t=-0.17$, $P=0.86$; Fig. 6a), para ZA (media=0.41, d.e=0.13) y ZP (media=0.42, d.e=0.23). El área basal total para los individuos con dap mayor a 10 cm, fue de 24.23 m²/ha, las zonas no presentaron diferencias significativa ($t=1.16$, $P=0.27$; Fig. 6b; Cuadro 1); para ZA (media=8.36, d.e=1.21) y ZP (media=7.28, d.e=1.67).

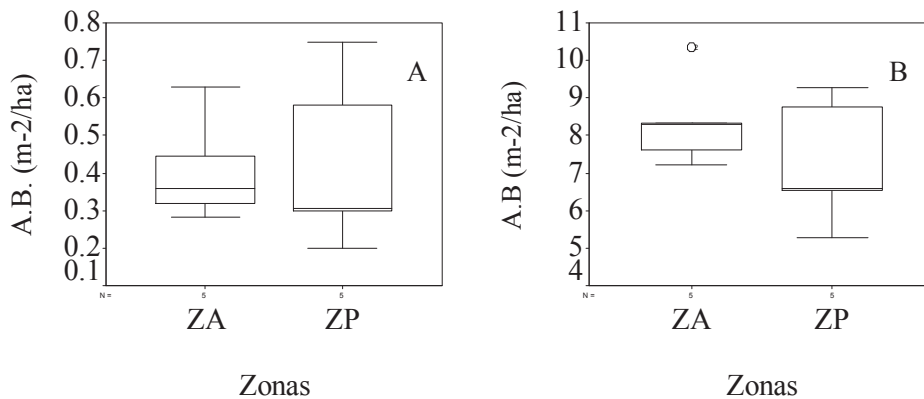


Figura 6. Área basal (m²/ha) del bosque de guayacán, según zonas. A) Individuos dap <10 cm; B) Individuos dap >10 cm. Zona de Amortiguamiento (ZA) y Protección (ZP).

La densidad total registrada en el área de estudio fue de 1,199 ind/ha (se incluyen ambas categorías de tamaño diamétricas). Los valores de densidad total para el caso de individuos con dap de 3 a 9.9 cm, fue de 720 ind/ha, para ZA (media=645, d.e=472.8) y ZP (media=795, d.e=473.8), no presentaron diferencias significativas ($t=-0.50$, $P=0.62$; Fig. 7a). Para el caso del parámetro densidad total para los individuos con dap mayor a 10 cm, fue de 479 ind/ha, para ZA (media=505.0, d.e=86.24) y ZP (media=453, d.e=141.8), no presentaron diferencias significativa ($t=0.70$, $P=0.50$; Fig. 7b; Cuadro 1).

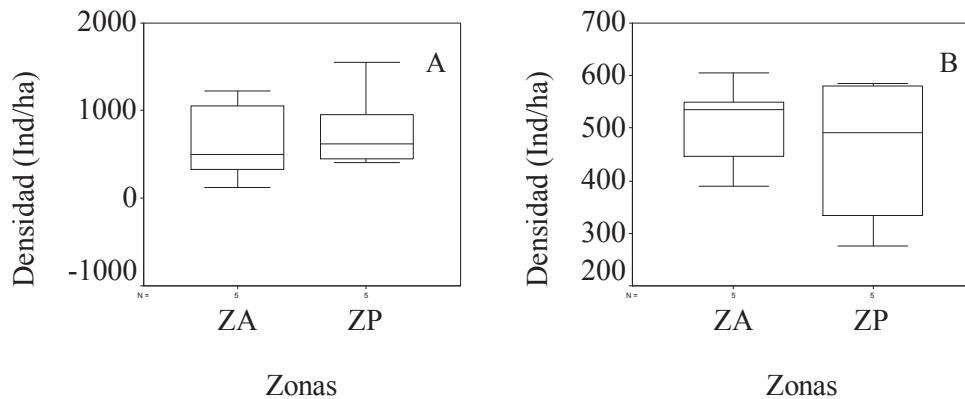


Figura 7. Densidad del bosque de guayacán, según zonas. A) Individuos dap < 10 cm; B) Individuos dap > 10 cm. Zona de Amortiguamiento (ZA) y Protección (ZP).

Estructura de tamaños para las especies más abundantes

La especie más abundante fue *G. sanctum* con una densidad de 296 ind/ha (130 y 166 ind/ha para la clase <10 cm y >10 cm., respectivamente), lo que representa el 24.7% del total (1,199 ind/ha del bosque) esta especie fue la más extraída de los bosques de Balam-kin durante las concesiones forestales. Los valores de densidad para el caso de individuos de *G. sanctum* con dap de 3 a 9.9 cm, fue de 130 ind/ha, lo que representa el 10.8% del total, no se presentaron diferencias significativa ($t=-1.67$, $P=0.13$; Figura 8b); para ZA (media=95, d.e=81.77) y ZP (media=165, d.e=45.41; Cuadro 2).

Las actividades de aprovechamiento forestal en estos bosques condujeron a que se registraran individuos de *G. sanctum* en las clases diamétricas inferiores a 30 cm de dap (Figura 2). Aunque aún permanecen en el bosque individuos con 66.9 cm de dap, con alturas entre 2 y 17.5 m. Se hizo un análisis de la estructura de tamaños de esta especie; así como de las cinco especies que le siguen en abundancia, en su mayoría presentes dentro de las especies que componen la regeneración.

El área basal registrada para *G. sanctum* fue de 0.31 m²/ha (se incluyen ambas categorías de tamaño), lo que representa el 1.2% del total (25.86 m²/ha del bosque); de manera tal que la especie fue abundante, pero no dominante debido a los valores de área basal obtenidos. Los valores de área basal para el caso de individuos con dap de 3 a 9.9 cm, fue de 0.03 m²/ha, lo que

representa el 0.11% del total, no presentaron diferencias significativas ($t=1.23$, $P=0.25$; Figura 8a.), para ZA (media=0.04, d.e=0.018) y ZP (media=0.02, d.e=0.009).

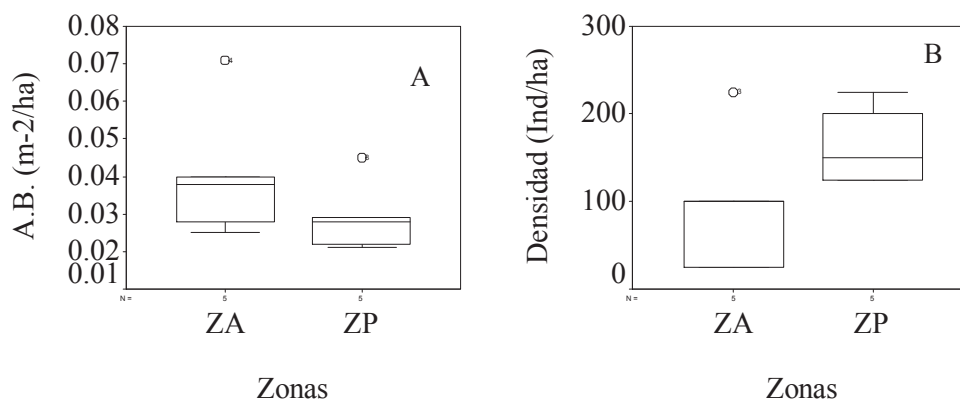


Figura 8. Área basal (A) y Densidad (B) de *G. sanctum*. Zona de Amortiguamiento (ZA) y Protección (ZP).

Cuadro 2. Área basal y densidad para *G. sanctum* según clases diamétricas.

<i>Guaiacum sanctum</i>					
Zona	Sitio	<10 cm		>10 cm	
		Densidad (ind/ha)	Área basal (m ² /ha)	Densidad (ind/ha)	Área basal (m ² /ha)
Amortiguamiento	1A	100	0.038	125	0.36
	2A	100	0.040	90	0.24
	3A	225	0.025	145	0.27
	4A	25	0.071	150	0.21
	5A	25	0.028	190	0.35
Protección	1P	125	0.028	155	0.27
	2P	225	0.022	155	0.29
	3P	150	0.045	270	0.23
	4P	125	0.021	150	0.31
	5P	200	0.029	230	0.28

Las Zonas no mostraron diferencias en la distribución diamétrica y distribución de altura del guayacán, basado en la prueba de Kolmogorov-Smirnov ($P=0.217$ y $P=0.060$ respectivamente; Figuras 9 y 10).

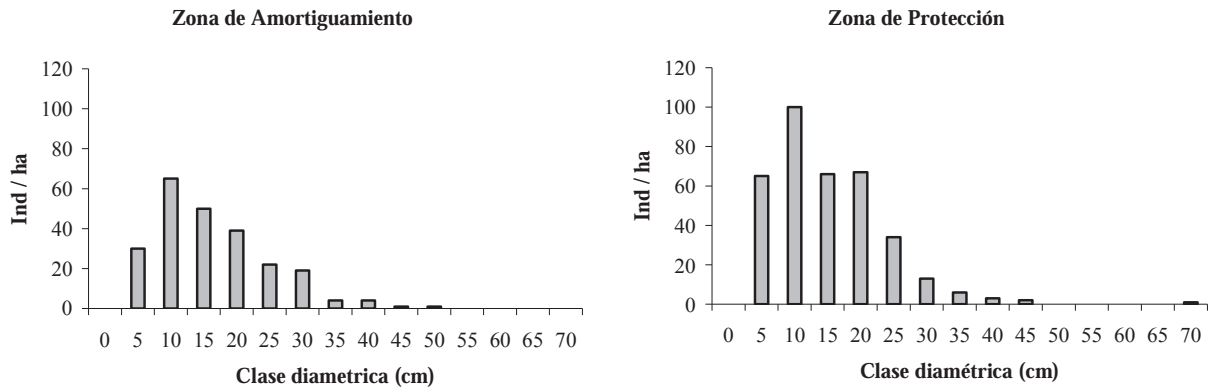


Figura 9. Distribución diamétrica de *G. sanctum* para la zona de amortiguamiento (ZA) y protección (ZP) de Balam-kin. Clases diamétricas en intervalos de 5 cm de dap. ZA n=159; ZP n=225.

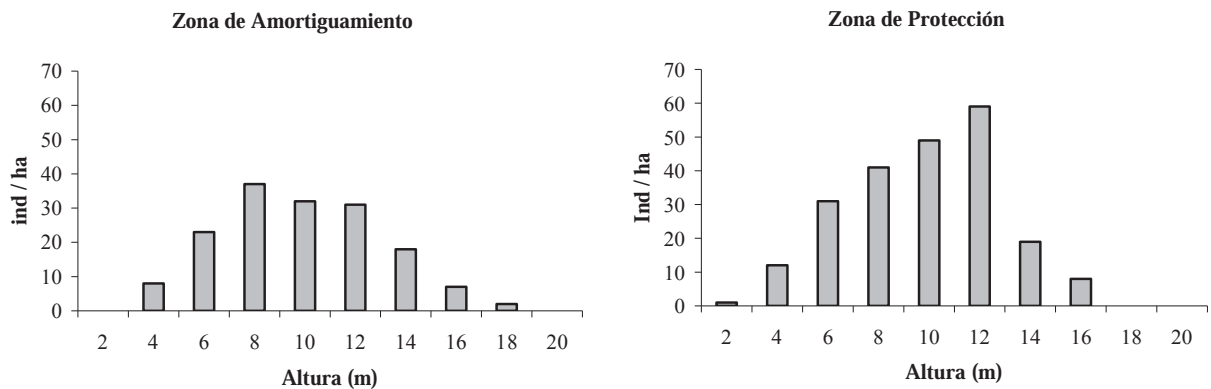


Figura 10. Distribución de alturas de *G. sanctum* para la zona de amortiguamiento (ZA) y protección (ZP) de Balam-kin. Clases de altura en intervalos de 2 m; ZP n=158; ZC n=220.

La estructura poblacional de *G. sanctum*, es de tipo “J” invertida lo que denota una adecuada regeneración de la especie en ambas zonas de la reserva (Figura 11). Los valores de densidad de plántulas registradas en ZA=41,600 ind/ha y en ZP=31,800 ind/ha, son muy superiores a lo reportado para el estado de Campeche de 17,866 ind/ha (CITES 2005).

También, se observa una disminución de los individuos de las clases ≥ 30 cm de dap, lo cual puede deberse a que son comúnmente extraídos para su comercialización. Los individuos de tallas superiores remanentes en el bosque, son producto del manejo forestal, debido a que son individuos dejados para contribuir con la producción de semillas. Además, el mayor número de

individuos por clases diamétricas en la ZP, destaca su importancia en la reserva, para la conservación de *G. sanctum* (Figura 9).

Las especies presentes en la regeneración natural (dap <10 cm; n=52) con mayor densidad en el bosque de guayacán fueron: *G. sanctum*, *Gymnopodium floribundum*, *Lonchocarpus xuul*; la primera y la última de éstas son dominantes en el bosque y pueden alcanzar el dosel, a diferencia de *G. floribundum*, la cual se encuentra principalmente en el sotobosque (Cuadro 3). La mayoría de las especies presentes en la regeneración registraron bajos valores de densidad en el bosque, algunos ejemplos son: *Chloroleucon mangense*, *Karwinskia humboldtiana*, *Malmea depressa*, *Tetramerium nervosum*, *Thevetia gaumeri*, y morfoespecie (taray).

Cuadro 3. Densidad de las especies abundantes en la regeneración. Clases diamétricas de 3.0 a 9.9 cm de dap; expresada en abundancia (ind/ha). Superficie muestreada 4,000 m².

Especies	Clase de dap							Densidad ind/ha
	3.0-4.0	4.1-5.0	5.1-6.0	6.1-7.0	7.1-8.0	8.1-9.0	9.1-9.9	
<i>Guaiacum sanctum</i>	25.0	22.5	10.0	30.0	12.5	10.0	20.0	130.0
<i>Gymnopodium floribundum</i>	2.5	17.5	12.5	15.0	12.5	5.0	25.0	90.0
<i>Lonchocarpus xuul</i>	7.5	12.5	5.0	15.0	2.5	5.0	7.5	55.0
Chiickche	7.5	2.5	7.5	5	0	5.0	15.0	42.5
<i>Croton</i> sp. 3	10.0	17.5	10.0	0	0	0	0	37.5
<i>Neea tenuis</i>	10.0	7.5	7.5	7.5	0	0	0	32.5
<i>Thouinia paucidentata</i>	2.5	7.5	0	0	2.5	0	17.5	30.0
<i>Eugenia buxifolia</i>	10.0	7.5	2.5	0	0	5.0	0	25.0
<i>Bursera simaruba</i>	0	7.5	0	0	0	0	2.5	10.0
Otras (n=43)	32.5	65	45.0	42.5	20.0	25.0	37.5	267.5
Total	107.5	167.5	100.0	115.0	50.0	55.0	125.0	720.0

En particular, *Guaiacum sanctum*, *Gymnopodium floribundum* y *Lonchocarpus xuul*, presentan una estructura poblacional de tipo de “J” invertida, lo cual indica una adecuada regeneración, en ambas zonas de la reserva (Figura 11). Las dos primeras especies presentan elevados valores de

densidad. *G. floribundum*; es dominante en Balam-kin, y ha sido reportada como componentes de la vegetación secundaria en la Península de Yucatán (Martínez y Galindo-Leal, 2002).

Por otra parte, *Bursera simaruba*, *Spondias mombin* y *Thouinia paucidentata* presentaron diferencias en sus estructuras poblacionales entre las ZA y ZP. En la ZA, *Bursera simaruba*, presenta una distribución normal, lo cual es característico de especies con ciclo de vida largo, como lo es esta especie. Asimismo puede indicar que en Balam-kin existen parches en etapas relativamente avanzadas de regeneración, por ser esta una especie poco frecuente en los bosques maduros. Mientras que en ZP, la especie presenta una distribución bimodal, indicando un fuerte impacto ya sea por explotación intensa en algún momento – o tal vez un huracán destructivo.

Para el caso de *Spondias mombin*, se observa que la especie se esta regenerando, debido a que esta especie se establece después de la primera década de sucesión (Guariguata y Ostertag 2001). Mientras que *T. paucidentata*, presenta dos tipos de estructuras: para el caso de ZA es de tipo J invertida; mientras que en ZP es de tipo coetánea, lo cual puede señalar que la especie presenta problemas de regeneración en esta zona o bien puede estar siendo desplazada por otra especie como puede ser *B. simaruba*.

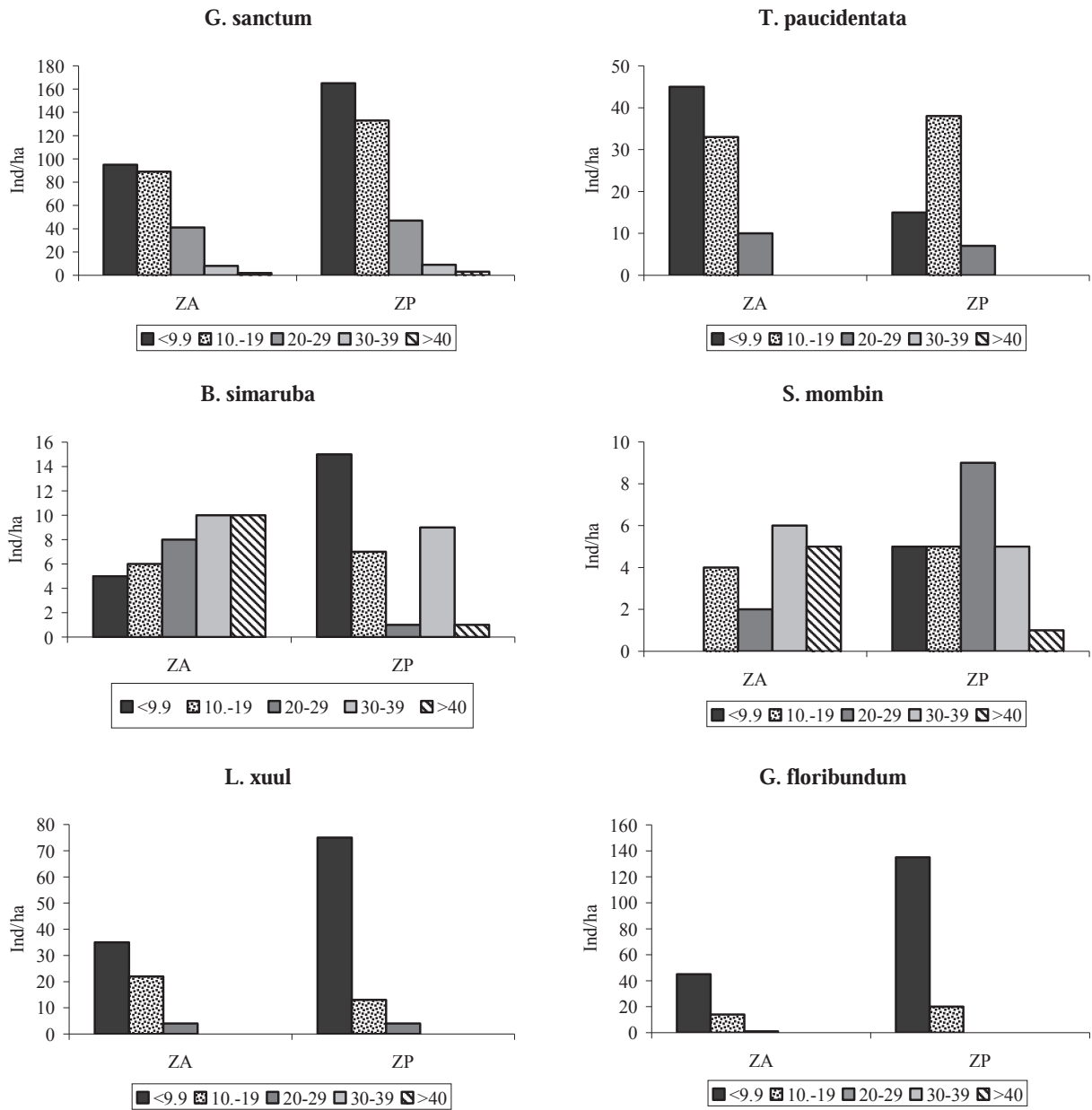


Figura 11. Estructura poblacional de las seis especies más abundantes en el bosque de guayacán en Balam-kin, Campeche. Zona de Amortiguamiento (ZA) y Protección (ZP).

Clasificación del bosque de guayacán

El análisis de clasificación del bosque señala una elevada similitud apoyado con el valor obtenido en la prueba ANOSIM ($R=0.128$), mencionado en paginas anteriores. De tal forma que no fue posible clasificar a los sitios de acuerdo a las Zonas de la reserva (ZA y ZP). Sin embargo, a un

nivel cercano al 50% de similitud (Figura 12), se separan dos sitios (4P y 5P). Estos sitios, se caracterizan por estar formados por las especies: *Amyris* sp., *Astronium graveolens*, *Bursera simaruba*, *Caesalpinia mollis*, *Ceiba schottii*, *Coccoloba acapulcensis*, *Cordia alliodora*, *Croton* sp., *Diospyros cuneata*, *Eugenia capuli*, *Ficus* sp., *Guaiacum sanctum*, *Gymnopodium floribundum*, *Krugiodendron ferreum*, *Lonchocarpus xuul*, *Spondias mombin*, *Thouinia paucidentata*, *Tallisia olivaeformis*, *Vitex gaumeri*, morfoespecie (k'uxuulché) y morfoespecie (sibché).

Mientras que *Chloroleucon mangense*, morfoespecie (rudilla) y morfoespecie (uste), son especies solo registradas en el sitio 5P; las que registraron densidades menores a 2.5 ind/ha (Anexo 1a y 1b), lo cual puede ser una posible explicación de la separación de los sitios 4P y 5P. Además, esta separación se puede atribuir a la baja riqueza de especies registrada en los sitios (S=16 y S=15, respectivamente). De igual forma los sitios mencionados presentaron valores bajos de área basal para ambas clases de dap. En los ocho sitios restantes, quedan incluidas la mayor parte de las especies (n=89) registradas.

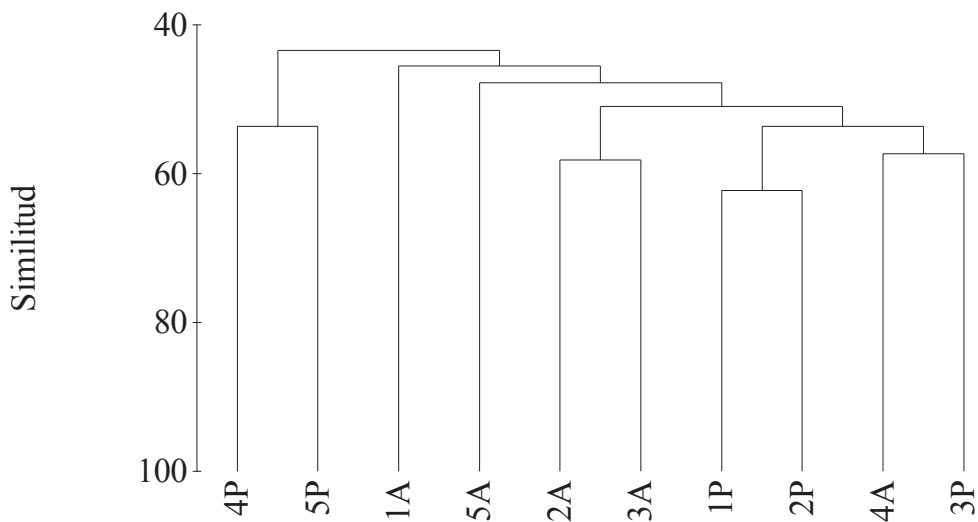


Figura 12. Dendrograma usando el modo *Group average linkage*, a partir de la matriz de similitud de Bray-Curtis con datos de número de individuos de las especies transformados con raíz cuadrada.

Ordenación con MDS

Con la ordenación basada en los valores de número de individuos de las especies no fue posible delimitar diferencias entre ZA y ZP a un nivel de stress de 0.14 (Figura 13). De igual forma, no fue posible diferenciar las zonas (ZA y ZP) mediante el análisis de ordenación con los valores de número de individuos de la variable *G. sanctum* (Figura 14).

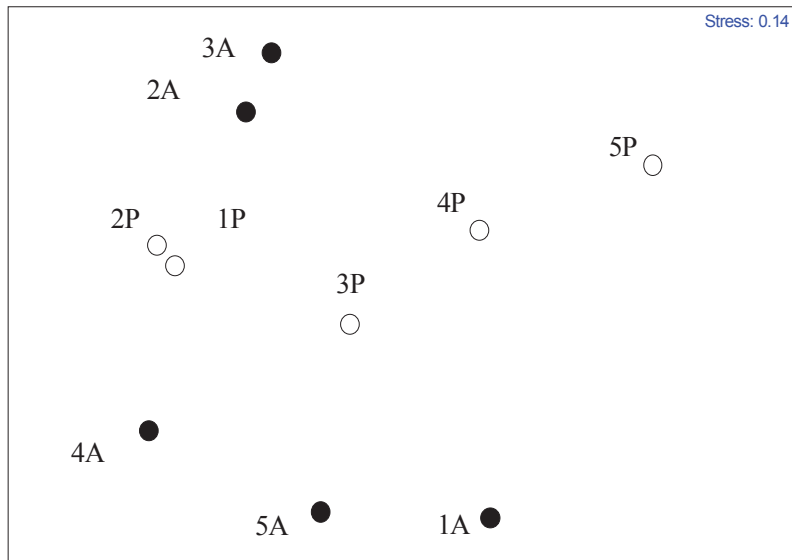


Figura 13. MDS para la ordenación de la Zona de Amortiguamiento (●) y Zona de Protección (○). Nivel de Stress 0.14.

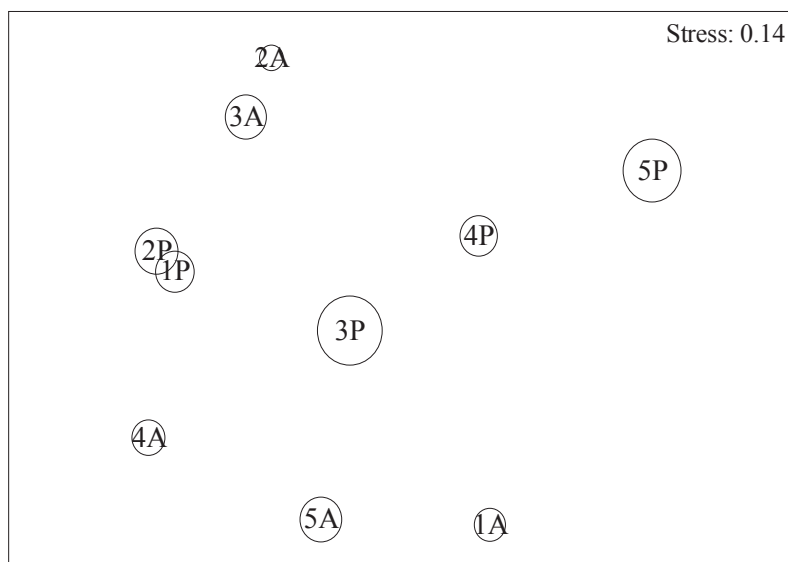


Figura 14. MDS según variable *G. sanctum*. Stress 0.14. El área del círculo es proporcional al número de individuos de *G. sanctum*.

Ordenación con PCA

Mediante la ordenación con PCA se obtuvo que dos componentes fueron suficientes para explicar el 37.8% de la variación. Adicionando, el PC3, la variación explicada se incrementa a 51.6% (Cuadro 4).

Cuadro 4. Valores propios obtenidos con PCA

PC	Valores propios	%Variación	% Variación Acumulada
1	19.02	20.5	20.5
2	16.10	17.3	37.8
3	12.91	13.9	51.6
4	11.85	12.7	64.4
5	9.94	10.7	75.1

Con el análisis de la ordenación empleando la variable *G. sanctum* se pudieron delimitar tres grupos; el Grupo I (sitios 1A, 4A, 5A, 3P, 4P y 5P) se ubicó en la parte superior derecha del gráfico de ordenación. Grupo II (sitios 2A y 3A), ubicado a la izquierda del área del gráfico. Grupo III (sitios 1P y 2P), ubicado en la porción derecha del área del gráfico de ordenación (Figura 15).

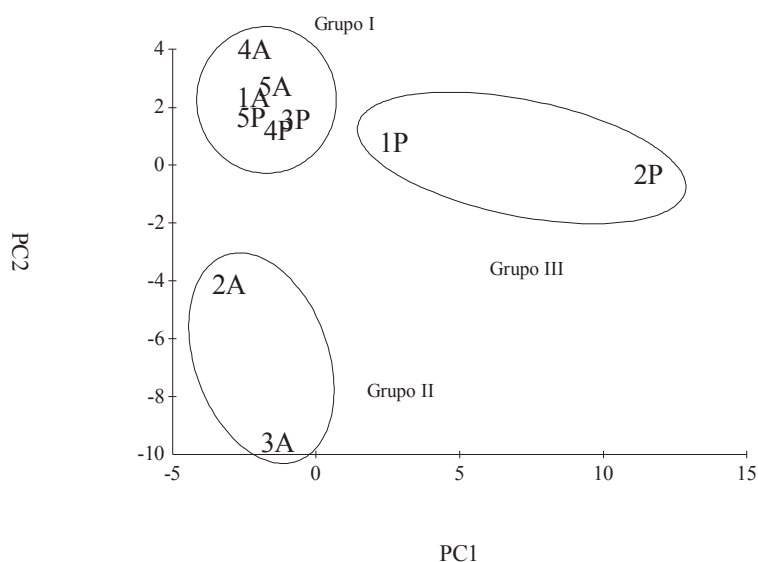


Figura 15. PCA con la opción estandarizada de los sitios. Sitios de la Zona de Amortiguamiento (A) y Protección (P).

Eco-unidades

De acuerdo con los mapas de eco-unidades realizados en el bosque de guayacán, fue posible reconocer las siguientes fases: innovación, agradación, biostasis, transición y degradación (Anexo 3). En los sitios muestreados, la eco-unidad de agradación ocupó el 56% del área total. Se registraron 40 eco-unidades de agradación; mientras que 47 eco-unidades en biostasis, ocuparon el 30% del área muestreada (Cuadro 5).

Cuadro 5. Áreas (m²) de las eco-unidades del bosque de guayacán*

Zona		Innovación	Agradación**	Biostasis	Degradación
	Área (m ²)	304.5 (3%)	5,769.4 (58%)	3,028.5 (30%)	897.7 (9%)
Amortiguamiento	Rango de área (m ²)	11.4 – 102.3	31.2 – 500.0	23.7 – 468.8	41.3 – 425.0
	No. de eco-unidades	7	22	23	11
	Área (m ²)	712.5 (7%)	5,346.3 (53%)	2,958.5 (30%)	982.7 (10%)
Protección	Rango de área (m ²)	19.4 – 255.6	112.4 – 470.3	71.8 – 387.6	18.7 – 365.1
	No. de eco-unidades	8	18	24	8
	Área (m ²)	1,017.0 (5%)	11,115.6 (56%)	5,987 (30%)	1,880.4 (9%)
Total	Rango de área (m ²)	11.4 – 225.6	31.2 – 500.0	23.7 – 468.8	18.7 – 425.0
	No. de eco-unidades	15	40	47	19

* Información obtenida de los mapas de eco-unidades (n=40)

** Se incluyen las eco-unidades de agradación y transición.

El área (m²) ocupada por las eco-unidades en innovación fue menor a lo que registraron las eco-unidades de agradación (Cuadro 5); lo anterior puede ser evidencia de la ocurrencia de disturbios, los que pudieron ser originados por la extracción selectiva de especies maderables o bien por la muerte de árboles individuales. Mientras que el área (m²) de las eco-unidades de agradación puede sugerir edades avanzadas de regeneración, del bosque en Balam-kin.

A continuación, se describen las eco-unidades observadas en el bosque de guayacán en las que *G. sanctum* es un elemento arbóreo conformador según su ubicación en ZA y ZP, en la reserva de Balam-kin. En algunas ocasiones en un transecto se representan dos o más eco-unidades diferentes.

Transectos estudiados en la Zona de Amortiguamiento (ZA).

Agradación. Se identificaron 8 eco-unidades. Los árboles de estas eco-unidades se encuentran en estado potencial y presente; la altura del arbolado varió entre los 6 y 15 m. Los elementos arbóreos que conforman la eco-unidad, en estado potencial, son: *Croton sp 3*, *Eugenia buxifolia*, *Guaiacum sanctum*, *Lonchocarpus xuul*, *Neea choriophylla* y *Thouinia paucidentata*. Los árboles en estado de presente son: *Brosimum alicastrum*, *Bursera simaruba*, *Gymnopodium floribundum* y *Lonchocarpus xuul* (Figuras 19, 20; 22 a 25; 30 a 32).

Biostasis. Se identificaron 15 eco-unidades. Los árboles de estas eco-unidades se encuentran en estado potencial y presente; la altura del arbolado varió entre los 8 y 16 m. Los elementos arbóreos que conforman la eco-unidad, en estado potencial, son: *Acacia gaumeri*, *Coccoloba acapulcensis*, *Croton lundellii*, *Eugenia buxifolia*, *Guaiacum sanctum*, *Lonchocarpus xuul*, *Talisia olivaeformis*. Los árboles en estado de presente son: *Acacia collinsii*, *Brosimum alicastrum*, *Bursera simaruba*, *Ficus sp.*, *Guaiacum sanctum*, *Krugiodendrum ferreum*, *Lonchocarpus xuul*, *Spondias mombim*, *Talisia olivaeformis*, *Thouinia paucidentata*, *Vitex gaumeri*, morfoespecie (quikché) y morfoespecie (sakbakalcan). Algunos elementos en estado de pasado son: *Guaiacum sanctum* y *Leucaena leucocephala* (Figuras 19 a 23; 25 a 30; 33,34).

Transectos estudiados en la Zona de Protección (ZP).

Agradación. Se identificaron 4 eco-unidades. Los árboles de estas eco-unidades se encuentran en estado potencial y presente; la altura del arbolado varió entre los 6 y 15 m. Los elementos arbóreos que conforman la eco-unidad, en estado potencial, son: *Gymnopodium floribundum*, *Guaiacum sanctum*, *Lonchocarpus xuul*, *Neea tenuis*. Los árboles en estado de presente son: *Guaiacum sanctum* y morfoespecies (luunché; Figuras 36, 37; 42, 43).

Biostasis. Se identificaron 14 eco-unidades. Los árboles de estas eco-unidades se encuentran en estado potencial y presente; la altura del arbolado varió entre los 8 y 16 m. Los elementos arbóreos que conforman la eco-unidad, en estado potencial, son: *Amyris sp.*, *Coccoloba sp.*, *Cochlospermum vitifolium*, *Gliricidia sepium*, *Guaiacum sanctum*, *Gymnopodium floribundum*,

Jatropha gaumeri, *Lonchocarpus xuul*, y morfoespecie (missilché). Los árboles en estado de presente son: *Amyris* sp., *Astronium graveolens*, *Bursera simaruba*, *Guaiacum sanctum*, *Gymnopodium floribundum*, *Lonchocarpus xuul*, *Spondias mombim*, *Tabebuia rosea*, *Thaunia paucidentata*, *Thevetia gaumeri*, *Platimiscum yucatanum* y morfoespecies (missilché). Algunos elementos en estado de pasado son: *Gymnopodium floribundum*, *Guaiacum sanctum* y *Tetramerium nervosum* (Figuras 35 a 46).

Dinámica de eco-unidades

Se propone un modelo de la dinámica del bosque de guayacán (Figura 16). Con la influencia de un disturbio antropogénico el desarrollo del bosque puede dirigirse en dos direcciones: un bosque sin guayacán (Perfil E), o bien, si las condiciones permiten la regeneración del guayacán (Perfiles A-D); el desarrollo hipotético tiene como punto de inicio el Perfil A, en donde se observan evidencias de la extracción del guayacán, dejando árboles suprimidos y con la presencia de individuos de guayacán en estado arquitectónico potencial; además, se observa que el dosel se ha cerrado por el desarrollo de ramas laterales de los árboles de las cercanías. En el desarrollo de este tipo de bosque están ausentes las lianas.

El desarrollo del bosque continúa con la regeneración de especies típicas de vegetación secundaria, como es el caso de *Gymnopodium floribundum* y *Bursera simaruba*, las cuales en corto tiempo superan en altura a *G. sanctum* dejándolo en el subdosel. Con el tiempo, *G. sanctum* incrementa su dap, altura y desarrolla su copa y se ubica como un individuo en estado de desarrollo arquitectónico de presente, se ha estimado que un individuo de 80 cm de dap puede llegar a tener entre 800 y 1,500 años de edad (CITES, 2005). Bajo estas condiciones del bosque, pudo haber ocurrido el aprovechamiento maderable del guayacán, por lo que con el manejo forestal se pudo conducir hacia una fase de innovación, originando la apertura del dosel, permitiendo así la regeneración de especies pioneras.

Es posible que debido al aprovechamiento forestal sean escasos los individuos arbóreos de guayacán que emergen del dosel. En consecuencia, la mayor parte de los individuos registrados y los presentes en las eco-unidades descritas se encuentran en el subdosel. Mientras que en el dosel

se encuentran una combinación de especies de fases tempranas y de bosque maduro; aunque estas últimas se reportaron en bajas densidades.

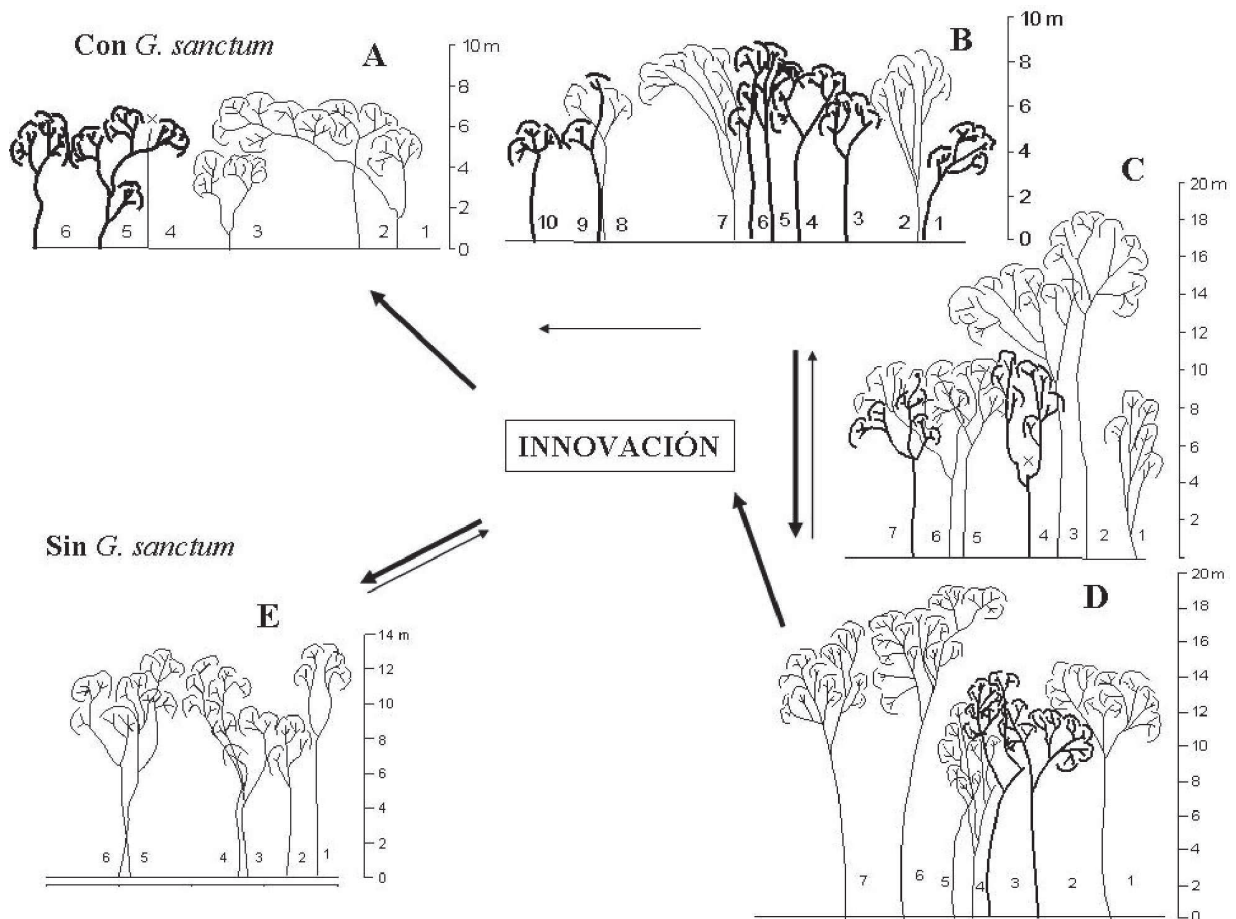


Figura 16. Diagrama del modelo propuesto para la dinámica de eco-unidades del bosque de guayacán. El grosor de las flechas representa la frecuencia con la cual puede ocurrir una transición hipotética. La eco-unidad de Innovación al centro, como punto de partida con la cual se origina la regeneración del bosque. Eco-unidad de agradación (Figuras A-D). Eco-unidad de biostasis (Figura E). Árboles dibujados en líneas gruesas corresponden a *Guaiacum sanctum*.

Árboles de la Figura 16 A. Morfoespecie (sakbacalakan) = 1 y 3; *Thouinia paucidentata* = 2; No identificado = 4; *Guaiacum sanctum* = 5 y 6. **Árboles de la Figura 16 B.** *Gymnopodium floribundum* = 2 y 7; *Guaiacum sanctum* = 1, 3, 4, 5, 6, 9 y 10. *Neea choriophylla* = 8. **Árboles de la Figura 16 C.** *Amyris* sp. = 3 y 5; *Bursera simaruba* = 2; *Gliricidia sepium* = 6; *Guaiacum sanctum* = 4 y 7; *Gymnopodium floribundum* = 1. **Árboles de la Figura 16 D.** *Astronium graveolens* = 1; *Guaiacum sanctum* = 2, 3 y 5; *Gymnopodium floribundum* = 4; *Platymiscium yucatanum* = 6; *Thouinia paucidentata* = 7. **Árboles de la Figura 16 E.** *Acacia gaumeri* = 3; *Eugenia buxifolia* = 2; *Krugiodendron ferreum* = 1; *Talisia olivaeformis* = 5 y 6; *Vitex gaumeri* = 4.

Arquitectura

Mediante los perfiles, realizados en las eco-unidades constituidas por *G. sanctum*, fue posible reconocer las eco-unidades de agradación y biostasis. *G. sanctum*, fue registrada en estado: potencial, presente y pasado. Mientras que las especies características de bosques de edades avanzadas y maduros fueron encontradas en estado de presente, como: *Astronium graveolens*, *Bursera simaruba*, *Platymiscium yucatanum*, *Spondias mombin* y *Talisia olivaeformis* (Cuadro 6).

Los perfiles en ZA mostraron un dosel abierto con baja conectividad de las copas de los árboles conformadores de las eco-unidades y con el dosel de menor altura, respecto a los perfiles de ZP.. Lo cual los hace susceptibles a mayores aperturas del dosel por fuertes vientos. En el caso de la ZP, el dosel presentó mayores alturas y conectividad de copas de los árboles; de igual forma, *G. sanctum* se encontró presente en el subdosel y el dosel acompañado de las especies: *Acacia gaumeri*, *Coccoloba acapulcensis* y *Krugiodendrum ferreum*. En algunas ocasiones se registró a *G. sanctum* como un elemento arbóreo emergente del dosel; cuando lo anterior ocurrió la especie emergió sobre especies como: *Eugenia buxifolia*, morfoespecie (naapche), morfoespecie (chocché).

Cuadro 6. Estados de desarrollo arquitectónico de algunas especies del bosque de guayacán.

Especies	Potencial	Presente	Pasado
<i>Guaiacum sanctum</i>	x	x	x
<i>Gymnopodium floribundum</i>	x	x	x
<i>Lonchocarpus xuul</i>	x	x	
<i>Thouinia paucidentata</i>	x	x	
<i>Talisia olivaeformis</i>	x	x	
<i>Amyris</i> sp.	x	x	
<i>Bursera simaruba</i>		x	
<i>Spondias mombin</i>		x	
<i>Krugiodendro ferreum</i>		x	
<i>Acacia collinsii</i>		x	
<i>Vitex gaumeri</i>		x	
<i>Brosimum alicastrum</i>		x	
<i>Astronium graveolens</i>		x	
<i>Platymiscium yucatanum</i>		x	
<i>Tabebuia rosea</i>		x	
<i>Thevetia gaumeri</i>		x	
<i>Tetramerium nervosum</i>		x	
<i>Acacia gaumeri</i>	x		
<i>Eugenia buxifolia</i>	x		
<i>Croton lundelli</i>	x		
<i>Coccoloba acapulcensis</i>	x		
<i>Gliricidia sepium</i>	x		
<i>Coccoloba</i> sp.	x		
<i>Cochlospermum vitifolium</i>	x		
<i>Neea tenuis</i>	x		
<i>Leucaena leucocephala</i>			x

* Especies registradas en los transectos en línea realizados al interior de las parcela de 500m².

De acuerdo a los diagramas obtenidos de los perfiles se describe el posible desarrollo arquitectónico de *Guaiacum sanctum*, *Thouinia paucidentata* y *Bursera simaruba* (Figura 17).

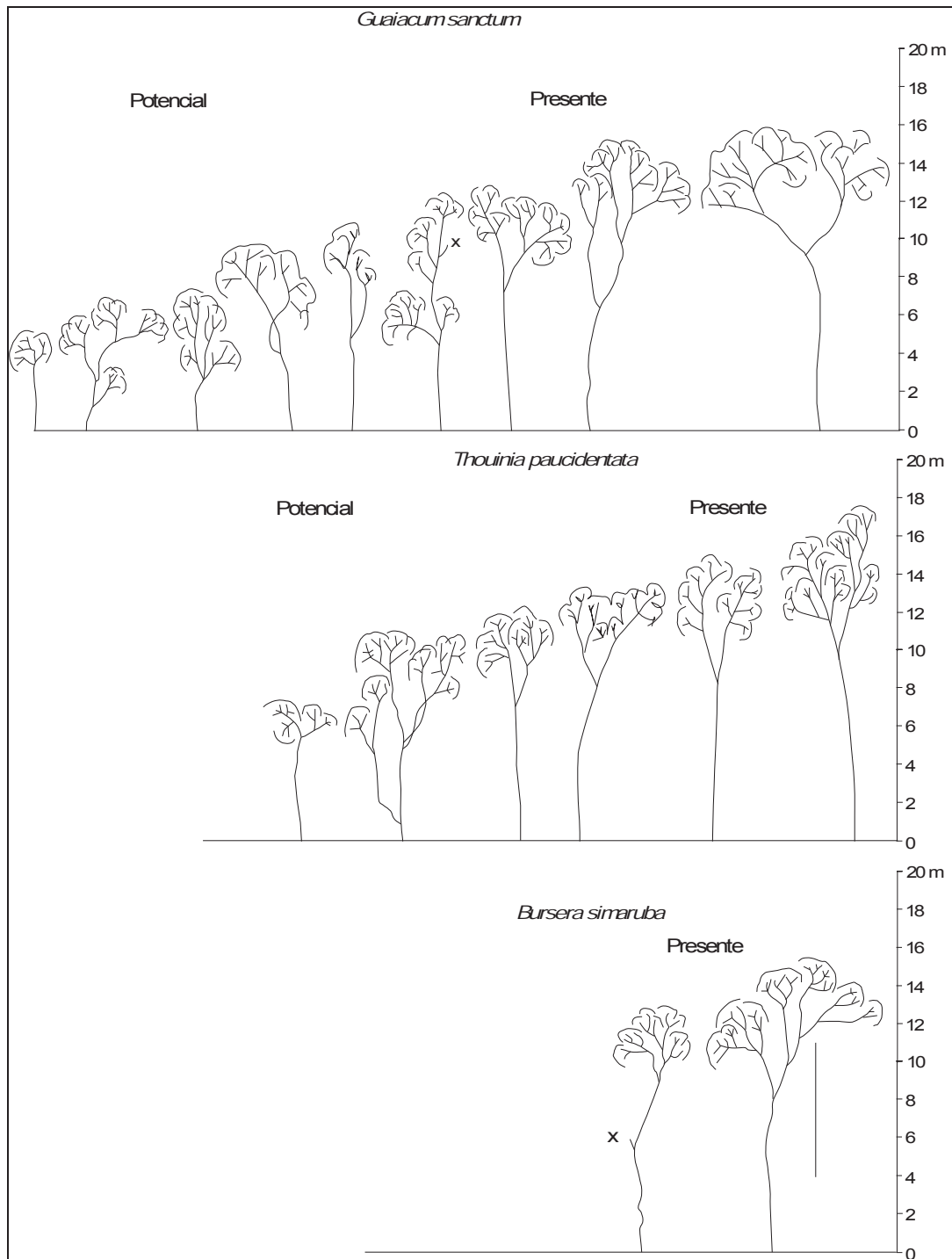


Figura 17. Desarrollo arquitectónico de *G. sanctum*, *T. paucidentata* y *B. simaruba* en el bosque guayacán en Balam-kin, Campeche.

DISCUSIÓN

Composición y estructura arbórea

La riqueza de especies es difícil de comparar por los diferentes tamaños de muestra y la variación geográfica, sin embargo, la riqueza de especies encontrada en Balam-kin corresponde con lo señalado por Murphy y Lugo (1986) quienes mencionan que los bosques tropicales secos contienen entre 10 y 90 especies. La familia Fabaceae fue la más importante por número de especies, lo que concuerda con los resultados de Gillespie *et al.*, (2000) y González-Rivas *et al.*, (2006) para bosques secos del neotrópico. Los bosques estudiados por Gillespie *et al.*, (2000), presentan diferencias entre sí en composición florística debido al tipo de substrato geológico y al régimen de disturbio de cada sitio en particular. Para el caso de Balam-kin el suelo es de origen cárstico (Palacio-Aponte *et al.*, 2002). Además dadas las escasas relaciones fitogeográficas entre la Península de Yucatán y Centroamérica (Estrada-Loera, 1991), los bosques solo comparten a *Gliciridia sepium* (Fabaceae).

Martínez y Galindo-Leal (2002) mencionan que *G. sanctum* y *T. paucidentata* son dominantes en el bosque del guayacán en la región de Calakmul; lo cual coincide con los resultados encontrados en Balam-kin, aún cuando *G. sanctum* ha sido fuertemente explotado en esta área, y además porque ambas zonas se ubican en la misma zona biogeográfica. Situación contraria se presenta en los bosques secos de regiones como Nicaragua (González-Rivas *et al.*, 2006), en donde *G. sanctum* es considerada una especie “rara”, por presentar <4 ind/ha (dap \geq 10 cm), debido a que estos bosques han sido intensamente explotados para la producción comercial de madera.

Bursera simaruba y *Gymnopodium floribundum*, que también son dominantes en Balam-kin, fueron reportadas como componentes de la vegetación secundaria en la Península de Yucatán (Martínez y Galindo-Leal, 2002). Asimismo, estos autores asumen que la presencia de *B. simaruba* en Calakmul es debida a perturbaciones humanas; dado que dicha especie no fue reportada como abundante en las descripciones de vegetación realizadas décadas atrás por Miranda (1958).

La presencia en Balam-kin de especies pioneras como *B. simaruba* y *G. floribundum* pudo ser favorecida por efecto de un disturbio antropogénico como es la extracción maderable; lo cual condujo a la formación de claros en el bosque. O bien, debido a la ocurrencia de disturbios mayores como son los huracanes, lo cual puede observarse en las Figuras 31, 32, 35, 41 y 44 (Anexo 2), en donde se observan algunos árboles inclinados de especies como: *Acacia gaumeri*, *Guaiacum sanctum*, *Thouinia paucidentata*, morfoespecie (sacbakalcan), morfoespecie (sibche) y morfoespecie (barrenillo).

La presencia de *S. mombin*, típica de los bosques secos (Gillespie *et al.*, 2000), sugiere el efecto de un disturbio (natural o antropogénico) debido a que esta especie se establece después de la primera década de sucesión (Guariguata y Ostertag, 2001); además se puede encontrar tanto en ambientes secundarios como maduros y se caracteriza por ser intolerante a bajos niveles de luz (Nason y Hamrick, 1997 en Adler y Kielipinski, 2000), por esta razón, su reclutamiento declina en los bosques maduros (Chapman y Chapman, 1990).

El área basal obtenida en Balam-kin se encuentra dentro de los valores mencionados por Murphy y Lugo (1986) quienes reportan que el área basal de los bosques secos varía de 17 a 40 m²/ha. Asimismo, el resultado obtenido se asemeja a lo señalado por Gillespie *et al.*, (2000); quienes reportan valores que varían de 21 a 23 m²/ha para los bosques secos de Centroamérica. Es posible que las semejanzas en los valores de área basal sean debido al régimen de disturbio, en este caso, por parte del aprovechamiento maderable, principalmente. En estos bosques, existen otros regimenes de disturbio como son el fuego y pastoreo. Por el contrario, el área basal en Balam-kin fue un poco menor a lo registrado para bosques secos tropicales y subtropicales por Kalacska y colaboradores (2005) quienes obtienen valores de área basal que varían de 28.2 m²/ha a 35.7 m²/ha en Palo Verde, Costa Rica. Estos bosques tienen edades de regeneración mayores a los 10 años.

Lo anterior, posiblemente se debe a diferencias en las edades de ambos bosques; ya que para el caso de Balam-kin los sitios de muestreo se ubicaron en áreas en las que no se realizan aprovechamientos desde 1999 (menor a 10 años) y en sitios en los que el aprovechamiento ocurrió hasta 2004 (hace 4 años), estos sitios fueron identificados mediante la separación de los

grupos resultado del PCA, lo cual no corresponde a una diferenciación entre las Zonas, sino a una respuesta dada por el aprovechamiento maderable en la reserva, ya que en el caso del Grupo I la extracción de madera se suspendió desde 1999; mientras que el aprovechamiento maderable del Grupo III fue realizado hasta el año 2004, en una superficie de 5,000 ha (SECOL, 1999). Para el caso, del agrupamiento y diferenciación del Grupo II, se debe a que el bosque se encuentra asociado a un tipo de suelo: litosol (Tzekel). A pesar de lo anterior, se registraron similitudes en composición y estructura entre las zonas, posiblemente debido a que ambas zonas se caracterizan por tener características biogeofísicas muy similares (Periódico Oficial, 1999).

Por otra parte, se superan los valores de área basal y densidad (para ambas clases, dap 3 a 9.9 cm y dap >10 cm) respecto a lo encontrado por Sabogal (1992), quien reporta valores de área basal de 14 m²/ha, y 341 ind/ha. Las diferencias encontradas respecto a lo obtenido en Balam-kin, posiblemente sean debido a que el bosque estudiado por Sabogal se encontró bajo aprovechamiento maderable reciente, por lo cual dichas actividades causaron una disminución en el área basal y la densidad por la remoción de individuos de talla comercial.

En Balam-kin, el área basal registrada para *G. sanctum* fue menor al reportado por CITES (2005) para la región de los Chenes, Campeche; esto puede atribuirse a que los sitios estudiados por CITES, se encuentran aún bajo manejo forestal; es decir, que todavía existen un número importante de individuos de tallas superiores a 35 cm de dap, los que contribuyen a mayor área basal.

Por lo contrario, se registran valores menores en los ejidos de Quintana Roo en donde la densidad es de 0.02 a 0.8 árboles/ha (<30 cm dap). Las densidades más bajas de la especie registradas en Q. Roo se reportan en el ejido X-Hazil, con una densidad de 1 individuo por 10 ha (dap>30 cm) y con 1.9 individuos por ha (dap<30 cm). En Q. Roo, el bosque estudiado representa parches de bosque tropical seco inmersos en una selva mediana subperennifolia, en los parches se encuentran individuos de todos los tamaños de dap, como es el caso de Balam-kin, en donde la especie se desarrolla en suelos delgados y pedregosos (Vester y Navarro, 2007).

Arquitectura

Vester y Navarro (2007) mencionan que en ambientes como los de Balam-kin, se pueden encontrar individuos de guayacán de todas las clases de dap. La especie se encontró en el arbolado; compartiendo espacio en la estructura vertical con especies que presentaron alturas similares, como son: *Acacia gaumeri* y *Coccoloba acapulcensis*; en estado de potencial y *Krugiodendrum ferreum* la cual se registro en estado de presente.

Asimismo, en el bosque de Balam-kin se encontraron otras especies que se reportan en etapas tempranas; tal es el caso de: *Cochlospermum vitifolium* y *Gliricidia sepium* (Arroyo-Mora *et al.*, 2005); las cuales presentaron estos arquitectónicos en estado potencial; sin embargo, sus abundancias son bajas (Anexo 1a y 1b). *Acacia collinsii*, se ha registrado desde las etapas iniciales hasta los 31 años de regeneración del bosque tropical seco (Ruiz, *et al.*, 2005); para el caso de los bosques de Balam-kin se encontró en estado de presente, es decir; formando parte de un parche maduro de bosque.

Astronium graveolens, *Bursera simaruba*, *Platymiscium yucatanum*, *Spondias mombin*, *Thevetia gaumeri*, *Talisia olivaeformis*, *Thouinia paucidentata* y *Tabebuia rosea*, fueron registradas en estado de presente; estas especies son características tanto de etapas avanzadas como de bosques maduros (Cuadro 6; Guariguata y Ostertag, 2001; Lawrence, 2005; Vester y Navarro, 2007). En Balam-kin, las especies anteriormente mencionadas, presentan bajos valores de densidad. De igual forma fueron árboles que emergieron del arbolado (Anexo 1a y 1b). *M. brownei* es una especie que se regenera en bosques secundarios y maduros (Vester y Navarro, 2007). Por otro lado, Martínez y Galindo-Leal, (2002) mencionan que las poblaciones de *Talisia olivaeformis* que existen en la región de Calakmul han declinado.

Eco-unidades

En la actualidad el bosque de guayacán en Balam-kin es un mosaico de parches (eco-unidades) en diferentes fases de desarrollo. Lo anterior, es apoyado por el estado arquitectónico de los árboles del bosque, mapas de eco-unidades (Anexo 2 y 3) y la superficie que representa cada eco-unidad

(Cuadro 6). La superficies de las eco-unidades en Balam-kin, concuerdan según orden de importancia relativa con lo reportado por Vester y Navarro (2005) quienes estudiaron el mosaico de eco-unidades en los ejidos de X-Hazil y Laguna Kana, Q. Roo en bosques bajo aprovechamiento maderable de caoba (*Swietenia macrophylla*).

Asimismo, se encontró semejanza entre las Zonas de Balam-kin según el área ocupada por cada eco-unidad, lo cual puede corresponder a una similitud en los volúmenes y número de árboles de interés comercial que fueron aprovechados, lo cual indica que ambas zonas tuvieron la misma intensidad e historia de manejo. Lo anterior, puede ser apoyado con la no diferencia estadística en la distribución de clases diamétricas de *G. sanctum* (Figura 9) y de las especies del bosque (Figura 10). Así como por los parámetros comparados: área basal, densidad y estructura poblacional de las principales especies según densidad (Figura 11).

La mayor abundancia de eco-unidades en fases tempranas (agradación; en la que se incluyen las eco-unidades de transición), probablemente se deba a la influencia de algún factor de disturbio ocurrido en el pasado, ya sea aprovechamiento forestal y/o un evento natural. La eco-unidad de agradación fue conformada por: *Coccoloba acapulcensis*, *Eugenia buxifolia*, *Krugiodendrom ferreum*, *Lonchocarpus xuul*, *Thevetia gaumeri* y *Vitex gaumeri*, con estados arquitectónicos potencial y de presente. Además, son especies reportadas en fases tempranas del desarrollo del bosque por Baltazar-Ramírez (2001) en una investigación realizada en la vegetación secundaria derivada de selva mediana subperennifolia en Q. Roo.

Mientras que para la eco-unidad de biostasis, el área (m²) fue menor y distribuida en 40 eco-unidades, lo cual indica que las eco-unidades son relativamente más pequeñas. Es posible que estas se encuentren conformadas por árboles remanentes del aprovechamiento forestal, como evidencias de estas actividades existen tocones y caminos de arrastre de madera, cercanos a los sitios de muestreo (obs. pers.), o pioneros en estados arquitectónicos del presente, como son: *Bursera simaruba*, *Lonchocarpus xuul*, *Platymiscium yucatanum*, *Thevetia gaumeri*, *Thouinia paucidentata*, *Tabebuia rosea* y *Spondias mombin*, los que también son típicos de bosques de edades avanzadas (Guariguata y Ostertag, 2001).

Asimismo, para el caso de los bosques estudiados por Kalacska (2005), las áreas identificadas como bosques de edades avanzadas pueden indicar áreas que contienen individuos maduros de *G. sanctum*. En este sentido Weterings, *et al.*, (2008), menciona que *Manilkara zapota*, *Thouinia paucidentata*, *Guaiacum sanctum* y *Esenbeckia pentaphylla*, son típicas de parches maduros del bosque. Lo cual puede indicar que en su mayor parte el bosque de Balam-kin sufrió un fuerte impacto por el aprovechamiento dado que *G. sanctum* fue conformador de un número reducido de eco-unidades de biostasis.

Con el aprovechamiento forestal se originan, los consecuentes disturbios en el bosque, los que propician que especies como *B. simaruba* alcancen el dosel; debido al rápido crecimiento de esta especie “cicatriz” la cubierta vegetal. Posteriormente, las especies pioneras, serán remplazadas por especies de lento crecimiento una vez que los individuos de *B. simaruba* mueran.

Es probable que *B. simaruba* se regenere en claros pequeños (< 100 m²). Debido a su rápido crecimiento vertical puede alcanzar el dosel superior y llegar a la madurez después de que los claros se han cerrado; o bien, puede crecer mientras se cierran las aperturas del dosel (Dirzo y Sinaca-Colin, 1997). Es posible que *G. sanctum* debido a su temperamento de luchador y a su lento crecimiento (se ha reportado que los individuos pueden llegar a edades mayores a 1,000 años, según mencionan Wendelken y Martin, 1987); estas características le permiten que se regenere bajo el dosel en las eco-unidades de agradación y biostasis durante el desarrollo del bosque. Es decir, la abundancia de eco-unidades en etapa de agradación, donde *G. sanctum* figura en el subdosel, es debido a la extracción de esta misma especie.

Estado de conservación y dinámica de eco-unidades.

La explotación de los bosques de Balam-kin inició con el aprovechamiento del látex de *Manilkara zapota* y continuó con el aprovechamiento de especies de valor comercial como *Guaiacum sanctum* (SECOL, 1999). Actualmente, en Balam-kin existen evidencias del aprovechamiento maderable de ésta especie como tocones y evidencias de caminos de arrastre de madera; estas evidencias junto con los resultados de composición, estructura y arquitectura, producto de la presente investigación, sugieren que las actividades del aprovechamiento

maderable del guayacán fueron de gran importancia e intensidad en la mayor parte de la superficie del bosque de guayacán presente en la reserva.

Además, es importante conservar el bosque durante cientos de años para “retornar” a un bosque de guayacán con predominancia de superficie relativa de eco-unidades de biostasis, conformadas por *G. sanctum*, (en estado arquitectónico de presente). Mientras, se puede estudiar la ecología de estos bosques de acuerdo al desarrollo de las eco-unidades; por ejemplo, en las de innovación, se puede estudiar el establecimiento de la regeneración de la especie; mientras que en las eco-unidades de agradación es importante estudiar los factores que afectan el reclutamiento, y además habría que tomar medidas que favorecen el crecimiento del guayacán, por ejemplo disminuir la influencia de la sombra que produce *B. simaruba*. Para el caso de las eco-unidades de biostasis, se puede recomendar la nula realización de actividades de aprovechamiento forestal de *G. sanctum* en aquellas áreas.

Asimismo, es necesario diseñar e implementar planes para favorecer el reclutamiento del guayacán, principalmente en ZP o bien en aquellos sitios en donde no existe. Para el caso de lugares en los que aún se realiza el aprovechamiento de la especie, estas acciones deben ser establecidas en combinación con el desarrollo de proyectos de aprovechamiento forestales sustentables basadas en especies de interés comercial, dentro de las que se encuentran: *Astronium graveolens*, *Bursera simaruba*, *Cordia dodecandra*, *Piscidia piscipula*, *Platymiscium yucatanum*, por ejemplo (SECOL, 1999). Además, es necesario considerar como parte importante en los estudios la integración de información derivada de los mapas de eco-unidades en los que se ilustre el mosaico del bosque; estos mosaicos muestran las áreas donde ocurren diferentes dinámicas constituyendo una herramienta para la toma de decisiones.

Teniendo en consideración que la dinámica de estos bosques aún es poco conocida (Gerhardt, 1993), y que la información de las estrategias regenerativas de las especies menos comunes es escasa (Grime y Hillier, 2000), por lo que, la información acerca de la dinámica de la regeneración natural de los bosques tropicales secos es necesaria para el desarrollo de planes para su restauración y manejo sustentable (Saenz y Finegan, 2000).

CONCLUSIONES

No existen diferencias significativas en los parámetros de composición y estructura (área basal y densidad) del bosque de guayacán, entre ambas zonas (ZA y ZP). Debido a la escasa información sobre la edad de los rodales, por ello fue difícil analizar el proceso de regeneración del bosque de guayacán adicionando el factor tiempo. Actualmente, en Balam-kin, existe una adecuada regeneración de *G. sanctum*, evidenciado por el estado arquitectónico.

Con base en los resultados de composición y estructura fue posible determinar que el bosque de guayacán es un mosaico de eco-unidades (parches) en distintas fases de desarrollo, evidenciado por la presencia de especies típicas de fases tempranas y de rápido crecimiento. Esto también se comprueba en los perfiles de la arquitectura en los que las especies de etapas tempranas ocupan el dosel; mientras que el guayacán, a pesar de ser la especie con una elevada densidad (para ambas clases de dap <10 cm y >10 cm), en la mayoría de los casos se encuentran en el arbolado.

Se registró a *G. sanctum*, en los estados de desarrollo arquitectónico potencial, presente y pasado. Los mapas de eco-unidades muestran que el bosque de guayacán se encuentra en eco-unidades en fase de agradación, seguido por las de biostasis, confirmando el efecto de un intenso impacto debido al manejo forestal.

Con los resultados obtenidos se evaluó el proceso de regeneración del bosque y del guayacán, principalmente enfocado hacia una especie de lento crecimiento. A partir de los resultados de los perfiles y mapas de eco-unidades se construyó un panorama para el desarrollo del guayacán y de las especies vegetales que componen este tipo de bosque tropical seco.

LITERATURA CITADA

- Adler G.H. y K.A. Kielinski.2000. Reproductive phenology of a tropical canopy tree *Spondias mombin*. *Biotropica* 32(4a):686-692
- Arroyo-Mora, J.P., G.A., Sanchez-Azofeita, M.E.R. Kalacska, B. Rivard, J.C. Calvo-Alvarado y D.H. Janzen, 2005. Secondary forest detection in a Neotropical dry forest landscape using Landsat 7 ETM+ and IKONOS Imagery. *Biotropica* 37(4):497-507
- Asner, G.P., M. Keller y J.N.M. Silva. 2004. Spatial and temporal dynamics of forest canopy gaps following selective logging in the eastern Amazon. *Global Change Biology*. 10:765-783.
- Baltazar-Ramírez, J.O. 2001. Modelos arquitectónicos arbóreos en selva mediana subperennifolia secundaria y primaria, ejido X-Hazil Sur y anexos, Quintana Roo. Tesis de Maestría. El Colegio de la Frontera Sur, Chetumal, Quintana Roo, 27 pp.
- Barthélémy, D., Edelin C. y F. Hallé. 1989. Architectural concepts for tropical trees. En: Holm-Nielsen L.B., Nielsen I.C. and Balslev H. Eds. *Tropical Forest Botanical, Dynamics, Speciation and Diversity*. Academic Press, London, 89-99
- Brokaw, N. V. L., A. A. Whitman, R. Wilson, et al. 1999. Hacia una silvicultura sustentable en Belice. En: *La selva maya. Conservación y desarrollo*. Ed. R. B. Primack, D. B. Bray, H. A. Galletti, y I. Poncian. México: Siglo Veintiuno Editores. 297-283 pp.
- Brower, J. E., Zar, J. H. y C. N. von Ende. 1997. *Field and laboratory methods for general ecology*. WCB-McGraw-Hill. E.U.A. 272 pp.
- Cetzal Ix, W.R. 2002. Temperamento de plántulas en regeneración natural en selva mediana subperennifolia. Tesis de Licenciatura. ITCh, Chetumal. 33 pp.

- Chapman, C.A y L.J. Chapman. 1990. Density and growth rate of some tropical dry forest trees: comparisons between successional forest types. *Bulletin of the Torrey Club*. 117(3):226-231.
- CITES, 2005. Informes de Avances del Estudio: Abundancia, distribución y estado de Conservación de *Guaiacum sanctum* L. en México. CONABIO-CIECO, 7 pp.
- CITES, 2006, Convención sobre el Comercio internacional de especies amenazadas de fauna y flora silvestres. Apéndices I, II y III. 49 p. Documento en línea. <http://www.cites.org/esp/app/index.shtml>
- Clark, D. B., D. A. Clark, y P. M. Rich. 1993. Comparative analysis of microhabitat utilization by saplings of nine tree species in Neotropical rain forest. *Biotropica* 25: 397–407.
- Clarke, K.R. y R.M. Warwick. 2001. *Change in Marine Communities: an approach to statistical analysis and interpretation*. 2a ed. Primer-E Ltd, Plymouth.
- Davis, A. 2000. Does reduced-impact logging help preserve biodiversity in tropical rainforests? A case study from Borneo using dung beetles (Coleoptera: Scarabaeoidea) as indicators. *Environmental Entomology*. 29(3):467-475
- Dirzo, R. y S. Sinaca-Colín. 1997. *Bursera simaruba* (mulato, palo mulato). En: E. González-Soriano, R. Dirzo y C.R. Vogt (eds.). *Historia Natural de Los Tuxtlas*. Instituto de Biología e Instituto de Ecología de la Universidad Nacional Autónoma de México y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México. D.F. 101-102.
- DOF-Semarnat. 2002. Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-2001. 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. *Diario Oficial de la Federación, Segunda Sección*. 6 de marzo de 2002. México.

- Eisner, T.P. Jutro, D.J. Aneshansley, y R. Niedhauk. 1972. Defense against ants in a carterpillar that feeds on ant-graded scale insect. *Annals of the Entomological Society of America* 65:987-988.
- Estrada-Loera, E. 1991. Phytogeographic relationships of the Yucatán Peninsula. *Journal of Biogeography*. 18:687-697.
- Galindo-Leal, C., J. Fay, S Weiss y B. Sandler, 2000. Conservation priorities in the greater Calakmul region, Mexico: correcting the consequences of a congenital illness. *Natural Areas Journal* 20:376-380.
- Gerhardt, K. 1993. Tree seedling development in tropical dry abandoned pasture and secondary forest in Costa Rica. *Journal of Vegetation Science* 4, 95 – 102.
- Gillespie, T. W., A. Grijalva, y C. N. Farris. 2000. Diversity, composition, and structure of tropical dry forests in Central America. *Plant ecology* 147: 37–47.
- González-Rivas, B. 2005. Tree species diversity and regeneration of tropical dry forest in Nicaragua. Doctoral Dissertation. Swedish University of Agricultural Sciences. Umea. Managua, Nicaragua. 30 p.
- González-Rivas, B., M. Tibagu, K. Gerhardt, G. Castro-Marín y P.C. Odén. 2006. Species composition, diversity and local uses of tropical dry deciduous and gallery forest in Nicaragua. *Biodiversity and Conservation* 15:1509-1527.
- Grime, J. P. y S.H. Hillier. 2000. The contribution of seedling regeneration to the structure and dynamics of plants communities, ecosystems and larger units of the landscape. p. 331-360. En: Fenner, M. (Eds.). *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*, 2da edición. CABI Publishing, Wallingford, UK.

- Grow, S. y E. Schwartzman. 2001. Estudio de la taxonomía y distribución del género *Guaiacum* en México. Programa de Desarrollo Sostenible y Biología de la Conservación. Universidad de Maryland, College Park, MD, Estados Unidos de América. 21 p.
- Gutiérrez, L.M. 2002. Results of various germination tests with *Guaiacum sanctum*, at the Horizontes Forest Experimental Station (EEFH). En: Memoria del Taller-Seminario: especies forestales nativas, Heredia, Costa Rica, pp 4-5
- Guariguata, M.R. y R. Ostertag. 2001. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management* 148: 185-206
- Hallé, F., Oldeman R.A.A. y Tomlinson P. 1978. Tropical trees and forest architectural analysis. Springer-Verlag. Berlin. 441 p.
- Harper, R.M. 1932. Useful plants of Yucatan. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 59:279-288
- Hernández, E. 2001. Estudio poblacional del guayacán real (*Guaiacum sanctum* L.) en el Parque Nacional Palo Verde y en Las Delicias de Garza, Guanacaste. Tesis de Licenciatura en Ciencias Forestales. Universidad Nacional. Heredia, Costa Rica. 89 p.
- INE, 1992. Atlas de Regionalización Ecológico. SEDESOL. 90 pp.
- INEGI, 1984. Carta Geológica. Escala. 1:250,000
- INEGI, 1998. Anuario Estadístico del Estado de Campeche. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática, Dirección Regional Sureste, México. 353 p.
- Kalacska, M.E.R., G.A. Sánchez-Azofeita, J.C. Calvo-Alvarado, B. Rivard y M. Quesada. 2005. Effects of season and successional stage on leaf area index and spectral vegetation indices in three mesoamerican tropical dry forest. *Biotropica* 37(4):486-496.

- Knol, S. 2003. The mapping and definition of forest types in the Mexican Maya-region. Tesis, Universidad de Wageningen, Wageningen, Holanda.
- Lawrence, D. 2005. Regional-scale variation in litter production and seasonality in tropical dry forests of Southern Mexico. *Biotropica* 37(4):561-570
- López-Toledo, L., Martínez-Morales, M. Burslem, D. y Martínez-Ramos M. 2007a. Regeneration of an endangered timber tree species after harvesting in southern Mexico. En: *Tropical Biology: Linking tropical biology with human dimensions*. Centro de Investigaciones en Ecosistemas- Universidad Nacional Autónoma de México. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. 473 pp.
- López-Toledo, M. Burslem, D. y Martínez-Ramos, M. 2007b. Conservación y aprovechamiento de especies amenazadas: el caso de *Guaiacum sanctum* en México. En: XVII Congreso Mexicano de Botánica. Los botánicos en la búsqueda de alternativas sustentables. Sociedad Botánica de México, Universidad Autónoma de Zacatecas. 370 pp.
- Martínez, E. y C. Galindo-Leal. 2002. La vegetación de Calakmul, Campeche, México: clasificación, descripción y distribución. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. 71: 7-32.
- Martínez-Ramos, M., E. Álvarez-Buylla, J. Sarukhán y D. Piñero. 1988. Treefall age determination and gap dynamics in a tropical forest. *Journal of Ecology* 76: 700-716.
- Matejak, M. 2002. Wood and wood technology in the literature from the 16th to the 19th century. *Annals of Warsaw Agricultural University. Forestry and Wood Technology*. 57-188 pp
- Miranda F. 1958. Rasgos fisiográficos de interés para estudios biológicos. En: Beltran E. (Ed.) *Los Recursos Naturales del Sureste y su Aprovechamiento*, pp. 161-173, Tomo II. Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables, Mexico. D.F.

- Miranda F. y E. Hernández-X. 1963. "Los tipos de vegetación de México y su clasificación", *Bol. Soc. Bot. Méx.*, núm. 28, pp. 29-59.
- Mueller-Dombois, D. y H. Ellenberg. 1974. *Aims and methods of vegetation ecology*. John C. Wiley & Sons, Nueva York, Estados Unidos. 547 p.
- Murphy, P.G. y A.E. Lugo. 1986. Ecology of tropical dry forest. *Annual Rev. Ecol. Syst.* 17: 67–88.
- Oldeman, R.A.A. 1979. *Scale-drawing and architectural analysis of vegetation: field guide for the research group*. Institute of Ecology, Padjadjaran University, Bandung, Indonesia y Department of Silviculture, Agricultural University, Wageningen, Holanda. 61 pp.
- Oldeman, R.A.A. 1983. Tropical rain forest, architecture, silvogenesis and diversity. En: Sutto, S. L., Withmore, T. C. y Chadwick, A.C. (eds), *Tropical rain forest: ecology and management*, Blackwell, Oxford, pp 139-150.
- Oldeman, R.A.A. 1989. Dynamics of tropical rain forest. En: Høll Nielsen, L.B. Nielsen, J.C y Bolsley, H. (Eds.). *Tropical Forest*. Academia Press, Londres. pp 3-21.
- Oldeman, R.A.A. 1990. *Forest: Elements of Silvology*. Springer-Verlag, Berlin. 624 pp.
- Oldeman, R. A. A. y J. van Dijk. 1991. Diagnosis of the temperament of tropical rain forest trees. En: Gómez – Pompa, A., T.C. Whitmore, y M. Hadley (eds). *Rain Forest regeneration and management*. MAB series vol 6. UNESCO & Parthenon, Paris. pp. 21
- Olmsted, I. 1990. *Untersuchung der natürlichen Verjüngung der Caoba (Swietenia macrophylla) auf Hiebslöchern (claros)*. Reporte no publicado.
- Ostertag, R., W. Silver y A. Lugo. 2005. Factors affecting mortality and resistance to damage following hurricanes in a rehabilitated subtropical moist forest. *Biotropica* 37 (1): 16-24

- Otterstrom, S.M., M.K. Schwartz y I. Velazquez-Rocha. 2006. Responses to fire in selected tropical dry forest trees. *Biotropica* 38 (5):592-598.
- Palacio-Aponte A.G., R. Noriega, y P. Zamora, 2002. Caracterización físico-geográfica del paisaje conocido como "bajos inundables". El caso del Área Natural Protegida Balam-kin, Campeche. *Investigaciones Geográficas, Boletín del Instituto de Geografía*. 49: 57-73.
- Periódico Oficial, 1999. Decreto del Ejecutivo del Estado por el que se declara Zona Sujeta a Conservación Ecológica el área conocida como Balam-kin, ubicada en el Municipio de Champotón de esta entidad federativa. Diciembre 15 de 1999. Campeche, México. pp 11-19.
- Pronatura Península de Yucatán y The Nature Conservancy (Compiladores), 2005. Plan de Conservación para Calakmul-Balam kin-Balam kú, Campeche, México. México. 132 pp.
- Purata, S.E. 1986. Floristic and structural shanges during old-field succession in the mexican tropics in relation to site history and species availability. *Journal of Tropical Ecology*. 2(3):257-276
- Ruiz, J., Fandiño M.C. y R.L. Chazdon 2005. Vegetation structure, composition, and species richness across a 56-year chronosequence of dry tropical forest on Providencia Island, Colombia. *Biotropica* 37(4):520-530
- Saenz, G.P. y B. Finegan. 2000. Monitoreo de la regeneración natural con fines de manejo forestal. Unidad de Manejo de Bosques Naturales, CATIE. Boletín 15, 8.
- Sabogal, C. 1992. Regeneration of tropical dry forest in Central America, with examples from Nicaragua. *Journal of Vegetation of Science* 3(3):407-416

- Sánchez-Azofeifa, G.A., Kalackska, M., Quesada, M., Calvo-Alvarado, J.C., Nassar, J.M., y J.P. Rodríguez. 2005. Need for integrated research for a sustainable future in tropical dry forest. *Conservation Biology* 19(2):285-286
- Sánchez, S.O. y G.A. Islebe. 1999. Hurricane Gilbert and structural changes in tropical forest in south-eastern Mexico. *Global Ecology and Biogeography*. 8:29-38.
- Schaffer, B., y Manson, L.J. 1990. Effects of scale insect herbivory and shading on net gas Exchange and growth of a subtropical tree species (*Guaiacum sanctum* L.) *Oecologia* 84(4):468-473.
- SECOL. 1999. Estudio técnico de la segunda ampliación forestal del Ejido Dzibalchen, Campeche, para su declaratoria como Área Natural Protegida. Gobierno del Estado de Campeche. Secretaría de Ecología, México. 93 pp.
- Sekercioglu, C. 2002. Effects of forestry practices on vegetation structure and bird community of Kibale National Park, Uganda. *Biological Conservation* 107:229-240
- Sokal R.R. y Rohlf F.J. 1995. *Biometry. The principles and practice of statistics in biology research*. Tercera edición. W.H. Freeman, Nueva York, Estados Unidos. p.
- Tabañez, A. y V. Viana. 2000. Path structure within Brazilian Atlantic forest fragments and implications for conservation. *Biotropica* 32(4b):925-933
- Thonick, H. S. N. Venevsky, S. Sitch y W. Cramer. 2001. The roles of fire disturbance for global vegetation dynamics: coupling fire into a dynamic global vegetation model. *Global Ecology & Biogeography* 10:661-677.
- Torquebiau, E., 1986. Mosaic patterns in dipterocarp rain forest in Indonesia, and their implications for practical forestry. *Journal of Tropical Ecology* 2(4):301-325.

- Vester, H.F.M. 1997. The trees and the forest. The role of the tree architecture in canopy development: a case study in secondary forest (Araucaria, Colombia). Academic Proefschrift, University of Amsterdam, Holanda. 180 p.
- 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. Colunga-García Marín, P. y Larqué Saavedra, A. (eds.) naturaleza y sociedad en el área Maya: pasado, presente y futuro. Pp 159-173. Academia Mexicana de Ciencias y Centro de Investigaciones Científicas de Yucatán.
- Vester H.F.M. y M.A. Navarro-Martínez. 2005. Ecological issues in community tropical forest management in Quintana Roo, Mexico. En: Bray D.B., Merino Pérez L., Barry D. (Eds.). 2005. The community forests of Mexico. Managing for sustainable landscapes. Texas University Press, Austin USA. pp. 183-213.
- Vester, H.F.M. y M.A. Navarro-Martínez. 2007. Fichas ecológicas de árboles maderables de Quintana Roo. Fondo Mixto de Fomento a la Investigación Científica y Tecnológica CONACYT- Gobierno del Estado de Quintana Roo, México. 139 p
- Vidal J.M. y O.E. Casado. 2000. Natural regeneration in dry community forests, Azua, Dominican Republic. Possibilities and approaches toward community forestry in the Caribbean. Proceedings of the tenth meeting of Caribbean forest at Georgetown, Guyana, 13-16 June, pp 95-99. B.I. Ruiz, F.H. Wadsworth, J.M. Miller, y A.E. Lugo (Eds.).
- Villela, D., M. Nascimento, L. de Aragago y D. M. da Gama. 2006. Effects of selective logging on forest structure and nutrient cycling in a seasonally dry Brazilian Atlantic forest. *Journal of Biogeography*. 33:506-516
- Weterings, M.J.A., S.M. Weterings-Schonck, H.F.M. Vester y Calmé S. 2008. Senescence of Manilkara zapota trees and implications for large frugivorous bird in the Southern Yucatan Peninsula, Mexico. *Forest ecology and Management*. En prensa

Wendelken, P.N. y R.F. Martin. 1987. Avian consumption of *Guaiacum sanctum* fruit in the arid interior of Guatemala. *Biotropica* 19:116-121

Whitman, A., J.M. Hagan III y N.V. L. Brokaw. 1998. Effects of selection logging on birds in Northern Belize. *Biotropica* 30(3):449-457

Williams, M.L. 1993. *Toumeyella lignumvitae*, a new species of scale insect from the Florida Keys (Homoptera: Coccidae). *Florida Entomologist* 76 (4):566-572.

Anexo 1a. Atributos estructurales del bosque de guayacán.

Especies de 3.0-9.9 cm de d.a.p. muestreadas en parcelas de 100 m, ordenados según valores de importancia relativa. Diámetro a la altura del pecho (DAP), Frecuencia Relativa (Fre. Rel.), Densidad Relativa (Densidad Relativa), Dominancia Relativa (Dom. Rel.), Valor de Importancia Relativa (V.I.R). (*) Valores promedio.

Especies	No. Ind	Área			Fre. Rel.	Den. Rel.	Dom. Rel.	V.I.R
		Densidad (ind/ha)	DAP (cm)*	Basal (m ² /ha)*				
<i>Guaiacum sanctum</i>	52	130	6.18	0.030	0.09	0.18	0.02	0.29
<i>Gymnopodium floribundum</i>	36	90	7.06	0.039	0.06	0.13	0.02	0.21
<i>Lonchocarpus xuul</i>	22	55	6.24	0.031	0.06	0.08	0.02	0.15
<i>Thouinia paucidentata</i>	12	30	7.77	0.047	0.06	0.04	0.03	0.13
<i>Croton</i> sp. 3	15	37.5	4.53	0.016	0.05	0.05	0.01	0.11
<i>Neea tenuis</i>	13	32.5	4.90	0.019	0.05	0.05	0.01	0.10
<i>Sebastiania adenophora</i>	17	42.5	7.07	0.039	0.01	0.06	0.02	0.09
<i>Eugenia buxifolia</i>	10	25	5.24	0.022	0.05	0.03	0.01	0.09
<i>Hampea trilobata</i>	3	7.5	9.12	0.065	0.03	0.01	0.04	0.08
<i>Neea choriophylla</i>	6	15	5.35	0.022	0.04	0.02	0.01	0.07
<i>Krugiodendron ferreum</i>	7	17.5	7.37	0.043	0.02	0.02	0.03	0.07
<i>Coccoloba acapulcensis</i>	5	12.5	5.52	0.024	0.04	0.02	0.01	0.07
<i>Brosimum alicastrum</i>	2	5	9.07	0.065	0.02	0.01	0.04	0.07
<i>Cordia alliodora</i>	2	5	9.02	0.064	0.02	0.01	0.04	0.07
<i>Vitex gaumeri</i>	3	7.5	7.52	0.044	0.03	0.01	0.03	0.07
<i>Bursera simaruba</i>	4	10	5.62	0.025	0.04	0.01	0.02	0.07
<i>Amyris</i> sp.	4	10	6.89	0.037	0.03	0.01	0.02	0.06
<i>Karwinskia humboldtiana</i>	2	5	8.82	0.061	0.02	0.01	0.04	0.06
botoncillo morfoespecie	10	25	5.97	0.028	0.01	0.03	0.02	0.06
<i>Acacia collinsii</i>	2	5	8.58	0.058	0.02	0.01	0.04	0.06
taray morfoespecie	1	2.5	9.87	0.076	0.01	0.00	0.05	0.06

Especies	No. Ind	Área						
		Densidad (ind/ha)	DAP (cm)*	Basal (m ² /ha)*	Fre. Rel.	Den. Rel.	Dom. Rel.	V.I.R
<i>Guettarda elliptica</i>	5	12.5	5.72	0.026	0.03	0.02	0.02	0.06
<i>Casearia</i> sp.	1	2.5	9.55	0.072	0.01	0.00	0.04	0.06
sacbakalcan morfoespecie	4	10	7.13	0.040	0.02	0.01	0.02	0.06
<i>Machaonia lindeliana</i>	2	5	7.90	0.049	0.02	0.01	0.03	0.06
<i>Croton lundellii</i>	7	17.5	4.90	0.019	0.02	0.02	0.01	0.05
<i>Croton</i> sp. 1	3	7.5	6.28	0.031	0.02	0.01	0.02	0.05
<i>Caesalpinia mollis</i>	2	5	6.80	0.036	0.02	0.01	0.02	0.05
ortiga morfoespecie	1	2.5	8.15	0.052	0.01	0.00	0.03	0.05
<i>Croton</i> sp. 2	2	5	5.40	0.023	0.02	0.01	0.01	0.04
<i>Jaquinia</i> sp.	2	5	5.25	0.022	0.02	0.01	0.01	0.04
<i>Exothea diphylla</i>	3	7.5	5.98	0.028	0.01	0.01	0.02	0.04
<i>Tetramerium nervosum</i>	1	2.5	7.00	0.038	0.01	0.00	0.02	0.04
<i>Jatropha gaumeri</i>	1	2.5	7.00	0.038	0.01	0.00	0.02	0.04
<i>Diospyrus cuneata</i>	3	7.5	3.97	0.012	0.02	0.01	0.01	0.04
<i>Tabebuia chrysantha</i>	3	7.5	5.26	0.022	0.01	0.01	0.01	0.03
Missilché morfoespecie	3	7.5	4.77	0.018	0.01	0.01	0.01	0.03
<i>Malmea depressa</i>	1	2.5	6.00	0.028	0.01	0.00	0.02	0.03
<i>Acacia gaumeri</i>	2	5	5.15	0.021	0.01	0.01	0.01	0.03
<i>Lonchocarpus yucatanensis</i>	1	2.5	5.70	0.026	0.01	0.00	0.02	0.03
uste morfoespecie	3	7.5	4.13	0.013	0.01	0.01	0.01	0.03
<i>Heliocarpus</i> sp.	1	2.5	5.20	0.021	0.01	0.00	0.01	0.03
<i>Thevetia gaumeri</i>	1	2.5	5.10	0.020	0.01	0.00	0.01	0.03
<i>Apoplanesia paniculata</i>	1	2.5	5.10	0.020	0.01	0.00	0.01	0.03
<i>Helicteres baruensis</i>	1	2.5	5.00	0.020	0.01	0.00	0.01	0.03
bacqué aak' morfoespecie	1	2.5	4.90	0.019	0.01	0.00	0.01	0.02
<i>Spondias mombin</i>	1	2.5	4.90	0.019	0.01	0.00	0.01	0.02
<i>Cosmocalyx spectabilis</i>	1	2.5	4.77	0.018	0.01	0.00	0.01	0.02
<i>Leucaena leucocephala</i>	1	2.5	3.20	0.008	0.01	0.00	0.01	0.02

Especies	No. Ind	Área						
		Densidad (ind/ha)	DAP (cm)*	Basal (m ² /ha)*	Fre. Rel.	Den. Rel.	Dom. Rel.	V.I.R
sak oc' lóché morfoespecie	1	2.5	3.20	0.008	0.01	0.00	0.01	0.02
<i>Chloroleucon mangense</i>	1	2.5	2.50	0.005	0.01	0.00	0.00	0.02

Anexo 1b. Atributos estructurales del bosque de guayacán.

Especies de > 10 cm de d.a.p. muestreadas en las parcelas de 500 m, ordenadas según valores de importancia relativa. Diámetro a la altura del pecho (DAP), Frecuencia Relativa (Fre. Rel.), Densidad Relativa (Den. Rel.), Dominancia Relativa (Dom. Rel.), Valor de Importancia Relativa (V.I.R). (*) Valores promedio.

Especie	No. Ind	Densidad (ind/ha)*	DAP (cm)*	Área		Fre. Rel.	Den. Rel.	Dom. Rel.	V.I.R
				Basal (m ² /ha)	Fre. Rel.				
<i>Guaiacum sanctum</i>	332	166	18.94	0.28	0.04	0.35	0.01	0.40	
<i>Thouinia paucidentata</i>	88	44	16.71	0.22	0.04	0.09	0.01	0.14	
<i>Bursera simaruba</i>	43	21.5	27.05	0.57	0.04	0.04	0.02	0.11	
<i>Ficus</i> sp.	4	2	49.30	1.91	0.01	0.00	0.08	0.10	
<i>Spondias mombin</i>	37	18.5	29.10	0.66	0.03	0.04	0.03	0.09	
<i>Lonchocarpus xuul</i>	43	21.5	16.07	0.20	0.04	0.04	0.01	0.09	
<i>Gymnopodium floribundum</i>	35	17.5	12.68	0.13	0.04	0.04	0.01	0.08	
kúmche morfoespecie	1	0.5	48.00	1.81	0.00	0.00	0.07	0.08	
<i>Talisia olivaeformis</i>	25	12.5	22.98	0.41	0.04	0.03	0.02	0.08	
<i>Talisia floresii</i>	1	0.5	45.52	1.63	0.00	0.00	0.07	0.07	
<i>Caesalpinia mollis</i>	22	11	22.02	0.38	0.02	0.02	0.02	0.06	
<i>Apoplanesia paniculata</i>	19	9.5	23.48	0.43	0.02	0.02	0.02	0.06	
<i>Krugiodendron ferreum</i>	20	10	13.93	0.15	0.03	0.02	0.01	0.06	
<i>Acacia collinsii</i>	20	10	14.82	0.17	0.03	0.02	0.01	0.06	
<i>Amyris</i> sp.	20	10	14.62	0.17	0.02	0.02	0.01	0.05	
<i>Cordia alliodora</i>	14	7	16.78	0.22	0.02	0.01	0.01	0.05	
sacbakalcan morfoespecie	20	10	16.19	0.21	0.02	0.02	0.01	0.05	
<i>Brosimum alicastrum</i>	13	6.5	22.36	0.39	0.01	0.01	0.02	0.04	
<i>Tetramerium nervosum</i>	6	3	21.59	0.37	0.02	0.01	0.02	0.04	

Especie	No. Ind	Densidad (ind/ha)*	DAP (cm)*	Área			Dom. Rel.	V.I.R
				Basal (m ² /ha)	Fre. Rel.	Den. Rel.		
<i>Ceiba schotti</i>	5	2.5	26.74	0.56	0.01	0.01	0.02	0.04
<i>Tabebuia rosea</i>	1	0.5	32.79	0.84	0.00	0.00	0.03	0.04
<i>Gliricidia sepium</i>	7	3.5	19.02	0.28	0.02	0.01	0.01	0.04
<i>Casearia</i> sp.	9	4.5	17.12	0.23	0.02	0.01	0.01	0.04
<i>Neea choriophylla</i>	9	4.5	16.81	0.22	0.02	0.01	0.01	0.04
<i>Jatropha gaumeri</i>	6	3	14.70	0.17	0.02	0.01	0.01	0.04
<i>Acacia gaumeri</i>	8	4	11.48	0.10	0.02	0.01	0.00	0.04
<i>Vitex gaumeri</i>	10	5	17.21	0.23	0.02	0.01	0.01	0.04
<i>Astronium graveolens</i>	4	2	22.07	0.38	0.02	0.00	0.02	0.04
<i>Coccoloba acapulcensis</i>	6	3	12.93	0.13	0.02	0.01	0.01	0.04
<i>Sebastiania adenophora</i>	15	7.5	16.60	0.22	0.01	0.02	0.01	0.03
<i>Platymiscium yucatanum</i>	1	0.5	28.65	0.64	0.00	0.00	0.03	0.03
<i>Leucaena leucocephala</i>	7	3.5	15.92	0.20	0.02	0.01	0.01	0.03
<i>Diospyros cuneata</i>	4	2	15.39	0.19	0.02	0.00	0.01	0.03
<i>Cochlospermum</i>								
<i>vitifolium</i>	1	0.5	24.80	0.48	0.00	0.00	0.02	0.03
<i>Pouteria</i> sp.	2	1	20.85	0.34	0.01	0.00	0.01	0.02
k'ancopolché								
morfoespecie	1	0.5	24.19	0.46	0.00	0.00	0.02	0.02
<i>Blepharidium</i>								
<i>mexicanum</i>	1	0.5	24.19	0.46	0.00	0.00	0.02	0.02
missilché morfoespecie	5	2.5	18.08	0.26	0.01	0.01	0.01	0.02
missíché morfoespecie	6	3	16.82	0.22	0.01	0.01	0.01	0.02
<i>Haematoxylon brasiletto</i>	2	1	23.08	0.42	0.00	0.00	0.02	0.02
na'apché morfoespecie	3	1.5	19.20	0.29	0.01	0.00	0.01	0.02
<i>Manilkara zapota</i>	4	2	14.52	0.17	0.01	0.00	0.01	0.02
<i>Bucida buceras</i>	2	1	19.42	0.30	0.01	0.00	0.01	0.02
<i>Jaquinia</i> sp.	2	1	19.41	0.30	0.01	0.00	0.01	0.02

Especie	No. Ind	Densidad (ind/ha)*	DAP (cm)*	Área			Dom. Rel.	V.I.R
				Basal (m ² /ha)	Fre. Rel.	Den. Rel.		
<i>Cedrela odorata</i>	4	2	17.08	0.23	0.01	0.00	0.01	0.02
<i>Machaonia lindeliana</i>	4	2	12.25	0.12	0.01	0.00	0.00	0.02
<i>Erythroxylon</i> sp.	2	1	18.30	0.26	0.01	0.00	0.01	0.02
<i>Pithecellobium dulce</i>	3	1.5	16.71	0.22	0.01	0.00	0.01	0.02
<i>Karwinskia</i>								
<i>humboldtiana</i>	5	2.5	14.32	0.16	0.01	0.01	0.01	0.02
<i>Phyllostylon brasiliense</i>	3	1.5	15.97	0.20	0.01	0.00	0.01	0.02
<i>Neea tenuis</i>	3	1.5	15.38	0.19	0.01	0.00	0.01	0.02
<i>Guettarda elliptica</i>	2	1	15.44	0.19	0.01	0.00	0.01	0.02
<i>Maclura tinctoria</i>	3	1.5	13.79	0.15	0.01	0.00	0.01	0.02
<i>Coccoloba</i> sp.	3	1.5	13.05	0.13	0.01	0.00	0.01	0.02
<i>Neomillspaughia</i>								
<i>emarginata</i>	3	1.5	12.94	0.13	0.01	0.00	0.01	0.02
<i>Cosmocalyx spectabilis</i>	1	0.5	18.78	0.28	0.00	0.00	0.01	0.02
<i>Zuelania guidonia</i>	1	0.5	18.78	0.28	0.00	0.00	0.01	0.02
<i>Thevetia gaumeri</i>	2	1	13.70	0.15	0.01	0.00	0.01	0.02
<i>Haematoxylon</i>								
<i>campechianum</i>	3	1.5	16.66	0.22	0.00	0.00	0.01	0.02
<i>Plumeria obtusa</i>	2	1	17.19	0.23	0.00	0.00	0.01	0.02
<i>Tecoma stans</i>	2	1	12.73	0.13	0.01	0.00	0.01	0.02
<i>Croton</i> sp.1	3	1.5	11.40	0.10	0.01	0.00	0.00	0.02
<i>Eugenia capuli</i>	2	1	11.39	0.10	0.01	0.00	0.00	0.01
<i>Metopium brownei</i>	2	1	15.44	0.19	0.00	0.00	0.01	0.01
tok ché morfoespecie	1	0.5	15.92	0.20	0.00	0.00	0.01	0.01
<i>Licaria</i> sp.	3	1.5	13.16	0.14	0.00	0.00	0.01	0.01
niktiche morfoespecie	1	0.5	14.96	0.18	0.00	0.00	0.01	0.01
<i>Chloroleucon mangense</i>	1	0.5	14.70	0.17	0.00	0.00	0.01	0.01
<i>Lonchocarpus</i>	1	0.5	14.01	0.15	0.00	0.00	0.01	0.01

Especie	No. Ind	Densidad (ind/ha)*	DAP (cm)*	Área			Dom. Rel.	V.I.R
				Basal (m ² /ha)	Fre. Rel.	Den. Rel.		
<i>yucatanensis</i>								
<i>Exothea diphylla</i>	1	0.5	13.37	0.14	0.00	0.00	0.01	0.01
bak ayin morfoespecie	2	1	11.94	0.11	0.00	0.00	0.00	0.01
<i>Hampea trilobata</i>	2	1	11.62	0.11	0.00	0.00	0.00	0.01
<i>Alseis yucatanensis</i>	1	0.5	12.86	0.13	0.00	0.00	0.01	0.01
ch'oché morfoespecie	1	0.5	12.41	0.12	0.00	0.00	0.00	0.01
<i>Tabebuia chrysantha</i>	1	0.5	12.41	0.12	0.00	0.00	0.00	0.01
bilin cok' morfoespecie	1	0.5	12.10	0.11	0.00	0.00	0.00	0.01
<i>Diphysa carthagenensis</i>	1	0.5	12.10	0.11	0.00	0.00	0.00	0.01
jú ché morfoespecie	1	0.5	11.78	0.11	0.00	0.00	0.00	0.01
rudilla morfoespecie	1	0.5	11.40	0.10	0.00	0.00	0.00	0.01
<i>Malmea depressa</i>	1	0.5	10.19	0.08	0.00	0.00	0.00	0.01
<i>Guettarda combsii</i>	1	0.5	10.19	0.08	0.00	0.00	0.00	0.01

Anexo 2. Perfiles de vegetación.

Bosque de guayacán en la zona de amortiguamiento

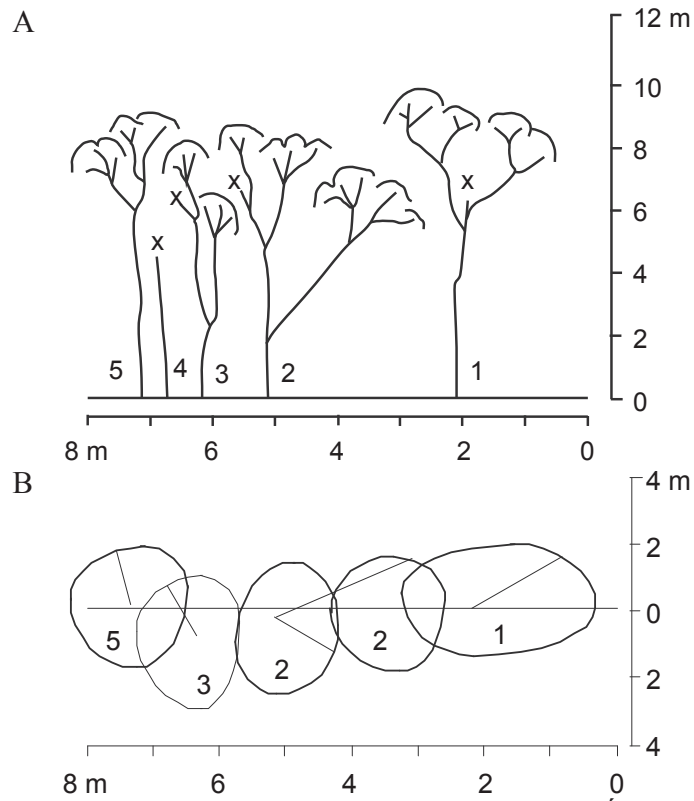


Figura 18. Transecto que registró la eco-unidad de degradación. A. Árboles de pasado *Guaiacum sanctum* = 3, 4. Árbol de presente *Guaiacum sanctum* = 1, 2 y 5. B. Proyecciones de copa de los árboles en el transecto. Árboles de pasado dibujados con línea delgada y árbol de presente dibujado con línea gruesa.

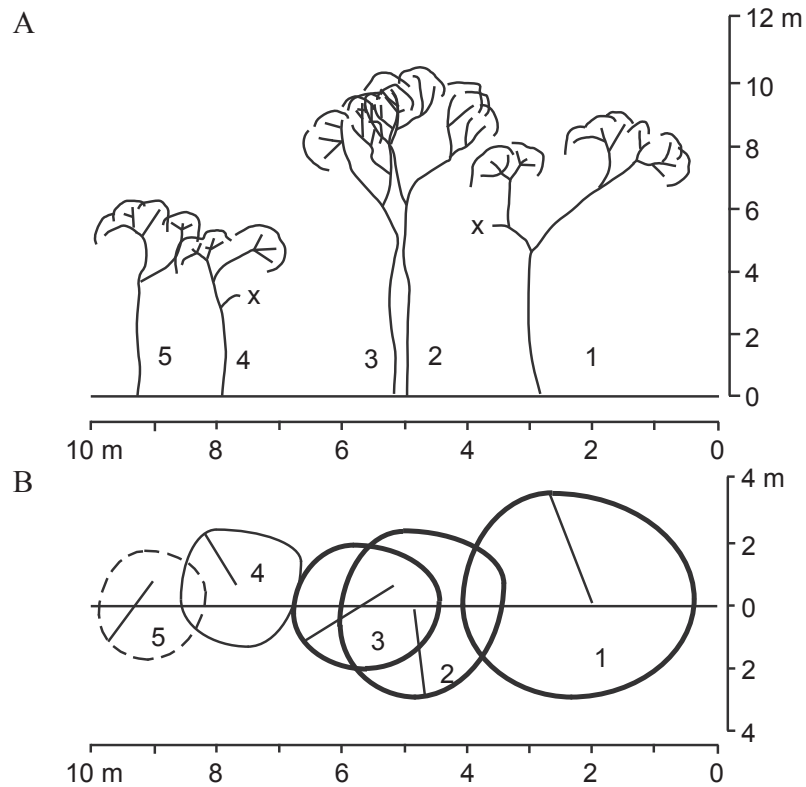


Figura 19. Transecto que registró dos eco-unidades: agradación y biostasis. A. Árbol potencial sp, 5. Árboles de presente: *Guaiacum sanctum* =1, *Talisia olivaeformis* = 2 y *Acacia collinsii* = 3. Árbol de pasado = sp 4. B. Proyecciones de copa de los árboles en el transecto. Árbol potencial dibujado con línea discontinua, árboles de presente dibujados con línea gruesa continua y árbol de pasado dibujado con línea delgada continua.

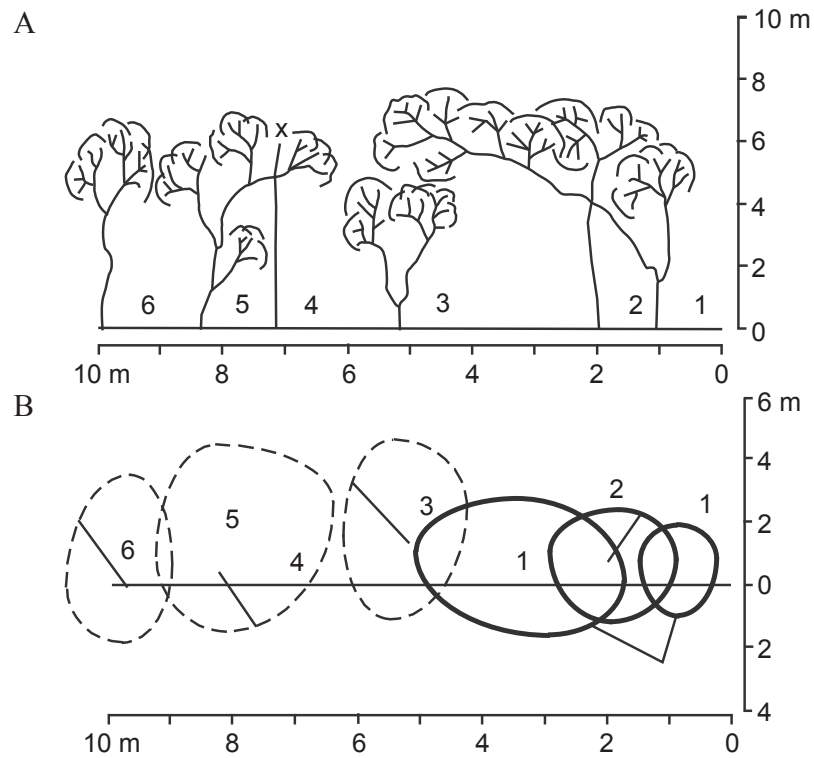


Figura 20. Transecto que registró dos eco-unidades: agradación y biostasis. A. Árboles potenciales: sakbacalkan = 3, *Guaiacum sanctum* = 5 y 6. Árboles de presente: sakbakalcan = 1 y *Thouinia paucidentata* = 2. Árbol de pasado: no identificado = 4. B. Proyecciones de copa de los árboles en el transecto. Árboles potenciales dibujados con línea discontinua, árboles de presente dibujados con línea gruesa continua y árbol de pasado (sin copa).

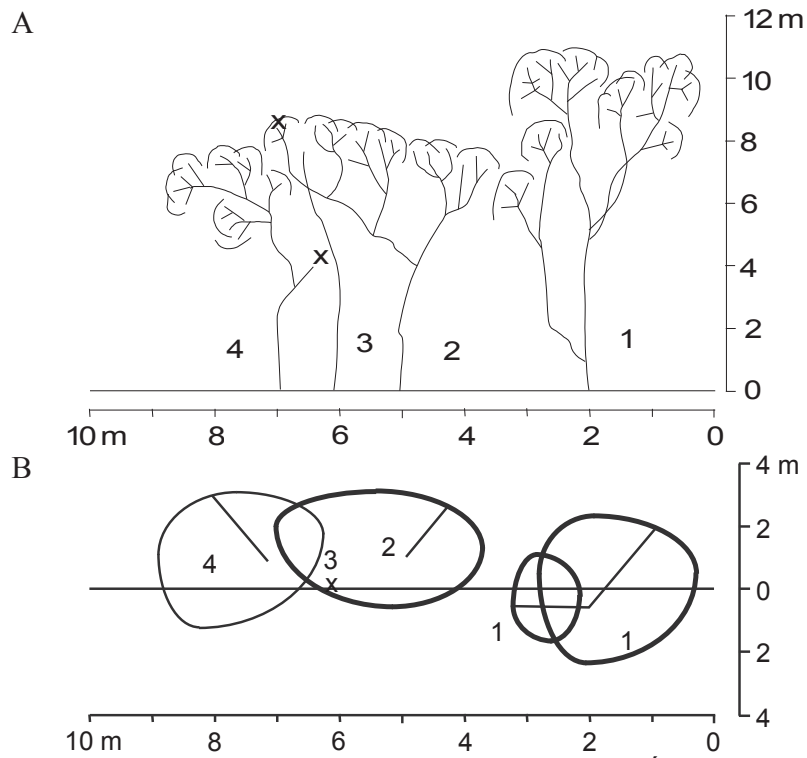


Figura 21. Transecto que registró la eco-unidad de biostasis. A. Árboles de presente *Thouinia paucidentata* = 1 y *Guaiacum sanctum* = 2. Árboles de pasado *Guaiacum sanctum* = 3 y 4. B. Proyecciones de copa de los árboles en el transecto. Árbol de presente dibujado con línea gruesa continua y árboles de pasado dibujados con línea delgada continua.

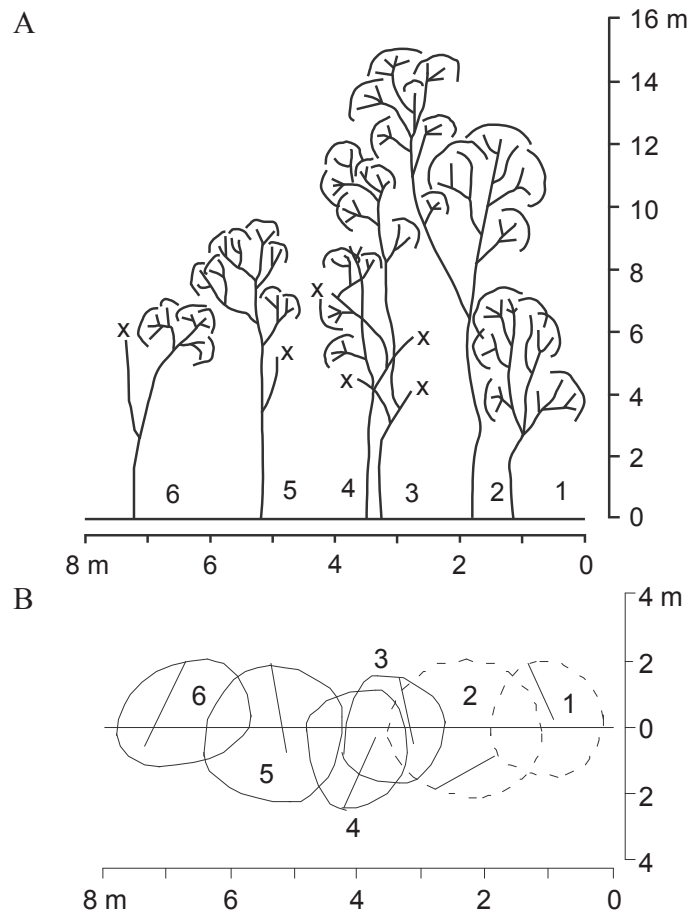


Figura 22. Transecto que registró la eco-unidad de degradación. A. Árbol potencial *Guaiacum sanctum*, 1; *Lonchocarpus xuul*, 2. Árboles de pasado: *Maclura tinctoria*, 3, *Leucaena leucocephala*, 4, y 5, *Acacia gaumeri*, 6. B. Proyecciones de copa de los árboles en el transecto. Árbol potencial dibujado con línea discontinua, árbol de presente dibujado con línea gruesa continúa y árboles de pasado dibujados con línea delgada continúa.

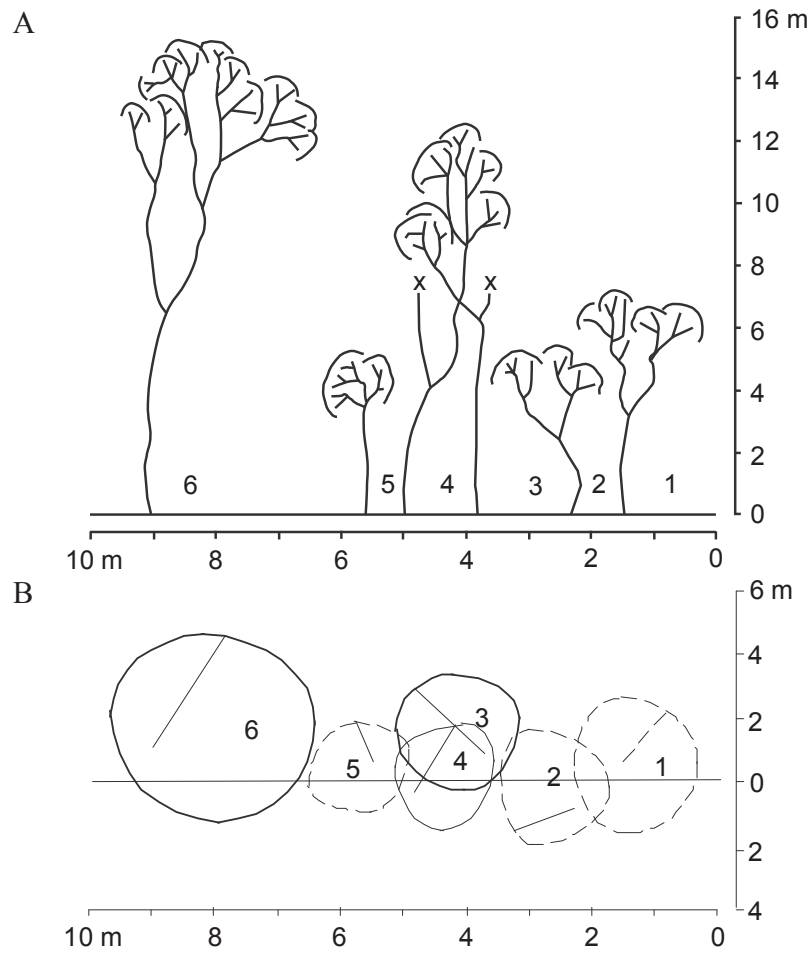


Figura 23. Transecto que registró dos eco-unidades: agradación y biostasis. A. Árboles potenciales: *Guaiacum sanctum*, 1 y 5 y *Eugenia buxifolia*, 2. Árbol de presente *Guaiacum sanctum*, 6, naapché, 3. Árbol de pasado: cho'ché, 4. B. Proyecciones de copa de los árboles en el transecto. Árboles potenciales dibujados con línea discontinua, árbol de presente dibujado con línea gruesa continua y árboles de pasado dibujados con línea delgada continua.

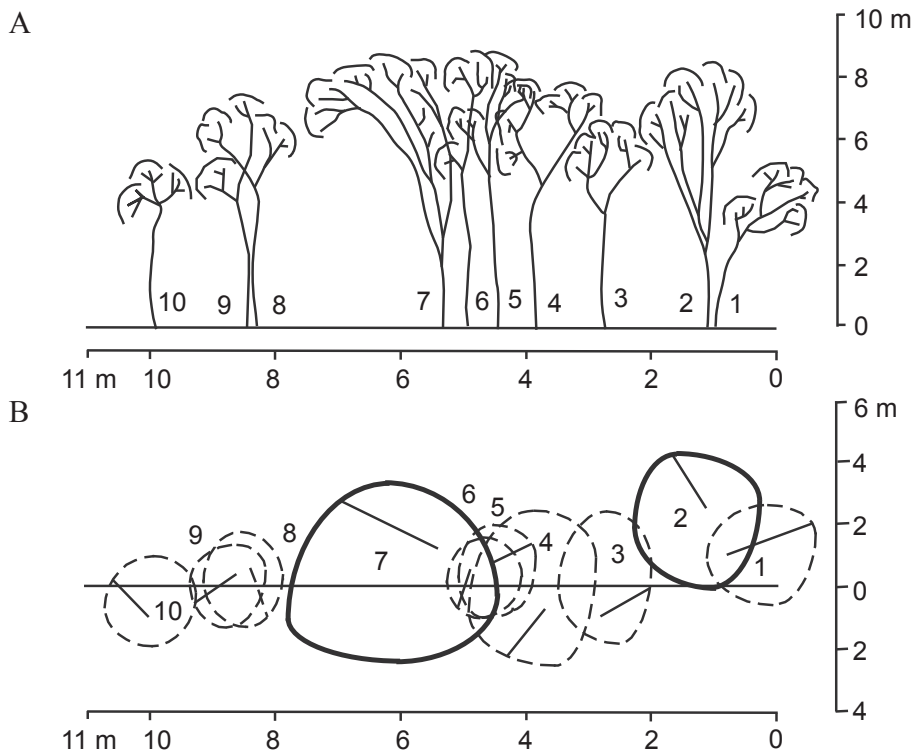


Figura 24. Transecto que registró la eco-unidad de agradación. A. Árboles potenciales: *Guaiacum sanctum* = 1, 3, 4, 5, 6, 9 y 10 y *Neea choriophylla* = 8. Árboles del presente: *Gymnopodium floribundum* = 2 y 7. B. Proyecciones de copa de los árboles en el transecto. Árboles potenciales dibujados con línea discontinua, árboles de presente dibujados con línea gruesa continua.

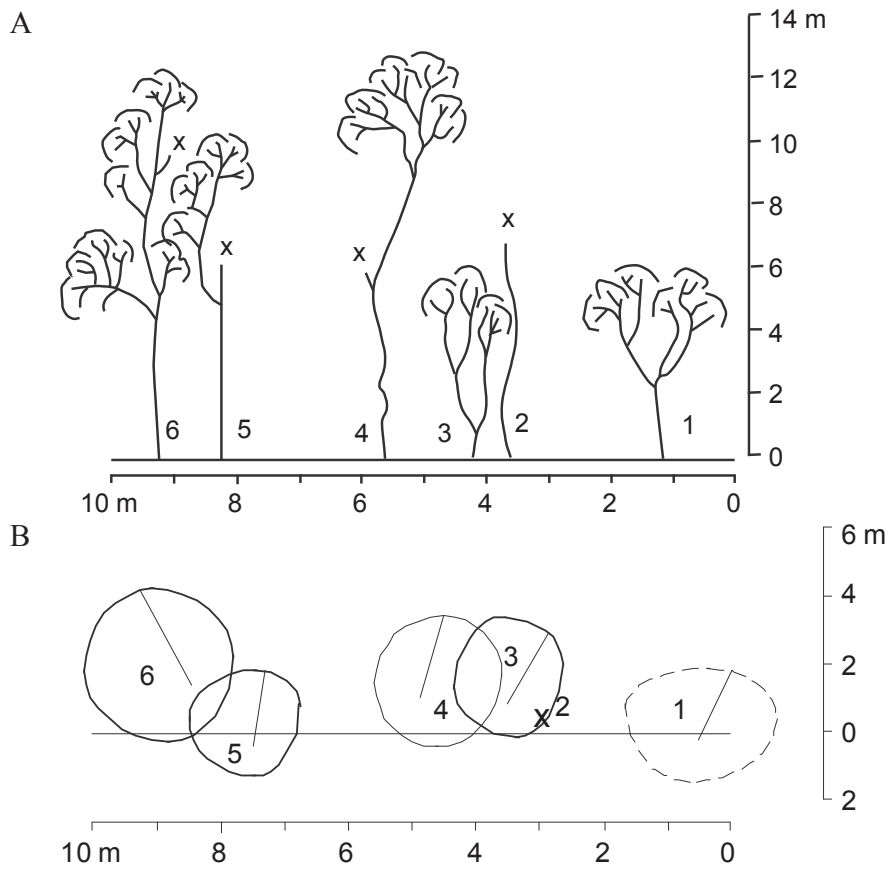


Figura 25. Transecto que registró dos eco-unidades: biostasis y de transición. A. Árboles potenciales: *Guaiacum sanctum* = 1 y. Árbol de presente: *Guaiacum sanctum* = 5 y 6. y *Croton* sp.= 3. Árboles de pasado: *Bursera simaruba* = 4. no identificado (sin copa) = 2,. B. Proyecciones de copa de los árboles en el transecto. Árboles potenciales dibujados con línea discontinua, árbol de presente dibujado con línea gruesa continua y árboles de pasado dibujados con línea delgada continua.

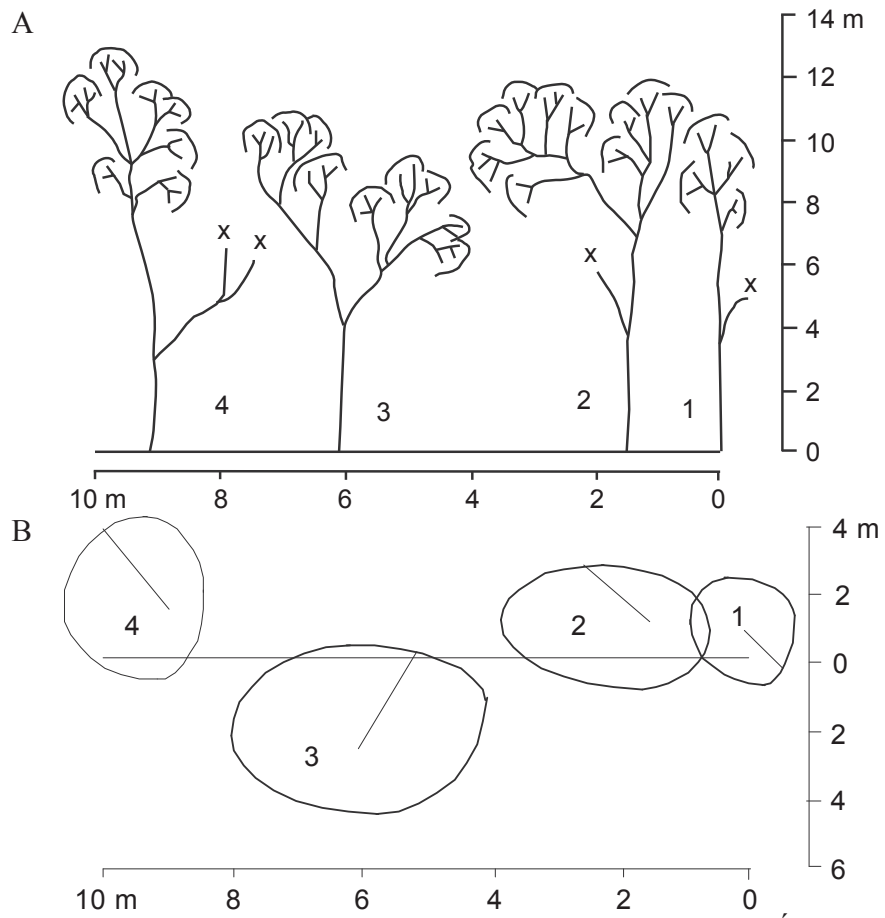


Figura 26. Transecto que registró la eco-unidad de biostasis. **A.** Árboles de presente: *Krugiodendron ferreum*, 1; *Ficus* sp., 2 y *Guaiacum sanctum*, 3. Árboles de pasado: *Leucaena leucocephala*, 4. **B.** Proyecciones de copa de los árboles en el transecto. Árboles de presente dibujados con línea gruesa continua y árbol de pasado dibujado con línea delgada continua.

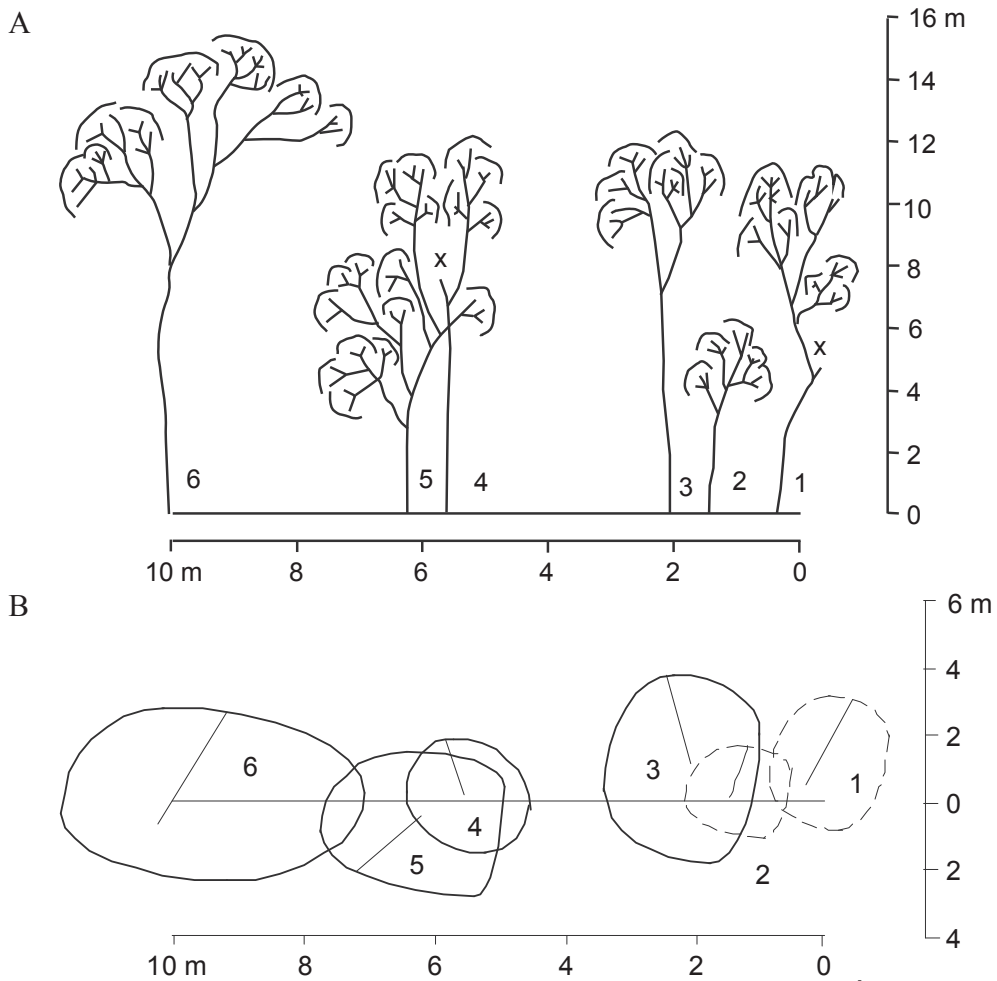


Figura 27. Transecto que registró tres eco-unidades de biostasis. **A.** Árboles potenciales: *Guaiacum sanctum*, 2. *Tallisia olivaeformis*, 1. Árboles del presente: *Thouinia paucidentata*, 3, quickche, 4 y 5, y *Bursera simaruba*, 6. **B.** Proyecciones de copa de los árboles en el transecto. Árboles potenciales dibujados con línea discontinua y árboles de presente dibujados con línea gruesa continua.

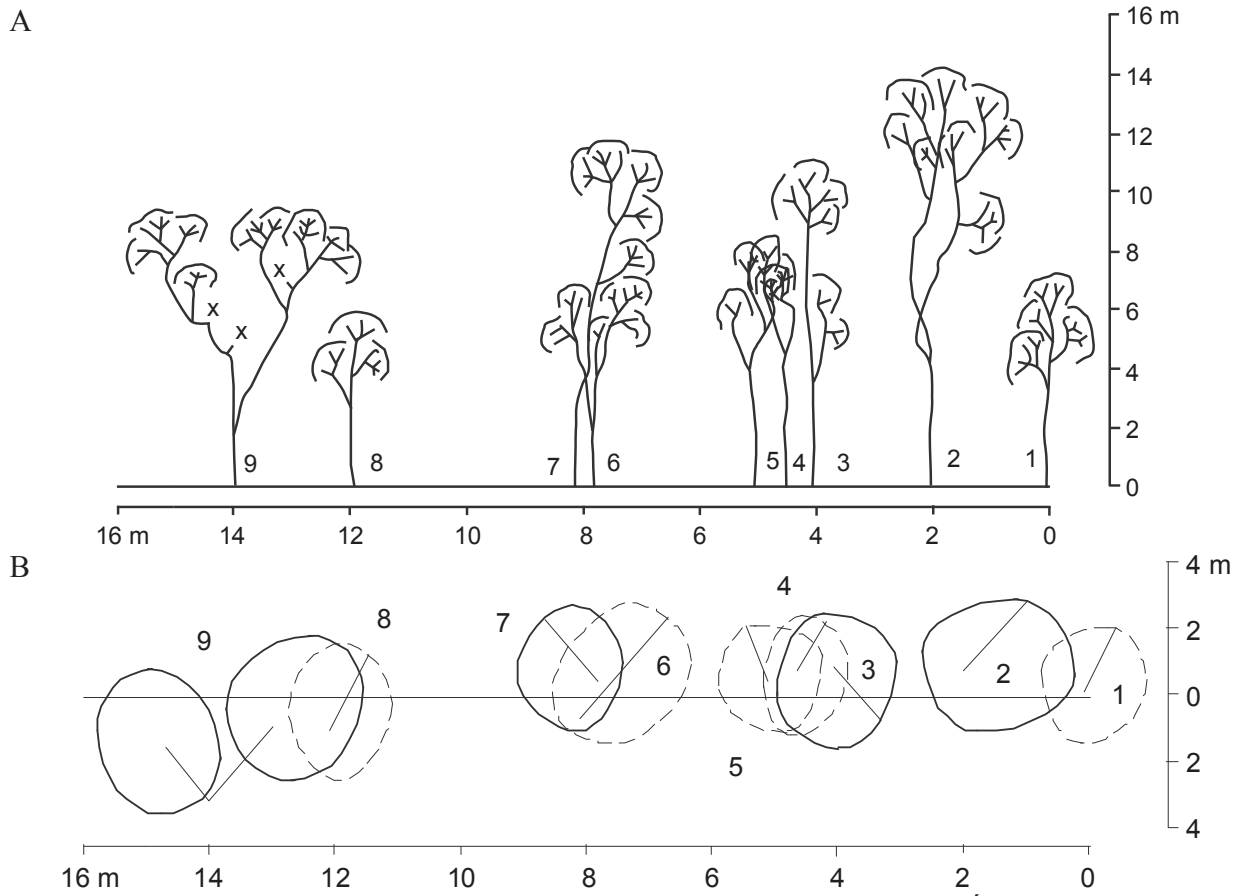


Figura 28. Transecto que registró dos eco-unidades de biostasis. **A.** Árboles potenciales: *Guaiacum sanctum*, 1, 5, 6, 8 y 9; y *Lonchocarpus xuul*, 4. Árboles de presente: *Lonchocarpus xuul*, 2 y 3 y quickche, 7. Árbol de pasado *Guaiacum sanctum*, 9. **B.** Proyecciones de copa de los árboles en el transecto. Árboles potenciales dibujados con línea discontinua, árboles de presente dibujados con línea gruesa continua.

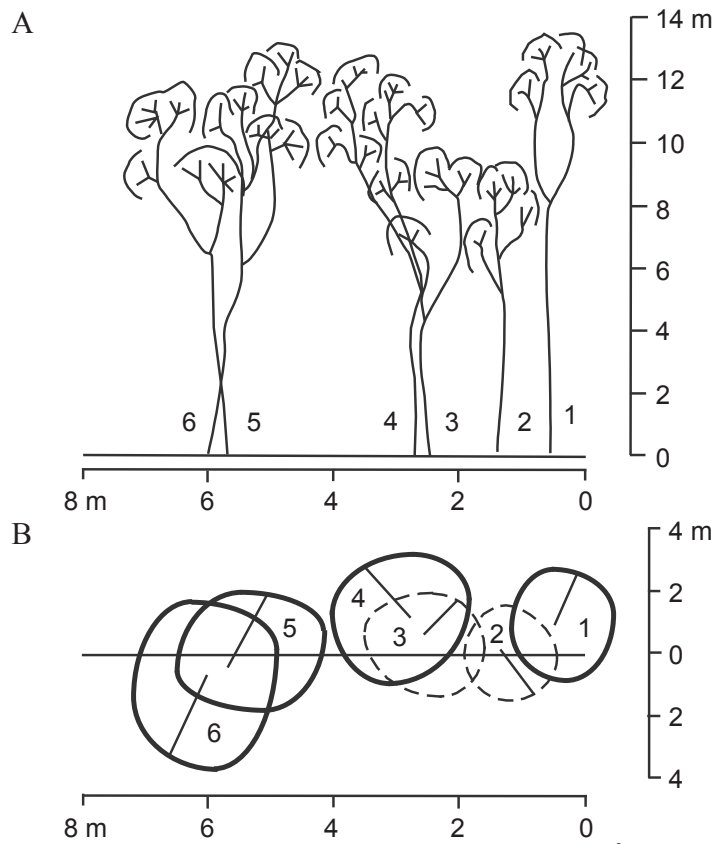


Figura 29. Transecto que registró la eco-unidad de biostasis. A. Árboles potenciales: *Eugenia buxifolia*= 2 y *Acacia gaumeri*= 3. Árboles de presente: *Krugiodendron ferreum*= 1, *Vitex gaumeri*= 4 y *Talisia olivaeformis*= 5 y 6. B. Proyecciones de copa de los árboles en el transecto. Árboles potenciales dibujados con línea discontinua, árboles de presente dibujados con línea gruesa continua.

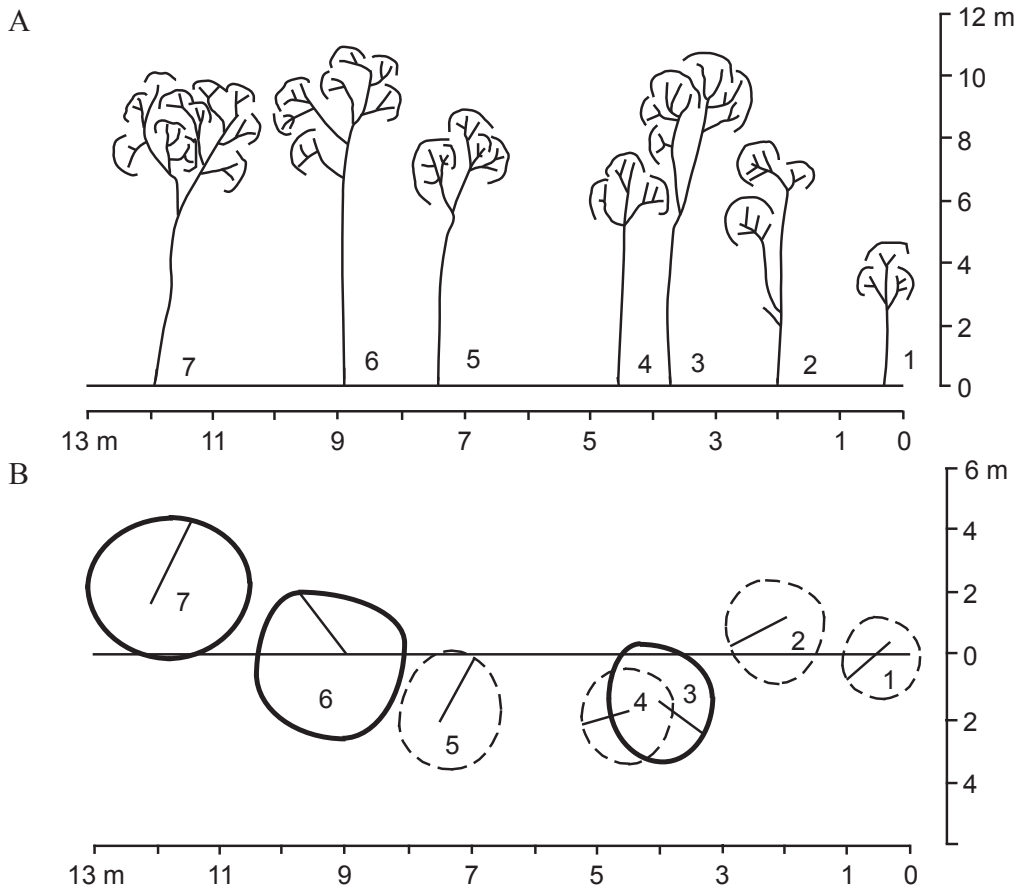


Figura 30. Transecto que registró dos eco-unidades: agradación y biostasis. A. Árboles potenciales: *Guaiaacum sanctum*= 1, 2 y 5, *Lonchocarpus xuul*= 3 y 4. Árboles de presente: *Lonchocarpus xuul*= 6 y *Guaiaacum sanctum*= 7. B. Proyecciones de copa de los árboles en el transecto. Árboles potenciales dibujados con línea discontinua, árboles de presente dibujados con línea gruesa continua.

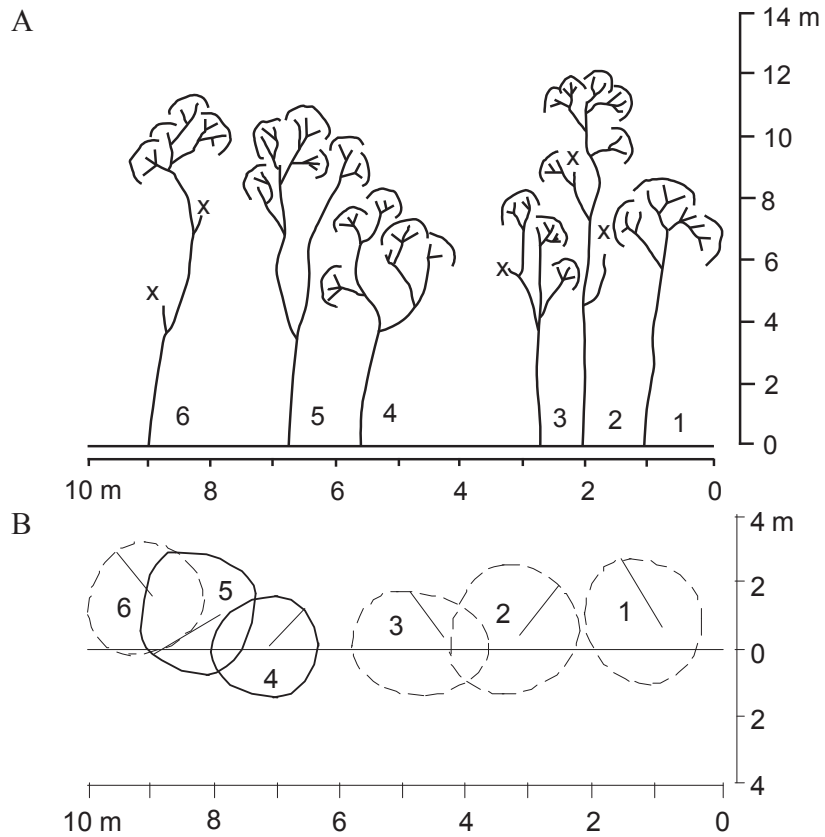


Figura 31. Transecto que registró la eco-unidad de agradación. A. Árboles potenciales: *Brosimum alicastrum*, 2, *Guaiacum sanctum*, 3 y quicche, 6; *Thouinia paucidentata*, 1. Árboles de presente: *Guaiacum sanctum*, 4 y 5. B. Proyecciones de copa de los árboles en el transecto. Árbol potencial dibujado con línea discontinua, árboles de presente dibujados con línea gruesa continua.

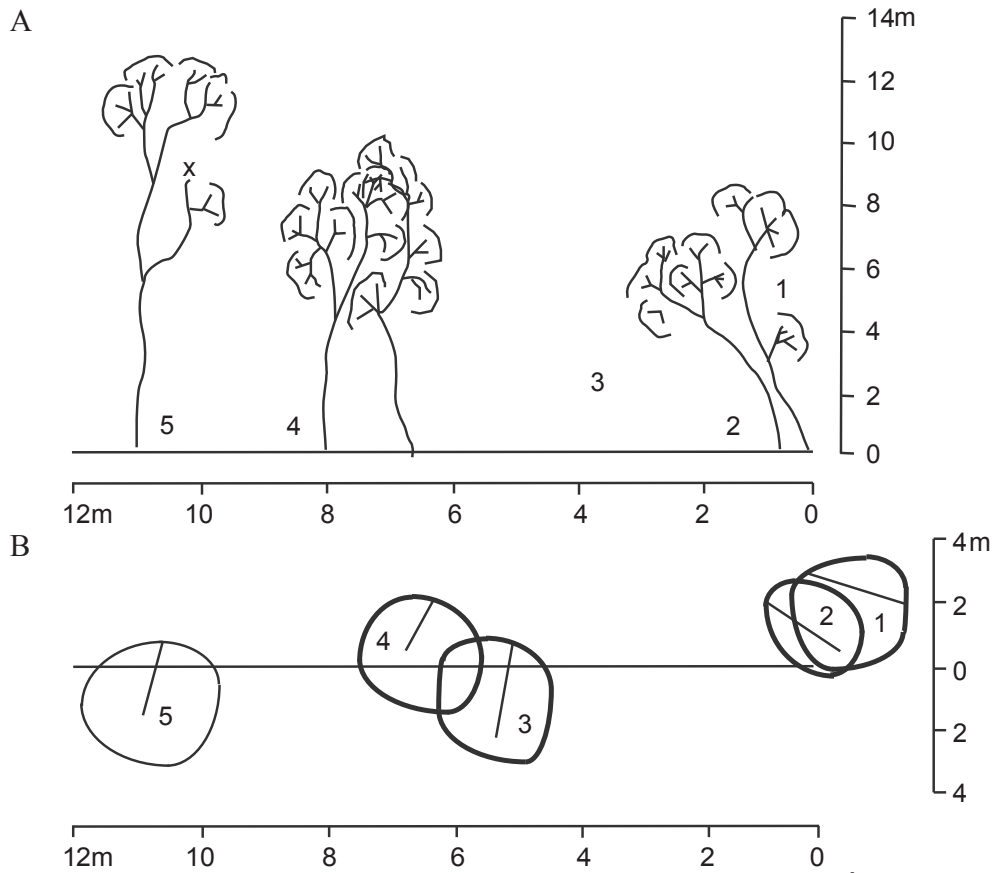


Figura 32. Transecto que registró la eco-unidad de agradación. A. Árboles de presente: *Guaiacum sanctum*= 1 y 4, *Lonchocarpus xuul*= 2 y 5 y *Talisia olivaeformis*= 3. B. Proyecciones de copa de los árboles en el transecto. Árboles de presente dibujados con línea gruesa continua.

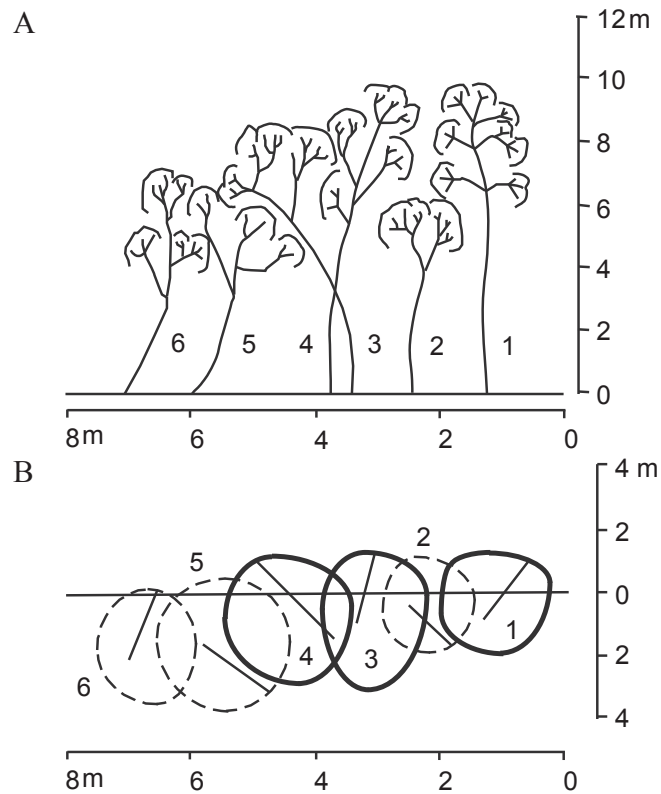


Figura 33. Transecto que registró la eco-unidad de biostasis. A. Árboles potenciales: *Guaiaacum sanctum*= 5 y 6 y *Croton lundellii*= 2. Árboles de presente *Guaiaacum sanctum*= 1, 3 y 4. B. Proyecciones de copa de los árboles en el transecto. Árboles potenciales dibujados con línea discontinua y árboles de presente dibujados con línea gruesa continua.

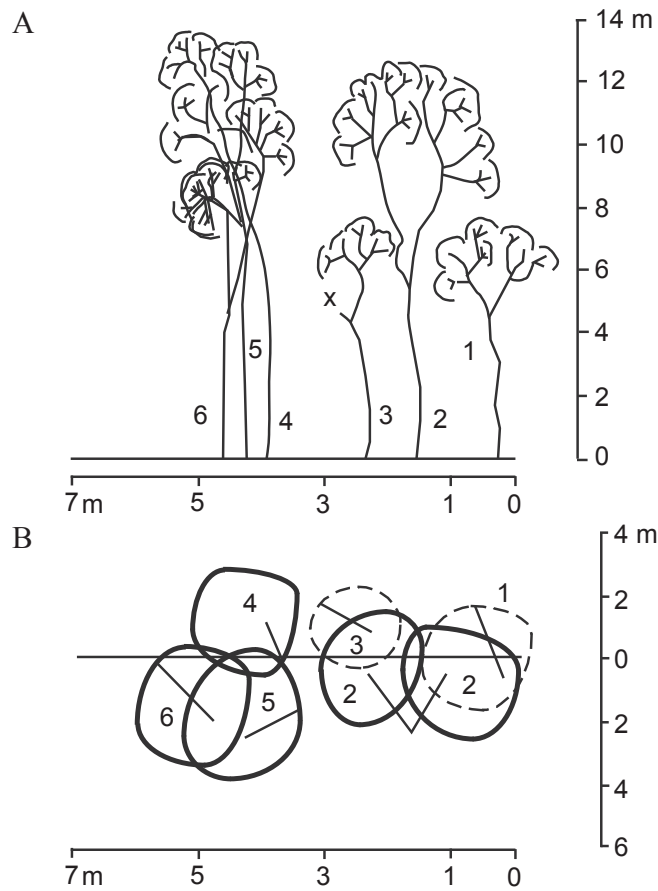


Figura 34. Transecto que registró la eco-unidad de biostasis. A. Árboles potenciales: *Coccoloba acapulcensis*= 1, y *Guaiacum sanctum*= 3. Árboles de presente: *Spondias mombin*= 2, *Thouinia paucidentata*= 4 y *Guaiacum sanctum*= 5 y 6. B. Proyecciones de copa de los árboles en el transecto. Árboles potenciales dibujados con línea discontinua, árboles de presente dibujados con línea gruesa continua.

Bosque de guayacán en la zona de protección

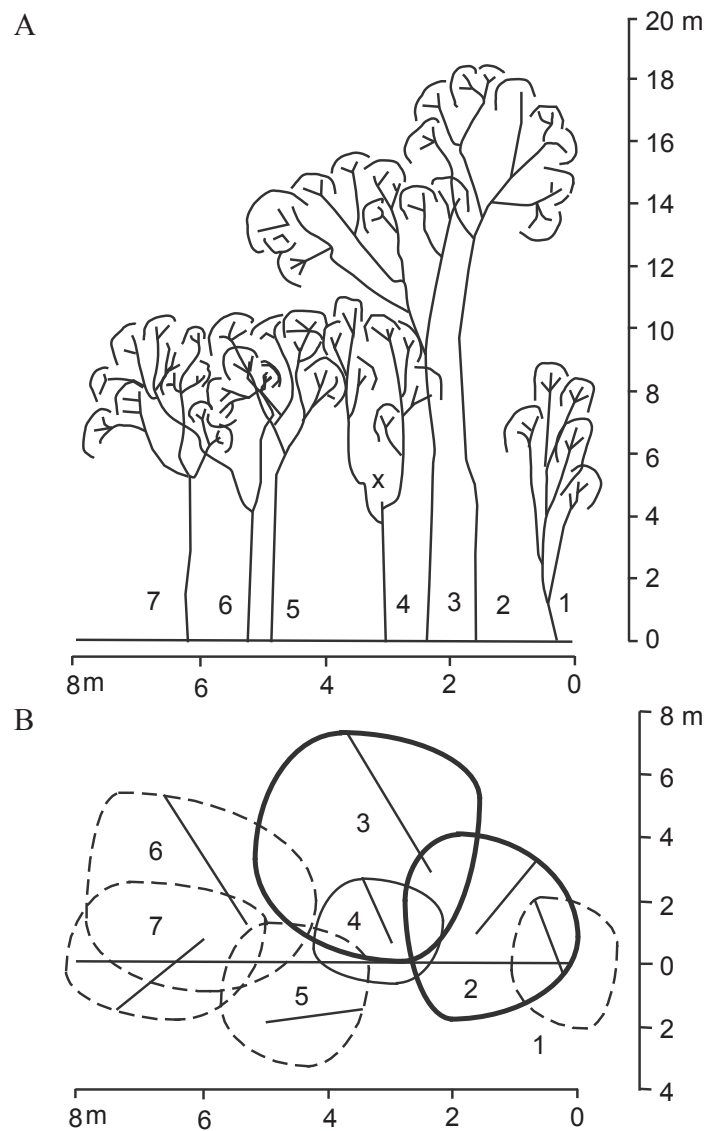


Figura 35. Transecto que registró la eco-unidad de biostasis. A. Árboles potenciales: *Gymnopodium floribundum*= 1, *Amyris* sp.= 5, *Gliricidia sepium*= 6 y *Guaiacum sanctum*= 7. Árboles de presente: *Bursera simaruba*= 2 y *Amyris* sp.= 3. Árbol de pasado *Guaiacum sanctum*= 4. B. Proyecciones de copa de los árboles en el transecto. Árboles potenciales dibujados con línea discontinua, árboles de presente dibujados con línea gruesa continua y árbol de pasado dibujado con línea delgada continua.

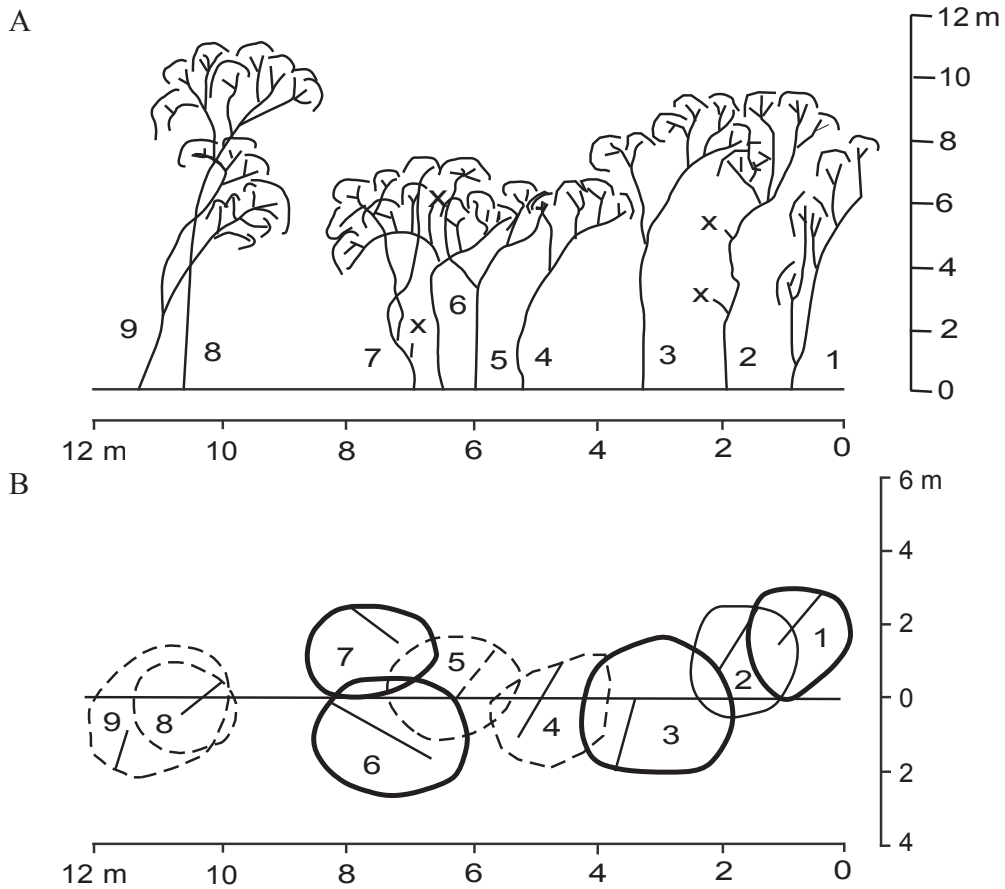


Figura 36. Transecto que registró una eco-unidad de agradación y dos eco-unidades de biostasis. A. Árboles potenciales: *Gymnopodium floribundum*= 4 y *Guaiacum sanctum*= 5, 8 y 9. Árboles de presente: *Gymnopodium floribundum*= 1, *Guaiacum sanctum*= 3, 7 y lu'unché= 6. Árbol de pasado: *Tetramerium nervosum*= 2. B. Proyecciones de copa de los árboles en el transecto. Árboles potenciales dibujados con línea discontinua, árboles de presente dibujados con línea gruesa continua y árbol de pasado dibujado con línea delgada continua.

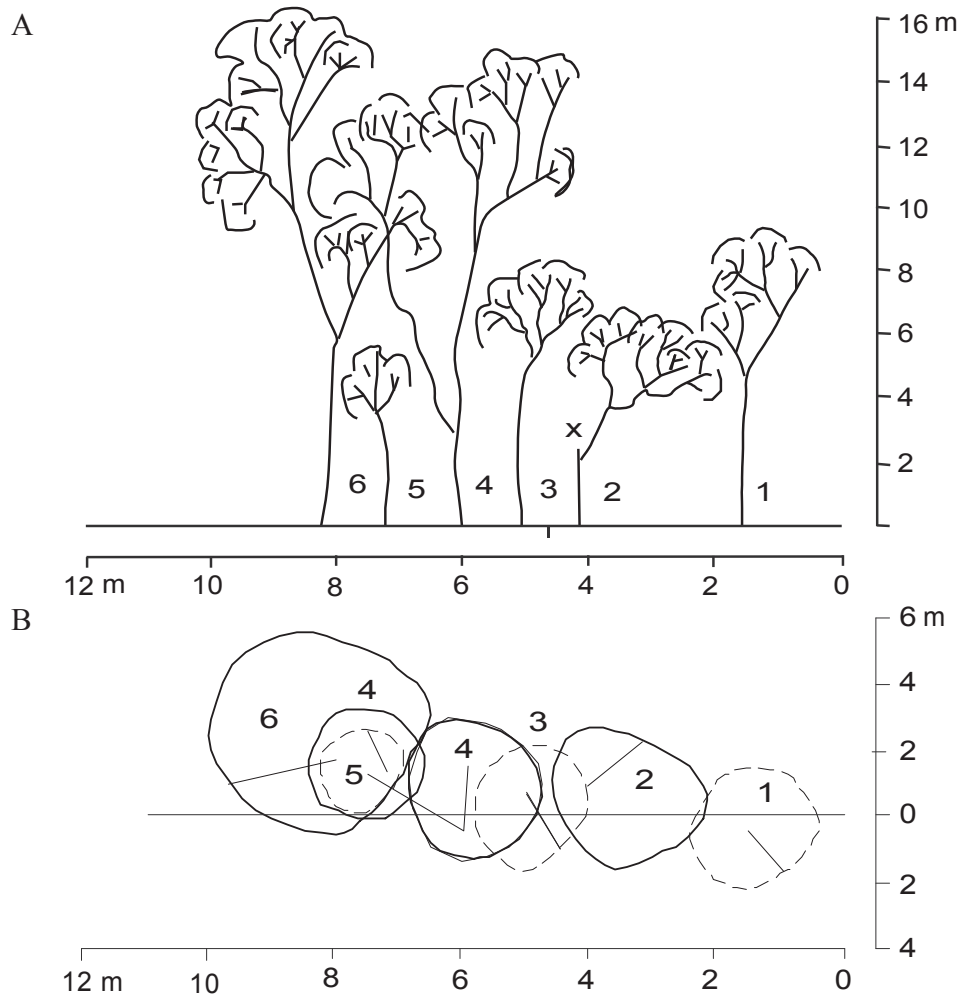


Figura 37. Transecto que registró dos eco-unidades: agradación y biostasis. **A.** Árboles potenciales: *Guaiacum sanctum*, 1 y 5, *Lonchocarpus xuul*, 3. Árboles de presente: *Guaiacum sanctum*, 2 y 4 y *Bursera simaruuba*, 6. **B.** Proyecciones de copa de los árboles en el transecto. Árboles potenciales dibujados con línea discontinua, árboles de presente dibujados con línea gruesa continua.

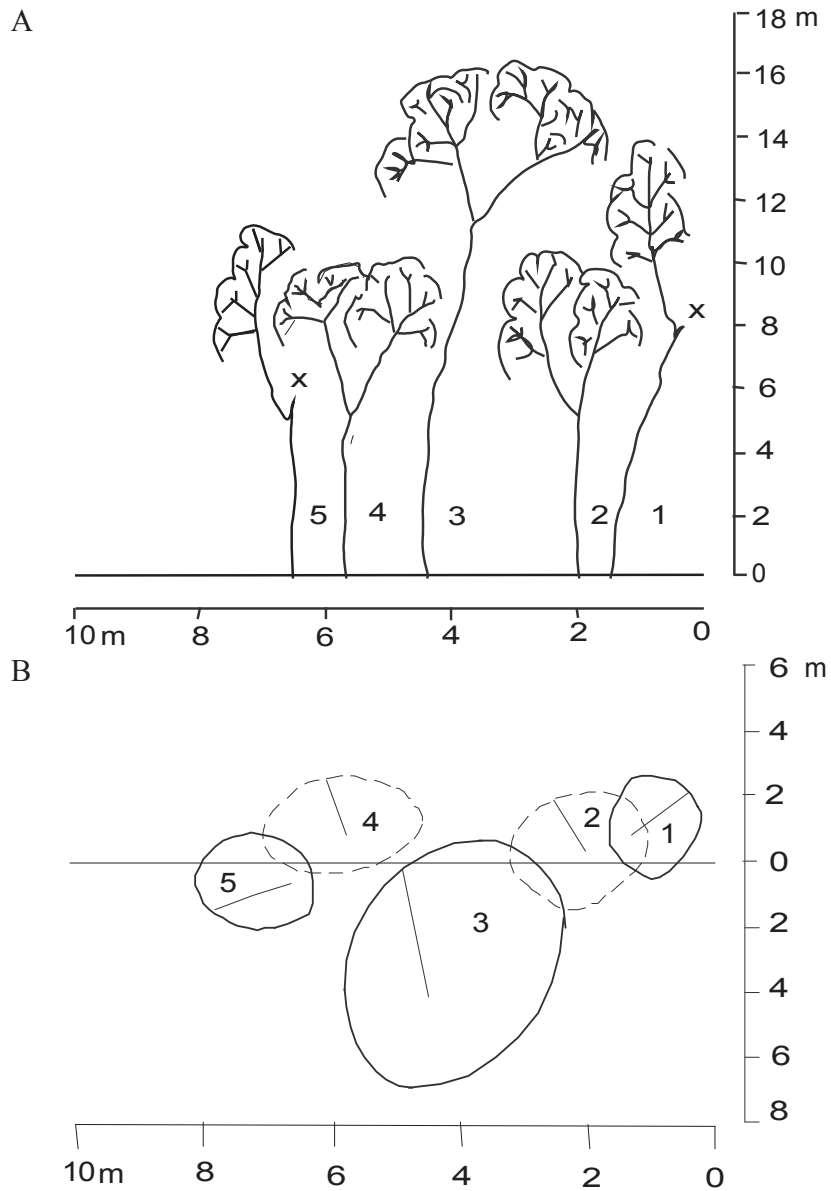


Figura 38. Transecto que registró la eco-unidad de biostasis. A. Árboles potenciales: *Coccoloba* sp.= 2 y *Guaiaacum sanctum*= 4. Árboles de presente: *Guaiaacum sanctum*= 1 y 5; y *Bursera simaruba*= 3. B. Proyecciones de copa de los árboles en el transecto. Árboles potenciales dibujados con línea discontinua, árbol de presente dibujado con línea gruesa.

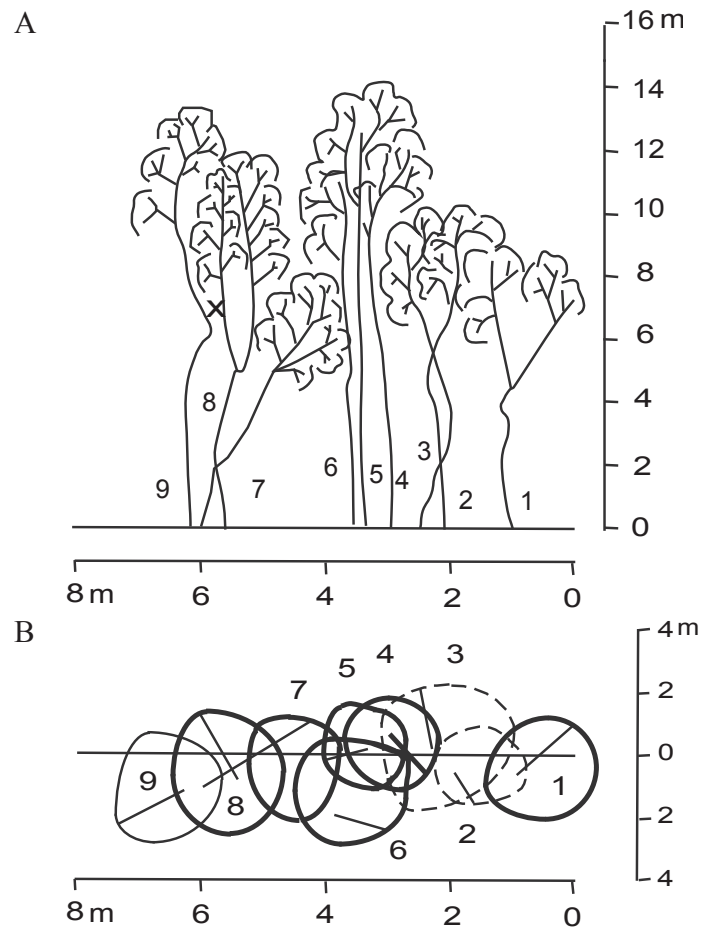


Figura 39. Transecto que registró la eco-unidad de biostasis. A. Árboles potenciales: *Cochlospermum vitifolium*= 2 y *Lonchocarpus xuul*= 3. Árboles de presente: no identificado= 1, *Lonchocarpus xuul*= 4, 5 y 6, y *Guaiacum sanctum*= 7 y 8. Árbol de pasado *Guaiacum sanctum*= 9. B. Proyecciones de copa de los árboles en el transecto. Árboles potenciales dibujados con línea discontinua, árboles de presente dibujados con línea gruesa continua y árbol de pasado dibujado con línea delgada continua.

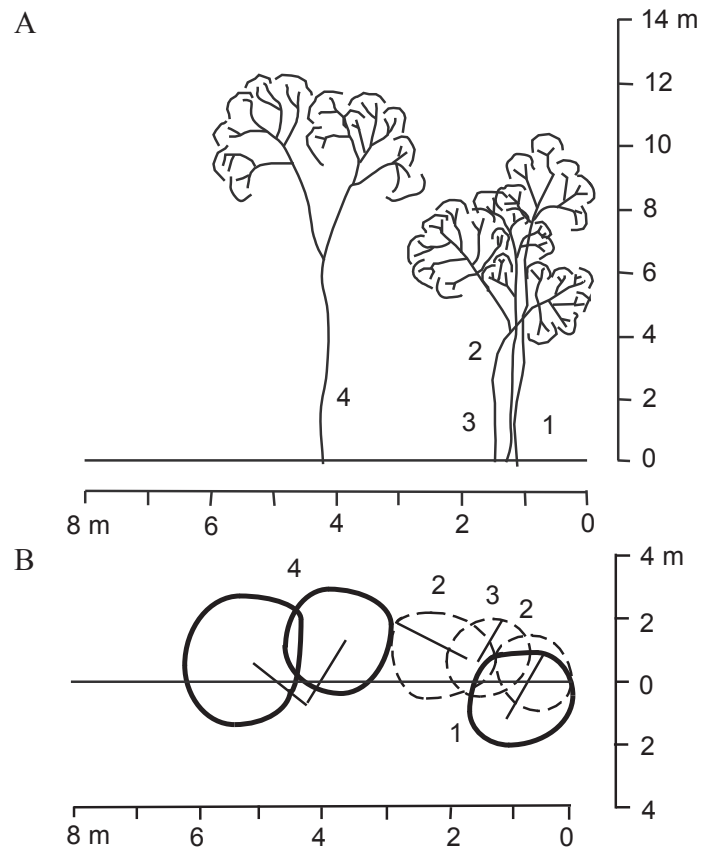


Figura 40. Transecto que registró la eco-unidad de biostasis. A. Árboles potenciales: missilché= 2 y *Guaiacum sanctum*= 3. Árboles de presente: missilché= 1 y *Thevetia gaumeri*= 4. B. Proyecciones de copa de los árboles en el transecto. Árboles potenciales dibujados con línea discontinua, árboles de presente dibujados con línea gruesa continua.

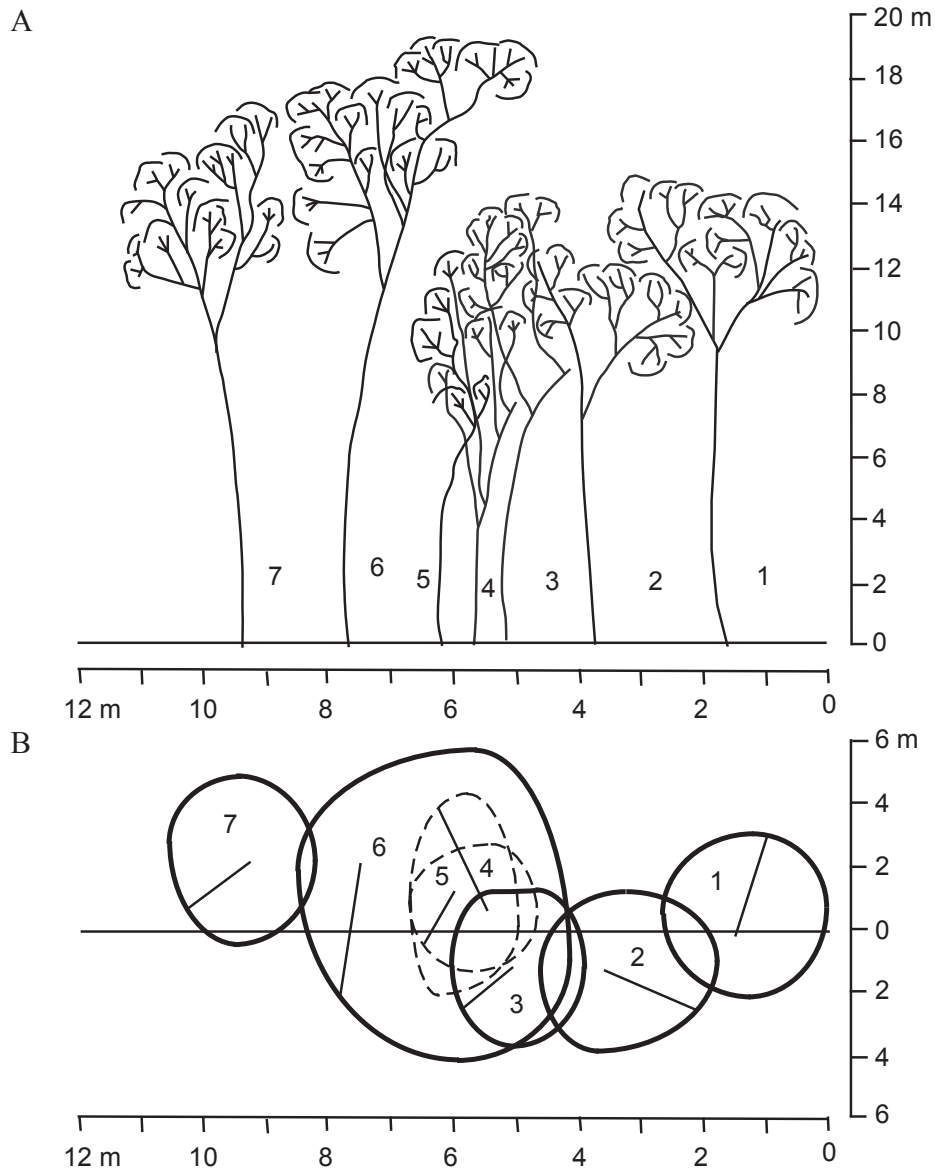


Figura 41. Transecto que registró la eco-unidad de biostasis. A. Árboles potenciales: *Gymnopodium floribundum*= 4 y *Guaiacum sanctum*= 5. Árboles de presente: *Astronium graveolens*= 1, *Guaiacum sanctum*= 2 y 3, *Platymiscium yucatanum*= 6 y *Thouinia paucidentata*= 7. B. Proyecciones de copa de los árboles en el transecto. Árboles potenciales dibujados con línea discontinua, árboles de presente dibujados con línea gruesa continua.

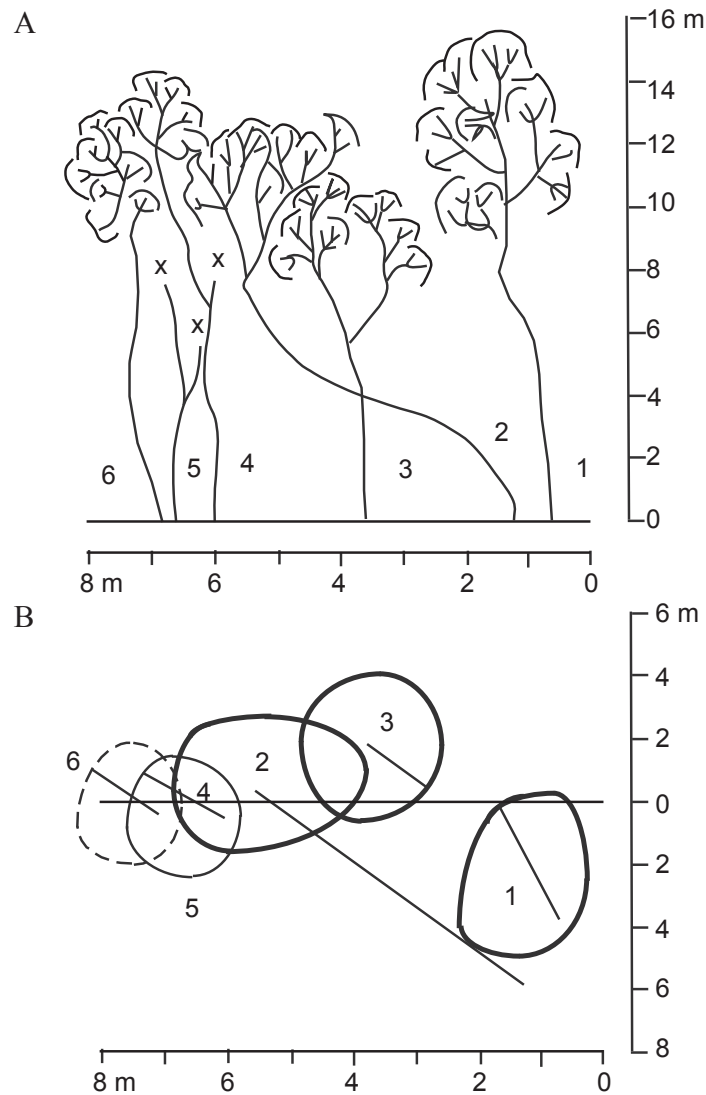


Figura 42. Transecto que registró dos eco-unidades: agradación y biostasis. A. Árbol potencial. *Lonchocarpus xuul*= 6. Árboles de presente: *Tabebuia rosea*= 1, *Guaiacum sanctum*= 2 y *Lonchocarpus xuul*= 3. Árboles de pasado: *Lonchocarpus xuul*= 4 y 5 (sin copa). B. Proyecciones de copa de los árboles en el transecto. Árbol potencial dibujados con línea discontinua, árboles de presente dibujados con línea gruesa continua y árboles de pasado dibujados con línea delgada continua.

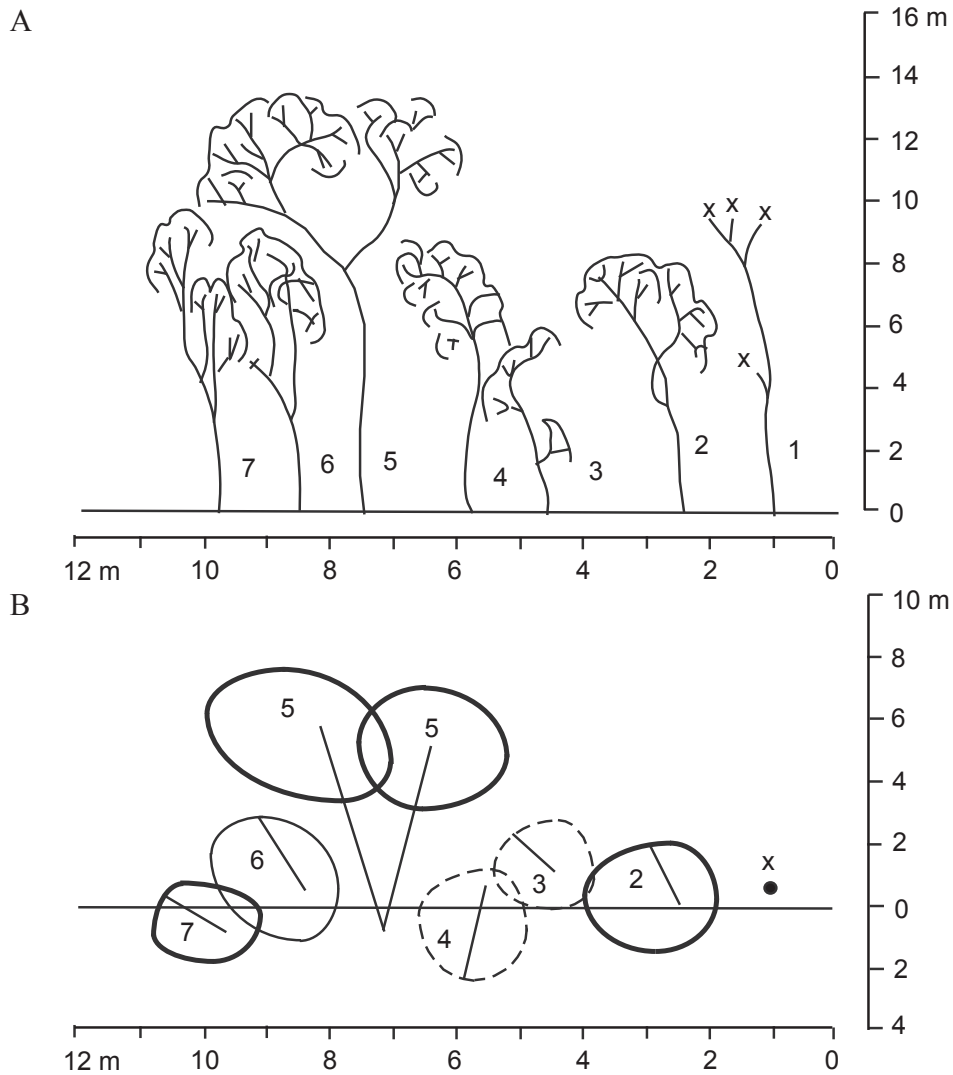


Figura 43. Transecto que registró dos eco-unidades: agradación y biostasis. A. Árboles potenciales: *Guaiacum sanctum*= 3 y *Neea tenuis*= 4. Árboles de presente: *Guaiacum sanctum*= 2 y 5 y *Gymnopodium floribundum*= 7. Árboles de pasado: *Caesalpinia mollis*= 1 (sin copa) y *Guaiacum sanctum*= 6. B. Proyecciones de copa de los árboles en el transecto. Árboles potenciales dibujados con línea discontinua, árboles de presente dibujados con línea gruesa continua y árboles de pasado dibujados con línea delgada continua.

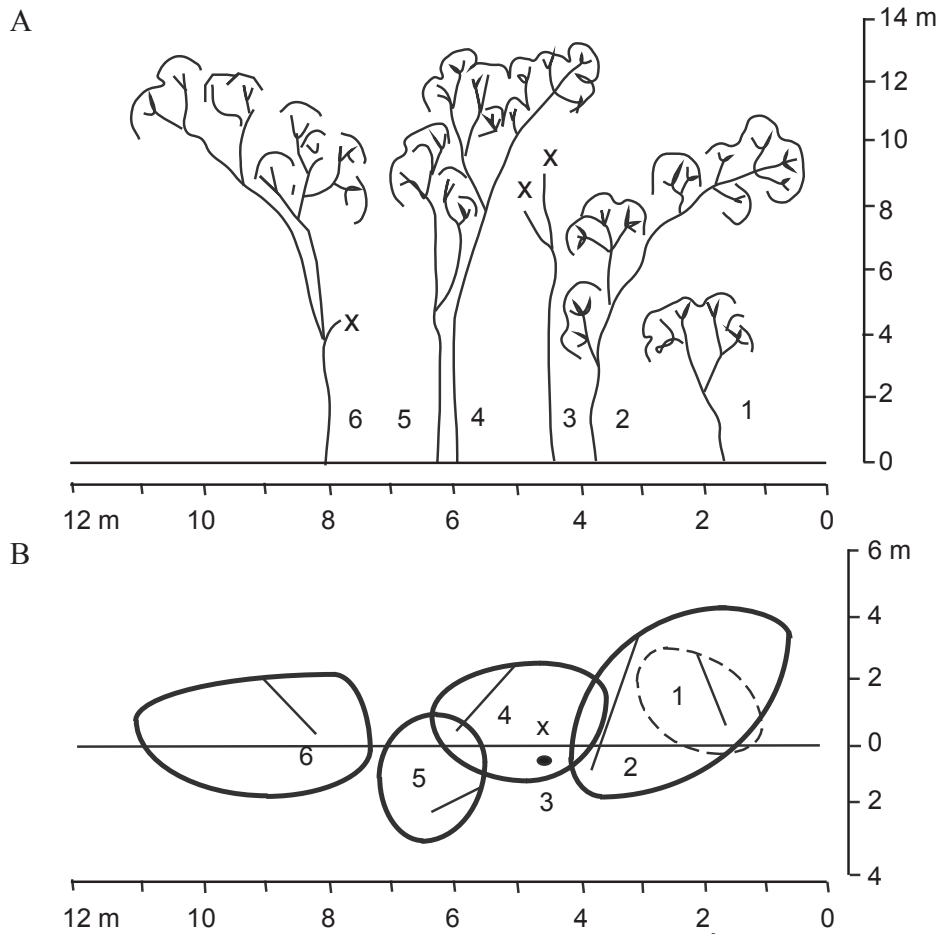


Figura 44. Transecto que registró la eco-unidad de biostasis. A. Árbol potencial *Gymnopodium floribundum*= 1. Árboles de presente: *Guaiacum sanctum*= 2, 5 y 6, *Thouinia paucidentata*= 4. Árbol de pasado: no identificado= 3 (sin copa). B. Proyecciones de copa de los árboles en el transecto. Árbol potencial dibujados con línea discontinua, árboles de presente dibujados con línea gruesa continua y árbol de pasado dibujado con línea delgada continua.

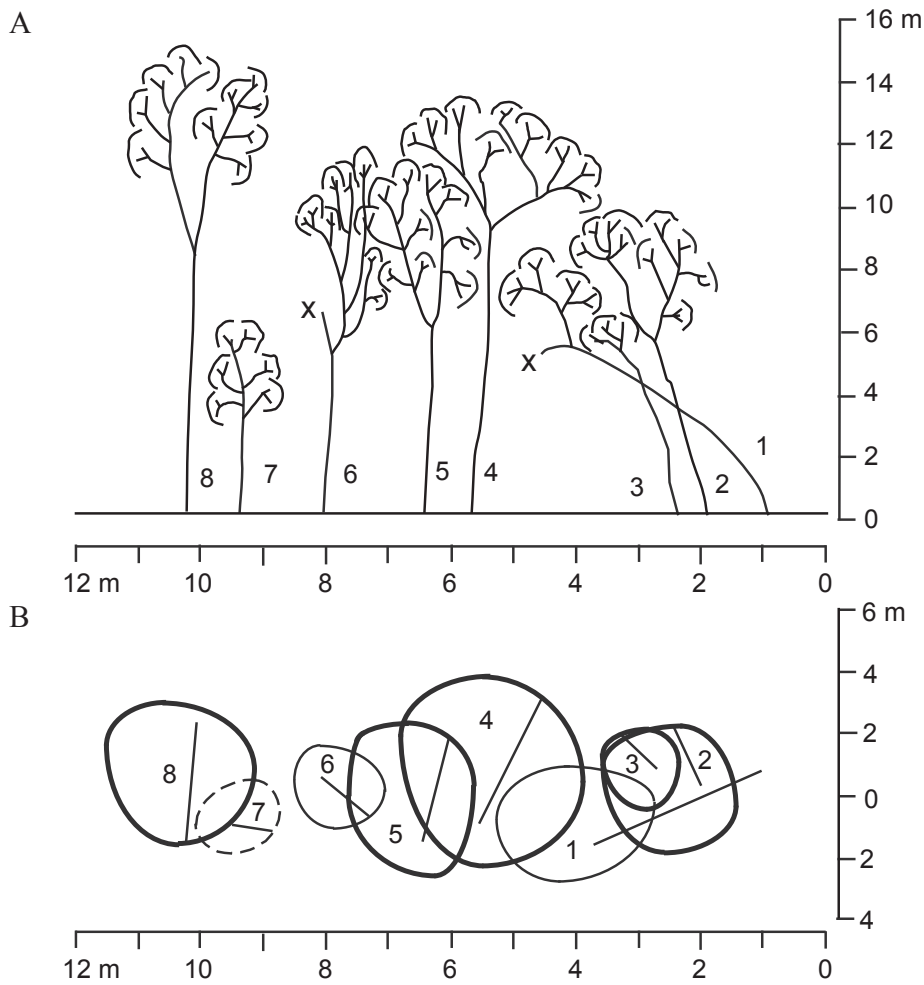


Figura 45. Transecto que registró la eco-unidad de biostasis. A. Árbol potencial *Guaiacum sanctum*= 7. Árboles de presente: *Guaiacum sanctum*= 2, 3 y 5, *Spondias mombin*= 4 y *Thouinia paucidentata*= 8. Árboles de pasado: *Guaiacum sanctum*= 1 y *Gymnopodium floribundum*= 6. B. Proyecciones de copa de los árboles en el transecto. Árbol potencial dibujado con línea discontinua, árboles de presente dibujados con línea gruesa continua y árboles de pasado dibujados con línea delgada continua.

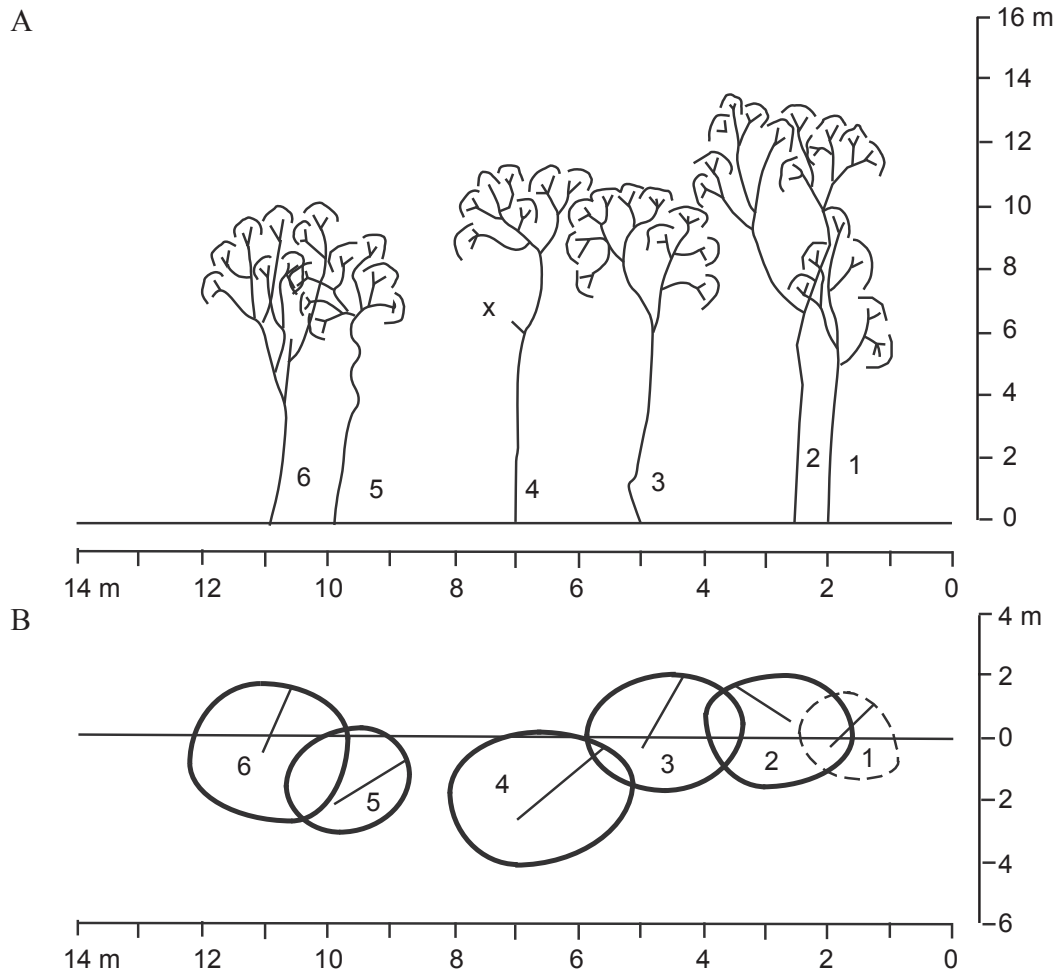


Figura 46. Transecto que registró dos eco-unidades de biostasis. A. Árbol potencial: *Jatropha gaumeri*= 1. Árboles de presente: *Spondias mombin*= 2 y 4, *Thevetia gaumeri*= 3 y *Guaiaacum sanctum*= 5 y 6. B. Proyecciones de copa de los árboles en el transecto. Árbol potencial dibujado con línea discontinua, árboles de presente dibujados con línea gruesa continua.

Anexo 3. Mapas de eco-unidades

Se señalan en los mapas las eco-unidades de innovación en color negro, las eco-unidades de agradación en color gris claro, las eco-unidades de biostasis en color blanco y las eco-unidades de degradación en achurado. El círculo representa una superficie de 500 m².

Sitio 1A.

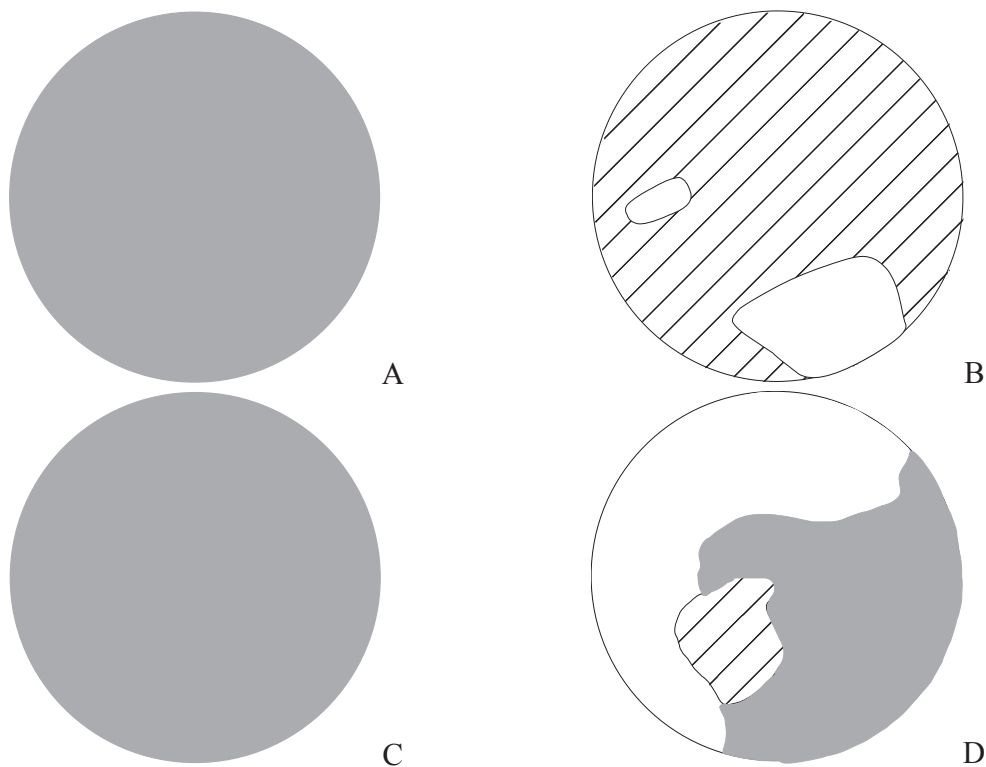


Figura 47. Mapas de eco-unidades. A) agradación; B) biostasis y degradación; C) agradación; D) agradación, biostasis y degradación.

Eco-unidades de innovación en color negro, las eco-unidades de agradación en color gris claro, las eco-unidades de biostasis en color blanco y las eco-unidades de degradación en achurado.

Sitio 2A.

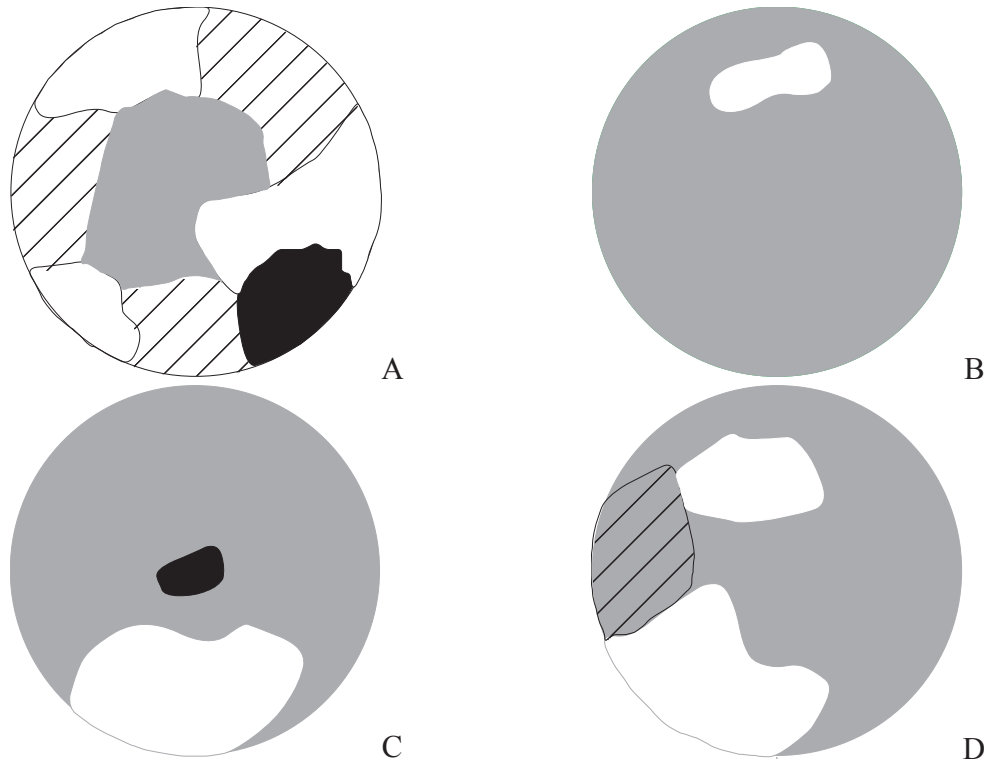


Figura 48. Mapas de eco-unidades. A) agradación, biostasis, degradación e innovación; B) agradación y biostasis; C) agradación, biostasis e innovación; D) agradación, biostasis y degradación.

Eco-unidades de innovación en color negro, las eco-unidades de agradación en color gris claro, las eco-unidades de biostasis en color blanco y las eco-unidades de degradación en achurado.

Sitio 3A.

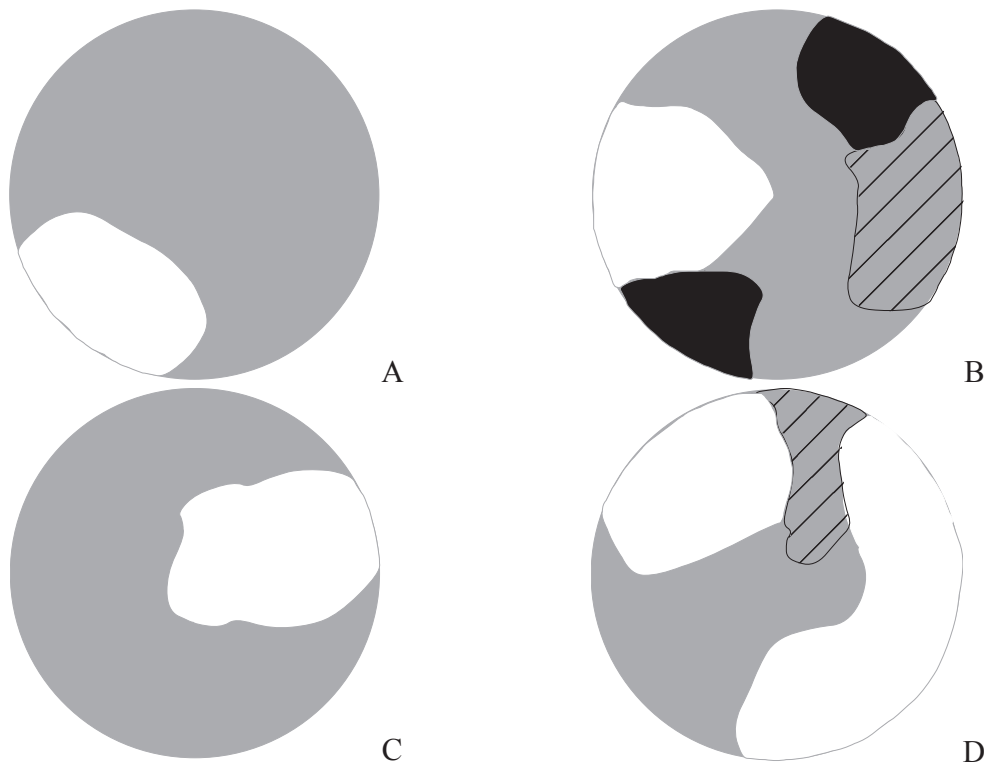


Figura 49. Mapas de eco-unidades. A) agradación y biostasis; B) innovación, agradación, biostasis y degradación; C) agradación y biostasis; D) agradación, biostasis y degradación. Eco-unidades de innovación en color negro, las eco-unidades de agradación en color gris claro, las eco-unidades de biostasis en color blanco y las eco-unidades de degradación en achurado.

Sitio 4A.

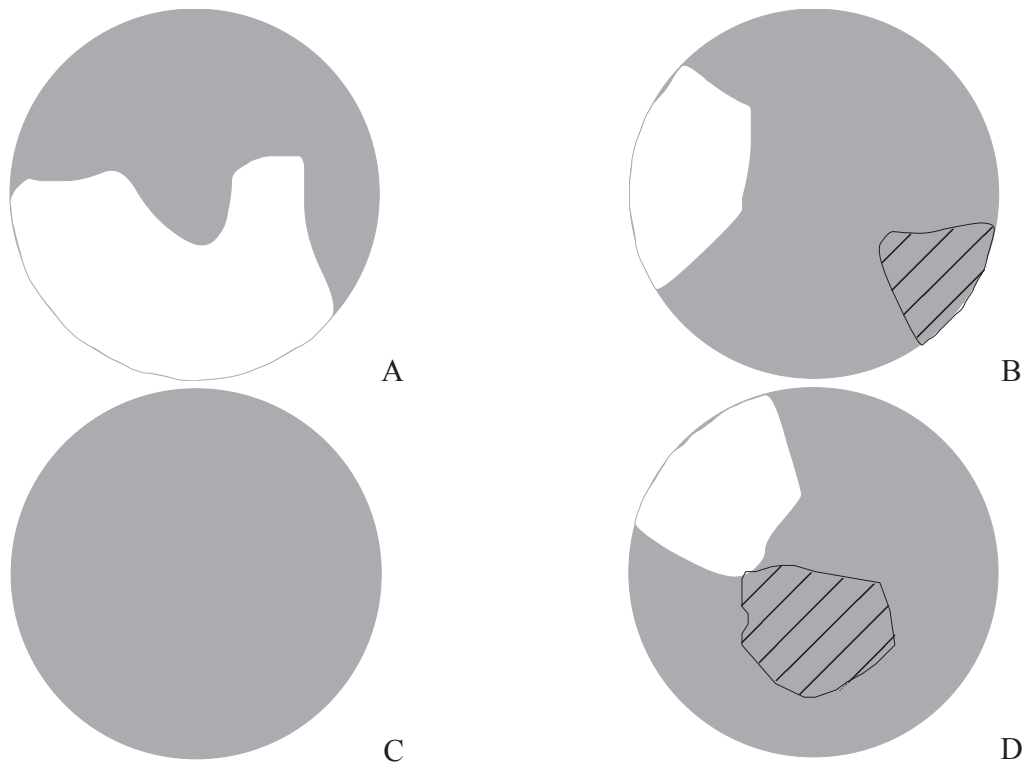


Figura 50. Mapas de eco-unidades. A) agradación y biostasis; B) agradación, biostasis y degradación; C) agradación; D) agradación, biostasis y degradación. Eco-unidades de innovación en color negro, las eco-unidades de agradación en color gris claro, las eco-unidades de biostasis en color blanco y las eco-unidades de degradación en achurado.

Sitio 5A.

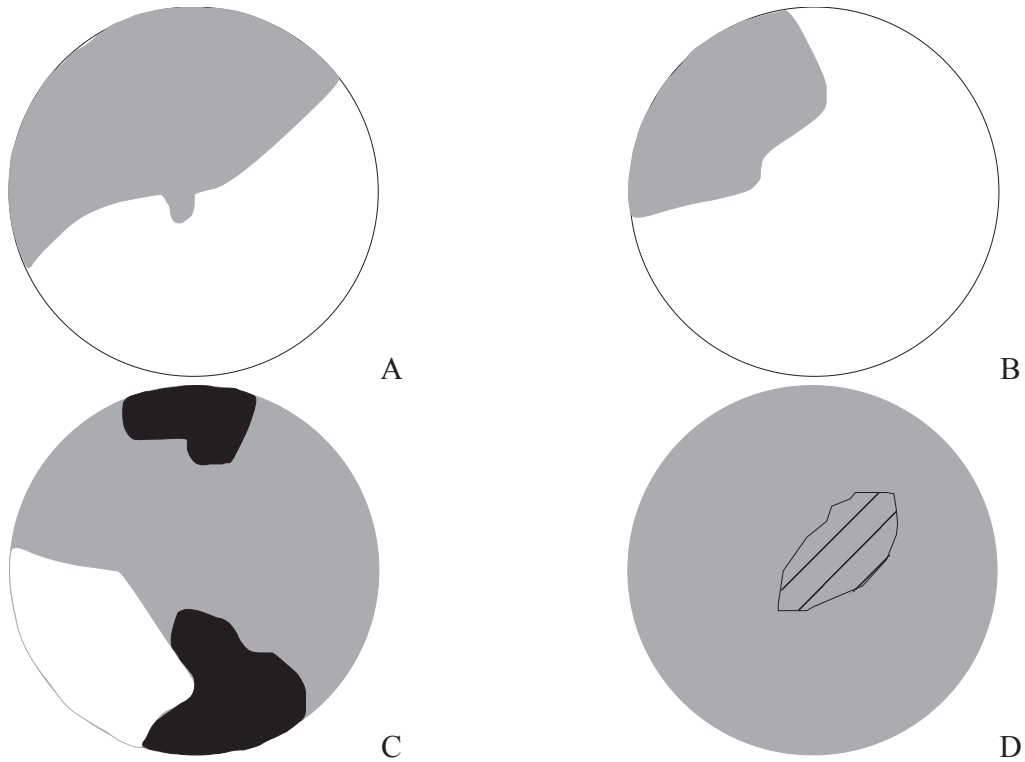


Figura 51. Mapas de eco-unidades. A) agradación y biostasis; B) agradación y biostasis; C) innovación, agradación y biostasis; D) agradación y degradación. Eco-unidades de innovación en color negro, las eco-unidades de agradación en color gris claro, las eco-unidades de biostasis en color blanco y las eco-unidades de degradación en achurado.

Sitio 1P.

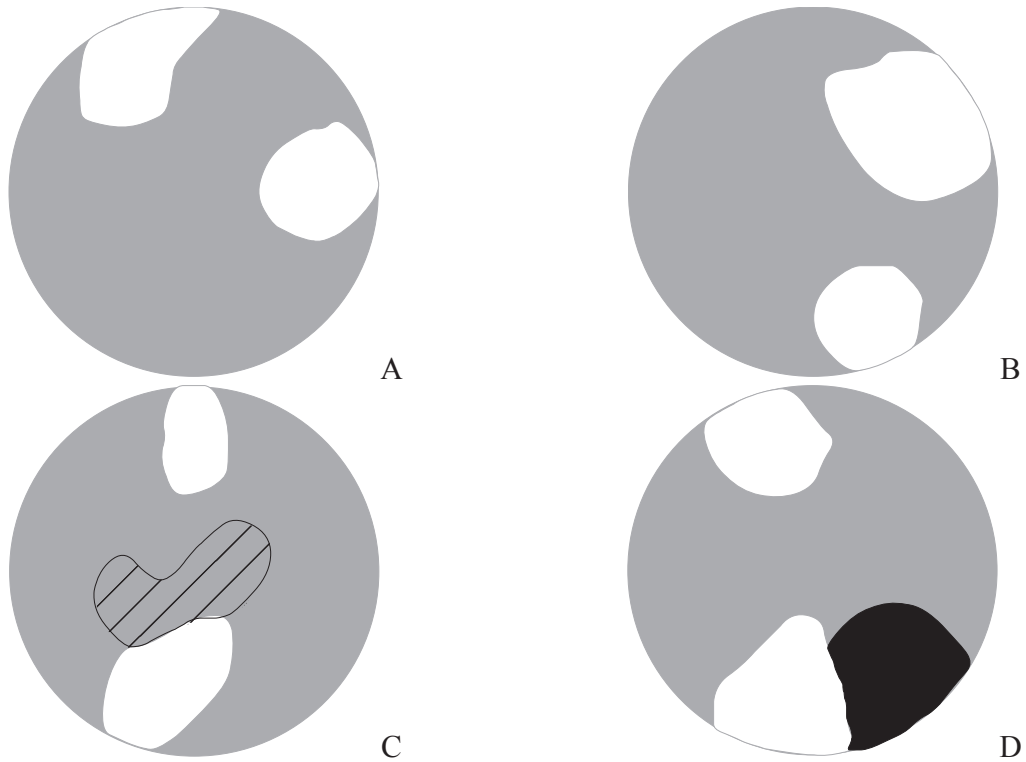


Figura 52. Mapas de eco-unidades. A) agradación y biostasis; B) agradación y biostasis; C) agradación, biostasis y degradación; D) innovación, degradación y biostasis. Eco-unidades de innovación en color negro, las eco-unidades de agradación en color gris claro, las eco-unidades de biostasis en color blanco y las eco-unidades de degradación en achurado.

Sitio 2P.

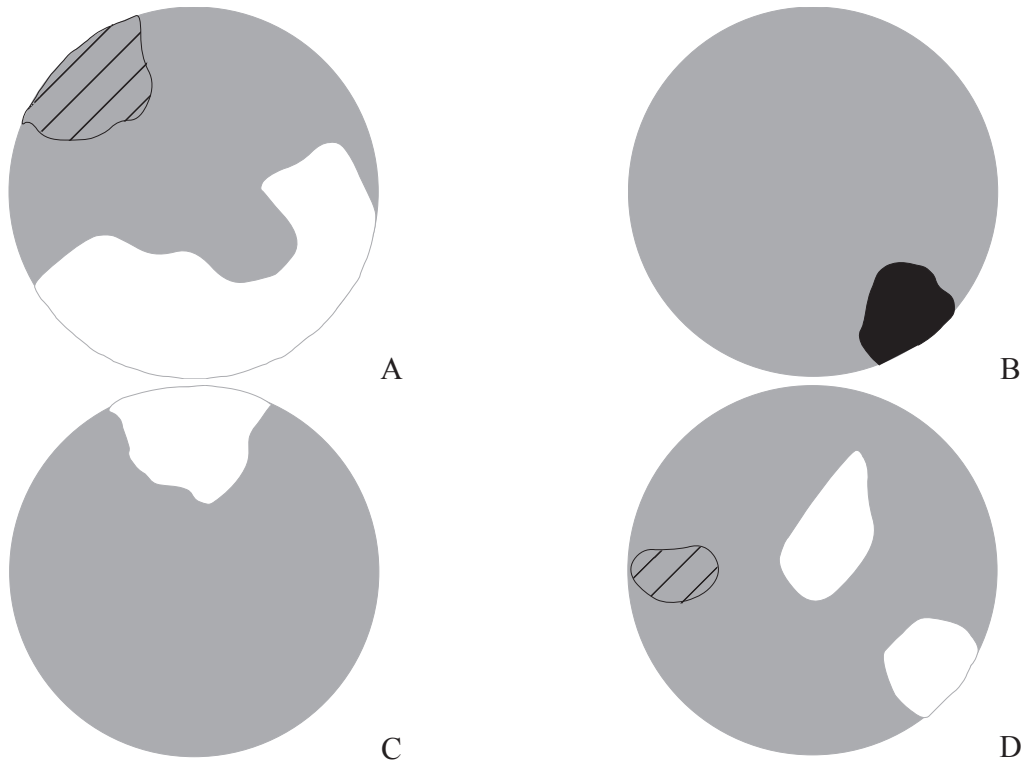


Figura 53. Mapas de eco-unidades. A) agradación, biostasis y degradación; B) innovación y agradación; C) agradación y biostasis; D) agradación, biostasis y degradación. Eco-unidades de innovación en color negro, las eco-unidades de agradación en color gris claro, las eco-unidades de biostasis en color blanco y las eco-unidades de degradación en achurado.

Sitio 3P.

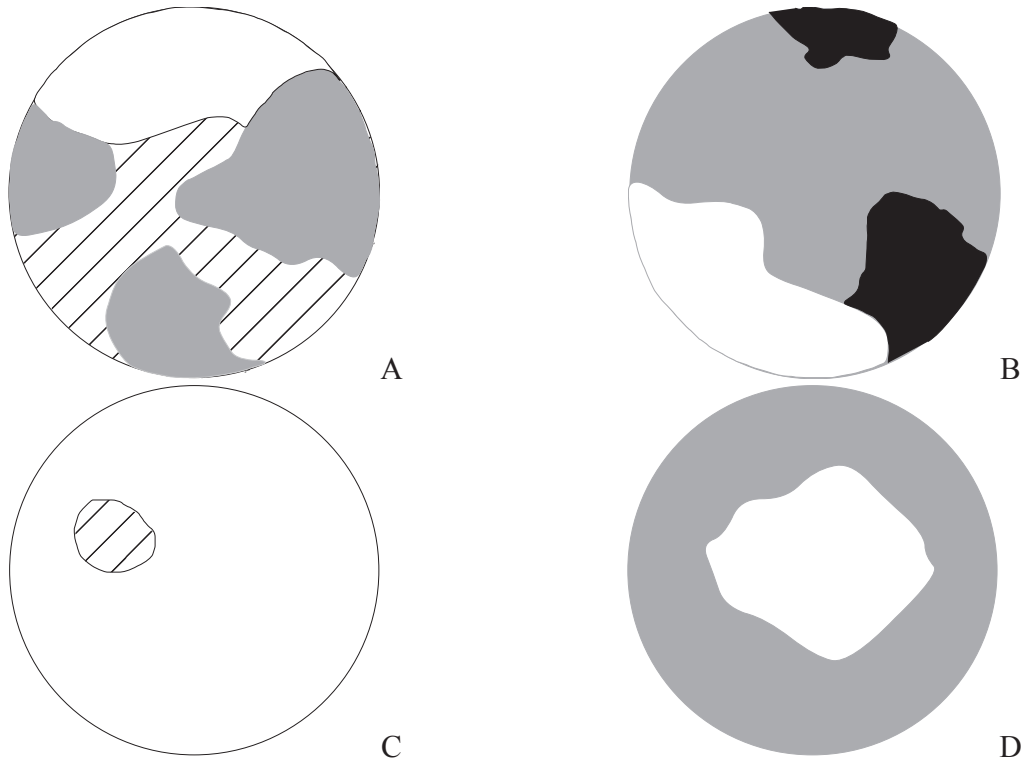


Figura 54. Mapas de eco-unidades. A) agradación, biostasis y degradación; B) innovación, agradación y biostasis; C) biostasis y degradación; D) agradación y biostasis. Eco-unidades de innovación en color negro, las eco-unidades de agradación en color gris claro, las eco-unidades de biostasis en color blanco y las eco-unidades de degradación en achurado.

Sitio 4P.

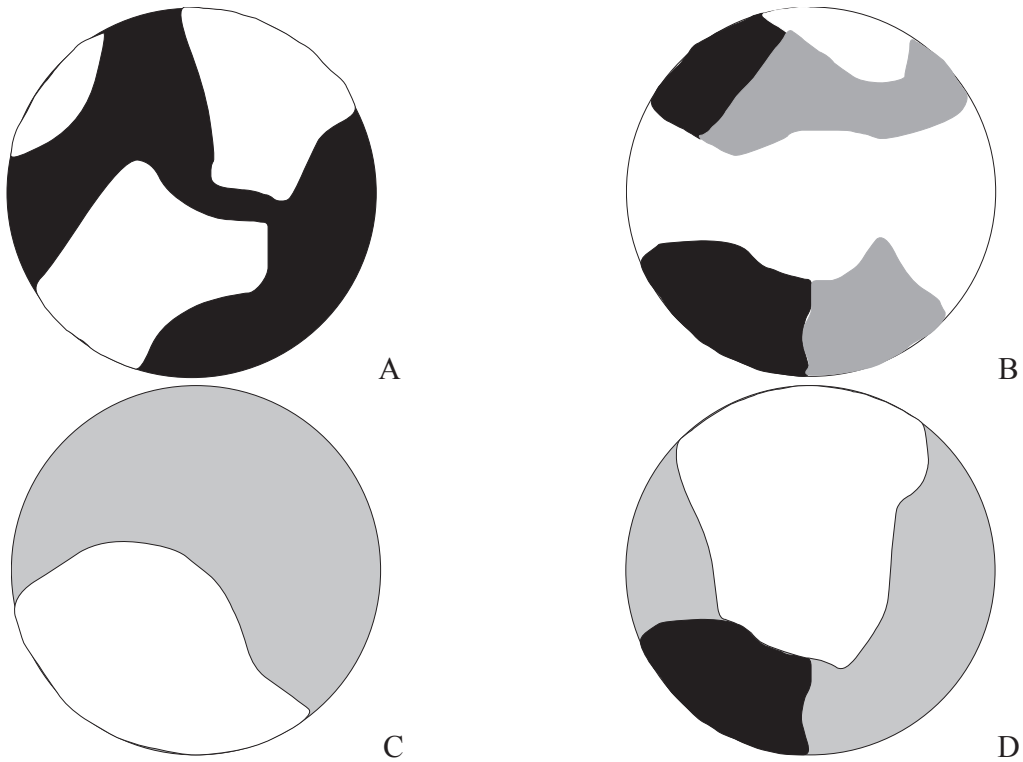


Figura 55. Mapas de eco-unidades. A) innovación y agradación; B) innovación, agradación y biostasis; C) agradación y biostasis y D) innovación, agradación y biostasis. Eco-unidades de innovación en color negro, las eco-unidades de agradación en color gris claro, las eco-unidades de biostasis en color blanco y las eco-unidades de degradación en achurado.

Sitio 5P.

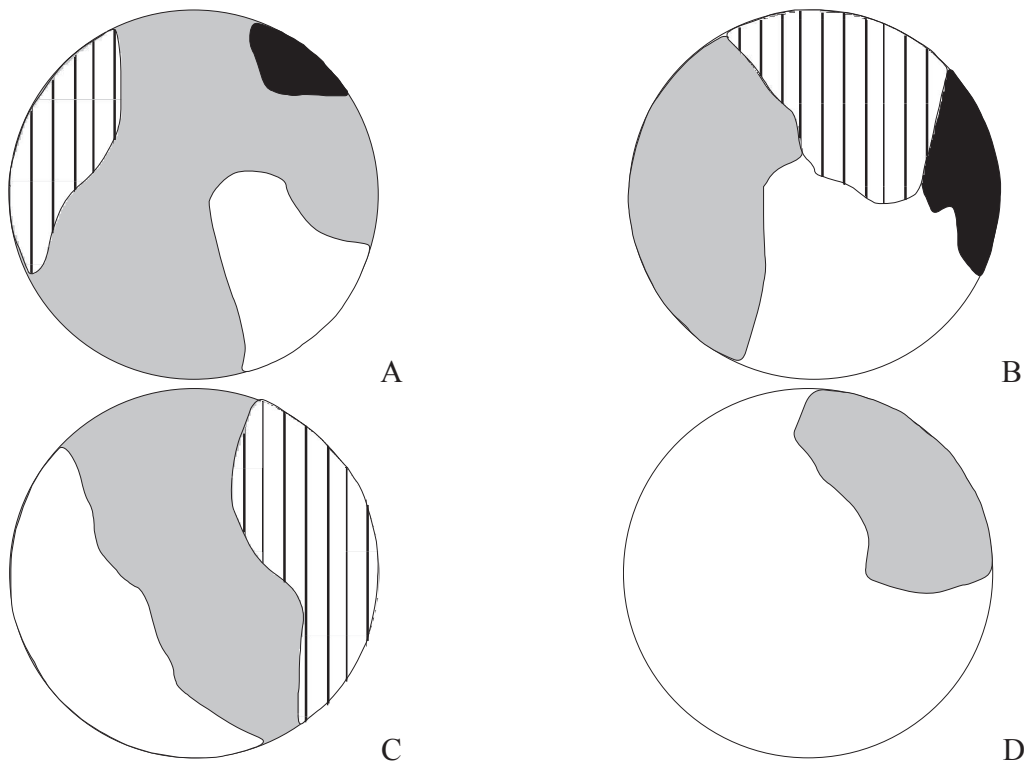


Figura 56. Mapas de eco-unidades. A) innovación, agradación, biostasis y degradación; B) innovación, agradación, biostasis y degradación; C) agradación, biostasis y degradación y D) agradación y biostasis.

Eco-unidades de innovación en color negro, las eco-unidades de agradación en color gris claro, las eco-unidades de biostasis en color blanco y las eco-unidades de degradación en achurado.

Arquitectura del bosque de *Guaiacum sanctum* en Balam-kin, Campeche, México

Architecture of *Guaiacum sanctum* forest's in Balam-kin, Campeche, Mexico

Gustavo Enrique Mendoza-Arroyo^{1*}, María Angélica Navarro-Martínez^{2**}, Susana Ochoa Gaona³, Hans van der Wal³.

¹ Departamento de Ecología y Sistemática Terrestres. El Colegio de la Frontera Sur - Unidad Campeche.

² Departamento de Ecología y Sistemática Terrestres. El Colegio de la Frontera Sur - Unidad Chetumal. ³ Departamento de Agroecología. El Colegio de la Frontera Sur - Unidad Villahermosa

* Dirección actual. Instituto Tecnológico de Chiná, Calle 11 s/n entre 22 y 28 Chiná, Campeche.

A.P. No. 89. gustavoema@yahoo.com.mx

** Autor para correspondencia: manava@ecosur.mx; teléfono +52 (01) 983-83-50440, Ext. 4332.

Arquitectura del bosque de *Guaiacum sanctum* en Balam-kin.

Resumen

En Balam-kin se encuentran importantes poblaciones de *Guaiacum sanctum*, no obstante, el aprovechamiento comercial por más de 100 años en la región. Por su abundancia, esta especie constituye formaciones denominadas bosques de guayacán. Para entender el desarrollo de los árboles y del bosque se elaboraron mapas de eco-unidades y transectos. *G. sanctum*, fue registrado en estados: potencial, presente y pasado. El bosque es un mosaico de eco-unidades en diferentes fases de desarrollo, siendo las más abundantes: agradación y biostasis. La arquitectura sugiere un intenso aprovechamiento forestal, por ello en la biostasis se registró *G. sanctum*, indicando que son parches de edad avanzada. Se sugiere realizar investigaciones en otros sitios de distribución de la especie, bajo influencia humana reciente, para tener un mejor entendimiento del desarrollo del bosque de guayacán.

Palabras clave: eco-unidad, regeneración, bosque tropical seco, aprovechamiento forestal.

Abstract.

In Balam-kin there are important populations of *Guaiacum sanctum*, however, the commercial advantage to which is been subject by more than 100 years in the region. Due to its abundance, this species constitutes formation denominated forests of guayacan. The objective of this study is to understand the development of the trees and the forest of guayacan in the study area. Maps of eco-units and transects were elaborated. One was that these forests are constituted by a mosaic of eco-units in different phase from development; being most abundant the aggradation and the biostasis. *G. sanctum*, was registered in states: potential, present and passed. The architecture suggests an intense forest advantage. It is suggested to make this type investigation in other sites of the area of distribution of the species that are under recent human influence, to have a better understanding of the development of the forest of guayacan.

Key words: eco-unit, regeneration, tropical dry forest, logging.

Los bosques de guayacán (*sensu* Martínez y Galindo-Leal, 2002) forman parte del bosque tropical seco. Estos bosques han recibido poca atención con relación a los bosques húmedos (Guariguata y Ostertag, 2001). En los bosques secos remanentes existen especies amenazadas como *Panthera onca* (pantera), *Tapirus bardi* (tapir), *Guaiacum sanctum* (guayacán), entre otras (Sánchez-Azofeita *et al.*, 2005). Algunos bosques secos, como los de Balam-kin, han sido explotados para el aprovechamiento de madera de especies como *Cedrela odorata* y *G. sanctum* (SECOL, 1999).

Además, los bosques de guayacán son importantes para la conservación por la presencia de acantáceas endémicas (Galindo-Leal *et al.*, 2000; Martínez y Galindo-Leal, 2002). También son

susceptibles al fuego y saqueo ya que la madera de *G. sanctum* es altamente cotizada (Martínez y Galindo-Leal, 2002) en el mercado internacional, poniendo en riesgo la continuidad de la especie y el bosque.

La composición florística de los bosques de guayacán de la región de Calakmul, ha sido descrita por Martínez y Galindo-Leal (2002) y Mendoza y colaboradores (datos sin publicar). Sin embargo, el bosque de guayacán no ha sido caracterizado con base en los patrones de desarrollo y crecimiento (arquitectura) de los árboles (Hallé *et al.*, 1978) y la dinámica de eco-unidades (Oldeman, 1983). Con los elementos anteriores es posible realizar una descripción cualitativa y repetida de la historia de disturbio de un bosque (Clark *et al.*, 1993), y así como evaluar el estado de conservación de fragmentos de bosques (Engel, 1993).

Una eco-unidad es la unidad más pequeña de regeneración en el bosque de la cual el desarrollo y crecimiento es determinado por un grupo de árboles; esta constituida de las fases: innovación, agradación, biostasis y degradación (Oldeman, 1983; 1989; 1990). Recientemente, Vester (1997) describió la fase de transición en los bosques de la amazonia, y también se reconoce en los bosques de la península de Yucatán (Weterings *et al.*, 2008), la cual está formada por árboles usualmente tolerantes a la sombra, los que han sido cubiertos por las copas de otros de mayor altura en la fase anterior, y de los cuales algunos tienen el potencial para formar un nuevo dosel superior. El reconocimiento de cada fase se basa en la determinación del desarrollo arquitectónico (potencial, presente y pasado) de los componentes arbóreos (Halle *et al.*, 1978; Oldeman, 1983; 1990) y la posición de estos con respecto al dosel. Ambas, la organización de las partes de un árbol y la organización de los árboles dentro de un bosque, se conoce como arquitectura (Oldeman, 1983).

Este concepto permite una descripción cualitativa fácil y repetida de la historia de disturbio de un bosque (Clark *et al.*, 1993), y así como evaluar el estado de conservación de fragmentos de

bosques (Engel, 1993). A través de mapas de eco-unidades se puede observar la dinámica del bosque en términos del arreglo de las distintas fases de desarrollo (Tabañez y Viana, 2000). Además, los mapas pueden ser empleados para describir la respuesta del bosque a factores de disturbio como huracanes, incendios forestales y el manejo forestal, así como analizar la intensidad de la extracción pasada y actual (Torquebiau, 1986). Los objetivos de este estudio son: (1) describir la arquitectura del bosque de guayacán en la reserva de Balam-kin y (2) determinar el estado de conservación de estos bosques con base en el desarrollo de las eco-unidades después de haber estado sujetos a aprovechamiento de *G. sanctum*.

Materiales y Métodos

Área de estudio. Se presentan datos colectados en la reserva de Balam-kin, la cual se localiza en el extremo Este del municipio de Champotón, Campeche entre los 18°50' y 19°10' de latitud norte y los 89°40' y 90°10' de longitud oeste (SECOL, 1999). El clima predominante es calido subhúmedo con lluvias en verano $A_{w_0}(w)$; las precipitaciones anuales varían entre los 1000 y 1200 mm. La temperatura promedio varía entre los 26 y 28° C (INEGI, 1998).

El estudio se realizó en la selva baja subcaducifolia en la que *G. sanctum* forma agrupaciones perennifolias casi monoespecíficas (SECOL, 1999; Palacio-Aponte *et al.*, 2002). En 1940, la superficie que actualmente ocupa la reserva de Balam-kin se integró como la segunda ampliación forestal del Ejido Dzibalchén; la cual fue sometida al aprovechamiento de especies maderables, particularmente *G. sanctum* hasta 1999, en este sentido en una superficie de 5000 ha (en la misma reserva) se aprovechó la especie hasta 2004 (SECOL, 1999; Figura 1). A partir de 1999, se constituye como área de Reserva con una superficie total 110,990 hectáreas.

Mapas de eco-unidades y arquitectura de los árboles. En 40 parcelas circulares de 500 m², establecidas en dos sitios donde se extrajo guayacán hasta 1999 y 2004, se elaboraron mapas de

eco-unidades, dibujando a escala en un plano de proyección horizontal el perímetro de las áreas ocupadas por cada eco-unidad. El reconocimiento de cada eco-unidad se basó en el desarrollo arquitectónico de los árboles (árbol potencial, del presente y del pasado). Un dosel conformado por árboles del presente indica la fase de biostasis; a partir de la demarcación de las áreas en biostasis se delimitaron las fases restantes. En el apéndice 1 se describen las principales características de cada una de las eco-unidades encontradas en Balam-kin.

Debido a que el objetivo del estudio era el bosque de *G. sanctum* se establecieron transectos en línea de longitud (entre 8 a 16 m) y orientación variable dependiendo del tamaño de la eco-unidad, la cual podía estar en agradación, biostasis, transición o degradación; sólo en aquellas parcelas de 500 m² en las que se observó la especie *G. sanctum*. Las superficies obtenidas en las eco-unidades de transición se incluyeron a la agradación. El transecto fue la base para dibujar un perfil diagramático y determinar el desarrollo del bosque (Oldeman, 1979; Vester, 1997).

Los árboles se dibujaron a escala según el método de Oldeman (1979), para poder distinguir su desarrollo arquitectónico (como árbol potencial, presente y pasado). Se empleó la altura total y fustal para la representación gráfica de los árboles dentro de los perfiles. Se dibujaron los planos de proyección mediante la medición de la copa en cuatro direcciones.

Los mapas de eco-unidades, perfiles y planos de proyección de copas de los árboles se digitalizaron con el software Canvas X; de igual manera, este software se empleó para el cálculo de las superficies de cada eco-unidad.

A partir de los perfiles lineales y los planos de proyección de copa, se analizó la arquitectura de los árboles. Con base en los mapas de eco-unidades y la arquitectura de los árboles se define el estado de desarrollo del bosque.

Resultados

Eco-unidades y estado de conservación del bosque

Se reconocieron eco-unidades en estado de agradación (incluye eco-unidades en transición) y biostasis en las que *G. sanctum*, fue registrada en estado: potencial, presente y pasado. Mientras que especies típicas del bosque maduro como: *Astronium graveolens*, *Bursera simaruba*, *Platymiscium yucatanum*, *Spondias mombin* y *Talisia olivaeformis* fueron encontradas solo en estado de presente (Cuadro 1).

La agradación ocupa la mayor superficie (56% del área total), seguida por la biostasis (30% del área total). El área (m²) ocupada por las eco-unidades en innovación fue menor a lo que ocuparon las eco-unidades de agradación (Cuadro 2); lo anterior puede ser evidencia de la ocurrencia de los disturbios ocurridos en años pasados, originados por el aprovechamiento de especies maderables o bien por la muerte de árboles individuales.

A continuación, se describen las eco-unidades observadas en el bosque de guayacán en las que *G. sanctum* es un elemento arbóreo conformador en la reserva de Balam-kin. En algunas ocasiones en un transecto están presentes dos o más eco-unidades diferentes.

Agradación (se incluye la de Transición). Se encontró en 12 parcelas. Los árboles en la eco-unidad se encuentran en estado potencial y presente; la altura del arbolado varió entre los 6 y 15 m. Los árboles en estado potencial, son: *Croton sp 3*, *Eugenia buxifolia*, *Guaiacum sanctum*, *Gymnopodium floribundum*, *Lonchocarpus xuul*, *Neea choriophylla*, *Neea tenuis*, *Thouinia paucidentata*. Los árboles en estado de presente son: *Brosimum alicastrum*, *Bursera simaruba*, *Guaiacum sanctum*, *Gymnopodium floribundum*, *Lonchocarpus xuul*, y morfoespecie (luunché). Para el caso del perfil (Figura 2), la presencia de individuos de *G. floribundum* (individuos 2 y 7 en la Figura 2) se encuentran en estado de presente en la eco-unidad; es posible que esto sea debido a la regeneración del bosque resultado del aprovechamiento de *G. sanctum* u otra especie

de interés comercial, realizado en décadas pasadas, esto es notorio debido a que los individuos de la especie se encuentran en estado potencial con alturas inferiores a los 8m.

Biostasis. Se encontró en 29 parcelas. Los árboles de estas eco-unidades se encuentran en estado de presente y se ubican en el dosel; la altura del arbolado alcanzó una altura promedio de 16 m. Los árboles más representativos son de: *Acacia collinsii*, *Amyris* sp., *Astronium graveolens*, *Brosimum alicastrum*, *Bursera simaruba*, *Ficus* sp., *Guaiacum sanctum*, *Gymnopodium floribundum*, *Krugiodendrum ferreum*, *Lonchocarpus xuul*, *Platimiscum yucatanum*, *Spondias mombim*, *Tabebuia rosea*, *Talisia olivaeformis*, *Thevetia gaumeri*, *Thouinia paucidentata*, *Vitex gaumeri*, morfoespecie (missilché), morfoespecie (quikché) y morfoespecie (sakbakalcan).

Debajo del dosel se encuentran algunos individuos en estado potencial de *Acacia gaumeri*, *Amyris* sp., *Croton lundellii*, *Coccoloba acapulcensis*, *Coccoloba* sp., *Cochlospermum vitifolium*, *Eugenia buxifolia*, *Gliricidia sepium*, *Guaiacum sanctum*, *Gymnopodium floribundum*, *Jatropha gaumeri*, *Lonchocarpus xuul*, *Talisia olivaeformis* y morfoespecie (missilché). También hay algunos árboles del pasado de: *G. sanctum* y *Leucaena leucocephala* (Figura 3).

En el perfil (Figura 3) se representa una eco-unidad en la cual *G. sanctum* (individuos 7, 8 y 9) presentan inclinación, daño en la copa del árbol; lo cual puede ser indicador, dado el tiempo de crecimiento de la especie, de algún evento de disturbio que ocurrió en el pasado como puede ser la extracción de un individuo de talla comercial, el cual posiblemente se encontraba ubicado en la posición que ocupa *L. xuul* (individuos 4, 5 y 6) los que debido al rápido crecimiento respecto a *G. sanctum* ocuparon una posición mas elevada en el dosel. Aunado a la presencia de individuos en estado potencia de *C. vitifolium* y *L. xuul* dado así una eco-unidad en biostasis.

Discusión

Eco-unidades y estado de conservación del bosque

La presencia de eco-unidades en transición, biostasis, agradación (incluye transición) e innovación indica que el bosque de guayacán en Balam-kin está constituido por un mosaico de eco-unidades en diferentes fases de desarrollo. Lo anterior concuerda con los resultados obtenidos para otros bosques de la península de Yucatán con historias similares de aprovechamiento forestal (Baltazar, 2001; Vester y Navarro, 2005; 2007; Weterings *et al*, 2008).

La abundancia de las eco-unidades en agradación (transición) es un indicativo del efecto de los aprovechamientos forestales, en las que se extraen individuos de *G. sanctum* en un dosel dominado por árboles del presente de *G. sanctum*, *B. simaruba* y *Tohuinia paucidentata* (que además, fueron las especies más abundantes), *Astronium graveolens*, *Spondias mombin*, *Platymiscium yucatanum*, *Talisia olivaeformis* y *Tabebuia rosea*.

El menor porcentaje de bosque en biostasis, probablemente tenga que ver, con la extracción de árboles grandes durante el aprovechamiento forestal, lo cual está evidenciado por la presencia de tocones y caminos de arrastre de madera, cercanos a los sitios de muestreo (obs. pers.). O bien, pioneros en estados arquitectónicos del presente, como son: *Bursera simaruba*, *Lonchocarpus xuul*, *Platymiscium yucatanum*, *Thevetia gaumeri*, *Thouinia paucidentata*, *Tabebuia rosea* y *Spondias mombin*, los que también son típicos de bosques de edades avanzadas (Guariguata y Ostertag, 2001).

Asimismo, para el caso de los bosques estudiados por Kalacska (2005), aquellas áreas identificadas como bosques de edades avanzadas pueden indicar áreas que contienen individuos maduros de *G. sanctum*. En este sentido Weterings *et al.*, (2008), menciona que *Manilkara zapota*, *Thouinia paucidentata*, *Guaiacum sanctum* y *Esenbeckia pentaphylla*, son típicas de parches maduros del bosque. Lo cual puede indicar que en su mayor parte el bosque de Balam-

kin sufrió un fuerte impacto por el aprovechamiento dado que *G. sanctum* fue conformador de un número reducido de eco-unidades de biostasis.

De igual forma, en el bosque de Balam-kin se encontraron especies que se han reportado en etapas tempranas, como: *Cochlospermum vitifolium* y *Gliricidia sepium* (Arroyo-Mora *et al.*, 2005); las cuales están en estado potencial. *Acacia collinsii*, se ha registrado desde las etapas iniciales hasta los 31 años de regeneración del bosque tropical seco (Ruiz *et al.*, 2005); para el caso de los bosques de Balam-kin se encontró en estado de presente, es decir; formando parte de un parche maduro de bosque.

Dinámica de eco-unidades del bosque. La información acerca de la regeneración natural de los bosques tropicales secos es necesaria para el desarrollo de planes para su restauración y manejo sustentable (Saenz y Finegan, 2000).

Con base en el análisis de la vegetación, se propone un modelo de la dinámica del bosque de guayacán (Fig. 4). Con la influencia de un disturbio antropogénico el desarrollo del bosque puede dirigirse en dos direcciones: un bosque sin guayacán (Perfil E), o bien, si las condiciones (manejo forestal) permiten la regeneración del guayacán (Perfiles A-D); el desarrollo hipotético tiene como punto de inicio (Perfil A), en donde se observan evidencias de la extracción del guayacán, dejando árboles suprimidos y con la presencia de individuos de guayacán en fase de desarrollo potencial; además, se observa que el dosel se ha cerrado por el desarrollo de ramas laterales de los árboles de las cercanías.

El desarrollo del bosque continúa con la regeneración de especies típicas de vegetación secundaria o pioneros, como *Gymnopodium floribundum* y *B. simaruba*, las cuales en corto tiempo superan en altura al *G. sanctum* dejándolo en el subdosel. Con el tiempo, *G. sanctum* registra incremento en dap y altura y desarrolla su copa; ubicándose como árbol del presente. Bajo estas condiciones del bosque, probablemente se ha llevado a cabo el aprovechamiento del

guayacán, conduciendo hacia una fase de innovación al originar la apertura del dosel, lo cual favoreció la regeneración de especies pioneras.

En general, aunque el aprovechamiento maderable de *G. sanctum* en Balam-kin ha tenido una gran importancia, éste no ha representado una amenaza a la conservación ni de la especie ni del bosque. Los resultados obtenidos pueden ser incorporados al programa de manejo de la reserva dado que dan una idea de la estructura y composición del bosque, constituyendo una herramienta para la toma de decisiones.

Agradecimientos

Los autores agradecen a Lisandro Cocom, Pedro Quej, Carlos Pavón e Hilario Ruiz por el apoyo durante el trabajo de campo. Al Dr. Henricus Vester por sus importantes comentarios. El CONACYT, otorgó una beca al primer autor (208262), para la realización de los estudios de maestría. El Colegio de la Frontera Sur otorgó una beca y brindó apoyo con infraestructura. A los revisores del manuscrito por sus valiosos comentarios y aportaciones.

Literatura citada

- Arroyo-Mora, J.P., G.A., Sanchez-Azofeita, M.E.R. Kalacska, B. Rivard, J.C. Calvo-Alvarado y D.H. Janzen, 2005. Secondary forest detection in a Neotropical dry forest landscape using Landsat 7 ETM+ and IKONOS Imagery. *Biotropica* 37(4):497-507
- Baltazar-Ramírez, J.O. 2001. Modelos arquitectónicos arbóreos en selva mediana subperennifolia secundaria y primaria, ejido X-Hazil Sur y anexos, Quintana Roo. Tesis de Maestría. El Colegio de la Frontera Sur, Chetumal, Quintana Roo, 27 p.
- Clark, D. B., D. A. Clark, y P. M. Rich. 1993. Comparative analysis of microhabitat utilization by saplings of nine tree species in Neotropical rain forest. *Biotropica* 25: 397–407.

- Engel, V.L. 1993. Silvigênese, dinâmica de fragmentos e a conservação de florestas tropicas. Ser. Tecn. 1:1-21
- Galindo-Leal, C., J. Fay, S. Weiss y B. Sandler, 2000. Conservation priorities in the greater Calakmul region, Mexico: correcting the consequences of a congenital illness. *Natural Areas Journal* 20:376-380.
- Guariguata, M.R. y R. Ostertag. 2001. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management* 148: 185-206
- Hallé, F., Oldeman R.A.A. y Tomlinson P. 1978. *Tropical trees and forest architectural analysis*. Springer-Verlag. Berlin. 441 p.
- INEGI, 1998. Anuario Estadístico del Estado de Campeche. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática, Dirección Regional Sureste, México. 353 p.
- Kalacska, M.E.R., G.A. Sánchez-Azofeita, J.C. Calvo-Alvarado, B. Rivard y M. Quesada. 2005. Effects of season and successional stage on leaf area index and spectral vegetation indices in three mesoamerican tropical dry forest. *Biotropica* 37(4):486-496.
- Martínez, E. y C. Galindo-Leal. 2002. La vegetación de Calakmul, Campeche, México: clasificación, descripción y distribución. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. 71: 7-32.
- Oldeman, R.A.A. 1979. Scale-drawing and architectural analysis of vegetation: field guide for the research group. Institute of Ecology, Padjadjaran University, Bandung, Indonesia y Department of Silviculture, Agricultural University, Wageningen, Holanda. 61 p.
- Oldeman, R.A.A. 1983. Tropical rain forest, architecture, silvogenesis and diversity. En: Sutto, S. L., Withmore, T. C. y Chadwick, A.C. Eds. *Tropical rain forest: ecology and management*, Blackwell, Oxford, 139-150.

- Oldeman, R.A.A. 1989. Dynamics of tropical rain forest. En: Høll Nielsen, L.B. Nielsen, J.C y Bolsley, H. Eds. Tropical Forest. Academia Press, Londres. 3-21.
- Oldeman, R.A.A. 1990. Forest: Elements of Silvology. Springer-Verlag, Berlin. 624 p.
- Palacio-Aponte A.G., R. Noriega, y P. Zamora, 2002. Caracterización físico-geográfica del paisaje conocido como "bajos inundables". El caso del Área Natural Protegida Balam-kín, Campeche. Investigaciones Geográficas, Boletín del Instituto de Geografía. 49: 57-73.
- Ruiz, J., Fandiño M.C. y R.L. Chazdon 2005. Vegetation structure, composition, and species richness across a 56-year chronosequence of dry tropical forest on Providencia Island, Colombia. *Biotropica* 37(4):520-530
- Saenz, G.P. y B. Finegan. 2000. Monitoreo de la regeneración natural con fines de manejo forestal. Unidad de Manejo de Bosques Naturales, CATIE. Boletín 15, 8.
- Sánchez-Azofeifa, G.A., Kalackska, M., Quesada, M., Calvo-Alvarado, J.C., Nassar, J.M., y J.P. Rodríguez. 2005. Need for integrated research for a sustainable future in tropical dry forest. *Conservation Biology* 19(2):285-286.
- SECOL. 1999. Estudio técnico de la segunda ampliación forestal del Ejido Dzibalchen, Campeche, para su declaratoria como Área Natural Protegida. Gobierno del Estado de Campeche. Secretaría de Ecología, México. 93 p.
- Tabañez, A. y V. Viana. 2000. Path structure within Brazilian Atlantic forest fragments and implications for conservation. *Biotropica* 32(4b):925-933
- Torquebiau, E., 1986. Mosaic patterns in dipterocarp rain forest in Indonesia, and their implications for practical forestry. *Journal of Tropical Ecology* 2(4):301-325.
- Vester, H.F.M. 1997. The trees and the forest. The role of the tree architecture in canopy development: a case study in secondary forest (Araucaria, Colombia). Academic Proefschrift, University of Amsterdam, Holanda. 180 p.

- Vester H.F.M., y M.A. Navarro-Martínez. 2005. Ecological issues in community tropical forest management in Quintana Roo, Mexico. En: Bray D.B., Merino Pérez L., Barry D. Eds. The community forests of Mexico. Managing for sustainable landscapes. Texas University Press, Austin USA, 183-213.
- Vester, H.F.M. y M.A. Navarro-Martínez. 2007. Fichas ecológicas de árboles maderables de Quintana Roo. Fondo Mixto de Fomento a la Investigación Científica y Tecnológica CONACYT- Gobierno del Estado de Quintana Roo, México. 139 p.
- Weterings, M.J.A., S.M. Weterings-Schonck, H.F.M. Vester y Calmé S. 2008. Senescence of Manilkara zapota trees and implications for large frugivorous bird in the Southern Yucatan Peninsula, Mexico. Forest ecology and Management. En prensa

Cuadros.

Cuadro 7. Estados de desarrollo arquitectónico de algunas especies del bosque de guayacán.

Especies	Potencial	Presente	Pasado
<i>Guaiacum sanctum</i>	x	x	x
<i>Gymnopodium floribundum</i>	x	x	x
<i>Lonchocarpus xuul</i>	x	x	
<i>Thouinia paucidentata</i>	x	x	
<i>Talisia olivaeformis</i>	x	x	
<i>Amyris</i> sp.	x	x	
Morfoespecie (missilché)	x	x	
<i>Bursera simaruba</i>		x	
<i>Spondias mombin</i>		x	
<i>Krugiodendron ferreum</i>		x	
<i>Acacia collinsii</i>		x	
<i>Vitex gaumeri</i>		x	
<i>Brosimum alicastrum</i>		x	
<i>Astronium graveolens</i>		x	
<i>Platymiscium yucatanum</i>		x	
<i>Tabebuia rosea</i>		x	
<i>Thevetia gaumeri</i>		x	
<i>Tetramerium nervosum</i>		x	
Morfoespecie (quikché)		x	
Morfoespecie (sakbakalcan)		x	
<i>Acacia gaumeri</i>	x		
<i>Eugenia buxifolia</i>	x		
<i>Croton lundellii</i>	x		
<i>Coccoloba acapulcensis</i>	x		
<i>Gliricidia sepium</i>	x		
<i>Coccoloba</i> sp.	x		
<i>Jatropha gaumeri</i>	x		
<i>Cochlospermum vitifolium</i>	x		
<i>Neea tenuis</i>	x		
<i>Neea choriophylla</i>	x		
<i>Croton</i> sp 3	x		
Morfoespecie (luunché)	x		
<i>Leucaena leucocephala</i>			x

Cuadro 8. Áreas (m²) de cada eco-unidad en el bosque de guayacán*.

	Innovación	Agradación**	Biostasis	Degradación
Área (m ²)	1,017 (5%)	11,115 (56%)	5,987 (30%)	1,880 (9%)
Rango de área (m ²)	11.4 – 225	31.2 – 500	23.7 – 468	18.7 – 425
No. De eco-unidades	15	40	47	19

* Información obtenida de los mapas de eco-unidades (n=40)

** Se incluyen las eco-unidades de agradación y transición.

Figuras

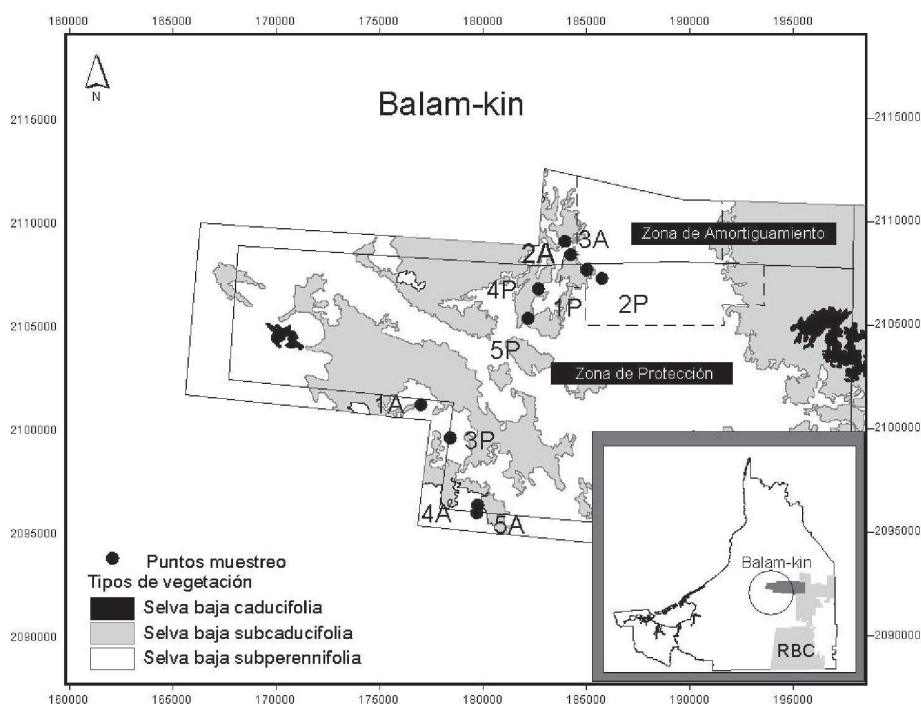


Figura 57. Reserva de Balam-kin. Se señalan las Zonas de Amortiguamiento (ZA) y Protección (ZP). Los números indican los sitios de muestreo. Línea continua demarca los límites entre ZA y ZP. Línea discontinua representa una superficie de 5,000 has con manejo forestal hasta el año 2004. RBC = Reserva de la Biosfera Calakmul. Fuente: SECOL, 1999.

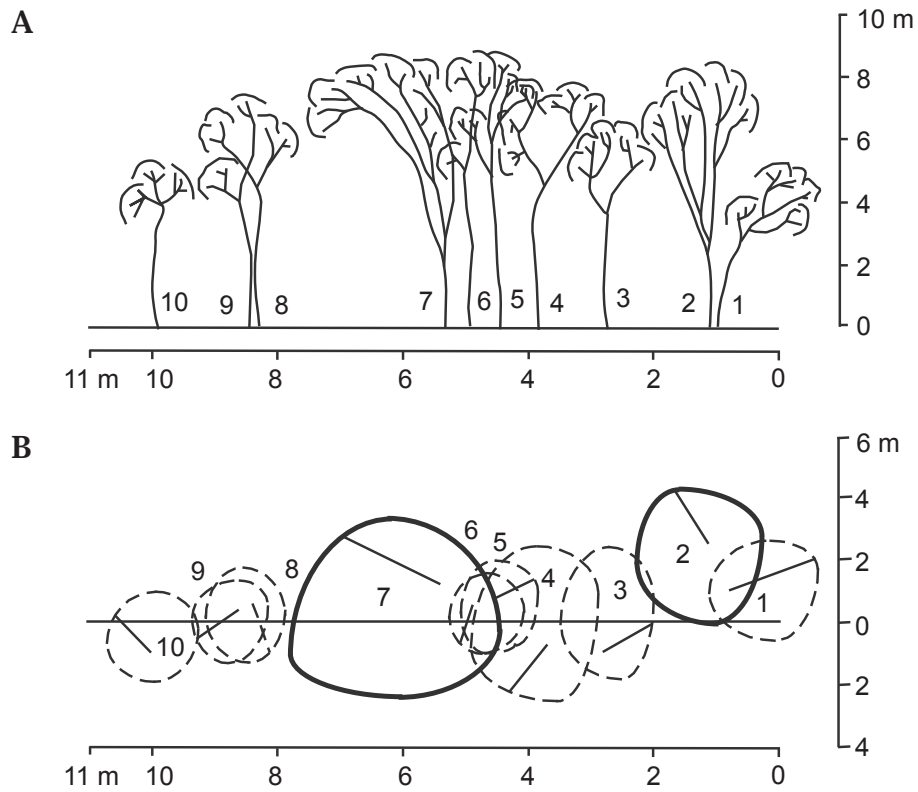


Figura 2. Transecto que registró la eco-unidad de agradación. A. Árboles potenciales: *Guaiacum sanctum*, 1, 3, 4, 5, 6, 9 y 10 y *Neea choriophylla*, 8. Árboles del presente: *Gymnopodium floribundum*, 2 y 7. B. Proyecciones de copa de los árboles en el transecto. Árboles potenciales dibujados con línea discontinua, árboles de presente dibujados con línea gruesa continua.

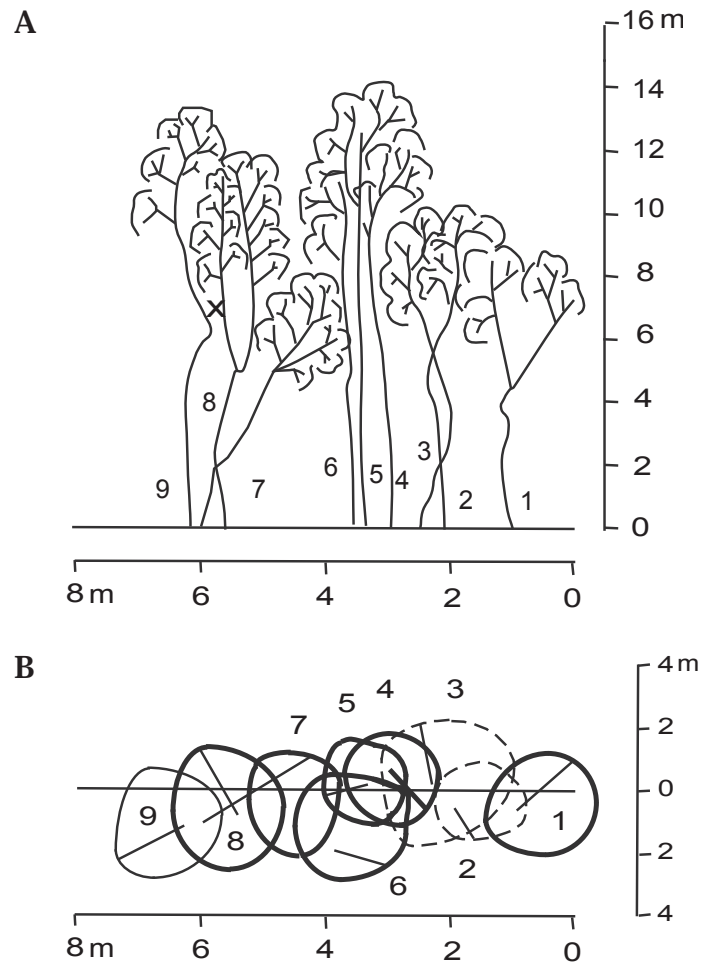


Figura 3. Transecto que registró la eco-unidad de biostasis. A. Árboles potenciales: *Cochlospermun vitifolium*, 2 y *Lonchocarpus xuul*, 3. Árboles de presente: no identificado, 1, *Lonchocarpus xuul*, 4, 5 y 6, y *Guaiacum sanctum*, 7 y 8. Árbol de pasado *Guaiacum sanctum*, 9. B. Proyecciones de copa de los árboles en el transecto. Árboles potenciales dibujados con línea discontinua, árboles de presente dibujados con línea gruesa continua y árbol de pasado dibujado con línea delgada continua.

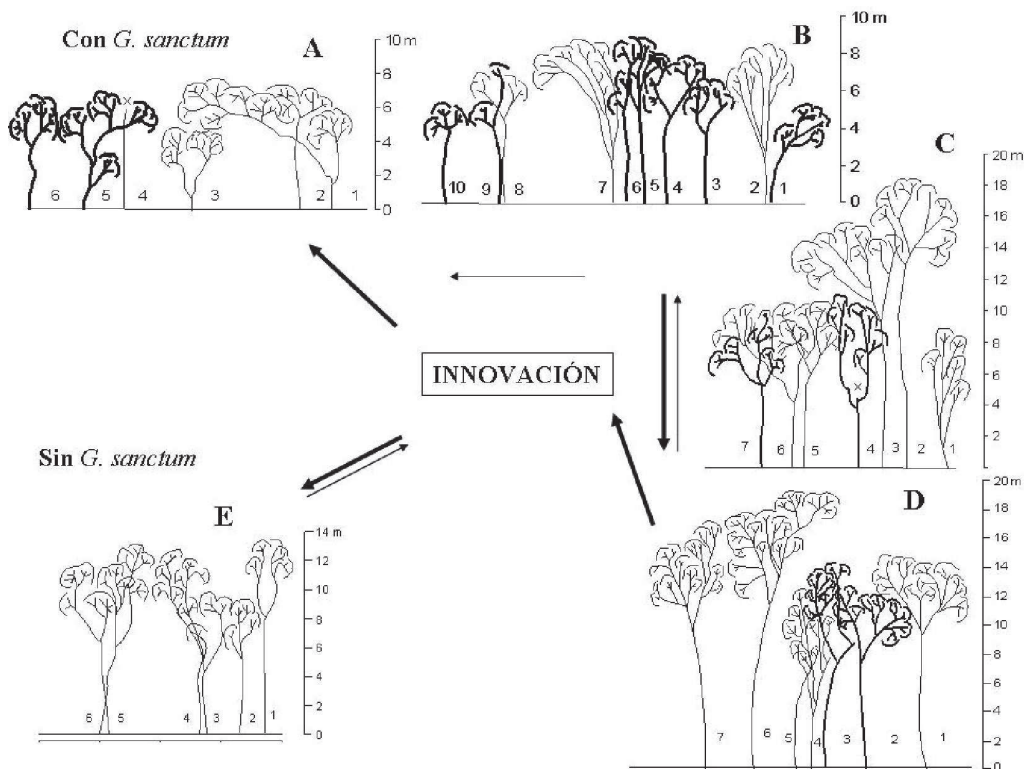


Figura 4. Diagrama del modelo propuesto para la dinámica de eco-unidades del bosque de guayacán. El grosor de las flechas representa la frecuencia con la cual puede ocurrir una transición hipotética. La eco-unidad de Innovación al centro, como punto de partida con la cual se origina la regeneración del bosque. Eco-unidad de agradación (Figuras A-D), Eco-unidad de biostasis (Figura E). Árboles dibujados en líneas gruesas corresponden a *Guaiacum sanctum*.
Figura 4A. Morfoespecie (sakbacalakan)= 1 y 3; *Thouinia paucidentata*= 2; No identificado= 4; *Guaiacum sanctum*= 5 y 6. Figura 4B. *Gymnopodium floribundum*= 2 y 7; *Guaiacum sanctum*= 1, 3, 4, 5, 6, 9 y 10. *Neea choriophylla*. Figura 4C. *Amyris* sp.= 3 y 5; *Bursera simaruba*= 2; *Gliricidia sepium*= 6; *Guaiacum sanctum*= 4 y 7; *Gymnopodium floribundum*= 1. Figura 4D. *Astronium graveolens*= 1; *Guaiacum sanctum*= 2, 3 y 5; *Gymnopodium floribundum*= 4; *Platymiscium yucatanum*= 6; *Thouinia paucidentata*= 7. Figura 4E. *Acacia gaumeri*= 3; *Eugenia buxifolia*= 2; *Krugiodendron ferreum*= 1; *Talisia olivaeformis*= 5 y 6; *Vitex gaumeri*= 4.

Apéndice 1.

De acuerdo con Oldeman (1990) y Vester (1997) el desarrollo de una eco-unidad, esta relacionado con la altura relativa de los árboles y la arquitectura de la copa de los árboles. Según estos autores existen las siguientes fases de desarrollo de eco-unidades, según su grado de madurez:

a) Innovación. Es un parche en donde recientemente ocurrió un evento que destruyó parte del bosque y donde ha comenzado su regeneración a partir del banco de semillas y los meristemas viables de remanentes de la vegetación impactada; pueden proliferar, hierbas, bejucos y plántulas de los árboles de alrededor, así como crecimiento a partir de los rebrotes. Algunos árboles de eco-unidades anteriores (ya sea agradación, biostasis o degradación) pertenecen en este parche. El desarrollo de la eco-unidad termina cuando se cierra el dosel con árboles o arbustos potenciales (los cuales continúan su crecimiento y desarrollo de la copa).

b) Agradación. Esta fase abarca el periodo entre el cierre del dosel hasta el momento en que el dosel está formado por copas de árboles del presente. La fase inicial de esta eco-unidad, esta formada principalmente por árboles potenciales en la que los individuos arbóreos aún amplían sus copas (Oldeman, 1990). La agradación termina cuando el dosel se conforma solo de árboles del presente (los cuales tienen una copa establecida que no cambia mucho de forma ni tamaño; Oldeman, 1990).

c) Biostasis. Los árboles que conforman el dosel son todos del presente y constituyen un dosel continuo que determina las condiciones de crecimiento en los estratos inferiores. Ésta eco-unidad es la más longeva y termina hasta que los árboles del presente pasan a ser árboles del pasado.

d) Degradación. Esta eco-unidad se compone de árboles de pasado los que se caracterizan por tener una copa en degeneración (Oldeman, 1990). Los árboles del dosel comienzan a perder ramas, permitiendo la entrada de luz al piso forestal, acelerando el crecimiento de plántulas y

juveniles. Por el aumento de temperatura y luminosidad se estimula la germinación de semillas, hay una descomposición acelerada de materia vegetal, acompañada por su fauna de descomposición, que hace disponible los nutrimentos. Cualquier evento (lluvia, tormenta, viento fuerte, caída de árboles) abre el dosel y conduce el sistema hacia una eco-unidad de innovación, repitiéndose el ciclo de regeneración.

e) Transición. Esta eco-unidad está formada por árboles usualmente tolerantes a la sombra, los que han sido cubiertos por las copas de otros de mayor altura, y de los cuales algunos tienen el potencial para formar un nuevo dosel superior (Vester, 1997).