



COLEGIO DE POSTGRADUADOS

INSTITUCIÓN DE ENSEÑANZA E INVESTIGACIÓN EN CIENCIAS AGRÍCOLAS

CAMPUS MONTECILLO

POSTGRADO EN CIENCIAS FORESTALES

ACUMULACIÓN DE BIOMASA Y CARBONO AÉREO EN BOSQUES TROPICALES SECUNDARIOS DEL SUR DE QUINTANA ROO, MÉXICO.

RAMIRO PUC KAUIL

**TESIS
PRESENTADA COMO REQUISITO PARCIAL
PARA OBTENER EL GRADO DE:**

MAESTRO EN CIENCIAS

MONTECILLO, TEXCOCO, EDO. DE MÉXICO

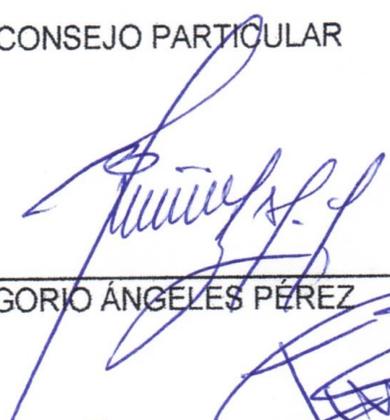
2014

La presente tesis titulada: **Acumulación de biomasa y Carbono aéreo en bosques tropicales secundarios del sur de Quintana Roo, México**, realizada por el alumno: **Ramiro Puc Kauil** bajo la dirección del Consejo Particular indicado, ha sido aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

MAESTRO EN CIENCIAS
POSTGRADO EN CIENCIAS FORESTALES

CONSEJO PARTICULAR

CONSEJERO


DR. GREGORIO ÁNGELES PÉREZ

ASESORA


DRA. FRANCISCA OFELIA PLASCENCIA ESCALANTE

ASESOR


M.C. XAVIER GARCÍA CUEVAS

Montecillo, Texcoco, Estado de México, Febrero de 2014

Esta investigación fue patrocinada parcialmente por la Oficina de Programas Internacionales del Servicio Forestal del Departamento de Agricultura de EEUU a través del Northern Research Station y el Programa de Paisajes Sustentables de la Agencia para el Desarrollo Internacional de EEUU. También, la Fundación Ford”, a través del Fondo para Trabajos de Investigación de los Estados Unidos de América financió el trabajo de campo.

AGRADECIMIENTOS

*Con gratitud especial a **Dios** por su bondad y bendiciones recibidas durante y posterior a esta etapa profesional de mi vida.*

*A la “**Fundación Ford**”, por la beca otorgada para el financiamiento de mis estudios de maestría, a través del Programa Internacional de Becas de Posgrado para Indígenas.*

*Al **Colegio de Postgraduados** por haber permitido realizar la maestría en sus instalaciones, en particular al **Postgrado Forestal**.*

*A los integrantes de mi consejo académico, **Dr. Gregorio Ángeles Pérez, Dra. Fca. Ofelia Plascencia Escalante y al M. C. Xavier García Cuevas** por el interés y entusiasmo para realizar este proyecto. Al **Dr. Héctor Manuel De los Santos Posadas** por sus recomendaciones para el análisis estadístico de los datos utilizados en este trabajo.*

A los ejidatarios y propietarios de los bosques del ejido Blanca Flor, Buena Fe y el Sitio Experimental San Felipe Bacalar del Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP), por permitir la colecta de datos en esos sitios.

*Por el apoyo y afecto moral de mis **Amigos**, quienes fueron parte fundamental durante la maestría. Cuya amistad de todos ellos permanecerá para siempre.*

DEDICATORIA

La gente interfiere con la naturaleza y por mucho que lo intentan, no pueden curar las heridas que causan.

Masanobu Fukuoka

Esta tesis se la dedico a Dios quién supo guiarme durante este tiempo, por darme fuerzas para seguir adelante y no desmayar en los problemas que se presentaban, enseñándome a encarar las adversidades sin perder nunca el objetivo principal ni desfallecer en el intento.

A mi Madre por su forma de cómo me educó y a mí Padre[†] aunque físicamente no esta conmigo, pero sé que desde el cielo siempre cuidado de mí.

A mis Hermanos que de manera incondicional me apoyaron durante esta etapa profesional. Finalmente, a mis centenares de sobrinos, que con sus travesuras y sonrisas me contagiaron para darle vida a una nueva página de mi carrera profesional.

Con cariño:

Ramiro Puc kauil

“!Estudia! No para saber una cosa más, sino para saberla mejor.”

Lucio Anneo Séneca.

CONTENIDO

	Página
LISTA DE CUADROS	iv
LISTA DE FIGURAS	vi
RESUMEN GENERAL	1
ABSTRACT	3
DESCRIPCIÓN GENERAL DE LOS CAPÍTULOS	5
CAPÍTULO I	7
INTRODUCCION GENERAL	7
1.1. Situación de bosques tropicales secundarios	7
1.2. Superficie forestal de selvas en el Sur-Sureste de México	7
1.3. Sistema agrícola roza, tumba y quema en la Península de Yucatán	8
1.4. Los bosques secundarios como fijadores de CO ₂	9
1.5. Importancia de la cuantificación de la biomasa y el análisis de la estructura arbórea en la sucesión secundaria	9
1.6. Uso del enfoque de cronosecuencias en bosques tropicales secundarios	10
1.7. Objetivos de la investigación	11
CAPÍTULO II	12
ESTRUCTURA Y DIVERSIDAD ARBÓREA EN BOSQUES TROPICALES SECUNDARIOS DEL SUR DE QUINTANA ROO, MÉXICO	12
2.1. RESUMEN	12
TREE STRUCTURE AND DIVERSITY IN TROPICAL SECONDARY FORESTS SOUTH SIDE OF QUINTANA ROO, MEXICO	13
2.2. ABSTRACT	13
2.3. INTRODUCCIÓN	14
2.4. OBJETIVOS	15
2.5. MATERIALES Y MÉTODOS	16
2.5.1. Descripción del área de estudio	16
2.5.2. Clima y precipitación	16
2.5.3. Topografía y suelos	17
2.5.4. Vegetación	17

2.5.5.	Ubicación de rodales.....	17
2.5.6.	Sitios de muestreo y colecta de datos.....	18
2.5.7.	Identificación de especies	19
2.5.8.	Cálculo de atributos dasométricos e índices estructurales	19
2.5.8.1.	Densidad arbórea	19
2.5.8.2.	Área basal por hectárea ($m^2 ha^{-1}$).....	20
2.5.8.3.	Índice de Valor de Importancia Relativa (IVIR) estructural	20
2.5.8.4.	Diversidad de especies arbórea (diversidad Alfa)	21
2.5.8.5.	Semejanza florística (Diversidad Beta).....	24
2.5.8.6.	Análisis estadístico	25
2.6.	RESULTADOS	26
2.6.1.	Composición florística	26
2.6.2.	Atributos estructurales	26
2.6.3.	Índice de Valor de Importancia Relativo (IVIR)	28
2.6.4.	Distribución diamétrica.....	31
2.6.5.	Diversidad arbórea (Diversidad Alfa)	34
2.6.6.	Diversidad Beta.....	36
2.7.	DISCUSIÓN.....	38
2.7.1.	Riqueza y composición florística	38
2.7.2.	Atributos estructurales	40
2.7.3.	Índice de Valor de Importancia Relativa (IVIR)	44
2.7.4.	Distribución diamétrica.....	46
2.7.5.	Diversidad Alfa	48
2.7.6.	Diversidad Beta.....	52
2.8.	CONCLUSIONES	57
CAPÍTULO III		58
ACUMULACIÓN DE BIOMASA Y CARBONO EN BOSQUES TROPICALES SECUNDARIOS DEL SUR DE QUINTANA ROO, MÉXICO.....		58
3.1.	RESUMEN.....	58
BIOMASS AND CARBON ACCUMULATION IN TROPICAL SECONDARY FORESTS IN SOUTH OF QUINTANA ROO, MEXICO.....		59

3.2.	ABSTRACT.....	59
3.3.	INTRODUCCIÓN.....	60
3.4.	OBJETIVOS	61
3.5.	MATERIALES Y MÉTODOS	62
3.5.1.	Estimación de volumen de fuste total con corteza	62
3.5.2.	Muestreo de lianas y palmas	63
3.5.3.	Estimación de la biomasa aérea	63
3.5.4.	Estimación de Carbono aéreo.....	63
3.5.5.	Incremento de biomasa y Carbono aéreo	64
3.5.6.	Análisis estadístico.....	64
3.6.	RESULTADOS	66
3.6.1.	Crecimiento e incremento en volumen de fuste total	66
3.6.2.	Acumulación de biomasa aérea.....	68
3.6.3.	Acumulación de biomasa en árboles juveniles	72
3.6.4.	Acumulación de Carbono.....	73
3.7.	DISCUSIÓN.....	74
3.7.1.	Acumulación de volumen de fuste total.....	74
3.7.2.	Acumulación de biomasa aérea.....	75
3.7.3.	Acumulación de biomasa en árboles juveniles	80
3.7.4.	Incremento Medio Anual (IMA) en biomasa	80
3.7.5.	Acumulación de Carbono aéreo.....	82
3.7.6.	Incremento Medio Anual (IMA) de Carbono.....	84
3.8.	CONCLUSIONES	86
	CAPÍTULO IV.....	87
	DISCUSIÓN GENERAL	87
	BIBLIOGRAFÍA	91
	ANEXOS	107

LISTA DE CUADROS

	Página
Cuadro 1. Atributos estructurales para individuos con $dn > 7.5$ cm en en rodales con diferentes edades en el sur de Quintana Roo.	27
Cuadro 2. Especies con mayor Índice de Valor de Importancia Relativa (IVIR) para individuos con $dn > 7.5$ cm en rodales con diferentes edades en el sur de Quintana Roo.	28
Cuadro 3. Especies con mayor Índice de Valor de Importancia Relativa (IVIR) para individuos de $2.5 \geq dn \leq 7.5$ cm en rodales con diferentes edades en el sur de Quintana Roo.	30
Cuadro 4. Riqueza, diversidad y equidad para individuos con $dn > 7.5$ cm en rodales con diferentes edades en el sur de Quintana Roo.	34
Cuadro 5. Valores de t , grados de libertad (gl) y nivel de significancia para individuos con $dn > 7.5$ cm entre rodales en el sur de Quintana Roo.	34
Cuadro 6. Riqueza, diversidad y equidad para individuos con $2.5 \geq dn \leq 7.5$ cm en rodales con diferentes edades en el sur de Quintana Roo.	35
Cuadro 7. Valores de t , grados de libertad (gl) y nivel de significancia para individuos con $dap < 7.5$ cm entre rodales con diferentes edades en el sur de Quintana Roo.	35
Cuadro 8. Coeficientes de similitud florística de Jaccard (J_c) para individuos con $dn > 7.5$ cm entre rodales de diferentes edades en el sur de Quintana Roo.	36
Cuadro 9. Coeficientes de similitud florística de Sorensen (S_o) para individuos con $dn > 7.5$ cm entre rodales con diferentes edades en el sur de Quintana Roo.	36

Cuadro 10. Coeficientes de similitud florística Jaccard (J_c) para individuos $2.5 \geq dn \leq 7.5$ cm entre rodales con diferentes edades en el sur de Quintana Roo.	37
Cuadro 11. Coeficientes de similitud florística de Sorensen (S_o) para individuos $2.5 \geq dn \leq 7.5$ cm entre rodales con diferentes edades en el sur de Quintana Roo.....	37
Cuadro 12. Comparación de la riqueza (S) y diversidad de especies a partir de los índices de Shannon (H'), Simpson (D^{-1}), Alfa de Fisher (α) de bosques tropicales secundarios con diferentes edades de abandono.....	52
Cuadro 13. Ecuaciones utilizadas para la estimación de la biomasa aérea en rodales con diferentes edades en el sur de Quintana Roo.....	65
Cuadro 14. Crecimiento e Incremento Medio Anual (IMA) para volumen de fuste total en rodales de diferentes edades en el sur de Quintana Roo.....	66
Cuadro 15. Biomasa y Carbono aéreo en rodales con diferentes edades en el sur de Quintana Roo.	69
Cuadro 16. Parámetros y estimadores de las ecuaciones de a) Schumacher y b) Holling Type III para predecir la biomasa aérea en rodales con diferentes edades en el sur de Quintana Roo.....	70
Cuadro 17. Acumulación e Incremento Medio Anual (IMA) de biomasa aérea de árboles juveniles en rodales con diferentes edades en el sur de Quintana Roo. ...	72

LISTA DE FIGURAS

	Página
Figura 1. Localización geográfica de los sitios de muestreo en el municipio de Bacalar, Quintana Roo, México.....	16
Figura 2. Forma y tamaño de los sitios de muestreo por edad del bosque tropical secundario	18
Figura 3. Área basal en rodales con diferentes edades en el sur de Quintana Roo.....	27
Figura 4. Distribución diamétrica para individuos con $dn \geq 2.5$ cm en rodales con diferentes edades en el Sur de Quintana Roo.....	32
Figura 5. Distribución diamétrica de especies con mayor dominancia para individuos con $dn > 7.5$ cm en rodales con diferentes edades en el sur de Quintana Roo.	33
Figura 6. Volumen de fuste total con corteza para individuos con $dn > 7.5$ cm en rodales con diferentes edades en el sur de Quintana Roo.....	67
Figura 7. Incremento Medio Anual (IMA) de volumen de fuste total con corteza para individuos con $dn > 7.5$ cm en rodales con diferentes edades en el sur de Quintana Roo.	67
Figura 8. Biomasa en rodales con diferentes edades de abandono en el sur de Quintana Roo.....	68
Figura 9. Acumulación de biomasa aérea a través del tiempo y ajuste de la función de Holling Type III (a) e incremento corriente y medio anual (b) en rodales con diferentes edades de abandono en el sur de Quintana Roo.....	71

ACUMULACIÓN DE BIOMASA Y CARBONO AÉREO EN BOSQUES TROPICALES SECUNDARIOS DEL SUR DE QUINTANA ROO, MÉXICO

Ramiro Puc-Kauil, M.C.
Colegio de Postgraduados, 2014

RESUMEN GENERAL

Los bosques tropicales secundarios presentan una complejidad estructural y una gran diversidad de especies que los hacen altamente dinámicos y productivos. Sin embargo, su regeneración y trayectoria sucesional es variable de acuerdo a las características del ecosistema que se está regenerando y por los factores endógenos y exógenos que intervienen. Para conocer los cambios graduales y temporales que ocurren a través del tiempo, en este trabajo se determinaron los cambios en la fisonomía y dominancia estructural de especies arbóreas y la acumulación de biomasa y carbono aéreo en diferentes etapas sucesionales de la selva media subperennifolia del sur de Quintana Roo. Para ello, se eligieron 5 rodales con edades de siete, 15, 25, 35 y 46 años posteriores al uso agrícola y un rodal maduro con poca evidencia de perturbación antropógena. Se establecieron un total de 18 sitios de muestreo permanente, en donde se midieron árboles juveniles con diámetro normal (dn) de $2.5 \geq dn \leq 7.5$ cm y árboles adultos > 7.5 cm de dn. Los valores de densidad arbórea, área basal, riqueza y diversidad de especies incrementaron conforme aumentó la edad de abandono de la tierra. La composición florística fue similar entre rodales conforme aumentó la edad sucesional, pero entre el rodal maduro y el rodal de siete años la composición fue diferente. La distribución diamétrica de los individuos fue de forma "J" invertida en todos los rodales. Las especies con mayor dominancia estructural a través de la sucesión fueron de *Piscidia piscipula* (L.) Sarg. B., *Lysiloma latisiliquum* (L.) Benth. B., *Bursera simaruba* (L.) Sarg. B. y *Swietenia macrophylla* King. Mientras que, *Brosimum allicastrum* Swartz B. fue la especie dominante en el rodal maduro. La productividad en biomasa se correlacionó positivamente con la edad sucesional. Después de siete años de abandono, el contenido de biomasa fue de $39.75 (\pm 12.0)$ Mg ha⁻¹, mientras que el rodal maduro presentó la máxima acumulación de biomasa con $179.14 (\pm 7.0)$ Mg ha⁻¹. La tasa de acumulación de Carbono, medida

a través del incremento medio anual (IMA), varió de 2.84 (± 0.86) Mg ha⁻¹ año⁻¹ en rodales de siete años a 1.12 (± 0.04) Mg ha⁻¹ año⁻¹ en rodales maduros. Los bosques secundarios de esta región, presentan una constante regeneración y un reservorio natural de especies nativas con un potencial de aprovechamiento sostenible y conservación. A demás, tienen un alto potencial como fijadores de CO₂.

Palabras clave: Fisonomía, riqueza y diversidad de especies, sucesión, incremento medio anual en biomasa.

AVOBEGRIUND BIOMASS AND CARBON ACCUMULATION IN TROPICAL SECONDARY FORESTS OF SOUTH QUINTANA ROO, MEXICO

Ramiro Puc-Kauil, M.C.
Colegio de Postgraduados, 2014

ABSTRACT

Secondary tropical forests have a high structural complexity and great tree species diversity that make them highly dynamic and productive. However, their regeneration and successional trajectory is variable according to the ecosystem features that is regenerating and endogenous and exogenous factors involved. To know temporary and gradual changes that occur through ecological succession, in this work we determined changes in the physiognomy and structural dominance of tree species and the biomass and carbon accumulation in different successional stages of the medium sub-evergreen tropical forest in south Quintana Roo. We selected five stands of seven, 15, 25, 35 and 46 years after agricultural use and a mature stands with little evidence of anthropogenic disturbance. A total of 18 permanent sampling plots were established, where juvenile trees with diameter at breast height (dn) of $2.5 \geq dn \leq 7.5$ cm, and adult trees > 7.5 cm of dn we measured. The values of tree density, basal area, species richness and diversity increased with stand age. The floristic composition was similar among successional stands as age increased, but between the mature stand and the stand of seven years old the floristic composition differed. The diameter distribution showed a inverted "J" shape in all stands. The species with higher structural dominance through the succession were *Piscidia piscipula*, *Lysiloma latisiliquum*, *Bursera simaruba* and *Swietenia macrophylla*. While, *Brosimum allicastrum* was the dominant species in the mature stand. The biomass was positively correlated with stand age in the secondary succession. After seven years, the biomass content was $39.75 (\pm 12.0)$ Mg ha⁻¹, while the mature stand presented the highest biomass accumulation with $179.14 (\pm 7.0)$ Mg ha⁻¹. The rate of carbon accumulation, measured by the mean annual increment (IMA), ranged between $2.84 (\pm 0.86)$ Mg ha⁻¹ in stands of seven years, to $1.12 (\pm 0.04)$ Mg ha⁻¹ in the mature stand. Tropical Secondary forests of this region have a constant regeneration and are a natural

reservoir of native species with potential for sustainable use and conservation. In addition, they have high potential for CO₂ sequestration.

Keys words: physiognomy, species richness and diversity, succession, biomass mean annual increment.

DESCRIPCIÓN GENERAL DE LOS CAPÍTULOS

CAPÍTULO I

En este capítulo se aborda la introducción general de la investigación. Aquí se expresa la importancia ecológica, económica y social de los bosques tropicales maduros y de los bosques secundarios; sin pasar por alto la situación actual de los mismos. Asimismo, se enfatiza el potencial que tienen los bosques secundarios como fijadores y reservorios de Carbono. Por ello, se remarca la necesidad y la importancia de estimar la biomasa forestal como un componente del ciclo global del Carbono.

También, se da a conocer la importancia de caracterizar los bosques en crecimiento, ya que la información obtenida puede servir como base para la parametrización de modelos para proyectar la recuperación de los bosques tropicales posterior a perturbaciones antropógenas. Para ello, se aborda el enfoque de cronosecuencias como una herramienta para el estudio de la dinámica sucesional de los bosques tropicales. Finalmente se menciona los objetivos que condujeron a realizar esta investigación.

CAPÍTULO II

Para caracterizar los procesos de cambio gradual que ocurren a través de la sucesión secundaria, en este capítulo se determinaron y compararon los principales atributos estructurales de diferentes edades de bosques secundarios. Por ejemplo, la densidad arbórea por hectárea, el área basal e Índice de Valor de Importancia (IVI). Este índice jerarquiza la dominancia de cada especie en el plano horizontal de un bosque determinado.

De igual modo, se calcularon la riqueza y diversidad alfa mediante el Índice de Riqueza de Especies de Margalef (D_{MG}) y los Índices de diversidad de Shannon-Wiener (H') y de Simpson (D). Estos índices buscan caracterizar la diversidad de una muestra o de una comunidad por un único número. Toman en cuenta dos factores a) riqueza de especies, y b) la equidad (uniformidad de las especies).

Para conocer el grado de similitud entre las edades del bosque, se utilizó el Coeficiente de Semejanza Florística (diversidad beta) de Jaccard (S_o) y Sorensen (S_c). Básicamente la diversidad beta, expresa el reemplazo espacial o cambio en la composición de especies a través de un gradiente y los valores son expresados en porcentaje. Finalmente, se realizó una discusión, donde se examinan los resultados obtenidos en este trabajo y se comparan con otros estudios relacionados a este tema de investigación.

CAPÍTULO III

En este apartado se presentan los resultados de los principales componentes del bosque. Por ejemplo el volumen de madera, la acumulación de biomasa y Carbono aéreo. Con base a los datos de volumen y biomasa medidos en campo, se estimó la acumulación de biomasa aérea a través del tiempo mediante la función de Hollyng Type III. Finalmente se menciona la capacidad de acumulación de biomasa y Carbono de los bosques, medido a través del Incremento Medio Anual (IMA).

Los componentes del bosque (volumen y biomasa) son importantes para determinar la retención de Carbono y el potencial económico de los bosques disponibles para el suministro de madera. Además son esenciales para las estimaciones de productividad de los bosques y los flujos de Carbono basados en los cambios secuenciales en la biomasa.

CAPÍTULO IV

En esta sección se plantea la discusión general referente al capítulo II y III. Al mismo tiempo, se mencionan algunas recomendaciones que se deben considerar para futuras investigaciones bajo el mismo enfoque propuesto en este trabajo. Finalmente, se describen las conclusiones en donde aborda las implicaciones de los resultados del capítulo II y III.

CAPÍTULO I

INTRODUCCION GENERAL

1.1. Situación de bosques tropicales secundarios

Los bosques tropicales son los ecosistemas vegetales con mayor biodiversidad del mundo (Myers *et al.*, 2000; Kauffman *et al.*, 2009), el incremento en la demanda de recursos naturales para satisfacer a las poblaciones humanas (Wright, 2005; Geist y Lambin, 2003), han conducido a una disminución y pérdida progresiva de los bosques maduros del mundo (Kammesheidt, 2002; MEA, 2005; Wright, 2005). Esta problemática se ha observado principalmente en países subdesarrollados (FAO, 2007).

A raíz de la disminución generalizada de los bosques maduros, existe un aumento de los bosques secundarios (del Valle *et al.*, 2011). Estos son los elementos que dominan el paisaje de diversas regiones del mundo y su valor en los trópicos es muy alto desde diferentes puntos de vista (Bonner *et al.*, 2013; FAO, 2013; del Valle *et al.*, 2011).

Los bosques secundarios tropicales conservan y evitan la pérdida de la biodiversidad (Bonner *et al.*, 2013; Letcher y Chazdon, 2009; Wright *et al.*, 2005), juegan un papel importante en el ciclo global del Carbono (Achard *et al.*, 2002; Gower, 2003; Ngo *et al.*, 2013; Torres y Guevara, 2002) y tienen un enorme potencial para el desarrollo del sector forestal a nivel local, regional y nacional (Berti, 2001; Matta y Schewitzer, 2012).

1.2. Superficie forestal de selvas en el Sur-Sureste de México

México tiene aproximadamente 139.5 millones de hectáreas en superficie forestal, siendo los matorrales xerófilos los que ocupan la mayor parte de la superficie con el 41.5%, seguido de los bosques templados con el 24%, las selvas 23% y los pastizales con el 8.8% (SEMARNAT, 2012).

Los estados con mayor superficie con selvas húmedas y subhúmedos son Campeche (3,941,145 ha), Quintana Roo (3,527,809 ha), Yucatán (2,690,945 ha), Oaxaca (2,657,000 ha), Chiapas (1,972,139 ha), Veracruz (839,867 ha) y Tabasco (190,915 ha) (Simula *et al.*, 2006; SEMARNAT, 2012). Sin embargo, en estas regiones existen grandes extensiones de áreas deforestadas, terrenos con campos de cultivo y potreros cubiertos con vegetación en crecimiento (Guevara *et al.*, 2005).

A nivel nacional, la vegetación secundaria que incluye selva alta, mediana y baja es de aproximadamente 19,119,554.34 ha (CONAFOR, 2010). Quintana Roo, posee cerca de 3.6 millones de ha de selva, lo que equivale al 84% de la superficie estatal. Sin embargo, la vegetación con mayor superficie estatal es la selva mediana subperennifolia con aproximadamente de 2.92 millones de ha. (INEGI, 2010).

1.3. Sistema agrícola roza, tumba y quema en la Península de Yucatán

En las últimas décadas, el noreste del estado de Yucatán, ha experimentado una creciente cantidad de cambio en el uso de la tierra, que van desde la tala selectiva de especies arbóreas a la generalizada agricultura migratoria de roza, tumba y quema (Lawrence, 2005). Estas actividades han propiciado el incremento de pequeños fragmentos de vegetación madura y amplias áreas de vegetación secundaria (Reyes-Hernández *et al.*, 2003).

El sureste del estado de Quintana Roo y suroeste de Campeche tienen el segundo porcentaje más alto de cubierta forestal en México, pero también el porcentaje mas alto de deforestación (Urquiza-Haas *et al.*, 2007), solo por debajo del estado de Chiapas.

La vegetación de Quintana Roo, comprende un mosaico de selvas creciendo en diferentes estados de sucesión. Una cuestión central en el estudio de la dinámica sucesional, es conocer cómo ocurren los cambios graduales y temporales en la estructura y composición florística en los estadios sucesionales (Jepsen, 2006); así como en el ritmo de cambio de la biomasa forestal y el Carbono (Chave *et al.*,

2004; Silver *et al.*, 2000), posterior a las perturbaciones antropogénas (Chazdon, 2003; Chazdon *et al.*, 2007).

1.4. Los bosques secundarios como fijadores de CO₂

Las estimaciones precisas de las emisiones globales de Carbono dependen de la cuantificación de las reservas de este elemento en los bosques secundarios (Chave *et al.*, 2004; Houghton *et al.*, 2001; Urquiza-Haas *et al.*, 2007), sobre todo, si sabemos que el 60% de todos los bosques tropicales del mundo lo representan bosques degradados y secundarios (ITTO, 2002). Además son ecosistemas importantes como sumideros de Carbono después de las pérdidas asociados con la deforestación (Eaton y Lawrence, 2009).

La biomasa es una variable clave para entender el papel de los bosques en el ciclo global del Carbono, ya que representa el potencial de emisiones de CO₂ a la atmósfera a través de la quema de biomasa o cuando los bosques son degradados o convertidos a otros usos de suelo (Malhi y Grace, 2000). Al mismo tiempo, es esencial para entender la dirección y magnitud de los flujos de Carbono en los sistemas terrestres (Cairns *et al.*, 2003).

1.5. Importancia de la cuantificación de la biomasa y el análisis de la estructura arbórea en la sucesión secundaria

La cantidad de biomasa en un bosque, es una medida útil para evaluar los cambios en la estructura del bosque (Brown, 1997). Por lo tanto, para una mejor comprensión de la variación en la estructura del bosque, es necesaria la cuantificación de la biomasa aérea. Sobre todo porque las reservas de Carbono aéreo son determinadas principalmente por la frecuencia y tamaño de la distribución de los árboles (Clark y Clark, 2000).

De manera que al evaluar la estructura y composición de las especies arbóreas, permite también determinar las tasas de cambio en la acumulación de la biomasa y Carbono conforme avanza la edad sucesional (Cairns *et al.*, 2003). Por consiguiente, conocer la estructura de la vegetación, es útil para la caracterización de las comunidades vegetales (Dimitris, 2008).

1.6. Uso del enfoque de cronosecuencias en bosques tropicales secundarios

En los bosques tropicales de clima cálido, es difícil estimar periódicamente la acumulación de biomasa aérea, puesto que no todas las especies o muy pocas presentan anillos de crecimiento periódicos. Por esta razón, se dificulta realizar análisis troncales para determinar las tasas de crecimiento de los árboles y estimar las tasas de acumulación de biomasa aérea a través del tiempo.

En México, son pocos los estudios que se realizan a largo plazo en estas comunidades vegetales. Sobre todo en aquellos sitios que se encuentran fuertemente influenciados por la edad o tiempo desde la ocurrencia al último disturbio de remplazo (Torres y Guevara, 2002).

Por consiguiente, para determinar los cambios graduales o la dinámica temporal de la estructura de los bosques tropicales (Walker *et al.*, 2010) es ampliamente utilizado el enfoque de cronosecuencias (Chazdon *et al.*, 2007; Foster y Tilman 2000; Hughes *et al.*, 1999; Letcher y Chazdon, 2009; Orihuela-Belmonte *et al.*, 2013; Vargas *et al.*, 2008).

El enfoque de cronosecuencias, es un método que sustituye espacio por tiempo (Aide *et al.*, 2000; Dewalt *et al.*, 2000; 2003; Jepsen, 2006; Walker *et al.*, 2010; Ruíz *et al.*, 2005). De manera que puede inferir una tendencia o patrones de crecimiento de un conjunto de rodales (Chazdon *et al.*, 2007). Al mismo tiempo es multifacético, lo cual permite monitorear patrones y procesos durante el desarrollo de las comunidades a través del tiempo (Walker *et al.*, 2010).

Con base a la información del enfoque de cronosecuencias, se pueden caracterizar estructuralmente las comunidades vegetales a través del tiempo. Al mismo tiempo puede servir como base para la parametrización de modelos para proyectar la recuperación de los bosques tropicales en términos de biomasa, posterior a perturbaciones antropógenas y naturales.

1.7. Objetivos de la investigación

De acuerdo a lo anterior y por la importancia ecológica y económica que representan los bosques secundarios se realizó el presente estudio, cuyos objetivos son las siguientes: 1) Determinar la estructura y composición arbórea en bosques secundarios con diferentes edades, 2) Estimar la acumulación de biomasa y Carbono aéreo a través de una cronosecuencia de 46 años en sitios abandonados posterior a las actividades agrícolas (roza, tumba y quema) y 3) Construir una curva de acumulación de biomasa posterior a las perturbaciones en la selva mediana subperennifolia del sur de Quintana Roo.

CAPÍTULO II

ESTRUCTURA Y DIVERSIDAD ARBÓREA EN BOSQUES TROPICALES SECUNDARIOS DEL SUR DE QUINTANA ROO, MÉXICO

2.1. RESUMEN

Los bosques tropicales secundarios representan una fuente importante de biodiversidad. Sin embargo, su importancia potencial real es aún poco conocida, principalmente, en relación a los atributos estructurales durante la sucesión ecológica. Por lo anterior, en este trabajo se analizó la estructura y diversidad arbórea en bosques secundarios en el municipio de Bacalar, Quintana Roo. Para ello, se eligieron cinco rodales con edades de siete, 15, 25, 35 y 46 años y un rodal maduro, en donde se establecieron 18 sitios de muestreo. Se midieron árboles juveniles con diámetro normal (dn) de $2.5 \geq dn \leq 7.5$ cm y árboles adultos >7.5 cm de dn. Se registraron 76 especies y 30 familias incluyendo árboles juveniles y adultos. Las familias con mayor riqueza fueron Fabaceae, Sapotaceae, Moraceae y Rubiaceae. El área basal para árboles adultos, incrementó hasta los 35 años de edad del bosque. Las especies con mayor importancia estructural en rodales de siete, 15 y 25 años de abandono fue *Piscidia piscipula* y *Lysiloma latisiliquum*. En rodales de 35 y 46 años fueron *Bursera simaruba* y *Swietenia macrophylla*. Mientras que, *Brosimum alicastrum* destacó como la especie más importante en rodal maduro. En árboles juveniles, la dominancia de especies fue diferente entre rodales. La distribución de los individuos a partir de 2.5 cm disminuyó con el incremento del diámetro y la edad de abandono de la tierra. Los valores de la diversidad alfa en árboles juveniles y adultos, incrementaron a través de la sucesión secundaria. La diversidad beta para arboles adultos, mostró que la similitud florística de Jaccard entre el rodal maduro y los rodales de la sucesión secundaria fue del 2 al 23% y en árboles juveniles fue del 5 al 13%. Los bosques secundarios de esta región, representan un reservorio natural de especies nativas con un potencial de aprovechamiento sostenible y conservación.

Palabras clave: Sucesión ecológica, roza, tumba y quema, atributos estructurales, diversidad alfa y beta.

TREE STRUCTURE AND DIVERSITY IN TROPICAL SECONDARY FORESTS SOUTH SIDE OF QUINTANA ROO, MEXICO

2.2. ABSTRACT

Secondary tropical forests represent an important source of biological diversity. However, its real potential importance is still little known; mainly respect the structural attributes during ecological succession. Therefore, in this work was analyzed the structure and diversity of tree in secondary forests in the municipality of Bacalar, Quintana Roo. Then, we chose five stands with ages of seven, 15, 25, 35 and 46 years and a mature forest, where 18 sampling plots were established. Juvenile trees measured with normal diameter (dn) of $2.5 \geq dn \leq 7.5$ cm and adult trees > 7.5 cm of dn. We recorded 76 species and 30 families including juvenile and adult trees. The richest families were Fabaceae, Sapotaceae, Moraceae, and Rubiaceae. Adult tree basal area, increased up to 35 years of age of the forest. Species with greater structural importance in stands of seven, 15, and 25 years of abandon were *Piscidia piscipula* y *Lysiloma latisiliquum*. Stands of 35 and 46 years were *Bursera simaruba* and *Swietenia macrophylla*. While that, *Brosimum alicastrum* out as the most important species in the mature stand. On young trees, the dominance of species was different between stand ages. The distribution of individuals with dn from 2.5 cm decreased with the increase in the diameter and the age of abandon of stand. The values of alpha diversity in trees juvenile and adult, increased throught the secondary succession. Beta diversity for trees adults, showed that Jaccard floristic similarity between the mature stand and the stands of secondary forests was from 2 to 23% and in juvenile trees it was from 5 to 13%. Secondary forests in this region represent a natural reservoir of native species with potential for sustainable use and conservation.

Keys words: Ecological succession, slash and burn, structural attributes and beta alpha diversity.

2.3. INTRODUCCIÓN

Los bosques tropicales secundarios representan una fuente importante de diversidad biológica (Brook *et al.*, 2006; Laurence, 2007). También, son considerados fuentes de productos maderables y no maderables e importantes por las funciones ambientales que desempeñan (Enrich *et al.*, 2000; Foley *et al.*, 2007; Guariguata y Ostertag, 2001). Sin embargo, su papel en la conservación de la biodiversidad sigue siendo poco conocida (Chazdon *et al.*, 2009).

Continuamente los bosques secundarios se encuentran en riesgo de degradación (Lugo y Helmer, 2004). Situación que conlleva a modificaciones drásticas en los procesos del ecosistema y en los servicios ecosistémicos (Ferguson *et al.*, 2003) como las cadenas tróficas (Bunn *et al.*, 1999), en el secuestro de Carbono (Feldpausch *et al.*, 2005) y en el balance energético de la superficie terrestre (Southworth, 2004).

En algunas regiones del trópico como la Península de Yucatán, los bosques secundarios son parte de un sistema dinámico de cambio de uso de suelo a favor de los usos agrícolas de la tierra (Cairns *et al.*, 2003). La intensidad de uso de la tierra pueden conducir a la sucesión en trayectorias diferentes y limitan la recuperación de los bosques tanto estructuralmente como en la composición florística (Lugo y Helmer, 2004; Guariguata y Ostertag, 2001; Chazdon, 2003).

Los bosques secundarios son aún poco estudiados. Por eso es importante implementar estudios para conocer cómo ocurren los cambios graduales y temporales en la estructura y composición florística posterior a las perturbaciones antropógenas (Jepsen, 2006; Chazdon, 2003; Chazdon *et al.*, 2007).

A través del estudio de la dinámica sucesional, se pueden generar conocimientos de la trayectoria de la sucesión secundaria (Chazdon *et al.*, 2009). Esto es crucial para entender la respuesta de la vegetación a las perturbaciones como la actividad agrícola (Guariguata y Ostertag, 2001; Chazdon *et al.*, 2007; Wriqth, 2005).

Reconocer y generar conocimiento del potencial ecológico y económico de los bosques secundarios, es una oportunidad para establecer criterios para el desarrollo rural. De ello, resulta importante establecer estrategias sustentables en las actividades agrícolas y en la conservación de los ecosistemas forestales. Por

consiguiente, esta investigación tuvo como prioridad realizar un estudio para conocer el desarrollo de la estructura y recuperación de los bosques secundarios del sur de Quintana Roo. Para ello se establecieron los siguientes objetivos:

2.4. OBJETIVOS

1. Analizar la estructura y diversidad arbórea en diferentes edades de abandono del bosque tropical secundario del sur de Quintana Roo.

2.5. MATERIALES Y MÉTODOS

2.5.1. Descripción del área de estudio

Este estudio se realizó en los ejidos de Blanca Flor, Buena Fe y en el Sitio Experimental San Felipe Bacalar del Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP), Municipio de Bacalar, Quintana Roo, México (Figura 1). La cabecera municipal se ubica entre las coordenadas, 18° 40' 37" de Latitud Norte y 88° 23' 43" de Longitud Oeste, a una altitud promedio de 10 m.s.n.m. (Careaga, 1997).

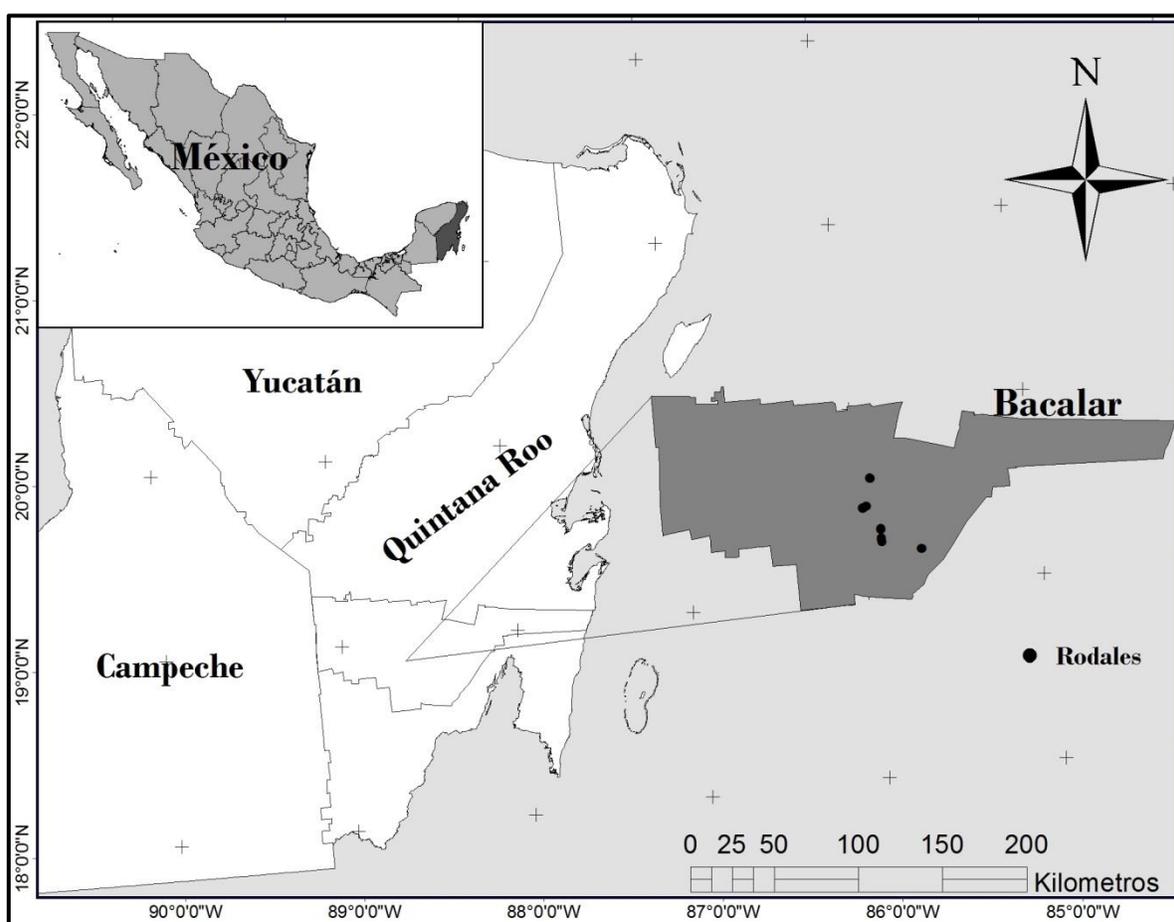


Figura 1. Localización geográfica de los sitios de muestreo en el municipio de Bacalar, Quintana Roo, México.

2.5.2. Clima y precipitación

Con base a la clasificación de Köppen modificada por García (1983), el clima prevaeciente se clasifica como Aw_1'' (x')i, que corresponde a cálido subhúmedo

intermedio con lluvias en verano. La oscilación térmica promedio mensual es menor a 5 °C (García *et al.*, 1998; INEGI, 2009). La temperatura media anual es de 26.5 °C y la precipitación es superior a 1,300 mm anuales (INEGI, 2009).

2.5.3. Topografía y suelos

La topografía del terreno es casi plana. Los tipos de suelos de la región corresponden a Gleysol (Sabana), Vertisol (Ak'alché), Litosol (Tsek'el), Luvisol crómico (K'ankab), Vertisol pélico (Yax-hoom) y Rendzina (Kakab) (FAO-UNESCO, 1990).

2.5.4. Vegetación

La vegetación predominante de la región, es la selva mediana subperennifolia con una altura del dosel de 15 a 25 m (Miranda y Hernández, 1963; Valdez-Hernández e Islebe, 2011). Las especies arbóreas más comunes de este tipo de vegetación incluyen a *Brosimum alicastrum* Swartz B. (Ramón), *Caesalpinia gaumeri* Greenm. (Kitan Ché), *Coccoloba acapulcensis* Standl. (Topyub), *Metopium brownei* (Jacq.) Urban L. & N. (Chechen negro), *Nectandra coriacea* (Sw.) Griseb. (Sip Ché), *Manilkara zapota* (L.) Van Royen (Zapote), *Pouteria unilocularis* (Donn. Sm.) Baehni (Zapotillo), *Sideroxylon foetidissimum* Jacq. (Caracolillo), *Bursera simaruba* (L.) Sarg. B. (Chaca Rojo) (Cairns *et al.*, 2003, Valdez-Hernández e Islebe 2011). La riqueza de especies oscila entre 45 y 80 especies por hectárea (Cairns *et al.*, 2003; Whigham *et al.*, 1991).

2.5.5. Ubicación de rodales

Los rodales se ubicaron dentro de un mosaico de vegetación secundaria que caracteriza la región. Se eligieron cinco rodales bajo un enfoque de cronosecuencias (Chazdon *et al.*, 2007) conformada por edades de siete, 15, 25, 35 y 46 años después del abandono de las tierras agrícolas y un bosque maduro con poca evidencia de perturbación. La información de la edad del bosque y la

historia de uso de la tierra se determinó mediante entrevistas con los propietarios de cada bosque como lo sugiere Fonseca *et al.* (2011).

2.5.6. Sitios de muestreo y colecta de datos

En cada rodal seleccionado, se establecieron tres sitios permanentes de muestreo bajo el diseño de muestreo modificado de Killen *et al.* (1998) para zonas tropicales con vegetación secundaria (Figura 2). En total fueron 18 sitios de muestreo permanente en los seis rodales. Se numeraron todos los individuos con diámetro normal (dn) >7.5 cm en sitios de muestreo con superficies de 100 m^2 ($10\text{ m} \times 10\text{ m}$) en los rodales de 7 y 15 años de edad; 200 m^2 ($10\text{ m} \times 20\text{ m}$) en rodales de 25 y 35 años; y de 500 m^2 ($10\text{ m} \times 50\text{ m}$) en el rodal de 46 años y el rodal maduro.

La colecta de datos de individuos juveniles ($2.5 \geq dn \leq 7.5$ cm) se realizó en subsitios de 9 m^2 ($3\text{ m} \times 3\text{ m}$) anidados en cada una de los sitios correspondientes a cada edad del rodal. A cada uno de los individuos numerados se le midieron su dn (1.30 m sobre el nivel del suelo) en cm con una cinta diamétrica y la altura total en metros se obtuvo con una vara telescópica graduada en cm.

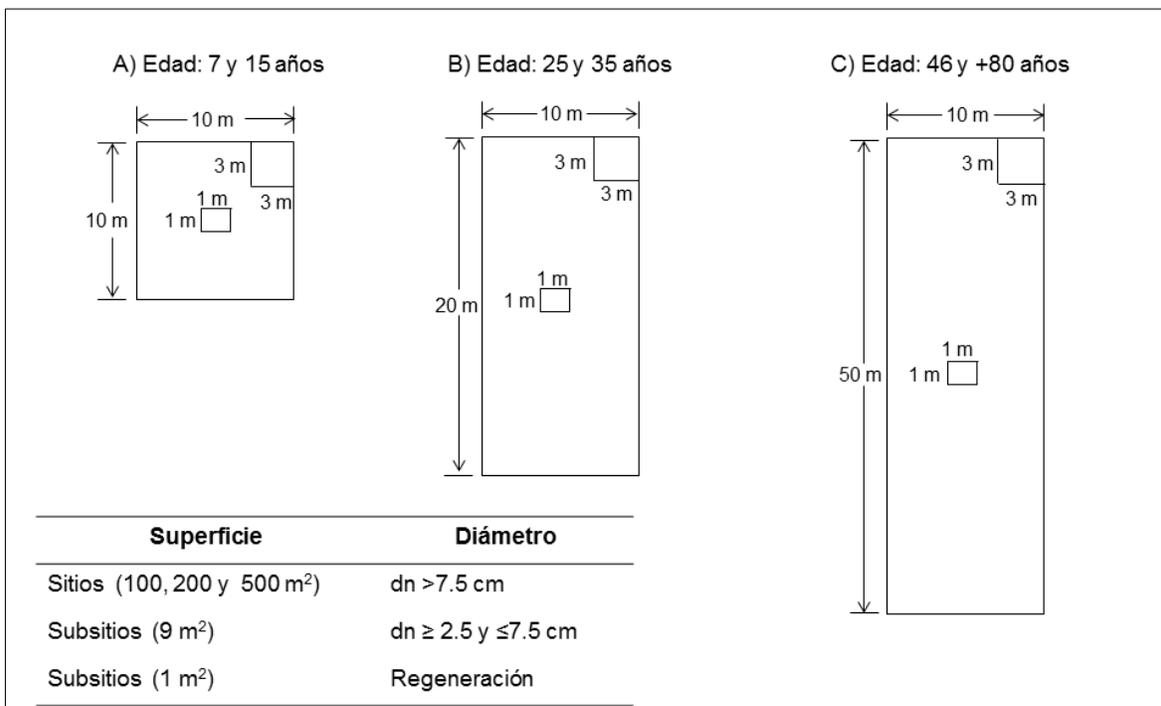


Figura 2. Forma y tamaño de los sitios de muestreo por edad del bosque tropical secundario (Modificado de Killen *et al.*, 1998)

2.5.7. Identificación de especies

Los individuos registrados se identificaron hasta el nivel de especies. En campo se registró el nombre común de los individuos, misma que se realizó con el apoyo de un identificador de las especies arbóreas, con amplio conocimiento de la vegetación de la región y participación en el Inventario Nacional Forestal y de Suelos Region 4, que se desarrolla en la Península de Yucatán. Los individuos que no se reconocieron en campo, por la ausencia de estructuras reproductivas, no se lograron identificar a nivel de especie.

Posteriormente, se elaboró un listado de los nombres comunes de los individuos registrados para obtener el nombre científico de los individuos a nivel de especie. Lo cual se realizó mediante la consulta de la base digital de la Flora de la Península de Yucatán del Herbario del Centro de investigación Científica de Yucatán A. C. (CICY). Finalmente, las especies identificadas se corroboraron con el listado florístico de la base de datos del Jardín Botánico de Missouri (www.tropicos.org).

2.5.8. Cálculo de atributos dasométricos e índices estructurales

Los atributos dasométricos e índices estructurales correspondientes a este capítulo, se reportan por edad de abandono del bosque.

2.5.8.1. Densidad arbórea

El número de individuos por hectárea se calculo con la siguiente ecuación:

$$NASE = \sum_{i=1}^n Arb_i \quad \text{Ec. 1}$$

$$NHAE = (NASE)/(FC) \quad \text{Ec. 2}$$

Donde:

NASE= Número de árboles por edad

Arb_i=Suma de los árboles por cada edad.

i= 1, 2,...n.

NHAE= Árboles por hectárea por edad

FC= Factor de conversión a ha (superficie total de los tres sitios de muestreo por edad, dividido entre 0.03 0.06 y 0.15).

2.5.8.2. Área basal por hectárea ($m^2 ha^{-1}$).

Calculada como:

$$ABA_{(m^2)} = \frac{\Pi}{4} D^2 = 0.7854 D^2 \quad \text{Ec. 3}$$

$$ABE = \sum_{i=1}^n (0.7854 D_i^2) \quad \text{Ec. 4}$$

$$ABHE_{(m^2 ha^{-1})} = (ABS)/(FC) \quad \text{Ec. 5}$$

Donde:

ABA=Área basal por árbol (m^2).

ABE=Área basal por edad (m^2)

ABHE=Área basal ($m^2 ha^{-1}$) por edad

D= Diámetro normal expresado en metros.

i= 1, 2,...n.

$\pi=3.141592$

2.5.8.3. Índice de Valor de Importancia Relativa (IVIR) estructural

Se calculó el IVIR para individuos de $2.5 \geq dn \leq 7.5$ y >7.5 cm. El IVIR jerarquiza la dominancia e importancia ecológica de cada especie dentro de una comunidad vegetal (Mostacedo y Fredericksen, 2000). Se calculó con la siguiente ecuación (Curtis y McIntosh, 1951):

$$IVIR = \frac{(Dr + Dr + Fr)}{3} \quad \text{Ec. 6}$$

Donde:

Dr= Dominancia relativa (área basal relativa)

Dr= Densidad relativa.

Fr= Frecuencia relativa.

Los valores relativos se obtienen dividiendo el valor absoluto de cada especie entre la suma de los valores absolutos de todas especies registradas por edad de abandono y posteriormente cada una se multiplican por 100.

2.5.8.4. Diversidad de especies arbórea (diversidad Alfa)

Índice de riqueza de especies de Margalef (D_{MG})

Este índice considera la cantidad de especies (S) y el número de individuos (N) presentes en un determinado espacio geográfico (Magurran, 1988; Díaz, 1993). Se calculó mediante el índice de Margalef (1977):

$$D_{mg} = \frac{S-1}{\ln N} \quad \text{Ec. 7}$$

Donde:

Ln= Logaritmo natural (base e).

Índice de diversidad de Shannon-Wiener

Este índice es una propuesta de cálculo derivado de la teoría de la información que combina riqueza y uniformidad de un área muestreada (Magurran, 1998). Es decir, es un índice de equidad (E) que expresa uniformidad de los valores de importancia a través de las especies de un determinado espacio geográfico (Díaz, 1993). Asume que los individuos son seleccionados al azar de una población finita y que todas las especies están representadas en la muestra. Por lo tanto, mide el grado de incertidumbre que existe para predecir la especie a la cual pertenece un individuo extraído aleatoriamente de la muestra (Magurran, 1998; Moreno, 2001). Para un número dado de especies e individuos, la función tendrá un valor mínimo cuando todos los individuos pertenecen a una misma especie y un valor máximo cuando todas las especies tengan la misma cantidad de individuos (Miranda, 1999). Se calculó como sigue:

$$H' = -\sum_{i=1}^S p_i \ln p_i \quad \text{Ec. 8}$$

Donde:

S= Número de especies en la muestra

p_i = Proporción de individuos o la abundancia relativa que se encuentran en la i -ésima especie (especie i) y se estima mediante n_i/N_i .

n_i = Es el total de individuos de la i -ésima especie.

N= Es el número total de individuos muestreados

Ln= Logaritmo natural (base e).

El valor para este índice se encuentra entre 1 y 5; generalmente se encuentra entre 1.5 y 3.5 y raramente sobrepasa a 4.5 (Margalef, 1972). El valor del índice se ve afectado por la abundancia de la especie mas común, a pesar de ello, es ampliamente aceptado para estudios de diversidad estructural (Magurran, 1988). Por otro lado, Hutcheson (1970) señala que el índice se distribuye de forma normal.

La equidad se calculó de la forma siguiente:

$$E = \frac{H'}{\sum \ln S} = - \sum p_i \ln p_i \quad \text{Ec. 9}$$

Donde:

S= Número total de especies en el rodal

De acuerdo con Zarco-Espinosa *et al.*, (2010), a medida que aumenta el valor del índice de Margalef y Shannón, se tiene mayor riqueza y diversidad de especies; y cuando el valor de la equidad es cercano a 1 indica abundancia equitativa de especies y cercano a 0 dominancia de una sola especie.

Índice de diversidad de Simpson (D)

Al igual que el índice de diversidad de Shannon-Wiener, mide la heterogeneidad que involucra la riqueza de especies y la abundancia (uniformidad) de las mismas en un determinado espacio geográfico. Es una medida de dominancia que cuantifica la probabilidad que dos individuos elegidos aleatoriamente en una

comunidad finita pertenezcan a una misma especie. La probabilidad está fuertemente influida por las especies más dominantes. Es decir, el índice se inclina fuertemente hacia las especies más abundantes en la muestra, mientras que es menos sensible a la riqueza de especies (Magurran, 1988; Moreno, 2001). El valor fluctúa entre 0 y 1 (Miranda, 1999). Se mide con la siguiente ecuación:

$$D = \sum \left[\frac{n_i(n_i-1)}{N(N-1)} \right] \quad \text{Ec. 10}$$

Donde:

n_i = El número de individuos en la i -ésima especie.

N = El total del número de individuos de la muestra.

Un valor alto de D denota una dominancia alta y escasa participación de individuos de pocas especies, mientras que valores pequeños de D indican una baja dominancia y una distribución más uniforme de los individuos entre las especies. Por lo cual, a medida que D aumenta, la diversidad decrece. Por lo tanto, el índice se expresa como $1/D$ (Magurran, 1988).

El índice de Simpson presenta baja sensibilidad al tamaño muestral, a pesar de verse afectado por las especies más comunes. Pero tiene una gran amplitud de uso (Miranda, 1999).

Prueba de t de Hutcheson

A partir de los valores de diversidad de Shannon-Wiener, se determinó las diferencias estadísticas existentes entre la diversidad de cada edad de abandono del bosque. Para ello, se empleó el método de t modificado de Hutcheson, como se muestra en la ecuación 7 (Magurran, 1988):

$$t = \frac{H'_1 - H'_2}{\left(\text{Var } H'_1 + \text{Var } H'_2 \right)^{\frac{1}{2}}} \quad \text{Ec. 11}$$

Donde:

H'_1 = Valor del índice de Shannon para la edad 1.

H'_2 = Valor del índice de Shannon para la edad 2.

$\text{Var } H'_1$ = Varianza del índice de Shannon para la edad 1.

Var H'_2 = Varianza del índice de Shannon para la edad 2.

La varianza de H' se calculó con la siguiente ecuación:

$$\text{Var } H' = \frac{\sum p_i (\ln p_i)^2 - (\sum p_i \ln p_i)^2}{N} + \frac{S-1}{2N^2} \quad \text{Ec. 12}$$

Donde:

P_i = Proporción de individuos de la especie i .

N = Número total de individuos

S = Número total de especies

Una vez obtenido los valores de t , se procedió a calcular los grados de libertad (gl) y así proceder a la comparación de los valores de diversidad entre las edades del bosque. Se utilizó la siguiente ecuación:

$$gl = \frac{(\text{Var } H'_1 + \text{Var } H'_2)^2}{(\text{Var } H'_1)^2 / N_1 + (\text{Var } H'_2)^2 / N_2} \quad \text{Ec. 13}$$

Donde:

N_1 = Número de individuos en la edad 1.

N_2 = Número de individuos en la edad 2.

2.5.8.5. Semejanza florística (Diversidad Beta)

La diversidad beta, mide el grado de asociación o similitud de sitios bajo estudio (Magurran, 1988). También, es una medida que permite expresar el reemplazo espacial en la composición de las especies entre dos o mas áreas (Koleff, 2005). Para el análisis comparativo entre la diversidad específica o semejanza florística entre las edades de abandono del bosque, se realizó mediante los índices de Jaccard y Sorensen (Magurran, 1988):

Coefficiente de semejanza florística de Jaccard (S_j)

$$C_j = \frac{j}{(a+b-j)} \times 100 \quad \text{Ec. 14}$$

Coeficiente de semejanza florística de Sorensen (Sc)

$$C_s = \frac{2j}{(a+b)} \times 100$$

Ec. 15

Donde:

Cj= índice de semejanza florística de Jaccard.

Cs= índice de semejanza florística de Sorensen.

a= Número de especies presentes en la edad a.

b= Número de especies presentes en la edad b.

j= Número de especies comunes en ambas edades.

A medida que los valores de estos coeficientes se acercan a 100%, los rodales en comparación presentan una mayor semejanza florística. En general, el coeficiente de Jaccard y Sorensen, miden la heterogeneidad dentro de un hábitat, a través de la determinación del cambio en la composición de especies a lo largo de un gradiente. Sus valores se expresan en tasas de cambio de la composición de las especies. Una desventaja, porque los coeficientes no consideran la abundancia de las especies (Magurran, 1988).

2.5.8.6. Análisis estadístico

El cálculo de los tres índices se realizó con el programa *Species Diversity and Richness 4 Ver. 2007* (Seaby & Henderson, 2007). Con los valores de los índices y área basal se probaron los supuestos de normalidad mediante las pruebas de Kolmogorov-Smirnov y Shapiro-Wilk y la homogeneidad de varianza. Posteriormente, se realizó un análisis de varianza (ANOVA) y pruebas de comparación de medias de Tukey para detectar diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$) entre las medias de diversidad obtenidas por edad de abandono del bosque. Todos los análisis estadísticos se realizaron con el paquete estadístico SAS (SAS Institute Inc. 2002) con un nivel de significancia del 95%.

2.6. RESULTADOS

2.6.1. Composición florística

A través de la sucesión secundaria se registraron 76 especies arbóreas (5 de ellas no fue posible identificarlas por no presentar estructuras reproductivas), distribuidas en 65 géneros y 30 familias (Anexo A). Las familias con mayor número en especies fueron Fabaceae (10), Sapotaceae (6), Moraceae (5), Rubiaceae (5) y Arecaceae (3), respectivamente.

En total se registraron 910 individuos, de los cuales cuatro familias fueron las más abundantes; Fabaceae (177), Arecaceae (91), Moraceae (82), Sapotaceae (73) y Burseraceae (70). Las especies con mayor abundancia en individuos fueron *Piscidia piscipula* (68), *Bursera simaruba* (64) y *Lysiloma latisiliquum* (56).

2.6.2. Atributos estructurales

En el Cuadro 1 se presentan los valores de los atributos estructurales para individuos con $dn > 7.5$ cm por rodal. Los valores de la densidad arbórea, diámetro normal, altura total y área basal incrementaron conforme aumentó la edad de abandono. El rodal de 35 años de edad registró el mayor número de individuos.

El diámetro mínimo registrado para todos los rodales fue de 2.5 cm, mientras que el diámetro máximo fue de 47.4 cm registrado en el rodal maduro. En el rodal de siete años se registró un diámetro máximo de 27 cm, la cual fue mayor que en el rodal de 15 años. Este dato se debió a la presencia de árboles remanentes que sobrevivieron después de la quema.

En relación a la altura total de los arboles, la altura mínima de 1.20 m se registró en el rodal de 35 años y la altura máxima de 19.40 m en el rodal maduro. Al considerar los valores de la altura máxima de los individuos, se observó un incremento de la altura de los árboles conforme aumento la edad sucesional. El área basal osciló entre $13.35 (\pm 1.15) \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ en rodales de siete años a $44.50 (\pm 1.26) \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ en rodales de 35 años de edad. El rodal maduro presentó su máximo área basal de $28.70 (\pm 1.00) \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$.

Cuadro 1. Atributos estructurales para individuos con $dn > 7.5$ cm en en rodales con diferentes edades en el sur de Quintana Roo.

Edad de abandono	Densidad (No. Ind. ha ⁻¹)	Diámetro (cm)		Altura (m)		Área basal (m ² ha ⁻¹)
		Mínimo	Máximo	Mínimo	Máximo	
7	1500 ^{ABC}	2.5	27.0	1.75	11.50	13.35 (±1.15)
15	1733 ^{BC}	2.6	23.0	3.75	14.00	18.79 (±2.56)
25	1650 ^{ABC}	34.6	34.6	4.40	17.20	27.02 (±2.68)
35	2717 ^C	2.5	32.6	1.20	17.00	44.50 (±1.26)
46	1520 ^{AB}	2.5	42.0	1.35	19.20	32.46 (±5.14)
80	1240 ^C	2.5	47.4	1.15	19.40	28.70 (±1.00)

De acuerdo al análisis de varianza (ANOVA), el área basal entre los rodales presentó diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.0001$). Los rodales de siete y 35 años fueron significativamente diferentes ($p \leq 0.5$) con relación a los rodales de 35, 46 años y el rodal maduro, pero es igual a los rodales de 15 y 25 años. Los rodales de 15, 25, 46 y el rodal maduro son iguales entre ellos. Finalmente, el rodal de 35 años es diferente del de siete y 15 años, pero igual que los rodales de 25, 46 y el rodal maduro (Figura 3).

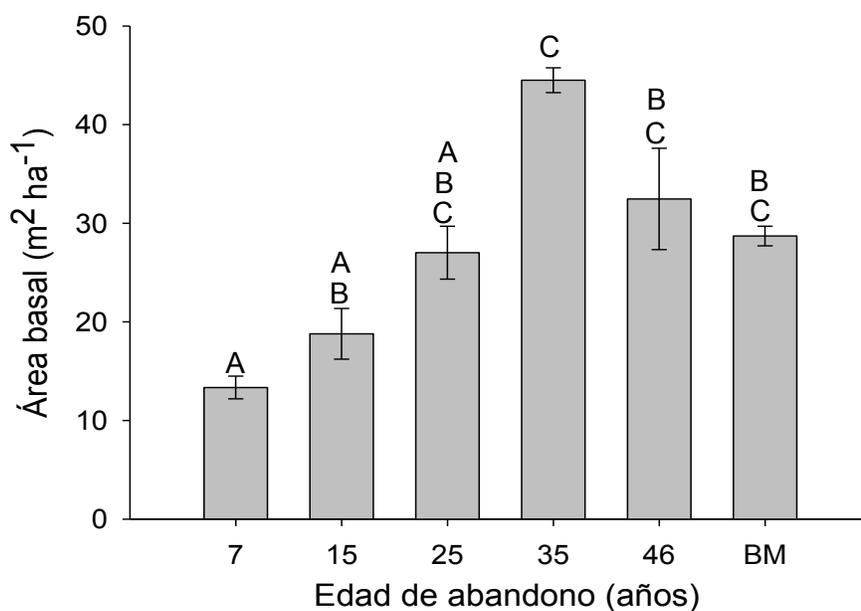


Figura 3. Área basal en rodales con diferentes edades en el sur de Quintana Roo. Las líneas verticales representan el error estándar. Letras diferentes indican diferencias significativas entre edades ($\alpha \leq 0.05$).

2.6.3. Índice de Valor de Importancia Relativo (IVIR)

En el Cuadro 2 se presenta el Índice de Valor de Importancia Relativo (IVIR) para individuos con $dn > 7.5$ cm. Se Incluye únicamente las primeras cinco especies con mayor IVIR. En el Anexo B se pueden consultar todas las especies en cada uno de los rodales y su respectivo valor de IVIR.

En rodales de siete y 15 años de edad, *P. piscipula* presentó el valor más alto de IVIR por su alta abundancia y área basal. *L. latisiliquum* contribuyó en mayor medida en el rodal de 25 años de edad. En rodales de 35 y 46 años de edad, las especies con mayor importancia estructural fueron *B. simaruba* y *Swietenia macrophylla*. Mientras que en el rodal maduro, destacó *Brosimum alicastrum* por su alta abundancia y área basal.

Cuadro 2. Especies con mayor Índice de Valor de Importancia Relativa (IVIR) para individuos con $dn > 7.5$ cm en rodales con diferentes edades en el sur de Quintana Roo.

No.	Especies	Densidad		Área basal		Frecuencia		IVIR %
		No. ind. ha ⁻¹	REL	m ² ha ⁻¹	REL	ABS	REL	
7 años								
1	<i>Piscidia piscipula</i>	900.0	60.00	6.04	45.22	2.00	18.18	41.14
2	<i>Lysiloma latisiliquum</i>	233.3	15.56	2.32	17.39	2.00	18.18	17.04
3	<i>Cecropia peltata</i>	200.0	13.33	2.39	17.91	2.00	18.18	16.48
4	<i>Brosimum alicastrum</i>	33.3	2.22	1.91	14.30	1.00	9.09	8.54
5	<i>Bursera simaruba</i>	33.3	2.22	0.21	1.59	1.00	9.09	4.30
3 especies restantes		99.1	6.66	0.49	3.59	3.00	27.27	12.51
Total		1500.0	100.00	13.35	100.00	11.00	100.00	100.00
15 años								
1	<i>Piscidia piscipula</i>	566.7	32.69	7.76	41.30	3.00	13.04	29.01
2	<i>Luehea speciosa</i>	300.0	17.31	2.64	14.07	3.00	13.04	14.81
3	<i>Lysiloma latisiliquum</i>	200.0	11.54	2.86	15.20	3.00	13.04	13.26
4	<i>Bursera simaruba</i>	166.7	9.62	1.67	8.88	3.00	13.04	10.51
5	<i>Eupatorium semialatum</i>	6.7	3.85	0.37	1.96	2.00	8.70	4.83
9 especies restantes		433.3	25.00	3.51	18.59	9.00	39.15	27.58
Total		1733.0	100.00	18.79	100.00	23.00	100.00	100.00
25 años								
1	<i>Lysiloma latisiliquum</i>	566.7	34.34	15.71	58.16	3.00	9.68	34.06
2	<i>Bursera simaruba</i>	183.3	11.11	2.80	10.38	3.00	9.68	10.39
3	<i>Vitex gaumeri</i>	133.3	8.08	2.99	11.05	3.00	9.68	9.60
4	<i>Lonchocarpus xuul</i>	216.7	13.13	1.58	5.83	3.00	9.68	9.55
5	<i>Coccoloba diversifolia</i>	100.0	6.06	0.67	2.47	3.00	9.68	6.07
11 especies restantes		450.0	27.27	3.28	12.11	6.00	51.64	30.35
Total		1650.0	100.00	27.02	100.00	31.00	100.00	100.00

Donde: REL= Relativo, ABS= Absoluta

Continuación del Cuadro 2

No.	Especies	Densidad		Área basal		Frecuencia		IVIR %
		No. ind. ha ⁻¹	REL	m ² ha ⁻¹	REL	ABS	REL	
35 años								
1	<i>Bursera simaruba</i>	550.0	20.25	11.80	26.52	3.00	6.67	17.81
2	<i>Vitex gaumeri</i>	300.0	11.04	6.17	13.86	2.00	4.44	9.78
3	<i>Dendropanax arboreus</i>	283.3	10.43	5.54	12.44	2.00	4.44	9.11
4	<i>Cryosophila argentea</i>	366.7	13.50	1.76	3.95	3.00	6.67	8.04
5	<i>Coccoloba diversifolia</i>	150.0	5.52	2.42	5.43	2.00	4.44	5.13
26 especies restantes		1066.7	39.23	16.84	37.80	33.00	73.26	50.13
Total		2716.7	100.00	44.50	100.00	45.00	100.00	100.00
46 años								
1	<i>Swietenia macrophylla</i>	260.0	17.11	8.68	26.75	3.00	4.35	16.07
2	<i>Bursera simaruba</i>	73.3	4.82	2.40	7.39	3.00	4.35	5.52
3	<i>Piscidia piscipula</i>	73.3	4.82	2.61	8.02	2.00	2.90	5.25
4	<i>Vitex gaumeri</i>	60.0	3.95	2.37	7.29	2.00	2.90	4.71
5	<i>Dipholis salicifolia</i>	66.7	4.39	1.66	5.13	3.00	4.35	4.62
32 especies restantes		986.7	64.94	14.76	45.45	6.00	81.20	63.84
Total		1520.0	100.00	32.46	100.00	69.00	100.00	100.00
Rodal maduro								
1	<i>Brosimum alicastrum</i>	293.3	23.66	11.64	40.55	3.00	6.12	23.44
2	<i>Pouteria campechiana</i>	106.7	8.60	2.98	10.38	2.00	4.08	7.69
3	<i>Manilkara zapota</i>	46.7	3.76	1.90	6.63	3.00	6.12	5.50
4	<i>Exostema caribaeum</i>	73.3	5.91	1.09	3.78	3.00	6.12	5.27
5	<i>Trichilia minutiflora</i>	80.0	6.45	0.62	2.18	3.00	6.12	4.92
23 especies restantes		540.0	43.58	10.49	36.61	35.00	71.40	50.52
Total		1240.0	100.00	28.70	100.00	49.00	100.00	100.00

Donde: ABS= Absoluta, REL= Relativo.

En el Cuadro 3 se enlistan las especies con mayor IVIR para individuos de $2.5 \geq dn \leq 7.5$ cm. En el anexo C se encuentran todas las especies con su valor de IVIR. La importancia estructural de las especies fue cambiando conforme avanzó la edad de abandono. Aunque, en algunos rodales se compartieron al menos una especie.

Por ejemplo, en rodales de siete y 15 años de edad, fue dominado por *P. piscipula* y *Psidium sartorianum*. En rodales de 25 años *Croton reflexifolius* fue la especie dominante. Mientras que en rodales de 35 y 46 años dominaron *Swartzia cubensis* y *Pseudolmedia oxiphyllaria*. Finalmente, en el rodal maduro las especies con mayor dominancia fueron *Exostema caribaeum* y *B. alicastrum*.

Cuadro 3. Especies con mayor Índice de Valor de Importancia Relativa (IVIR) para individuos de $2.5 \geq dn \leq 7.5$ cm en rodales con diferentes edades en el sur de Quintana Roo.

No.	Especies	Densidad		Dominancia		Frecuencia		IVIR %
		No. ind. ha ⁻¹	REL	m ² ha ⁻¹	REL	ABS	REL	
7 años								
1	<i>Piscidia piscipula</i>	3333.3	31.03	4.77	30.48	2.00	16.67	26.06
2	<i>Lysiloma latisiliquum</i>	1851.8	17.24	4.73	30.23	2.00	16.67	21.38
3	<i>Croton reflexifolius</i>	2222.2	20.69	2.15	13.71	1.00	8.33	14.24
4	<i>Cornutia pyramidata</i>	1111.1	10.34	1.97	12.56	2.00	16.67	13.19
5	<i>Thevetia gaumeri</i>	740.7	6.90	0.54	3.46	1.00	8.33	6.23
	4 especies restantes	1481.5	13.80	1.50	9.55	4.00	33.32	18.89
	Total	10740.7	100.00	15.65	100.00	12.00	100.00	100.00
15 años								
1	<i>Psidium sartorianum</i>	2592.6	24.14	2.17	13.26	2.00	14.29	17.23
2	<i>Piscidia piscipula</i>	1481.5	13.79	3.09	18.90	2.00	14.29	15.66
3	<i>Guettarda combsii</i>	1481.5	13.79	1.06	6.48	1.00	7.14	9.14
4	<i>Coccoloba diversifolia</i>	1111.1	10.34	1.30	7.96	1.00	7.14	8.48
5	<i>Cornutia pyramidata</i>	740.7	6.90	1.71	10.46	1.00	7.14	8.17
	7 especies restantes	3333.3	31.05	7.03	2.85	7.00	49.98	4.48
	Total	10740.7	100.00	16.36	100.00	14.00	100.00	100.00
25 años								
1	<i>Croton reflexifolius</i>	1481.5	14.81	2.89	18.94	2.00	11.11	14.96
2	<i>Thouinia paucidentata</i>	1851.8	18.52	2.50	16.40	1.00	5.56	13.49
3	<i>Lonchocarpus rugosus</i>	740.7	7.41	1.95	12.76	1.00	5.56	8.57
4	<i>Neea psychotroides</i>	740.7	7.41	1.36	8.93	1.00	5.56	7.30
5	<i>Lonchocarpus xuul</i>	370.4	3.70	1.59	10.43	1.00	5.56	6.56
	12 especies restantes	4814.8	48.11	4.97	32.53	12.00	66.72	49.12
	Total	10000.0	100.00	15.27	100.00	18.00	100.00	100.00
35 años								
1	<i>Swartzia cubensis</i>	740.7	12.50	1.41	18.20	2.00	12.50	14.40
2	<i>Malmea depressa</i>	740.7	12.50	0.61	7.93	2.00	12.50	10.98
3	<i>Bursera simaruba</i>	370.4	6.25	1.23	15.85	1.00	6.25	9.45
4	<i>Chrysophyllum m.</i>	370.4	6.25	0.76	9.76	1.00	6.25	7.42
5	<i>Swietenia macrophylla</i>	370.4	6.25	0.76	9.76	1.00	6.25	7.42
	9 especies restantes	3333.3	56.25	2.99	38.52	9.00	56.25	50.34
	Total	5925.9	100.00	7.75	100.00	16.00	100.00	100.00
46 años								
1	<i>Pseudolmedia o.</i>	1111.1	20.00	1.79	25.88	2.00	18.18	21.35
2	<i>Croton reflexifolius</i>	1481.5	26.67	1.07	15.46	2.00	18.18	20.10
3	<i>Sickingia salvadorensis</i>	740.7	13.33	0.95	13.79	1.00	9.09	12.07
4	<i>Guettarda combsii</i>	370.4	6.67	1.08	15.66	1.00	9.09	10.47
5	<i>Coccoloba diversifolia</i>	370.4	6.67	0.62	8.90	1.00	9.09	8.22
	4 especies restantes	1481.5	26.68	1.41	20.32	4.00	36.36	27.78
	Total	555.6	100.00	6.91	100.00	11.00	100.00	100.00
Rodal maduro								
1	<i>Exostema caribaeum</i>	2222.2	28.57	5.49	41.78	2.00	15.38	28.58
2	<i>Brosimum alicastrum</i>	740.7	9.52	1.55	11.76	2.00	15.38	12.22
3	<i>Licaria campechiana</i>	1111.1	14.29	1.17	8.91	1.00	7.69	10.29
4	<i>Protium copal</i>	740.7	9.52	0.90	6.83	1.00	7.69	8.02
5	<i>Pouteria unilocularis</i>	740.7	9.52	0.56	4.26	1.00	7.69	7.16
	6 especies restantes	2222.2	28.56	3.49	26.47	6.00	46.14	33.72
	Total	7777.8	100.00	13.15	100.00	13.00	100.00	100.00

Donde: ABS= Absoluta, REL= Relativo

2.6.4. Distribución diamétrica

En la Figura 4 se presenta la distribución del número de individuos por categoría diamétrica y donde la marca de clase corresponden a cada 5 cm a partir de 2.5 cm dn. La distribución se asemeja a una “J” invertida, ya que el número de individuos disminuyó a medida que aumenta el diámetro. Los rodales de siete y 15 años registraron el mayor número de individuos ($10\ 741\ \text{ind. ha}^{-1}$) en la categoría de 5 cm, mientras que el rodal de 25 años presentó el menor número de individuos ($3,333\ \text{ind. ha}^{-1}$).

En la Figura 5 se observa la distribución diamétrica de las tres especies con mayor densidad en individuos con $\text{dn} > 7.5\ \text{cm}$. En rodales de siete y 15 años las especies dominantes fueron *P. piscipula* y *L. latisiliquum* y se distribuyeron desde 7.5 hasta 27.5 cm para ambas edades. En el rodal de 25 años dominaron las mismas especies anterior, pero incluyendo la especie *Luehea speciosa*. En rodales de 35 y 46 años dominaron *B. simaruba* y *S. macrophylla* distribuidos hasta los 37.5 cm. Mientras que en el rodal maduro fue dominante *B. allicastrum* y se distribuyó hasta los 47.5 cm de diámetro.

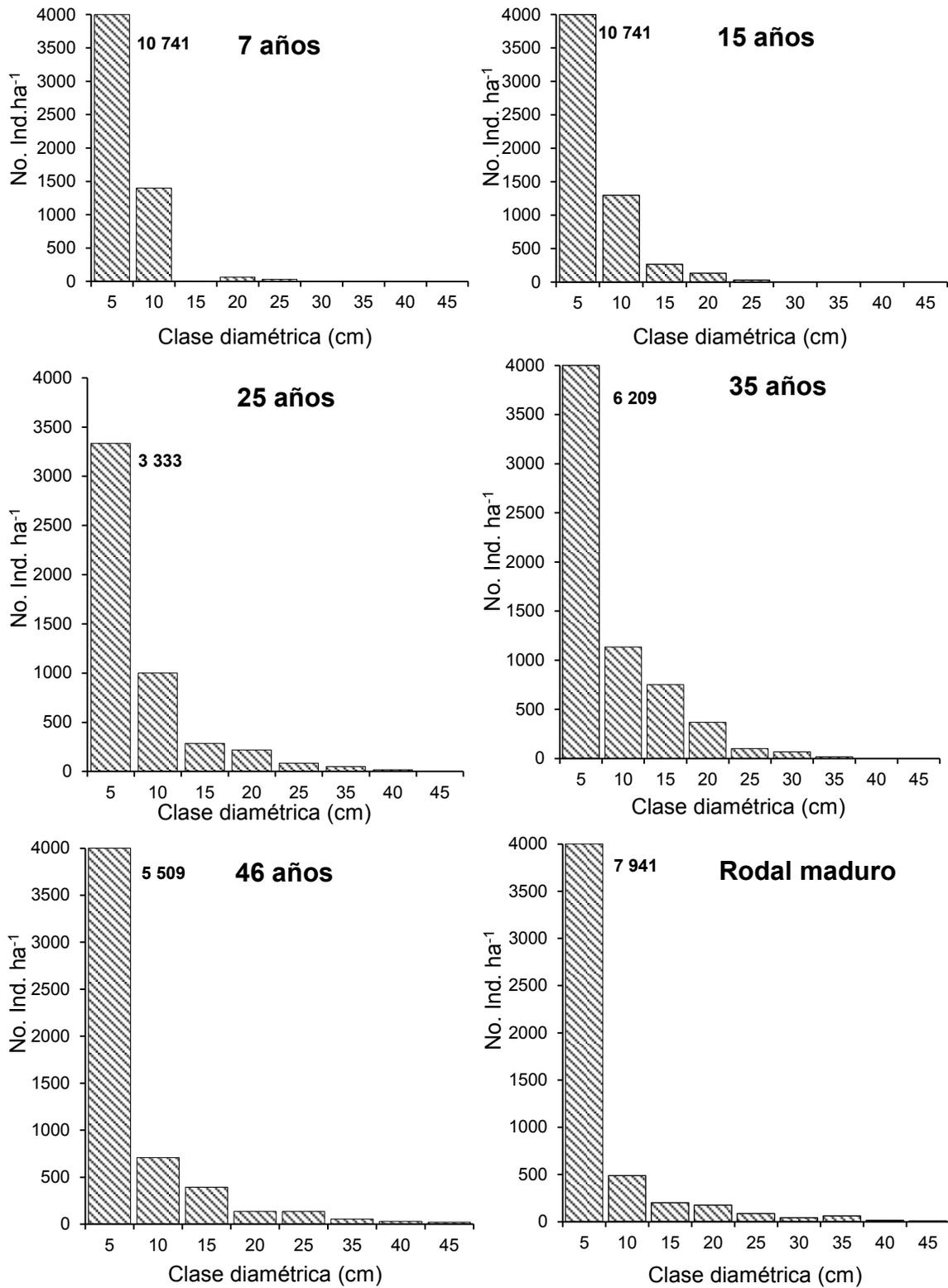


Figura 4. Distribución diamétrica para individuos con $dn \geq 2.5$ cm en rodales con diferentes edades en el Sur de Quintana Roo.

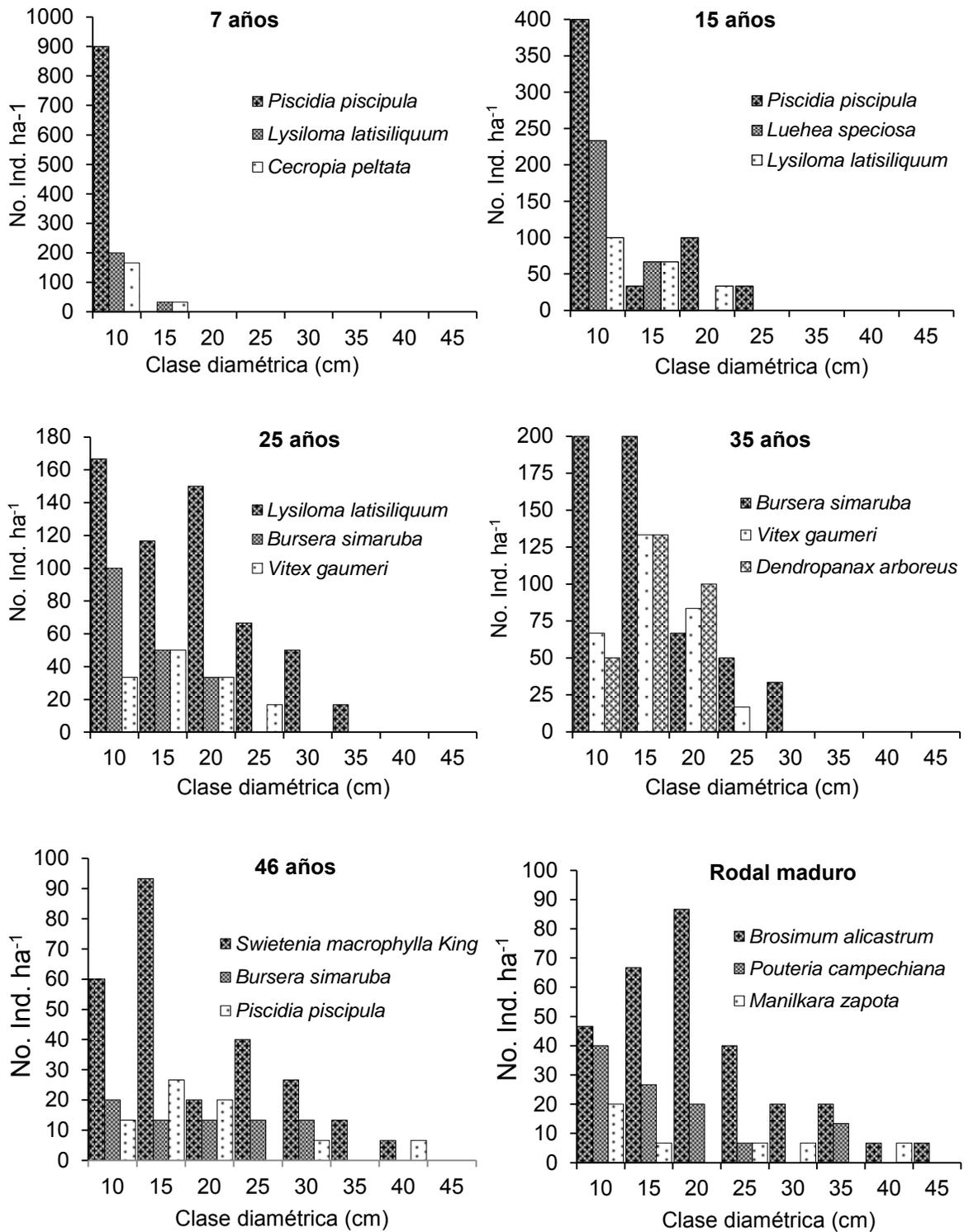


Figura 5. Distribución diamétrica de especies con mayor dominancia para individuos con $dn > 7.5$ cm en rodales con diferentes edades en el sur de Quintana Roo.

2.6.5. Diversidad arbórea (Diversidad Alfa)

En el Cuadro 4 se presentan los valores de los patrones de riqueza y diversidad. Los valores de equidad fueron cercanos al valor de 1 en todos los rodales y no se observaron diferencias estadísticas significativas (Tukey $p \geq 0.05$) entre los rodales. Lo cual indica que la abundancia de especies fue equitativa entre los rodales. La riqueza de especies aumentó con la edad sucesional y los rodales de siete y 46 años, fueron significativamente diferente (Tukey $p \leq 0.05$).

Cuadro 4. Riqueza, diversidad y equidad para individuos con $dn > 7.5$ cm en rodales con diferentes edades en el sur de Quintana Roo.

Variable	Edad de abandono (años)					
	7	15	25	35	46	80
Riqueza específica (S)	8 ^a	14 ^a	16 ^{ab}	31 ^b	37 ^c	28 ^{bc}
Equidad (E)	0.62 ^a	0.81 ^a	0.79 ^a	0.81 ^a	0.88 ^a	0.81 ^a
Índice de Margalef (D_{Mg})	1.84 ^a	3.29 ^{ab}	3.26 ^{ab}	5.89 ^{bc}	6.63 ^c	5.17 ^{bc}
Índice de Simpson (D^{-1})	2.56 ^a	6.56 ^{ab}	6.26 ^{ab}	11.22 ^{ab}	18.19 ^b	10.01 ^{ab}
Índice de Shannon (H')	1.29 ^a	2.15 ^b	2.19 ^b	2.79 ^c	3.19 ^d	2.68 ^c

Medias seguidas por letra diferente entre columnas indican diferencias estadísticas significativas entre edades de abandono de la tierra (Tukey, $p \leq 0.05$).

Los valores de diversidad analizada a través del índice de Shannon y Simpson incrementaron conforme avanzó la sucesión. El rodal de siete y 46 años fue significativamente diferente (Tukey, $p \leq 0.05$) en relación a los otros rodales (Cuadro 4). Así mismo, con los valores del índice de Shannon se observaron diferencias estadísticas, a excepción del rodal de 15 y 25 años de edad realizados con la prueba de t de Hutchenson (Cuadro 5).

Cuadro 5. Valores de t , grados de libertad (gl) y nivel de significancia para individuos con $dn > 7.5$ cm entre rodales en el sur de Quintana Roo.

Edad de abandono	15	25	35	46	80
7	* 4.19 ($gl=122.60$)	* 4.77 ($gl=86.47$)	* 8.31 ($gl=72.15$)	* 11.22 ($gl=57.19$)	* 7.88 ($gl=67.29$)
15		0.23 ns ($gl=132.07$)	* 4.15 ($gl=103.27$)	* 7.41 ($gl=74.34$)	* 3.57 ($gl=93.72$)
25			* 4.62 ($gl=282.53$)	* 8.78 ($gl=175.01$)	* 3.96 ($gl=246.18$)
35				* 4.08 ($gl=356.13$)	0.91 ns ($gl=550.01$)
46					* 5.40 ($gl=1724.83$)

*significativo al 95%; ns (no significativo).

En lo que respecta a los valores de riqueza y diversidad para individuos $2.5 \geq d_n \leq 7.5$ cm (Cuadro 6), existe una ligera tendencia de incremento en estos valores conforme avanzó la edad de abandono de la tierra. Los rodales de 25 y 35 años presentaron valores de riqueza y diversidad ligeramente mayor con relación a los otros rodales. Entre los valores de equidad y de los índices no se encontraron diferencias estadísticas significativas (Tukey $p \geq 0.05$).

Cuadro 6. Riqueza, diversidad y equidad para individuos con $2.5 \geq d_n \leq 7.5$ cm en rodales con diferentes edades en el sur de Quintana Roo.

Variable	Edad de abandono					
	7	15	25	35	46	80
Riqueza específica (<i>S</i>)	9.00 ^a	12.00 ^a	17.00 ^a	14.00 ^a	9.00 ^a	11.00 ^a
Equidad (<i>E</i>)	0.85 ^a	0.91 ^a	0.93 ^a	0.98 ^a	0.92 ^a	0.91 ^a
Índice de Margalef (<i>D_{Mg}</i>)	2.38 ^a	3.27 ^a	4.85 ^a	4.69 ^a	2.95 ^a	3.28 ^a
Índice de Simpson (<i>D⁻¹</i>)	6.25 ^a	10.41 ^a	18.47 ^a	60.00 ^a	10.50 ^a	10.00 ^a
Índice de Shannon (<i>H'</i>)	1.88 ^a	2.26 ^a	2.64 ^b	2.60 ^b	2.03 ^a	2.18 ^a

Medias seguidas por letra diferente entre columnas indican diferencias estadísticas significativas entre edades de abandono de la tierra (Tukey, $p \leq 0.05$).

En el Cuadro 7 se presentan los valores del índice de diversidad de Shannon analizados con la prueba de *t* de Hutchenson para individuos con $d_n < 7.5$ cm. Se observaron diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$) entre rodales de siete y 15, y 25 y 35 años. También, entre rodales de 25 y 35 años con el rodal maduro ($p \leq 0.05$). Entre rodales de siete y 15 años con el rodal maduro no se observaron diferencias significativas ($p \geq 0.05$).

Cuadro 7. Valores de *t*, grados de libertad (*gl*) y nivel de significancia para individuos con $d_{ap} < 7.5$ cm entre rodales con diferentes edades en el sur de Quintana Roo.

Edad de abandono	15	25	35	46	80
7	* <i>t</i> =2.27 (<i>gl</i> =86.45)	* <i>t</i> =4.63 (<i>gl</i> =80.01)	* <i>t</i> =4.73 (<i>gl</i> =59.61)	<i>t</i> =0.85 ns (<i>gl</i> =104.59)	<i>t</i> =1.66 ns (<i>gl</i> =120.87)
15		* <i>t</i> =2.53 (<i>gl</i> =105.77)	* <i>t</i> =2.48 (<i>gl</i> =73.95)	<i>t</i> =1.42 ns (<i>gl</i> =145.18)	<i>t</i> =0.47 ns (<i>gl</i> =171.74)
25			<i>t</i> =0.29 ns (<i>gl</i> =74.05)	* <i>t</i> =3.83 (<i>gl</i> =150.40)	* <i>t</i> =2.76 (<i>gl</i> =179.13)
35				* <i>t</i> =3.89 (<i>gl</i> =151.13)	* <i>t</i> =2.71 (<i>gl</i> =185.17)
46					<i>t</i> =0.85 ns (<i>gl</i> =69.89)

*significativo al 95%; ns (no significativo)

2.6.6. Diversidad Beta

El coeficiente de Jaccard para individuos con $dn > 7.5$ cm, mostró una similitud del 15.38 al 51.11% entre los rodales de la sucesión secundaria (Cuadro 8). De modo que comparten 12 a 39 especies de las 76 registradas. El rodal maduro mostró un índice de similitud de 2.43 al 22.91% con relación a los rodales de la sucesión, lo cual indica que comparte entre 2 a 17 especies.

Cuadro 8. Coeficientes de similitud florística de Jaccard (J_c) para individuos con $dn > 7.5$ cm entre rodales de diferentes edades en el sur de Quintana Roo.

Coeficiente de similitud florística de Jaccard (J_c) (%)						
Edad de abandono	7	15	25	35	46	80
7		15.78	36.36	15.38	18.60	2.43
15	12		30.43	15.38	21.42	5.00
25	28	23		27.02	29.26	10.00
35	12	12	21		51.11	22.91
46	14	16	22	39		18.18
80	2	4	8	17	14	
Número de especies compartidas						

Con el coeficiente de Sorensen los valores fueron mayores. Por ejemplo, la similitud entre los rodales de la sucesión fue del 27 al 68, lo que representa de 21 a 52 especies compartidas de las 76 especies registradas. Mientras que el rodal maduro con relación a los rodales de la sucesión, la similitud florística fue del 5 al 37% y comparten de 4 a 28 especies (Cuadro 9).

Cuadro 9. Coeficientes de similitud florística de Sorensen (S_o) para individuos con $dn > 7.5$ cm entre rodales con diferentes edades en el sur de Quintana Roo.

Coeficiente de similitud de Sorensen (S_o) (%)						
Edad de abandono	7	15	25	35	46	80
7		27.00	53.00	27.00	31.00	5.00
15	21		47.00	27.00	35.00	10.00
25	40	36		43.00	45.00	18.00
35	21	21	33		68.00	37.00
46	24	27	34	52		31.00
80	4	8	14	28	24	
Número de especies compartidas						

Los valores mas bajos del coeficiente de similitud de Jaccard para individuos $2.5 \geq dn \leq 7.5$ cm (Cuadro 10), se presentó entre los rodales siete y 35 años, y los

rodales de 15 y 35 años comparados con el bosque maduro. Lo cual indica, que no compartieron ninguna de las 48 especies registradas para estos diámetros.

Cuadro 10. Coeficientes de similitud florística Jaccard (J_c) para individuos $2.5 \geq dn \leq 7.5$ cm entre rodales con diferentes edades en el sur de Quintana Roo.

Coeficiente de similitud florística de Jaccard (J_c) (%)						
Edad de abandono	7	15	25	35	46	80
7		16.66	4.00	0.00	20.00	5.26
15	8		16.00	8.33	16.60	0.00
25	2	8		6.89	8.33	13.04
35	0	4	3		9.52	0.00
46	10	8	4	5		5.26
80	3	0	6	0	3	
Número de especies compartida						

El coeficiente de similitud de Sorensen mostró que la composición de especies del rodal de siete años con el rodal de 35 fue diferente. Así mismo, el rodal de 15 años y el rodal de 35 años comparados con el rodal maduro, no comparten ninguna especie en común del total registrado (Cuadro 11).

Cuadro 11. Coeficientes de similitud florística de Sorensen (S_o) para individuos $2.5 \geq dn \leq 7.5$ cm entre rodales con diferentes edades en el sur de Quintana Roo.

Coeficiente de similitud florística de Sorensen (S_o) (%)						
Edad de abandono	7	15	25	35	46	80
7		29.00	8.00	0.00	33.00	10.00
15	14		28.00	15.00	29.00	0.00
25	4	13		13.00	15.00	23.00
35	0	7	6		17.00	0.00
46	16	14	7	8		10.00
80	5	0	11	0	5	
Número de especies compartida						

2.7. DISCUSIÓN

2.7.1. Riqueza y composición florística

Independientemente de la edad del bosque, la riqueza de especies de este estudio que fue de 76, fue menor comparado con la riqueza reportada de otros estudios. Por ejemplo, en selvas medianas subperennifolias y caducifolias con climas cálido subhúmedos a húmedos con niveles de precipitación entre 975 a 3200 mm anuales en estados como Veracruz (Godínez-Ibarra y López-Mata, 2002), Campeche (Zamora, 2003), Guerrero (Pineda-García *et al.*, 2007), Tabasco (Zarco-Espinosa *et al.*, 2010) y Chiapas (López-Toledo *et al.*, 2012).

La mayor riqueza de especies en los estudios anteriores, posiblemente se debió al diámetro mínimo de 1 a 2 cm considerado en los muestreos, lo que permite la mayor incorporación de especies herbáceas y arbustivas, a diferencia de este estudio donde el diámetro considerado fue a partir de 2.5 cm.

Además, el estudio realizado en Veracruz fue en áreas bajo protección forestal y de fauna. Mientras que el estudio realizado en el estado de Guerrero, fueron en sitios conservados, siendo estas características, totalmente contrastante con los sitios de este estudio, en donde es evidente la tala selectiva de madera para construcción y es una zona que fue recientemente impactada por el Huracán “Dean” en el año de 2007.

Sin embargo, el total de las especies de este trabajo fue mayor con relación al resultado obtenido por Zamora-Crescencio *et al.* (2011) en el estado de Campeche en un rodal de selva baja caducifolia de 10 años de abandono. Esta diferencia se le puede atribuir al nivel de estudio realizado, la cual fue en un solo rodal a diferencia del presente estudio, donde se trabajaron con cinco rodales de diferentes edades de abandono y un rodal maduro.

Así mismo, el número de especies del presente estudio fue menor con los resultados obtenidos en bosques húmedos y subhúmedos con niveles de precipitación de 2000 a 3900 mm anuales en Puerto Rico (Chinea, 2001) y Costa Rica (Letcher y Chazdon, 2009). Posiblemente, la humedad proporcionada por los niveles de precipitación anual en los dos estudios anteriores, influyeron fuertemente para crear las condiciones adecuadas para la colonización y

reclutamiento de un gran número de especies. A pesar de que fueron sitios utilizados para el cultivo de caña de azúcar, plantaciones de coco, pastizales, agricultura migratoria y para otros cultivos básicos. Aunque, la intensidad de uso de la tierra no fue proporcionada para ambos estudios.

En contraste, el total de especies registradas en este trabajo, fue mayor a lo reportado en bosques húmedos de Venezuela por Ramos y Plonczak (2007) en un rodal de 28 años de edad resultado de un estudio destructivo de biomasa, así como en bosques subhúmedos de Bolivia en rodales de 1 a 36 años de edad como resultado de la agricultura migratoria (Toledo y Salick, 2006). La baja diversidad en los dos estudios anteriores, se atribuye principalmente al número de rodales empleados, a diferencia del presente estudio utilizó cinco rodales de siete a 46 años de abandono.

La familia Fabaceae, fue la más representativa en este estudio. De acuerdo con Flores-Guido (2001) ésta es la familia más importante en la composición de la vegetación en la Península de Yucatán. La cual coincide también con la misma familia registrada en bosques maduros subhúmedos de Colombia (Correa-Gómez y Stevenson, 2010) y Bolivia (Loza *et al.*, 2010).

En la región sur de Quintana Roo, es la familia con mayor abundancia en bosques secundarios derivado de la agricultura migratoria (roza, tumba y quema). Probablemente la dominancia de la familia Fabaceae sobre las otras familias, se debe a su capacidad regenerativa de las semillas en sitios recién perturbados y posteriormente llegar a dominar a través de la sucesión secundaria (González-Iturbe *et al.*, 2002; Romero-Duque *et al.*, 2007).

También, puede influir fuertemente la forma de la matriz de la vegetación circundante (Turner *et al.*, 2001; Hernández-Stefanoni *et al.*, 2011) con presencia de especies arbóreas maduras de la misma familia. Además la dispersión de las semillas está fuertemente asociada con la fauna que frecuentan los sitios perturbados (Sorensen y Fedigan, 2000).

Las especies de la familia Fabaceae, por su capacidad de competir con otras especies intolerantes, es el grupo con mayor dominancia estructural en las etapas tempranas de la sucesión. Ferrari y Wall (200) han señalado que muchas especies

de esta familia ayudan a enriquecer la tierra con nutrimentos, mediante la fijación de nitrógeno en el suelo, gracias a la asociación simbiótica con bacterias del género *Rhizobium*. Sin embargo, es importante determinar si en especies como *Piscidia piscipula* y *Lysiloma latisiliquum* de la familia Fabaceae que fueron estructuralmente dominantes en los rodales bajo estudio, se establece una asociación simbiótica con microorganismos fijadores de nitrógeno del suelo. Lo cual podría contribuir a restablecer las propiedades químicas del suelo en sitios degradados de la región y favorecer fuertemente la regeneración de la comunidad de arbustos en las primeras etapas de la sucesión.

2.7.2. Atributos estructurales

A través de la sucesión secundaria, los valores de la densidad arbórea, el diámetro, altura total y el promedio del área basal, incrementaron conforme aumentó la edad de abandono de la tierra. Esta tendencia coincide con otros resultados reportados en otras regiones tropicales. En bosques húmedos de Costa Rica, Morales-Salazar *et al.*, (2012), observaron un ligero aumento de la densidad arbórea en los primeros 30 años de abandono en parches de bosques secundarios.

En bosques secundarios húmedos de siete a 40 años de edad en Colombia, Yepes *et al.* (2010) señalaron que la densidad fue ligeramente mayor en bosques secundarios que en rodales maduros. Lo anterior, coincidió con la misma tendencia observada con la densidad arbórea en los bosques secundarios y con la disminución de la densidad en el rodal maduro del presente estudio.

Este comportamiento posiblemente se debe a la baja densidad de individuos que habitan bajo el dosel de los árboles dominantes en el rodal maduro. La cual, mediante la distribución por clase diámetrica se pudo observar este comportamiento en este estudio.

En general, la tendencia de incremento de la densidad se ha reportado también en bosques tropicales subperennifolios en México (Cruz, 2000; Urquiza-Hass *et al.*, 2007) y en bosques estacionalmente secos, subhúmedos y húmedos perturbados

en Costa Rica y Nicaragua, (Gillespie *et al.*, 2000; Moraes *et al.*, 2002; Ruíz *et al.*, 2005; Leiva *et al.*, 2009).

Chazdon *et al.* (2007), señalan que la densidad arbórea parece estar fuertemente afectado por factores que operan a nivel local y a nivel paisaje, tales como la fertilidad del suelo y la proximidad a las fuentes de semilla.

Tambie las diferentes prácticas e intensidad de uso de la tierra modifican de manera diferente la calidad del sitio, lo cual influye de manera directa en la capacidad de germinación de semillas y el desempeño de los propágulos y la posterior supervivencia y crecimiento de las plantas (Martínez y García, 2007).

Chazdon *et al.* (2007) recalcan que los cambios en la densidad arbórea durante la sucesión pueden ser conducidas por las diferencias intrínsecas de la historia de vida de las especies. Es decir, la densidad depende de los efectos de la mortalidad de árboles adultos, el crecimiento en árboles jóvenes y reclutamiento de plántulas de regeneración (Uriarte *et al.*, 2004).

Estos efectos, depende de los procesos que ocurren dentro de la población y los disturbios adicionales en el rodal. Así como por una amplia variedad de factores que operan en un rango de escala temporal y espacial que varían en sus efectos sobre las diferentes clases de tamaño (Hernández-Stefanoni *et al.*, 2011).

El incremento en la altura de los árboles registrados en este estudio se encuentra dentro de los valores reportados en otros trabajos. En bosques húmedos de Costa Rica, Kalacska *et al.* (2004), reportó alturas de 7.5 m en rodales jóvenes, 10.3 m en rodales intermedios y 15 m en rodales maduros.

Ramos y Plonczak (2007) reportó 8 m de altura en bosques secundarios tropicales húmedos de hasta 37 años de edad y 30 m en un bosque primario húmedo en Venezuela. Este último dato, fue mayor comparado con la altura del rodal maduro en la presente investigación.

Lo anterior, posiblemente se debe al tipo de bosque y la escaza perturbación antropógena y natural del mismo, el nivel de precipitación mayor 2000 mm anuales y por el alto contenido de materia orgánica en el suelo que probablemente favorecieron el crecimiento rápido de los individuos. Mientras que en lo rodales del

presente estudio, los niveles de precipitación no superan los 1600 mm anuales y la vegetación es característico de las selvas medianas de la Península de Yucatan. Vester *et al.* (2007) reportaron alturas máximas de 15 m en bosques secundarios (2 a 5, 6 a 10 y de 12 a 25 años de edad) y 26 m en rodales maduros de la Península de Yucatán. La cual fue mayor comparado con la altura máxima de los árboles de este estudio. Los autores consideran que la altura proyectada por los rodales secundarios es atribuido a los arboles remanentes de la quema antes del cultivo.

Independientemente de la edad de la vegetación, los resultados de la altura máxima de la vegetación de estudio, fue menor con lo reportado en las selvas medianas perennifolias del estado de Tabasco, (Zarco-Espinosa *et al.*, 2010). La mayor cobertura del dosel registrado en el estudio anterior, se le atribuye por estar ubicado en un área de conservación y no existen evidencia de aprovechamiento ilegal de las especies.

Posiblemente, influyeron también las características propias del sitio como un nivel de precipitación de 2100 a 3200 mm anuales y por estar dominado de suelos de tipo Rendzina ricos en nutrientes. Lo cual, son muy contrastantes con las propiedades y características de los sitios del presente estudio.

El área basal (AB) a través de la cronosecuencia aumentó conforme avanzó la edad del rodal. Los valores del área basal se encuentran dentro del intervalo reportado para otros estudios.

En bosques tropicales subhúmedos y húmedos con 2000 mm de precipitación media anual en Puerto Rico, China (2001) reportó de $10 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ en rodales jóvenes a $30 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ de AB en rodales mayores a 45 años de edad. Este último valor fue similar con el AB de $32.46 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ comparado con el rodal de 46 años del presente estudio.

Los resultados similares, probablemente se debe al diámetro a partir de 2.5 cm considerado en ambos estudios y en donde las actividades de uso agrícola y tipo de suelo fueron muy similares con los sitios del presente trabajo, aun cuando los niveles de precipitación del estudio anterior fue mayor que los 1650 mm anuales de precipitación en la región de este estudio.

En bosques tropicales con una precipitación de entre 915 a 2558 mm anuales en Costa Rica, Kalacska *et al.* (2004) registraron valores de AB desde 11.7 m² ha⁻¹ en etapas tempranas de la sucesión a 21.4 m² ha⁻¹ en etapas intermedias y 30.1 m² ha⁻¹ para etapas maduras de la sucesión.

Los valores del AB de las etapas tempranas e intermedias de la sucesión del estudio anterior fueron menores con el AB de 13.35 m² ha⁻¹ de los rodales de siete con y 15 años con 18.79 m² ha⁻¹, respectivamente. Estas diferencias se infiere que se debe principalmente al dn mínimo de ≥ 5 cm considerado en el análisis y a la lenta recuperación de las propiedades del suelo. Dado que los sitios habían sido afectados por incendios forestales y posteriormente dedicados a la ganadería extensiva.

Yepes *et al.* (2010) reportaron un AB de 5.7 a 29.7 m² ha⁻¹ para bosques de 7 a 11 años de edad en bosques tropicales subhúmedos de Colombia. Estos valores fueron mayores con el AB de los rodales de hasta 15 años de este trabajo. El Mayor aporte de AB, se le atribuye al mayor numero de individuos registrados por el dn ≥ 1 cm considerado en el estudio anterior.

Los factores que determinan la densidad arbórea antes mencionado, están fuertemente correlacionados con la variación del AB a través de la sucesión secundaria. Sin embargo, los árboles maduros en las proximidades de los bosques secundarios y la disponibilidad de agua (humedad) contribuyen fuertemente en recuperación de los atributos del bosque. Incluso, la humedad es un factor clave para la regeneración, supervivencia y crecimiento de las comunidades de plantas (Ceccon *et al.*, 2006; Schlawin y Zahawi, 2008).

Cuando las condiciones son favorables durante la sucesión, el AB de los bosques secundarios incrementa asintóticamente a través del tiempo y tiende a semejar a los bosques primarios (Ruschel *et al.*, 2009; Aide *et al.*, 1996; Hughes *et al.*, 1999; Redondo *et al.*, 2001; Saldarriaga *et al.*, 1988).

De manera que, el AB es uno de los mejores indicadores para medir el grado de recuperación de los bosques (Chazdon *et al.*, 2009). Por consiguiente, se asume que los sitios del presente estudio, posiblemente adquirieron de forma rápida las condiciones y las propiedades óptimas durante el periodo de barbecho. Lo cual se

vió favorecido por el uso moderado a la cual fueron sujetos las tierras. Por lo tanto, se ve manifestada en el incremento de los atributos estructurales del bosque tal como el AB.

2.7.3. Índice de Valor de Importancia Relativa (IVIR)

Los cambios en la dominancia de especies en los rodales fueron notables en ciertos grupos de especies a lo largo del proceso de la sucesión. De acuerdo a los valores de IVIR para individuos con $dap \geq 7.5$ cm, se observó ciertos grupos de especies comunes entre los rodales. Caso contrario para individuos $2.5 \geq dn \leq 7.5$ cm, en donde la presencia de especies dominantes fue diferente entre rodales.

En general, al agrupar los rodales de siete y 15 años de edad y el rodal de 25 años, *P. piscipula* y *L. latisiliquum* dominaron entre las cinco especies con mayor IVIR. El siguiente grupo integrado por rodales de 35 y 46 años, fue dominado por *B. simaruba* y *S. macrophylla*. El último grupo que corresponde al bosque maduro, *B. alicastrum*, *Pouteria campechiana*, y *Manilkara zapota* presentaron los valores de IVIR más altos.

Sin considerar la historia e intensidad de uso de la tierra, las especies que fueron dominantes a través de la cronosecuencia, corresponden en gran medida a las mismas especies reportadas en una cronosecuencia en selvas medianas subperennifolia en el estado de Campeche (Chan-Dzul, 2010).

En particular, para las especies que fueron dominantes en el bosque maduro para este trabajo, coinciden con las mismas especies registradas en selvas medias subperennifolias bajo protección forestal en Veracruz (Godínez-Ibarra y López-Mata, 2002) y en selvas caducifolias de clima cálido a subúmido en Chiapas (López-Toledo *et al.*, 2012).

De acuerdo a la clasificación de los grupos funcionales de las especies o grupos ecológicos (Manzanero, 1999; Finegan, 1996), las especies que fueron dominantes en los rodales de siete a 35 años de este estudio, corresponden al grupo de especies heliófitas durables o pioneras de larga vida y son características de la la vegetación secundaria.

Respecto al rodal maduro, corresponden a especies típicas de las selvas medianas maduras (Godínez-Ibarra y López-Mata, 2002; Pennington y Sarukan, 2005) y por sus capacidades para sobrevivir en condiciones limitantes de luz, son consideradas como especies tolerantes a la sombra y de lento crecimiento o esciófitas parciales (Manzanero, 1999).

Al considerar las especies dominantes del rodal maduro, los sitios de muestreo de esta investigación, se ubicaron dentro de una selva mediana subperennifolia de ramón (*B. alicastrum*) conocida como ramonal. Los sitios se caracterizaron por presentar relieves en lomeríos, cercanos a vestigios arqueológicos y un cuerpo de agua dulce. Misma que coincide con las características de la composición florística de algunas regiones de Mesoamérica y de Calakmul, Campeche (Martínez y Galindo-Leal, 2002; López-Toledo *et al.*, 2008).

Especies generalistas como *B. simaruba* se presentaron en todas las edades de la vegetación, con un valor de IVIR considerable independientemente de la edad de sucesión. Este comportamiento en ciertas especies puede atribuirse por sus capacidades de competencia, colonización, reclutamiento y tolerancia a la sombra (en al menos en alguna etapa de su vida) más que de un cambio de especies en determinadas etapas de la sucesión.

Por otro lado, es posible que muchas especies típicas de la vegetación madura no hayan colonizado aún las áreas con menos tiempo de abandono, ya que suelen tener limitaciones en la dispersión de sus semillas en sitios perturbados (Martínez-Garza y Howe, 2003).

Estas especies generalmente presentan frutos carnosos y zoocoría como medio de dispersión; desventaja que les confiere a las aves para la dispersión de las semillas de los frutos, aun cuando en estos sitios maduros se observaron poblaciones de monos araña (*Ateles geoffroyi*), esta especie no suele frecuentar rodales jóvenes y mucho menos sitios perturbados (Sorensen y Fedigan, 2000), lo que podría limitar la dispersión de estas especies que ocurren en etapas avanzadas de la sucesión.

2.7.4. Distribución diamétrica

El patrón de distribución de los individuos por clase diamétrica, se asemejó a una “J” invertida independientemente de la edad del rodal. El número de individuos en las clases diamétricas disminuyó conforme aumentó la edad del bosque. A pesar de registrar menor número de individuos en las clases diamétricas mayores, se observó mayor área basal en rodales en etapas avanzadas de la sucesión y en el rodal maduro.

En una selva media subcaducifolia en Campeche, Chan-Dzul (2010) observó que la mayoría de los árboles se concentraron en las primeras clases diamétricas de 5 a 9 cm y de 10 a 19 cm y después de la clase diamétrica de 20 a 29 cm son muy pocos los individuos. En el presente estudio, en las clases diamétricas de 5, 10, 15 y 20 cm, se concentraron gran número de árboles y disminuyó radicalmente a partir de los 20 cm.

La forma de distribución de los individuos del presente estudio, también coinciden con lo reportado por Morales-Salazar *et al.* (2012) en bosques secundarios húmedos de Costa Rica, con edades de 15 a 30 años y mayores de 30 años de edad, producto del abandono de potreros.

Yepes *et al.* (2010) observaron que la estructura diamétrica de los rodales maduros presentó una forma de J invertida típica de comunidades discetáneas e irregulares. Lo anterior también se observó en el patrón de distribución de los árboles en el rodal maduro del presente estudio.

La forma de distribución de forma discetánea de los individuos es común en los bosques jóvenes (Guariguata y Ostertag, 2001), probablemente se debe a la poca competencia por espacio y por la mayor diversidad de estrategias de regeneración de las especies heliófitas (Finegan, 1992; Chávez-Costa *et al.*, 2000).

De acuerdo con el patrón de distribución de los individuos en los bosques secundarios, Higuchi *et al.* (2008), Ruschel *et al.* (2009) y Lamprecht, (1999), afirman que la reserva de árboles pequeños de las primeras clases de diámetro es lo suficientemente abundante para asegurar el equilibrio del bosque a través del proceso de sucesión.

Los resultados mencionados, indican que los bosques se encuentran en buen estado de conservación y alta regeneración a través de la sucesión secundaria independiente de la edad de abandono (Ajbilou *et al.*, 2003).

La forma de la distribución de los individuos, es posible que también esté fuertemente influenciado por distintos factores. Por ejemplo, la calidad del sitio y los recursos de regeneración disponibles posterior al uso del suelo (Enrich *et al.*, 2000), la forma de la matriz de vegetación y su buen estado de conservación (Turner *et al.*, 2001), así como por la importancia de los rebrotes, tocones y árboles dejados en pie durante la perturbación (Laborde *et al.*, 2005).

En la región de estudio se observó en las milpas recién abandonadas; tocones, estructuras subterráneas (raíz) y algunos individuos en pie que no fueron talados y que sobrevivieron manteniendo sus capacidades de regeneración. Se puede asumir que los rebrotes representan una fuente de regeneración muy importante durante los primeros años de la sucesión, o al menos más visible en esta etapa (Levy *et al.*, 1991; Finegan y Nasi, 2004), pero que va decreciendo conforme avanza la edad del sitio (Ruíz *et al.*, 2005).

En un estudio realizado por Ceccon *et al.* (2002, 2004) en un fragmento de selva caducifolia de 12 años en el estado de Yucatán, encontraron que las plantas regeneradas por brotes fueron menos comunes en la comunidad de plantas de árboles. Sin embargo, las plántulas regeneradas por semillas (más numerosas), mostraron una probabilidad significativamente menor de supervivencia. Concluye, que este resultado podría explicar el alto porcentaje de árboles originados por rebrotes.

Por su parte Rigo-Gray y García-Franco (1992), también señalan que los bosques tropicales secos (de acuerdo a su composición y estructura) se regeneran a partir de rebrotes. Por lo tanto, podemos asumir que especies como *P. piscipula* y *L. latisiliquum* (especies dominantes en las etapas tempranas de la sucesión en este estudio) se hayan regenerado a partir de rebrotes de árboles sobrevivientes al fuego o a partir del banco de semillas. Misma que coincide con las especies encontradas por Chan-Dzul (2010) en sitios abandonados como resultado de la roza, tumba y quema en Campeche.

2.7.5. Diversidad Alfa

Los valores de la riqueza y diversidad de especies aumentaron con la edad de abandono de la tierra. Estas variables mostraron un rápido aumento en los primeros 15 años de sucesión y un incremento menos marcado hasta los 25 años de abandono.

Al hacer comparaciones con otros estudios, existen limitaciones como el tamaño de muestra, superficie muestreada, dn mínimo considerado (Berry, 2002), perturbaciones y/o la historia e intensidad de usos de suelo. No obstante, los rodales del bosque secundario y el rodal maduro de este estudio presentaron valores de diversidad menores en comparación con otras selvas medianas de México y valores similares a otros bosques tropicales (Cuadro 12). Pero la tendencia de incremento de la diversidad coincide con otros estudios.

Por ejemplo, al considerar los valores del Índice de Shannon, los resultados reportados en bosques secundarios con edades de hasta 21 años en Calakmul, Campeche (Chan-Dzul, 2010) fue de H' : 2.69, este valor fue ligeramente mayor comparado con la diversidad de H' : 2.19 del del rodal de hasta 25 años de edad de este estudio.

La historia de uso de suelo y las características climáticas de ambas áreas de estudio no fueron contrastantes, se deduce que posiblemente sean factores claves en la recuperación de la diversidad durante los primeros 21 a 25 años de abandono. Pero la diversidad de especies del rodal maduro del estudio anterior y este trabajo fueron similares con la diversidad reportado por Tun-Dzul (2008) en rodales maduros de selvas medianas subperennifolias y caducifolias, así como en selvas bajas en Campeche.

Lo anterior, probablemente se debe a que los sitios de estudios se ubicaron en los límites de la Reserva de la Biosfera de Calakmul, Campeche y los rodales del presente estudio se ubicaron en áreas bajo protección del INIFAP, misma que favorecieron en la protección de las especies durante muchos años.

Los valores de diversidad independientemente de la edad del rodal de este estudio fueron menores con lo reportado para bosques localizados en la parte nororiental del estado de Yucatán (López, 2013). El hecho anterior, se debe en primera

instancia a la edad de los rodales de cuatro, diez, 20, 30 y 40 años considerados por el autor mencionado anteriormente. Se cree que pudo influir en un mayor registro en el número de especies en etapas muy tempranas de la sucesión con $dn \geq 1$ cm.

En bosques tropicales estacionalmente secos de Colombia (Ruíz *et al.*, 2005) y en bosques tropicales muy húmedos de Costa Rica (Morales-Salazar *et al.*, 2012), reportaron valores altos de diversidad en todas las etapas de la sucesión secundaria y en rodales maduros a diferencia de los valores de diversidad del presente trabajo.

Lo descrito, se infiere primeramente por una mayor intensidad de muestro por rodal con edades a partir de 5 a 56 años y además los sitios fueron ubicados en rodales sin evidencia de perturbaciones antropógenas.

Entre las edades de la sucesión de este estudio se observaron valores de diversidad mayor que en los rodales maduros. Este comportamiento, fue similar a los resultados obtenidos por Ruíz *et al.* (2005), donde observaron un valor alto de diversidad en rodales de hasta 56 años de edad y menor en rodales maduros. En tanto que nuestros valores máximos de diversidad se presentaron en edades de 35 y 46 años y menor en rodales maduros.

Estos resultados, no se podrían considerar absolutos. Si se quiere realizar una evaluación rigurosa para observar si esta trayectoria es continua en todos los ecosistemas con vegetación secundaria, es necesario tener repeticiones de cada rodal con edad conocida.

En este estudio solo se trabajó con un rodal, pero con la edad precisa del mismo. Lo idóneo sería contar también con sitios de mayor edad, lo cual es muy difícil en la práctica, dado que ha existido una larga historia de uso de la tierra en la Península de Yucatán desde la época prehispánica (Toledo *et al.*, 2008).

De acuerdo con Guariguata y Ostertag (2001) la riqueza y diversidad de los bosques con diferentes estados sucesionales tienden a incrementar y asemejarse a la riqueza y diversidad del bosque maduro, con excepción de los bosques más jóvenes.

Guariguata y Ostertag, (2001) y Ochoa-Gaona *et al.* (2007) argumentan que la rápida recuperación de los atributos de riqueza y diversidad se debe a diversos factores. Por ejemplo, en el acortamiento de los periodos de barbecho y la intensidad de uso del suelo pueden poner en riesgo la capacidad de los bosques para recuperar la composición florística, la riqueza y la diversidad de especies, así como las propiedades estructurales de la vegetación (Read y Lawrence, 2003).

Hernández-Stefanoni *et al.* (2011) subrayan que los fragmentos de bosques, los bordes de vegetación y las áreas contiguas de bosques conservados pueden llegar a contribuir en mayor o menor medida en la estructura y composición arbórea.

Honnay *et al.* (2003) señalan que los bordes representan ambientes más abiertos y diferentes condiciones microclimáticas que facilitan la colonización, establecimiento y crecimiento de especies. De esta manera las pequeñas perturbaciones distribuidas en el bosque podrían promover la variación espacial de los parches que crean una variedad de entornos físicos para las plantas, lo que permite un aumento de la diversidad de hábitats, y por lo tanto en la diversidad de especies (Honnay *et al.*, 2003; Hernández-Stefanoni *et al.*, 2011).

Acorde con Dupuy *et al.* (2012), la diversidad de especies presenta una asociación positiva con la densidad de bordes. Es decir, un paisaje dominado por selvas (como en su caso) y un aumento en la densidad de bordes producido por actividades como la milpa tradicional, puede aumentar la diversidad de plantas leñosas.

También, argumentan que la diversidad de especies también se asocia de manera inversa con la densidad e índice de la forma de fragmentos. De manera que, una mayor frecuencia y extensión de cambios en el uso de la tierra que conllevan a una mayor fragmentación del paisaje (mayor número de fragmentos de formas irregulares), disminuiría la diversidad de especies.

Hernández-Stefanoni *et al.* (2009) y Laurence (1991), indican que tal disminución podría ocurrir debido a la pérdida local de especies raras y de especies de lento crecimiento, las cuales se verían negativamente afectadas por la fragmentación. Estos dos resultados aparentemente contradictorios sugieren que niveles

moderados de disturbio podrían aumentar la heterogeneidad ambiental y por ende la diversidad de plantas leñosas, mientras que niveles altos de disturbio que conlleven a la fragmentación del bosque, podrían afectar negativamente la diversidad (Hill y Curran, 2003).

Guariguata y Ostertag, (2001) recalcan que las diferencias de microhabitat y los nutrimentos del suelo pueden afectar fuertemente la composición y el crecimiento de las especies colonizadoras en los bosques tropicales en sucesión.

Por otra parte, Aide *et al.* (2000), Pascarella *et al.* (2000) y Marín-Spiotta *et al.* (2007) han documentado la incursión de especies exóticas durante la sucesión. A lo cual Letcher y Chazdon (2009), mencionan que la riqueza de especies de los bosques se puede recuperar, pero las especies constituyentes son diferentes. Por lo tanto, durante la sucesión puede haber una invasión ecológica que provocaría la pérdida (fuga) de un porcentaje considerable de especies características de la vegetación secundaria.

Lo anterior podría influir fuertemente en la composición florística en las etapas maduras de la sucesión y probablemente en la diversidad de los rodales maduros. De manera general, la riqueza y diversidad de los bosques maduros son alcanzadas o semejantes en determinadas edades del bosque secundario. Esta trayectoria, también es fuertemente influenciada por las estrategias de regeneración de las especies efímeras y tardías de vida larga en las primeras etapas de la sucesión, así como la presencia de éstas en los bosques maduros con poca perturbación.

Cuadro 12. Comparación de la riqueza (S) y diversidad de especies a partir de los índices de Shannon (H'), Simpson (D^{-1}), Alfa de Fisher (α) de bosques tropicales secundarios con diferentes edades de abandono.

Autor	Lugar	Vegetación	Edad (años)	Diámetro mínimo (cm)	H'	D^{-1}	α	S
Este estudio	Quintan Roo	SMSP	7	≥ 7.5	1.29	2.56		8
			15		2.15	6.56		14
			25		2.19	6.26		16
			35		2.79	11.22		31
			46		3.19	18.19		37
			BM		2.68	10.01		28
Chan-Dzul, 2010	Campeche	SMSC	4-6	≥ 5	2.4	6.96	7.2	27
			14-16		2.8	11.54	9.2	37
			19-21		2.69	11	7.68	34
			BM		2.73	12.94	11.93	44
Morales-Salazar <i>et al.</i> , 2012	Costa Rica	BHM	5-15	≥ 5	2.94	0.92	11.95	38
			15-30		2.71	0.84	15.12	50
			> 30		3.31	0.93	22.99	72
			BM		3.95	0.96	46.54	112
Ruíz <i>et al.</i> , 2005	Colombia	BTS	6-10	≥ 2.5	2.6	9.9		31
			11-16		2.5	6.8		36
			17-31		2.8	11.21		35
			> 56		3.1	9.23		49

SMSP=Selva mediana subperennifolia, SMSC=Selva mediana subcaducifolia, BMH=Bosque húmedo maduro, BTS=Bosque tropical seco, BM=Bosque maduro.

2.7.6. Diversidad Beta

De acuerdo al Coeficiente de Jaccard para árboles con $dn > 7.5$ cm, la composición de especies entre los rodales de la sucesión secundaria fue relativamente alto, a diferencia del rodal maduro donde fue bajo con respecto a los otros rodales de la sucesión.

Con el Coeficiente de Sorensen, la similitud florística entre los rodales de la sucesión también fue alta, mientras que entre el rodal maduro y los rodales de la sucesión, fue menor la similitud. Pero entre el rodal de siete años y el rodal maduro la composición de especies fue diferente.

De acuerdo a los valores del coeficiente de Sorensen obtenidos en este trabajo, difieren ligeramente con relación a otros estudios. Por ejemplo, en selvas medianas subperennifolias con edades de cuatro a 40 años y rodales mayores de 60 años, producto del abandono de potreros localizados en el nororiente del estado de Yucatán, López, (2013) registró una similitud del 50% entre rodales del bosque secundario con el bosque maduro.

El autor afirma que el rodal maduro compartió alrededor de la mitad de las especies con los demás sitios. Lo anterior, fue mayor, comparado con lo encontrado en nuestro estudio; valores de entre 18 al 22% de similitud registrado para este trabajo entre rodales de la sucesión secundaria con el rodal maduro e indica que menos de la mitad de las especies del rodal maduro no estuvieron presentes en los otros rodales.

Por otra parte, el mismo autor menciona que entre edades intermedias de la sucesión, la similitud fue del 60 al 70%. Este valor fue ligeramente mayor comparado con el 51%, registrado entre los rodales de la sucesión secundaria en este estudio.

Posiblemente, la mayor similitud de los rodales del estudio anterior con respecto a este trabajo, fue por el diámetro mínimo de 3 cm considerado, además, porque se evaluaron rodales de hasta 60 años de abandono. Finalmente, los rodales fueron ubicados en un área bajo conservación, lo cual, infiere que la diversidad a través de la sucesión no se vio afectado por actividades antropógenas. Mientras que este trabajo consideró diámetros >7.5 cm para realizar la comparación y rodales de hasta 46 años de edad dentro de la sucesión secundaria. Estos (rodales) se encuentran en áreas de fácil acceso para la tala selectiva de madera.

González-Iturbide *et al.* (2002) reportaron una similitud del 50% obtenido con el Coeficiente de Sorensen entre bosques secundarios de 15, 20 y de 40 a 50 años resultado del cultivo de henequén y rodales maduros de selvas con climas semiárido a subhúmedo en Yucatán.

Lo anterior fue mayor con relación al porcentaje de similitud (18 a 22%) entre rodales secundarios y el rodal maduro de esta investigación. El resultado obtenido por los autores, indica que la composición de especies fue menos compleja conforme avanzó la sucesión con relación a la similitud registrado en este trabajo. Es decir, existe mayor similitud de especies a los 40 a 50 años de

abandono con el rodal maduro. En tanto que la composición de especies de este estudio en rodales de hasta 46 años de la sucesión son diferentes con respecto a las especies del rodal maduro.

En el resultado obtenido por González-Iturbide *et al.* (2002) en Yucatán, posiblemente influyó el tipo de suelo (poco profundos con una cubierta de roca superficial), bajo nivel de humedad (760 mm anuales) y la comunidad de especies característica de vegetación árida con estaturas bajas. Finalmente, se cree que el tipo de vegetación aledaña de los sitios y el manejo continuo del henequén modificaron las propiedades físicas y químicas del suelo, lo que ocasionó una lenta recuperación de la diversidad.

En bosques húmedos de Venezuela, Ramos y Plonckzak (2007) encontraron que la composición florística de la vegetación secundaria de 28 años de abandono con respecto al bosque maduro, presentó un Coeficiente de Similitud de Jaccard del 62.5%.

Por otra parte, entre el bosque maduro y un bosque reciente (10 años de abandono), Ramos y Plonckzak (2007) obtuvieron una similitud del 50%. Ambos valores (62.5% y 50%) fueron altos comparado con el 18 al 22% de la similitud florística obtenida entre los rodales de la sucesión secundaria con el rodal maduro y el 2 al 15% entre los rodales de siete y 15 años con el rodal maduro de este estudio.

La alta similitud florística registrado en el estudio anterior, los autores mencionan que se le atribuye a la rápida colonización y capacidad germinativa de las semillas de las diferentes especies pos-intervención proveniente de bosques cercanos a los sitios. Además, posterior a la cosecha de los árboles se reincorporó materia orgánica y asociado al tipo de suelo (Inceptisoles) y el nivel de precipitación mayor a los 2000 mm anuales posiblemente crearon las condiciones adecuadas para la sobrevivencia de las especies.

Calvo-Alvarado *et al.* (2012), en un estudio que realizaron en tres estadios de sucesión secundaria en un bosque húmedo tropical en Costa Rica, observaron que la similitud obtenida con el Coeficiente de Jaccard fue del 50% entre rodales de la etapa temprana (17 años) e intermedia (25-35 años) de la sucesión. Este valor, fue muy cercano a los valores de similitud (15-51%) de los rodales de la sucesión secundaria de este trabajo.

La ubicación de los rodales del estudio anterior fue dentro de un Parque Nacional y cuyos niveles de precipitación son mayores a los 2000 mm anuales. Probablemente, estas características favorecieron la recuperación de las propiedades del suelo y la rápida colonización y reclutamiento de especies y conservación de los mismos, aun cuando fueron sometidos a la ganadería por largos periodos.

Las características de los rodales del estudio anterior no fueron semejantes al presente trabajo, por lo cual la composición de especies fue similar en un periodo de mayor tiempo (46 años de abandono).

Brearley *et al.* (2004), en bosques tropicales húmedos de Indonesia, reportaron que la similitud florística calculada con el Coeficiente de Jaccard entre rodales de un bosque secundarios de hasta 55 años de edad y un rodal maduro fue del 24%. Este valor fue ligeramente mayor con el 22.91% de similitud entre el rodales de hasta 35 años y el rodal maduro de este trabajo.

Los autores mencionan que la similitud registrada, indica que la recuperación de especies es relativamente lenta, dado que después de más 55 años de sucesión aun no llegan a compartir las mismas especies entre ambos rodales. Probablemente, la historia de uso de la tierra para la agricultura y otros cultivos de tiempo prolongado y suelos ácidos e infértiles influyeron en la recuperación de las propiedades de la tierra y por ende en la germinación de semillas y la colonización de diversas especies. Aún cuando las condiciones climáticas tal como la precipitación es mayor a 3750 mm anuales.

En bosques secundarios semicaducifolios subúmido resultado de la agricultura migratoria en Bolivia, Toledo y Salick (2006) observaron una similitud del 33.8% entre rodales con edades de hasta 36 años obtenido con el Coeficiente de Similitud de Sorensen. Esta similitud fue ligeramente menor con el 15.38 al 27.02% de la similitud entre rodales de siete años hasta 35 años de abandono de este estudio.

Los mismos autores reportaron también que para rodales maduros y las etapas tempranas de la sucesión, la similitud fue del 7.7 a 24.4%. Este porcentaje fue ligeramente mayor con respecto al de 2 al 5% de similitud del rodal maduro comparado con los rodales de siete y 15 años de este trabajo.

Con respecto a los estudios comparados, Moraes *et al.* (2002) mencionan que la composición florística puede estar relacionada a diferentes factores como; la

edad de los bosques y el tipo de uso anterior de la tierra. Mientras que Brearley *et al.*, (2004), han demostrado que la intensidad y tipo de uso de la tierra, puede conducir a una baja composición florística, debido a la recuperación lenta en los nutrientes del suelo.

Otro factor importante es la matriz del paisaje (Letecher y Chazdon, 2009), la cual juega un papel importante en la composición inicial de los bosques secundarios, debido a que, pueden ser fuentes y agentes dispersores de semillas hacia los sitios recién abandonados.

2.8. CONCLUSIONES

La selva mediana subperennifolia en este estudio, taxonómicamente está dominada por familias como Fabaceae, Sapotaceae y Moraceae. Los atributos estructurales, y los valores de los índices de diversidad de especies, incrementaron conforme avanzó el periodo de abandono de la tierra.

Estructuralmente el bosque secundario fue representado por especies como *P. piscipula*, *L. latisiliquum* y *B. simaruba*. En el bosque maduro, *S. macrophylla* y *B. alicastrum* fueron las especies dominantes. También se observó que *B. alicastrum* tiene la capacidad de competir y establecerse en sitios recién perturbados.

La similitud florística para individuos con $dn > 7.5$ cm, fue mayor entre los rodales de la sucesión secundaria a diferencia del rodal maduro comparado con los rodales de la sucesión. Para individuos con ≤ 7.5 cm, la similitud florística también fue mayor con respecto al rodal maduro y los rodales de la sucesión. Sin embargo, el rodal de siete años de abandono con el rodal de 35 años, no compartieron ninguna especie. Así mismo, el rodal de 15 y 35 años con el rodal maduro, las especies fueron diferentes.

En general, la composición florística que caracterizaron al bosque secundario tiende a ser semejante conforme avanza la edad de la sucesión a la composición de especies del rodal maduro. Este último, se caracterizó por la presencia de especies esciófitas parciales, en tanto que los rodales de la sucesión secundaria, dominaron especies heliófitas durables. Las características de estas especies, brindan una alta oportunidad de manejo del bosque por parte de las comunidades.

Finalmente, las actividades como el sistema agrícola roza, tumba y quema, brindan la oportunidad para conocer la trayectoria sucesional y la recuperación de los atributos estructurales de los bosques secundarios. De acuerdo a los resultados obtenidos, se concluye que los bosques secundarios de esta región, albergan una alta diversidad de especies arbóreas nativas que tiene un potencial de aprovechamiento sostenible y para su conservación.

CAPÍTULO III

ACUMULACIÓN DE BIOMASA Y CARBONO EN BOSQUES TROPICALES SECUNDARIOS DEL SUR DE QUINTANA ROO, MÉXICO.

3.1. RESUMEN

Los bosques tropicales secundarios son elementos que dominan el paisaje de diversas regiones del mundo, presentan altas tasas de acumulación de biomasa y juegan un papel importante en el ciclo global del Carbono. Por este motivo, en el presente trabajo se estimó la acumulación de biomasa y Carbono aéreo en bosques tropicales secundarios de diferentes edades (siete, 15, 25, 35, 46 años) después del abandono de tierras agrícolas, y un rodal maduro en el sur de Quintana Roo, México. La biomasa se correlacionó positivamente con la edad del rodal durante la sucesión secundaria. Después de siete años de abandono, el contenido de biomasa fue de $39.75 (\pm 12.0) \text{ Mg ha}^{-1}$, mientras que el rodal maduro presentó la máxima acumulación de biomasa con $179.14 (\pm 7.0) \text{ Mg ha}^{-1}$. La tasa de acumulación de Carbono, medida a través del incremento medio anual (IMA), varió de $2.84 (\pm 0.86) \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ en rodales de siete años a $1.12 (\pm 0.04) \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ en rodales maduros. Lo anterior confirma que los bosques maduros son grandes depósitos de Carbono, pero son los bosques secundarios los que tienen la mayor capacidad como fijadores de CO_2 . Además, se estima que los bosques secundarios de esta región, requieren entre 40 a 50 años para recuperar una biomasa contenida en los bosques tropicales maduros.

Palabras clave: Bosques secundarios, biomasa aérea, incremento medio anual, depósitos de Carbono, fijación de CO_2

BIOMASS AND CARBON ACCUMULATION IN TROPICAL SECONDARY FORESTS IN SOUTH OF QUINTANA ROO, MEXICO

3.2. ABSTRACT

Secondary tropical forests are elements that dominate the landscape of different regions of the world. Have high rates of biomass accumulation and play an important role in the global carbon cycle. For this reason, this study we estimated the accumulation of aboveground biomass and carbon in secondary forests of different ages (seven, 15, 25, 35, 46 years) after the abandon of agricultural land, and a mature stand in the south of Quintana Roo. The biomass was positively correlated with the age of the stand in the secondary succession. After seven years of abandon, the biomass content was $39.75 (\pm 12.0)$ Mg ha⁻¹, while the mature stand presented the highest biomass accumulation with $179.14 (\pm 7.0)$ Mg ha⁻¹. The rate of carbon acculation, measured by the mean annual increment (IMA), ranged between $2.84 (\pm 0.86)$ Mg ha⁻¹ in stands of seven years, to $1.12 (\pm 0.04)$ Mg ha⁻¹ in mature stand. We confirmed the mature stands are large deposits of carbon, but are secondary forests which have the greatest capacity as CO₂ fluxers.

Keys words: Secondary forests, biomass, mean anual increment, carbon deposits, CO₂ fixation.

3.3. INTRODUCCIÓN

Los bosques tropicales secundarios son elementos que dominan el paisaje de diversas regiones del mundo (Bonner *et al.*, 2013). Son ecosistemas que presentan tasas positivas de acumulación de biomasa (Berti, 2001; Chacón *et al.*, 2007; Torres y Guevara, 2002; Yepes *et al.*, 2010), juegan un papel importante en el ciclo global del Carbono (Achard *et al.*, 2002; Malhi y Grace 2000; Gower, 2003; Ngo *et al.*, 2013) y evitan la pérdida de la diversidad biológica (Bonner *et al.*, 2013; Letcher y Chazdon 2009; Wright *et al.*, 2005).

A pesar de las diversas acciones antropógenas y actividades insostenibles que se realizan sobre los suelos forestales previos al abandono, los bosques en crecimiento recuperan la capacidad de fijar y almacenar Carbono a través de la acumulación de biomasa en sus estructuras vivas. De acuerdo a reportes de estudios realizados en México, cuando las condiciones son favorables, como los niveles de precipitación de 1500-2500 mm anuales, la tasa de acumulación de Carbono es de aproximadamente $3.60 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ (Orihuela-Belmonte *et al.*, 2013) y con precipitaciones de 900-1500 mm anuales, la acumulación de Carbono es de $1.52 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ (Read y Lawrence, 2003).

Es evidente que la cuantificación de las reservas de Carbono aún son inciertas (Houghton, 2001), puesto que esta varía significativamente en función de las condiciones del suelo, clima, tipos funcionales de árboles, estructura y composición arbórea, densidad de la madera, el tipo e intensidad de uso de la tierra y en especial la edad del bosque (Cairns *et al.*, 2000; Luizão *et al.*, 2004; Sicard *et al.*, 2006; Ferry *et al.*, 2008).

Por lo anterior, las estimaciones de la biomasa forestal son una prioridad para evaluar las variaciones de las reservas de Carbono en los bosques tropicales (Ketterings *et al.*, 2001; Chave *et al.*, 2004), especialmente en comunidades vegetales con diferentes estadios sucesionales (Cairns *et al.*, 2003; Houghton, 2005; Orihuela-Belmonte *et al.*, 2013; Pregitzer y Euskirchen, 2004) originados por las actividades agrícolas de roza, tumba y quema.

La estimación de la biomasa permite entender los efectos de los ciclos de los incendios en la recuperación de la biomasa (Vargas *et al.*, 2008), así como la cantidad potencial de CO_2 que puede ser liberado o extraído de la atmósfera (Brown, 1997; Clark y Clarck, 2000). También es una manera útil de

proporcionar la cantidad disponible de productos maderables y no maderables del bosque, es una variable para determinar la productividad de los bosques y el estudio del ciclo biogeoquímico del Nitrógeno entre otros elementos químicos (Brown, 1997, Dimitris, 2008; Basuki *et al.*, 2009). Además es un parámetro que sirve como base para la planificación del aprovechamiento sustentable de los recursos forestales (Kanninen *et al.*, 2007; Kauffman *et al.*, 2009).

Finalmente, la estimación real del Carbono, expresado en función de la biomasa, permite obtener estimadores confiables a nivel local y regional para desarrollar escenarios realistas de las existencias de Carbono a través del tiempo. Por lo anterior, el presente trabajo tiene como finalidad conocer los cambios en las tasas de acumulación de biomasa y predecir la recuperación de este componente a través del tiempo en los bosques tropicales secundarios del sur de Quintana Roo.

3.4. OBJETIVOS

- 1.- Estimar la acumulación de biomasa y Carbono aéreo a través de una cronosecuencia de 46 años de sitios abandonados posterior a las actividades agrícolas roza, tumba y quema.
- 2.- Construir una curva de acumulación de biomasa posterior a las perturbaciones antropógenas.
- 3.- Calcular el incremento medio anual (IMA) de biomasa y Carbono aéreo en los bosques tropicales secundarios.

3.5. MATERIALES Y MÉTODOS

El área de estudio y el diseño de muestreo para la obtención de la información dasométrica en los 18 sitios de muestreo se describieron en el capítulo II. En este apartado se menciona únicamente la metodología para la estimación de volumen de madera de fuste total, muestreo de lianas y palmas por rodal. Finalmente, la estimación de biomasa y Carbono aéreo de los arboles juveniles, adultos, lianas y palmas a través de la sucesión secundaria.

3.5.1. Estimación de volumen de fuste total con corteza

El volumen se calculó con ecuaciones de la siguiente forma (De los Santos, 1979; Patiño *et al.*, 1994):

$$VFTA_{(m^3)} = \beta_0 + \beta_1 D^2 A \quad \text{Ec. 16}$$

$$VFTA_{(m^3)} = e^{[\beta_0 + \beta_1 \ln(D) + \beta_2 \ln(A)]} \quad \text{Ec. 17}$$

$$VFTSE_{(m^3)} = \sum_{i=1}^n [VFTA_{(m^3)}] \quad \text{Ec. 18}$$

$$VFTHAE_{(m^3 ha^{-1})} = [VFTSE_{(m^3)} * (FC)] \quad \text{Ec. 19}$$

Donde:

VFTA: Volumen de fuste total con corteza por árbol (m^3).

VFTSE= Volumen de fuste total con corteza por edad (m^3).

VFTHAE= Volumen de fuste total con corteza por edad ($m^3 ha^{-1}$).

B'_s = Parámetros de las ecuaciones.

E= Edad del rodal (años).

D= diámetro normal (cm).

A= Altura fuste total (m).

FC= factor de conversión a ha (superficie total de los 3 sitios de muestreo por edad, dividido entre 33.33, 16.66 y 6.66).

En el Anexo D se presentan las ecuaciones utilizadas para estimar el volumen del fuste total en m^3 por árbol de cada especie.

3.5.2. Muestreo de lianas y palmas

Para la estimación de la biomasa forestal, se consideraron además de las especies arbóreas, otros componentes como lianas y palmas (Read y Lawrence, 2003). Por consiguiente, se identificaron y registraron todas las lianas ≥ 2.5 cm de diámetro con crecimiento horizontal y a 1.30 m sobre el suelo con crecimiento vertical (Modificado de DeWalt *et al.* 2003). Para las palmas se registró el diámetro a la base del tallo y la longitud del estipe (Restrepo *et al.* 2003). La información dasométrica de las lianas y palmas se obtuvieron en las superficies de 100, 200 y 500 m² en cada uno de los sitios de muestreo por edad de abandono del bosque.

3.5.3. Estimación de la biomasa aérea

Se emplearon ecuaciones generadas por Cairns *et al.* (2003), desarrolladas a partir de individuos de especies arbóreas de <10 cm de dn y ≥ 10 cm de dn en un bosque tropical del sur de Quintana Roo, México (Cuadro 13). Asimismo, se utilizó la ecuación de Hughes *et al.* (1999) para individuos de especies arbóreas con dn ≤ 10 cm (Cuadro 13). La biomasa de lianas se estimó con las ecuaciones generadas por Putz (1983) para bosques tropicales húmedos de Venezuela. La ecuación propuesta por Restrepo *et al.* (2003) se utilizó para estimar la biomasa aérea de las palmas del sotobosque. Estas ecuaciones tienen las formas siguientes (Cuadro 13):

3.5.4. Estimación de Carbono aéreo

La fracción de Carbono en la biomasa, se calculó mediante el factor de conversión de 0.5 (Cuadro 13), mismo que es utilizado para estudios de Carbono por varios autores (Clark *et al.* 2001, Castañeda-González, 2012; Fonseca *et al.*, 2011; Vargas *et al.*, 2009). Así mismo, se ajustó una ecuación para estimar la curva de acumulación de biomasa a partir de los valores de biomasa por hectárea observados por edad del rodal. Para ello se ajustó la función logística de crecimiento de Holling Type III. Para esta función se consideró como variable independiente la edad del rodal y la variable respuesta fue la biomasa (Bolker, 2007).

3.5.5. Incremento de biomasa y Carbono aéreo

El incremento medio anual (IMA) de biomasa y Carbono por rodal, se calculó como el $IMA_{B,C} = B \text{ o } C/t$, donde B es la biomasa y C es el Carbono, ambos expresados en Mg ha^{-1} , y t es la edad del rodal (Vargas, 2008).

3.5.6. Análisis estadístico

Se probaron los supuestos de normalidad mediante las pruebas de Kolmogorov-Smirnov y Shapiro-Wilk y la homogeneidad de varianza (Test Leavene). Se realizó un análisis de varianza (ANOVA) de una vía no paramétrico, para comparar el volumen y la biomasa acumulada entre edades de la sucesión. Las diferencias entre medias ($p \leq 0.05$) se determinaron con la prueba de Kruskal-Wallis. Los análisis estadísticos se realizaron con el paquete estadístico SAS (SAS Institute Inc., 2002) con un nivel de confiabilidad del 95%.

Cuadro 13. Ecuaciones utilizadas para la estimación de la biomasa aérea en rodales con diferentes edades en el sur de Quintana Roo.

Especies/formas de vida	Estimadores			Fuente
	β_0	β_1	R^2	
Individuos con $dn \geq 10$ cm				
$B = \beta_0 + \beta_1 dn^2 ht$				Cairns <i>et al.</i> 2003
<i>Alseis yucatanensis</i> Standl.		0.0301	0.91	
<i>Brosimum alicastrum</i> Sw.		0.0336	0.97	
<i>Manilkara zapota</i> (L.) P. Royen		0.0447	0.98	
<i>Pouteria campechiana</i> (Kunth) Baehni		0.0358	0.94	
<i>Pouteria unilocularis</i> (Donn. Sm.) Baehni		0.0465	0.96	
<i>Trichilia minutiflora</i> Standl.		0.0465	0.97	
Individuos con $dap < 10$ cm				Cairns <i>et al.</i> 2003
<i>Alseis yucatanensis</i> Standl.	0.0867	0.0429	0.99	
<i>Manilkara zapota</i> (L.) P. Royen	0.0034	0.0482	0.89	
<i>Pouteria unilocularis</i> (Donn. Sm.) Baehni	0.8322	0.0429	0.95	
<i>Trichilia minutiflora</i> Standl.	0.4125	0.0421	0.96	
<i>Talisia oliviformis</i> (Kunth.) Radlk.	0.3627	0.0322	0.72	
<i>Croton arboreus</i> Millsp.	0.0493	0.0480	0.98	
<i>Croton lundelli</i> Standl.	0.2385	0.058	0.99	
<i>Eugenia</i> sp.	0.1780	0.0638	0.92	
Individuos con $dn \geq 10$ cm	0.4600	0.0370	0.99	
$B = e^{[-\beta_0 + \beta_1 \ln(dn^{2ht})] + (0.0939/2)}$	2.173	0.868	0.90	Cairns <i>et al.</i> 2003
Individuos con $dn \leq 10$ cm				
$B = e^{[\beta_0 + \beta_1 \ln(dn^2)]} (1.4/10^6)$	4.9375	1.0583	0.93	Hughes <i>et al.</i> 1999
Lianas				
$B = \beta_1 + \beta_1 \log(dn)$	0.12	0.19	0.81	Putz 1983
Palmas				
$B = \beta_0 + \beta_1 \ln(db) + 0.17 L$	1.805	1.283		Restrepo <i>et al.</i> 2003
Fracción de Carbono (0.5)				
$CC = \beta X Fc$				Clark <i>et al.</i> 2001 Castañeda- González 2012, Fonseca <i>et al.</i> 2011 Vargas <i>et al.</i> 2009

B =biomasa aérea expresada como peso seco (kg), dn = diámetro normal (cm), ht =altura total, db =diámetro de la base del tallo de la palma (cm), L =longitud de la estipe de la palma (m), CC =contenido de Carbono (Mg) y Fc =fracción de Carbono en la biomasa (0.5).

3.6. RESULTADOS

3.6.1. Crecimiento e incremento en volumen de fuste total

El volumen promedio osciló de 109.66 (± 6.80) $\text{m}^3 \text{ha}^{-1}$ en rodales de siete años de edad a 285.24 (± 19.41) $\text{m}^3 \text{ha}^{-1}$ en el rodal maduro. En un rodal de 35 años de edad fue donde se registró la mayor cantidad en volumen por hectárea (Cuadro 14).

Cuadro 14. Crecimiento e Incremento Medio Anual (IMA) para volumen de fuste total en rodales de diferentes edades en el sur de Quintana Roo.

Edad de abandono	Vol. ($\text{m}^3 \text{ha}^{-1}$)	Promedio Vol. ($\text{m}^3 \text{ha}^{-1}$)	IMA Vol. ($\text{m}^3 \text{ha}^{-1} \text{año}^{-1}$)	Promedio IMA Vol. ($\text{m}^3 \text{ha}^{-1} \text{año}^{-1}$)
7	105.44		15.06	
7	122.96	109.66 (± 6.80)	17.57	15.67 (± 0.97)
7	100.57		14.37	
15	108.03		7.20	
15	146.17	151.58 (± 26.85)	9.74	10.11 (± 1.79)
15	200.55		13.37	
25	345.78		13.83	
25	232.06	269.35 (± 38.22)	9.28	10.77 (± 1.53)
25	230.20		9.21	
35	314.50		8.99	
35	382.03	357.17 (± 21.43)	10.92	10.20 (± 0.61)
35	374.98		10.71	
46	186.05		4.04	
46	376.15	320.17 (± 67.37)	8.18	6.96 (± 1.47)
46	398.32		8.66	
80	253.51		3.17	
80	281.72	285.24 (± 19.41)	3.52	3.57 (± 0.24)
80	320.48		4.01	

Al comparar las medias del volumen entre edades mediante la prueba de Kruskal-Wallis se pueden formar tres grupos (Figura 6). Se observa que entre rodales de siete, 15 y 25 años no existen diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$) entre ellos, pero el rodal de siete años si es diferente de rodales maduros, de 46 y 35 años. Otro grupo lo forman los rodales de 15, 25, rodal maduro y 46 años, siendo iguales entre ellos ($p \leq 0.05$) y diferentes al rodal de 35 años. El tercer grupo lo forman los rodales de 25, rodal maduro, 46 y 35 años, que son iguales entre ellos ($p \leq 0.05$).

El máximo IMA observado en volumen ocurre a la edad de siete años y a partir de ahí disminuye conforme aumentó la edad de los rodales (Figura 7). A través de la sucesión secundaria, osciló de 15.67 (± 0.97) en rodales de siete años a 6.97 (± 1.47) en rodales en rodales de 46 años. El rodal maduro presentó un

IMA en volumen de $3.57 (\pm 0.24)$, tal como se observa en el Cuadro 14 y Figura 7, donde se observa la tendencia del incremento medio en volumen.

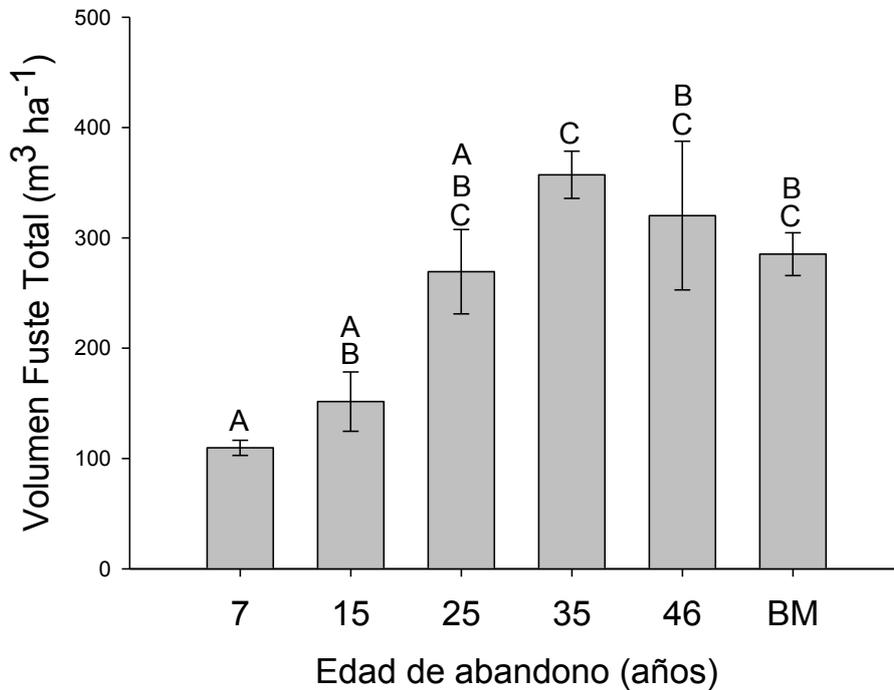


Figura 6. Volumen de fuste total con corteza para individuos con $dn > 7.5$ cm en rodales con diferentes edades en el sur de Quintana Roo. Las líneas verticales representan el error estándar. Letras diferentes indican diferencias significativas entre edades ($\alpha \leq 0.05$). BM= Bosque maduro

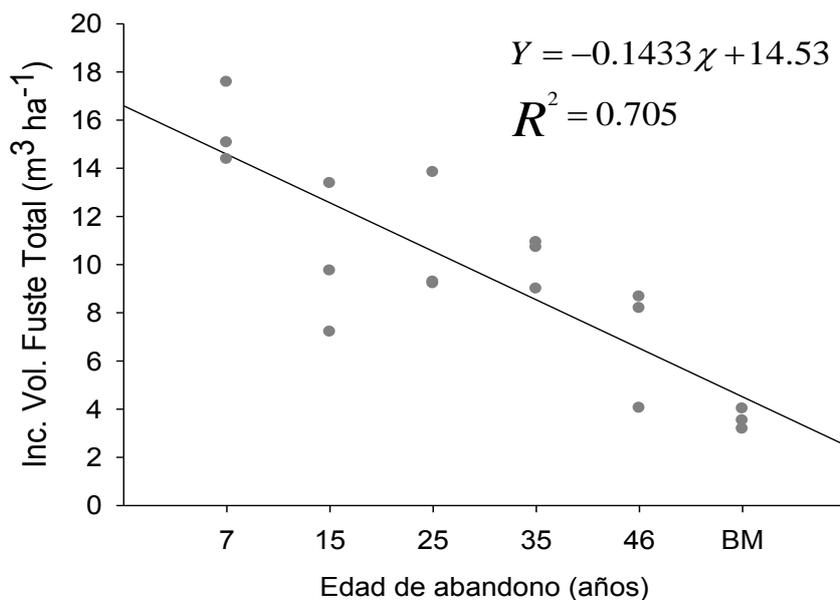


Figura 7. Incremento Medio Anual (IMA) de volumen de fuste total con corteza para individuos con $dn > 7.5$ cm en rodales con diferentes edades en el sur de Quintana Roo.

3.6.2. Acumulación de biomasa aérea

La biomasa aérea que incluye árboles adultos y juveniles, lianas y palmas, aumentó con la edad de abandono de la tierra ($p \leq 0.05$). La biomasa osciló entre 39.75 Mg ha^{-1} (± 12.0) en rodales de 7 años de abandono a 175.35 (± 31.0) Mg ha^{-1} en rodales de 46 años de abandono. La mayor acumulación de biomasa se registró en el rodal de 35 años ($236.20 \pm 21.4 \text{ Mg ha}^{-1}$). Mientras que en el rodal maduro fue de $179.14 \text{ Mg ha}^{-1}$ (± 7.0) (Cuadro 15).

El análisis de varianza, reportó diferencias altamente significativas ($p \leq 0.0005$) en el contenido de biomasa. Se puede observar en la grafica 8, que la edad ejerce un efecto en la biomasa conforme incrementa la edad de los rodales. Por lo tanto, existe variabilidad en los promedios de la biomasa, misma que es influenciado por factores ambientales de los sitios. En general, El rodal de siete años y el rodal de 35 años fueron significativamente diferentes entre ellos el rodal de siete años y el rodal de 35 años fueron significativamente diferentes ($p \leq 0.5$) entre ellos. No se encontraron diferencias significativas ($p > 0.5$) entre rodales de siete, 15 y 25 años y entre rodales mayores a 25 años y el rodal maduro (Figura 8).

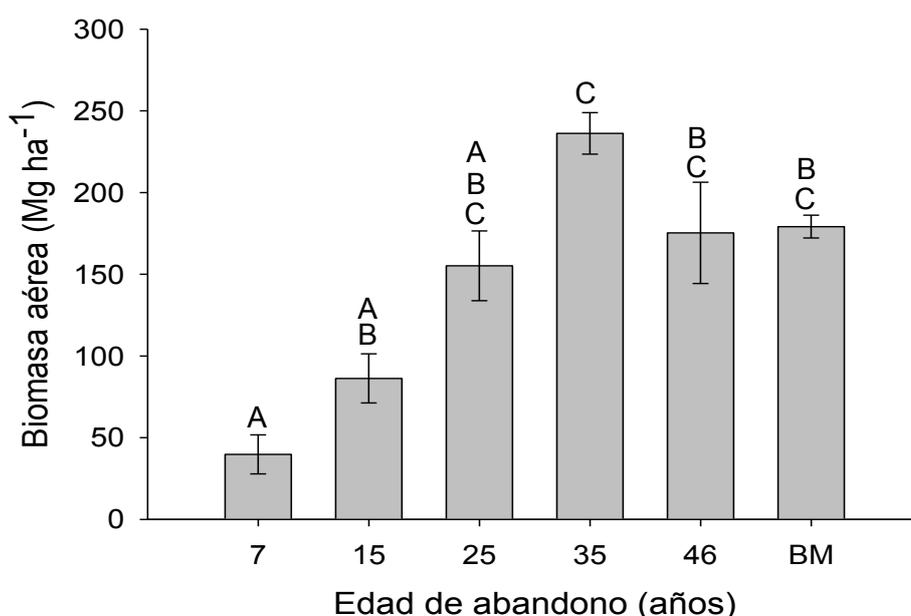


Figura 8. Biomasa en rodales con diferentes edades de abandono en el sur de Quintana Roo. Las líneas verticales representan el error estándar. Letras diferentes indican diferencias significativas entre edades ($\alpha \leq 0.05$).

Cuadro 15. Biomasa y Carbono aéreo en rodales con diferentes edades en el sur de Quintana Roo.

Edad de abandono	Biomasa				Carbono			
	Mg ha ⁻¹	Promedio Mg ha ⁻¹	IMA Mg ha ⁻¹ año ⁻¹	Promedio IMA Mg ha ⁻¹ año ⁻¹	Mg ha ⁻¹	Promedio Mg ha ⁻¹	IMA Mg ha ⁻¹ año ⁻¹	Promedio IMA Mg ha ⁻¹ año ⁻¹
7	15.82		2.26		7.91		1.13	
7	52.09	39.75 (±12.0)	7.44	5.68 (±1.7)	26.04	19.87 (±6.0)	3.72	2.84 (±0.86)
7	51.33		7.33		25.67		3.67	
15	57.91		3.86		28.97		1.93	
15	91.87	86.26 (±15.0)	6.12	5.75 (±1.0)	45.93	43.13 (±7.5)	3.06	2.88 (±0.5)
15	109.00		7.27		54.50		3.63	
25	197.75		7.91		98.87		3.95	
25	131.17	155.16 (±21.4)	5.25	6.21 (±0.9)	65.59	77.60 (±10.7)	2.62	3.10 (±0.4)
25	136.55		5.46		68.28		2.73	
35	211.94		6.06		105.97		3.03	
35	241.96	236.20 (±12.7)	6.91	6.75 (±0.4)	120.98	118.10 (±6.3)	3.46	3.37 (±0.2)
35	254.70		7.28		127.35		3.64	
46	113.42		2.47		56.71		1.23	
46	203.72	175.35 (±31.0)	4.43	3.81 (±0.7)	101.86	87.70 (±15.5)	2.21	1.91 (±0.3)
46	208.90		4.54		104.45		2.27	
80	169.87		2.12		84.93		1.06	
80	174.71	179.14 (±7.0)	2.18	2.24 (±0.1)	87.35	89.57 (±3.5)	1.09	1.12 (±0.04)
80	192.86		2.41		96.43		1.21	

IMA=incremento medio anual de Carbono (Mg). Entre paréntesis el error estándar

En el Cuadro 16 se presenta el resumen del análisis de varianza para el ajuste de las ecuaciones para estimar la biomasa a través del tiempo y en la Figura 9a se presentan los valores de biomasa observada en campo y la curva ajustada a través de la función de Holling Type III (Bolker, 2007). Los parámetros de bondad de ajuste (R^2_{adj} y RSME) del modelo (Cuadro 16) fueron altamente significativos ($p \leq 0.0001$).

Cuadro 16. Parámetros y estimadores de las ecuaciones de a) Schumacher y b) Holling Type III para predecir la biomasa aérea en rodales con diferentes edades en el sur de Quintana Roo.

Parámetro	Estimador	E. Std.	CME	Valor T	PR> T	R^2_{adj} .
a) $Biomasa\ aérea = \beta_0 * \left[\exp\left(\frac{\beta_1}{Edad}\right) \right]$						
β_0	255.1482	26.2819	1527.0	9.71	<0.0001	0.72
β_1	12.37672	2.9229		4.23	0.0007	
b) $Biomasa\ aérea = (\beta_0 * Edad^2) / (\beta_1 + Edad^2)$						
β_0	221.2757	17.9006	1270.8	12.36	<0.0001	0.77
β_1	15.39783	2.7921		5.51	<0.0001	

Biomasa aérea (Kg), β_s = estimadores de regresión, Edad= edad del rodal, E. std. Error estándar de los parámetros, CME=cuadrado medio del error de los parámetros, adj= ajustada

La información obtenida mediante la ecuación aplicada mostró que existe un incremento rápido en la acumulación de la biomasa hasta los 35 años de la sucesión. Posteriormente, se observa un incremento menos pronunciado en etapas maduras de la sucesión hasta estabilizarse y alcanzar el máximo estimado en edades a partir de los 90 años. Por lo tanto, el modelo ajustado indica que la biomasa de los bosques secundarios alcanza valores similares al de rodales maduros después de los 40 a 50 años de abandono de los terrenos agrícolas de esta región (Figura 9a).

El incremento medio anual (IMA) de biomasa que incluye, árboles juveniles, adultos, lianas y palmas, osciló entre $5.68 (\pm 1.7) \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ en rodales de siete años a $6.75 (\pm 0.4) \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ en rodales de 35 años. En el rodal 46 años el IMA fue de $3.81 (\pm 0.7) \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$. Mientras que el rodal maduro presentó su máximo incremento de $2.24 (\pm 0.1) \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ (Cuadro 15).

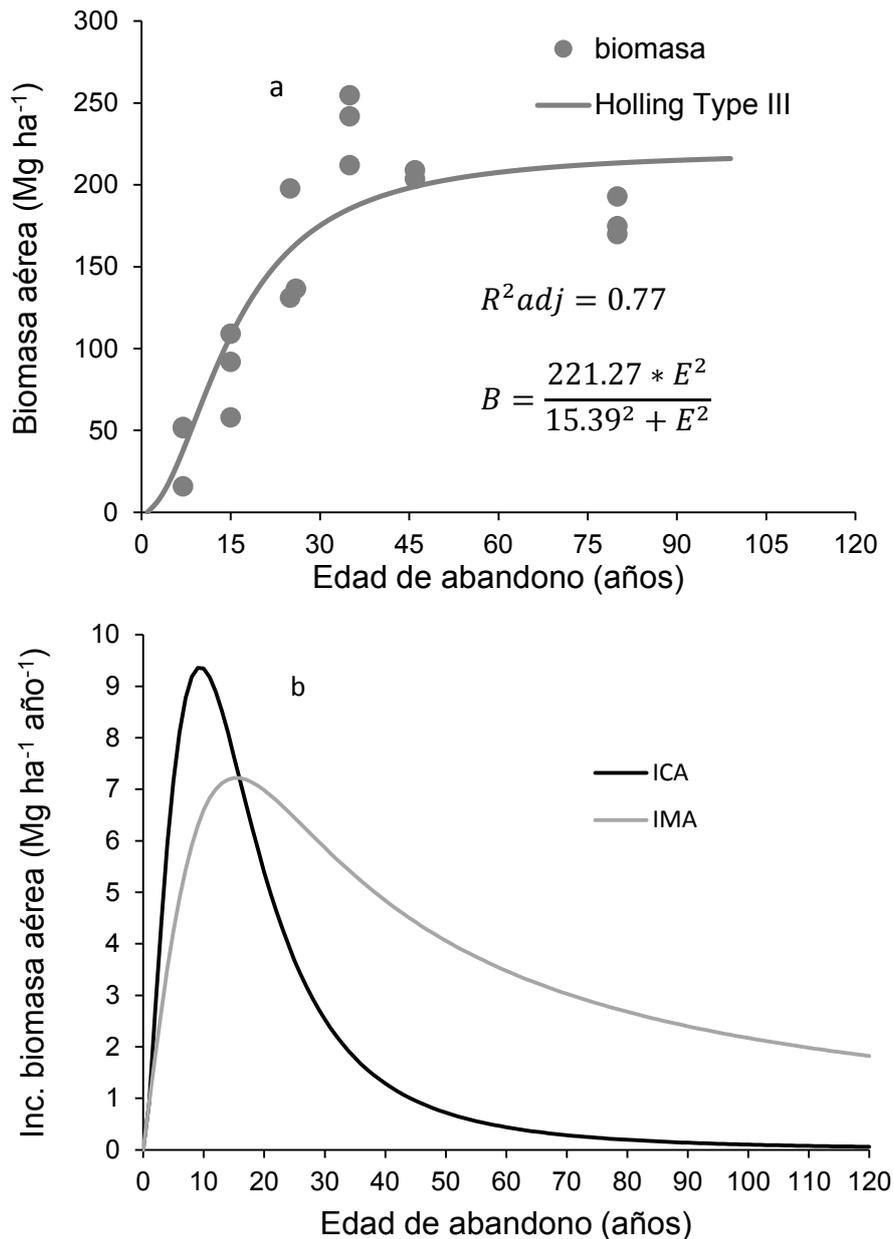


Figura 9. Acumulación de biomasa aérea a través del tiempo y ajuste de la función de Holling Type III (a) e incremento corriente y medio anual (b) en rodales con diferentes edades de abandono en el sur de Quintana Roo.

Con la ecuación generada, se obtuvo el incremento corriente anual e incremento medio anual para la biomasa a través del tiempo (Figura 9b). Se puede observar un incremento rápido de la biomasa en etapas tempranas de la sucesión hasta alcanzar un punto de inflexión alrededor de los 16 años después del abandono de la tierra. Esta información indica que los bosques secundarios mantienen una alta tasa de crecimiento de los árboles en las primeras etapas de su desarrollo y consecuentemente son altamente productivos en términos de biomasa en los inicios de la sucesión. A partir de

ese punto, aunque siguen creciendo y acumulando biomasa, las tasas de crecimiento empiezan a disminuir. El crecimiento en biomasa alcanza su valor máximo promedio (asíntota) a los 221.27Mg ha⁻¹, tal como se observa en la figura 9.

3.6.3. Acumulación de biomasa en árboles juveniles

La acumulación de biomasa en árboles juveniles ($2.5 \geq dn \leq 7.5$ cm) e incremento medio anual (IMA) se muestra en el Cuadro 17. Los valores oscilaron de 20.87 (± 10.8) Mg ha⁻¹ en rodales de siete años de edad a 9.76 Mg ha⁻¹ (± 4.81) en rodales de 46 años de abandono. En el rodal maduro fue de 18.45 Mg ha⁻¹ (± 7.0). La mayor cantidad de biomasa se registró en el rodal de 25 años de abandono con 27.26 Mg ha⁻¹ (± 8.7). El aporte de biomasa de los árboles juveniles a través de la sucesión fue del 11.10% con relación al 89.90% los adultos con $dn > 7.5$ cm.

Cuadro 17. Acumulación e Incremento Medio Anual (IMA) de biomasa aérea de árboles juveniles en rodales con diferentes edades en el sur de Quintana Roo.

Edad de abandono	Mg ha ⁻¹	Promedio Mg ha ⁻¹	IMA Mg ha ⁻¹ año ⁻¹	Promedio IMA Mg ha ⁻¹ año ⁻¹
7	10.72		1.53	
7	42.41	20.87 (± 10.8)	6.06	2.98 (± 1.5)
7	9.47		1.35	
15	16.82		1.12	
15	12.53	13.54 (± 1.7)	0.84	0.90 (± 0.1)
15	11.28		0.75	
25	39.34		1.57	
25	32.04	27.26 (± 8.7)	1.28	1.09 (± 0.03)
25	10.41		0.42	
35	5.39		0.15	
35	7.21	6.91 (± 0.8)	0.21	0.20 (± 0.2)
35	8.12		0.23	
46	8.17		0.18	
46	2.33	9.76 (± 4.8)	0.05	0.21 (± 0.1)
46	18.78		0.41	
80	13.45		0.17	
80	9.72	18.45 (± 7.0)	0.12	0.23 (± 0.1)
80	32.19		0.40	

IMA= Incremento medio anual. Letras diferentes indican diferencias significativas entre edades ($\alpha \leq 0.05$). Entre paréntesis el error estándar.

La biomasa de los árboles juveniles entre las edades de abandono, no presentaron diferencias estadísticas significativas ($p=0.16$). El incremento medio anual (IMA) de biomasa en juveniles, osciló de 2.98 (± 1.5) Mg ha⁻¹ año⁻¹ en rodales jóvenes de siete años de edad a 0.21 (± 0.1) Mg ha⁻¹ año⁻¹ en rodales avanzadas de la sucesión (46 años de edad). Mientras que el rodal

maduro presentó un promedio de incremento de biomasa de $0.23 (\pm 0.1) \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ (Cuadro 17)

3.6.4. Acumulación de Carbono

En el Cuadro 15 se presenta la acumulación e IMA de Carbono que incluye árboles juveniles, adultos, lianas y palmas. La acumulación de Carbono incrementó significativamente ($p \leq 0.05$) con la edad del rodal. El promedio osciló de $19.87 (\pm 6.0) \text{ Mg ha}^{-1}$ para el rodal de siete años a $89.57 (\pm 3.5) \text{ Mg ha}^{-1}$ del rodal maduro. El rodal de 35 años presentó las reservas de Carbono más altas a través de la sucesión secundaria. El IMA de Carbono a través de la sucesión secundaria, varió de $2.84 (\pm 0.86) \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ en rodales de siete años de abandono a $1.91 (\pm 0.3) \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ en el rodal de 46 años de edad. Mientras que el rodal maduro presentó un promedio de incremento de Carbono de $1.12 (\pm 0.04) \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$.

3.7. DISCUSIÓN

3.7.1. Acumulación de volumen de fuste total

El volumen por hectárea incrementó de forma rápida en los inicios de la sucesión y en rodales de hasta 35 años. Posteriormente, se observó una disminución ligera en edades avanzadas de la sucesión y en el rodal maduro. Lo anterior, debido a la madurez de la masa forestal, a la desaparición de árboles maduros, mismos que son eliminados por efecto de la tala ilegal o por derribo por efecto del huracán “Dean”, mismo que azotó en la zona en agosto de 2007.

El IMA del volumen disminuyó gradualmente conforme avanzó la edad de la sucesión, una vez que ha alcanzado su punto de inflexión de máxima velocidad de crecimiento. Mientras que el rodal maduro alcanzó un valor promedio de volumen comercial de $3.57 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$. Este dato, coincide con el incremento corriente anual de volumen de $3.72 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ reportado por Tadeo (2013) en bosques tropicales del ejido Noh Bec, Quintana Roo.

Independientemente de la edad del bosque, la tendencia del volumen registrado en este estudio fue mayor comparado con los resultados reportados en otras zonas de bosques tropicales subhúmedos de Quintana Roo. Por ejemplo, Argüelles y Sánchez (2003) reportaron $120.226 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ a partir de individuos con diámetros de 10 cm para el Predio Central del Prado, Quintana Roo, propiedad de la sociedad de Canan Kax, Quintana Roo.

En el Sitio Experimental San Felipe Bacalar, Rivero (2009) reportó $105.965 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ de volumen sin corteza para individuos con diámetros mayores a 10 cm. Mientras que Tadeo (2013) registró un promedio de $134.970 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ de volumen de fuste total sin corteza de individuos a partir de 10 cm de diámetro en el ejido Noh-Bec, Quintana Roo.

En bosques tropicales secundarios muy húmedos de Costa Rica, Redondo *et al.* (2001) obtuvieron $114.58 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ de volumen comercial en rodales de 12 años de edad y $213.17 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ en rodales de 25 años de edad. Estos valores fueron ligeramente menores comparado con el volumen de $151.58 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ del rodal de 15 años de edad y $269.35 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ en el rodal de 25 años de este estudio.

Las diferencias del volumen de fuste total de este trabajo con relación a los estudios anteriores se deben a diversos factores. Por ejemplo, el diámetro mínimo considerado en el muestreo (este trabajo consideró como diámetro mínimo 7.5 cm), la intensidad de muestreo, densidad arbórea, la calidad del sitio, entre otros. Sin embargo, el factor que influyó fuertemente en el incremento del volumen, es la edad de los rodales. Ya que en este trabajo se consideraron desde rodales muy jóvenes a rodales maduros. De manera que en los rodales de siete y 15 años de edad la densidad arbórea es alta, la cual influyó en el aumento del volumen de madera, a diferencia de los otros estudios evaluaron rodales de sucesión más avanzada a rodales maduros.

3.7.2. Acumulación de biomasa aérea

Al igual que el volumen, la acumulación de biomasa mostró un incremento acelerado en las primeras etapas de la sucesión y un aumento menos notorio en etapas avanzadas.

Los valores registrados de biomasa a través de las edades, se encuentran entre los resultados de biomasa reportados en otros estudios. Por ejemplo, en bosques tropicales subhúmedos con niveles de precipitación de 900 a 1400 mm anuales en el sur de Quintana Roo, Read y Lawrence (2003) reportaron cantidades de biomasa entre de 20.0 Mg ha⁻¹ en rodales de dos a cinco años de edad y de 136 Mg ha⁻¹ en rodales maduros.

Los valores anteriores, fueron menores con relación a la biomasa acumulada en el rodal de siete años (39.75 Mg ha⁻¹) y en el rodal maduro (179.14 Mg ha⁻¹) de este estudio. Los autores mencionan que los sitios muestreados, posiblemente fueron sujetos periódicamente a la tala selectiva y posteriormente convertidos en tierras para la agricultura migratoria con ciclos de cultivo variable. Además, para estimar la biomasa utilizaron ecuaciones generadas para bosques tropicales de otras regiones. Dichas ecuaciones, consideran entre las variables; la densidad de la madera, misma que fueron reportados también para otras regiones con características ambientales similares al área de estudio.

Lo anterior, posiblemente influyó fuertemente en la recuperación y estimación precisa de la biomasa, aún cuando las condiciones ambientales y

características del tipo de suelo, coinciden con las características de los sitios del presente estudio.

En bosques subhúmedos en Quintana Roo y bosques estacionalmente secos en Yucatan, Urquiza-Haas *et al.* (2007) reportaron 28.8 Mg ha⁻¹ de biomasa en rodales de diez a 15 años de abandono, la cual fue menor con la biomasa de 86.26 Mg ha⁻¹ registrado en rodales de 15 años del presente trabajo.

En rodales maduros, los mismos autores reportaron 191 Mg ha⁻¹, valor ligeramente mayor que la biomasa acumulada en rodales maduro de este estudio, la cual fue de 179.14 Mg ha⁻¹. Posiblemente, el bajo aporte de biomasa de los rodales de diez a 15 años, se atribuye en primera instancia al diámetro mínimo de 10 cm considerado en el muestreo, mientras que en este estudio se consideraron diámetros a partir de 2.5 cm.

Por otra parte, los autores mencionan, que gran parte de los sitios se establecieron en rodales que continuamente son talados para la extracción de madera la cual es utilizada en la construcción de casas. Además, los rodales han sido afectados por incendios moderados y continuamente por vientos de tormentas tropicales, incluso huracanes.

El mayor aporte de biomasa en los rodales maduros del estudio anterior, se infiere que es debido a la ubicación de los sitios, dado que varios sitios fueron establecidos en la reserva natural de Sian Ka'an en Quintana Roo. En donde existe mayor vigilancia y conservación de las especies vegetales. Mientras que los rodales maduros del presente estudio a pesar de estar ubicados en un área bajo conservación, existe aprovechamiento ilegal de especies de importancia valor comercial como *S. macrophylla* y *Cedrela odorata*, entre otros.

En bosques muy húmedos con 3464 mm de precipitación anual y con suelos de tipo Andosoles de buen drenaje en Costa Rica, Chacón *et al.* (2007) estimaron 84.1 Mg ha⁻¹ de biomasa en rodales de 15 años. Lo cual fue similar con la biomasa estimada en bosques de la misma edad de abandono en este estudio (86.26 Mg ha⁻¹).

De acuerdo a la investigación realizado en Costa Rica, los sitios fueron dedicados al cultivo de plátano por un período de 20 años, posteriormente a pastizales y finalmente abandonados. En tanto, que los sitios del presente trabajo fueron dedicados únicamente a la agricultura migratoria de forma moderada. Al considerar las características de ambos lugares, se infiere que

las condiciones climáticas como los niveles de precipitación y las propiedades del suelo son determinantes en la recuperación de los bosques secundarios en términos de biomasa, aún cuando las tierras hayan sido sometidas a usos prolongados de diversos cultivos agrícolas como el maíz.

Feldpausch *et al.* (2004) estimaron $120.92 \text{ Mg ha}^{-1}$ de biomasa en rodales de hasta 14 años de abandono de pastizales en la Cuenca del Amazonas en Brasil. Es posible que el diámetro mínimo $\geq 1 \text{ cm}$ considerado en los sitios del estudio anterior y con un total de 1901 individuos registrados, así como niveles de precipitación de 2000 a 3000 mm anuales influyeron en un mayor aporte de biomasa. A pesar de que el sobrepastoreo y la quema anual en los sitios bajo estudio aceleró la pérdida de nutrientes del suelo. A diferencia del presente estudio, se midieron poco más de 900 individuos con diámetros $\geq 2.5 \text{ cm}$ en sitios que fueron utilizados para el cultivo de maíz, frijol, entre otros, pero con ciclos de cultivos cortos.

Ngo *et al.* (2013) realizaron un estudio de biomasa en bosques tropicales subhúmedos con un promedio anual de 2342 mm de precipitación en Singapur, reportaron $334.98 \text{ Mg ha}^{-1}$ de biomasa en rodales maduro. Este valor fue mayor con respecto a nuestros valores de biomasa ($179.14 \text{ Mg ha}^{-1}$) del rodal maduro. Los sitios de muestreo del estudio anterior, fueron ubicados en un área de reserva natural, lo cual posiblemente influyó fuertemente para un mayor aporte y conservación de la biomasa en los rodales maduros. Además, la intensidad de muestreo fue mayor con respecto al presente estudio, en donde consideraron como diámetro mínimo $\geq 1 \text{ cm}$, por lo tanto un mayor número de individuos (>6000).

También se infiere que los niveles de precipitación en los sitios de estudio en Singapur, posiblemente favorecieron el desarrollo de los árboles posterior al abandono de los sitios en el rodal maduro, a pesar de ubicarse en suelos de baja fertilidad. Las variables anteriores fueron contrastantes con el del presente estudio, en donde el nivel de precipitación oscila entre 1350 a 1650 mm, el diámetro mínimo considerado fue a partir de 2.5 cm y el número de individuos fue menor con respecto al estudio anterior.

En bosques de clima húmedo de Kalimantan en Borneo, Rutishauser *et al.* (2013) obtuvieron 316 Mg ha^{-1} de biomasa en bosques secundarios y 378 Mg ha^{-1} en bosques maduros. Estos valores fueron superiores comparados con

nuestros resultados, independientemente de la edad del bosque secundario y del rodal maduro.

Berry *et al.* (2010) y Saner *et al.* (2012) mencionan que las estimaciones de biomasa forestal generalmente se encuentran entre los 150 a 300 Mg ha⁻¹. Por lo tanto, la biomasa estimada en Borneo, fue elevado posiblemente debido al uso de ecuaciones alométricas no generadas para los bosques de Sumatra o Borneo (Ketterings *et al.*, 2001; Kenzo *et al.*, 2009), aun cuando se haya utilizado los modelos alométricos con mejor bondad de ajuste.

Para conocer la acumulación de biomasa través del tiempo en diversos ecosistemas forestales se emplean diversas funciones de crecimiento. Por ejemplo, la función de Holling Type III cuya característica es una representación matemática o modelación para predecir distintos comportamientos poblacionales (crecimiento) y un estado de equilibrio en un determinado tiempo en función de dos o más variables (Abassawah *et al.*, 2012).

De acuerdo con la función utilizada en este estudio, la acumulación de biomasa incrementó de forma rápida hasta los 35 años de abandono, posteriormente un incremento menos pronunciado. Finalmente, se estabiliza a partir de los 75 a 90 años de abandono. Por consiguiente, la biomasa del bosque secundario es similar al rodal maduro después de 30 a 40 y un máximo de 50 años posterior al abandono.

En bosques tropicales húmedos de Veracruz, México, Hughes *et al.* (1999) estimaron una recuperación de más de 70 años de los bosques secundarios para alcanzar los niveles de biomasa que la que se presenta en los bosques maduros. La intensidad de uso de la tierra previo al abandono es un factor importante en el tiempo de recuperación de la biomasa. Es decir, los sitios estudiados, fueron sometidos a ciclos de cultivos de entre uno a 20 años para cultivos agrícolas y pastizales.

La predicción de la recuperación de la biomasa de este estudio, se encuentra dentro del tiempo reportado por Eaton y Lawrence, (2009), Read y Lawrence, (2003) en el sur de Quintana Roo. Los mismos autores estimaron que los bosques secundarios requieren entre 40 a 60 años y un máximo de 95 años para alcanzar los niveles de biomasa de los rodales maduros.

Esta recuperación es ligeramente menor con lo reportado en Veracruz. Lo anterior se debe posiblemente a que los sitios fueron utilizados exclusivamente para el sistema agrícola roza, tumba y quema con ciclos de cultivo variable. Los mismos autores, argumentan que la recuperación de la biomasa, es fuertemente influenciada por el tiempo de barbecho, así como por las condiciones ambientales, la calidad del sitio y el impacto de las actividades antropógenas durante el crecimiento del bosque.

En bosques tropicales lluviosos de la Cordillera central de los Andes en Colombia, los valores de acumulación de biomasa de los rodales maduros, es alcanzado en aproximadamente 87 años de acuerdo a las tasa de incremento de biomasa en los bosques secundarios de tres a 47 años (del Valle *et al.*, 2011).

La predicción de la recuperación de la biomasa, posiblemente esta asociado las condiciones de los sitios con suelos muy ácidos e infértiles, ya que fueron dedicados a la ganadería extensiva y para la agricultura migratoria. Para bosques tropicales de otras regiones, se estimó en 50 años posterior al último uso o cultivo de la tierra (Brown y Lugo, 1990).

De acuerdo con Brown y Lugo (1990), el potencial de acumulación de biomasa, es alto en los inicios de la sucesión secundaria, tal como se observa en este estudio. Sin embargo, existen otros factores que influyen fuertemente sobre las tasas de acumulación de biomasa y el Carbono durante el inicio de la sucesión. Por ejemplo; la edad sucesional (Hernández-Stefanoni *et al.*, 2011), sobreabundancia de especies pioneras en el dosel intermedio de los bosques de etapa intermedia (Letcher y Chazdon, 2009), perturbaciones mínimas claros en el dosel (Montgomery y Chazdon, 2001), distancia de fragmentos de bosques potenciales a los sitios recién abandonados (Bonner *et al.*, 2013; DeWalt *et al.*, 2003), niveles de precipitación estacional (Bonner *et al.*, 2013; Silver *et al.*, 2000), la historia del uso de suelo (Read y Lawrence, 2003), el tiempo de barbecho, variables específicas de cada sitio (Bonner *et al.*, 2013; Orihuela-Belmonte *et al.*, 2013) y la diversidad florística (Cardinale *et al.*, 2011) en particular de especies heliófilas durables.

3.7.3. Acumulación de biomasa en árboles juveniles

El aporte de biomasa de los arboles juveniles a través de la sucesión secundaria fue del 11.10% con relación al 88.90% los adultos. El aporte de los adultos coincide con otros estudios realizados en la Península de Yucatán. Por ejemplo, en bosques secos del estado de Yucatán, Yam (2012) reportó 90% y Read y Lawrence (2003) reportaron el 85% en bosques subhúmedos del Sur de Quintana Roo.

Dupuy *et al.* (2012), mencionan que el bajo aporte de biomasa por los árboles juveniles se debe principalmente a su tamaño pequeño, tanto de altura como de diámetro, a pesar de su alta abundancia. Otro factor importante es la competencia asimétrica por espacio, agua, luz y nutrientes entre los individuos de tamaños pequeños (juveniles) y grandes (adultos). Esta competencia asimétrica favorece el crecimiento en área basal y altura de los árboles adultos y mortalidad de los individuos pequeños.

3.7.4. Incremento Medio Anual (IMA) en biomasa

En los valores del IMA en biomasa que incluyen árboles juveniles, adultos, lianas y palmas, se encuentran dentro de resultados reportados para otros estudios. Por ejemplo, el IMA en bosques de 25 años de abandono ($6.21 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$) de este estudio, fue menor comparado con la biomasa de $10.22 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ obtenido por Orihuela-Belmonte *et al.* (2013) para bosques menores de 25 años de edad originados por el abandono de tierras agrícolas.

El mayor aporte de biomasa se le atribuye a que los sitios fueron establecidos en áreas cercanas a sitios bajo conservación y protección, así como en áreas sin perturbación antropógena. Lo anterior, no sucede con los rodales de este estudio, en donde se observó la tala selectiva de madera para construcción y para otros usos.

En bosques tropicales húmedos de Costa Rica, Chacón *et al.* (2007) reportaron $6.6 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ de biomasa en rodales de 15 años como resultados del cultivo de plátano y pastizales por mas de 20 años. Misma que fue similar a la biomasa acumulada de $5.75 \text{ ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ en el rodal de 15 años para este estudio.

Con base a estos resultados de ambos estudios, se infiere que cuando las condiciones son favorables, por ejemplo niveles de precipitación mayores a 1600 mm anuales, ausencia de tala selectiva y aclareo (desmonte), así como afectaciones de incendios naturales y vientos de huracanes, los bosques tienen la capacidad de almacenar altas tasas de biomasa en los primeros 15 años de sucesión, a pesar de que hayan sido sometidos a diferentes intensidades de uso de la tierra previo al abandono.

En un estudio realizado por Feldpausch *et al.* (2004) en bosques tropicales húmedos en la Amazonía Central en Brasil, estimaron que la biomasa acumulada en bosques de entre 12 a 14 años es de 11.0 Mg ha⁻¹ año⁻¹. Este valor fue mayor comparado con el IMA (5.75 Mg ha⁻¹ año⁻¹) del bosque de 15 años de abandono de este estudio. Posiblemente el factor principal para un incremento mayor de biomasa en el estudio anterior, es el diámetro mínimo ≥ 1 cm considerado en el muestreo. Ya que las condiciones y características de los sitios no fueron las adecuadas. Es decir, los sitios fueron sobrepastoreados y la aplicación de quema para controlar la maleza en los pastizales, aceleraron la pérdida de los nutrientes de la tierra.

En bosques tropicales húmedos de Malasia, Jepsen (2006) reportó de 1.9 a 5.2 Mg ha⁻¹ año⁻¹ de biomasa en rodales de dos años y de 3.7 a 7.0 Mg ha⁻¹ año⁻¹ en rodales de diez años. Este último valor fue mayor con relación a la biomasa del rodal de siete años (5.68 Mg ha⁻¹ año⁻¹) y el rodal de 15 años (5.75 Mg ha⁻¹ año⁻¹) de abandono del presente trabajo. El mayor aporte en biomasa de los rodales del estudio anterior, se debe principalmente a la ausencia de factores antropógenos, dado que los sitios fueron ubicados en un parque nacional bajo protección.

En bosques tropicales de Colombia, del Valle *et al.* (2011) registraron 6.95 Mg ha⁻¹ año⁻¹ de biomasa en rodales de diez años y 6.26 Mg ha⁻¹ año⁻¹ para rodales de 17 años como resultado del abandono de la ganadería extensiva y la agricultura migratoria. Estos resultados, fueron superiores al compararlos con el IMA de biomasa para bosques de siete, 15 y 25 años de abandono para este estudio, a pesar de que las tierras del estudio anterior fueron utilizadas para la agricultura y la ganadería.

Lo anterior, posiblemente es por el dn mínimo de 1 cm considerado en el muestreo y en mayor medida a los niveles de precipitación de 2500 mm

anuales. A diferencia de este estudio se consideraron diámetros a partir de 2.5 cm y los niveles de precipitación son menores de 1650 mm anuales y la tierra fue utilizada para la agricultura migratoria de forma moderada.

Diversos factores influyen fuertemente en la acumulación de la biomasa a través de la sucesión secundaria. Entre estas se encuentran los gradientes de la intensidad de uso del suelo (Hughes *et al.*, 1999; Orihuela-Belmonte *et al.*, 2013), niveles de precipitación (Orihuela-Belmonte *et al.*, 2013; Iglesias *et al.*, 2012), propiedades físicas y químicas del suelo, densidad de tallos y la composición florística de cada rodal (Fonseca *et al.*, 2011), incendios forestales naturales e inducidos (Hurquiza-Haas *et al.* 2007), así como vientos de tormentas tropicales y huracanes.

Bonner *et al.* (2013) señalan que en los primeros 18 años de la sucesión, el IMA de biomasa no es fuertemente afectado por el alto contenido de nutrientes, mayor incorporación de materia orgánica al suelo por la alta tasa de mortalidad, mayor entrada de luz proporcional (vertical), ni por la constante llegada de semillas de bosques aledaños, entre otros.

Finalmente, el fuego es una perturbación importante para la sucesión natural (Vieira y Scariot, 2006), incendios recurrentes y de gran magnitud, pueden reducir la superficie vegetal y afectar severamente las funciones ecológicas del bosques (Miles *et al.*, 2006) además de reducir el incremento de biomasa y Carbono aéreo a través de la sucesión secundaria.

3.7.5. Acumulación de Carbono aéreo

La acumulación de Carbono en la biomasa aérea, se correlacionó positivamente con la edad de los rodales. La tendencia del incremento de Carbono a través de la sucesión secundaria del presente estudio, fue mayor respecto al resultado obtenido por Eaton y Lawrence (2009) en bosques subhúmedos en el Sur de Quintana Roo. Por ejemplo, en rodales a partir de tres años reportaron 4.8 Mg ha⁻¹ de Carbono y 73.5 Mg ha⁻¹ en rodales maduros.

En bosques tropicales subhúmedos a húmedos en Chiapas, Orihuela-Belmonte *et al.* (2013) reportaron en rodales de uno a cinco años de edad 20.1 Mg ha⁻¹ de Carbono, la cual fue ligeramente mayor con relación al 19.87 en rodales de

siete años del presente trabajo. En rodales maduros reportaron 82.1 Mg ha^{-1} y fue ligeramente menor con respecto al 89.57 de Carbono acumulado en el rodal maduro de este estudio.

Los valores de ambos estudios no fueron muy contrastantes, posiblemente se debe al uso de la misma ecuación empleado en este estudio para determinar la biomasa aérea. Además, para determinar el Carbono acumulado en la biomasa, los autores emplearon un factor de conversión del 45% y el presente estudio utilizó un 50%. Lo cual no influyó fuertemente en la variación del Carbono en la biomasa entre las diferentes edades y condiciones de los rodales.

En bosques tropicales perennifolios de clima seco a húmedo en Veracruz, Hughes *et al.* (1999) estimaron 2 Mg ha^{-1} de Carbono en rodales jóvenes a 136.0 Mg ha^{-1} en rodales maduros. Este último valor fue superior 89.57 Mg ha^{-1} de Carbono del rodal maduro de este estudio. Esta diferencia, se debe en gran medida a los componentes como el material leñoso y hojarasca caído que fueron considerados en el muestreo para estimar el Carbono.

La acumulación de Carbono de 70 Mg ha^{-1} reportado por Vargas *et al.* (2009) en rodales maduros de bosques subhúmedos con una estación seca $<100 \text{ mm}$ de precipitación en el norte de Quintana Roo, fue menor con el 89.57 Mg ha^{-1} de Carbono presente en el rodal maduro de este trabajo.

El menor aporte de Carbono en el rodal maduro del estudio anterior, posiblemente se debe a las recientes perturbaciones (incendios forestales severos y huracanes) registradas en el área de estudio. Aún más porque los suelos son poco profundos con sobreposición de roca caliza que no permiten la absorción de la humedad y por ende afectan el crecimiento y desarrollo de los individuos.

En bosques tropicales subperennifolios de Quintana Roo y bosques semicaducifolios y caducifolio en Yucatán, Urquiza-Haas *et al.* (2007) reportaron en rodales maduros 86.4 Mg ha^{-1} de Carbono y fue ligeramente menor con el 89.57 Mg ha^{-1} registrado para el rodal maduro de este estudio. Los valores de Carbono para ambos estudios no fueron muy contrastantes, posiblemente sea porque varios sitios fueron establecidos en rodales maduros que se encuentran en la Reserva de la Biosfera de Sian Ka'an en Quintana Roo. En tanto que los rodales maduros del presente estudio, también se

establecieron en un área bajo protección del Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (NIFAP).

Iglesias *et al.* (2012) reportaron de 48.0 Mg ha⁻¹ a 95.0 Mg ha⁻¹ de Carbono en bosques maduros y 21.0 Mg ha⁻¹ a 36.0 Mg ha⁻¹ en bosques con dosel abierto de clima muy árido y árido en Argentina.

Los niveles de Carbono reportados en Argentina fueron menores con relación a las reservas de Carbono (89.57 Mg ha⁻¹) del rodal maduro de este trabajo. El menor aporte de Carbono en los sitios del estudio anterior, se deben en mayor medida a las características propias del sitio. Presentan suelos poco desarrollados con 95% de arena (muy pobres), niveles de precipitación no mayor a los 513 mm anuales y la vegetación predominante son comunidades de matorral de dunas con especies de estaturas características de zonas áridas.

En bosques tropicales lluviosos de Singapur, Ngo *et al.* (2013) obtuvieron 104.5 Mg ha⁻¹ de Carbono en bosques secundarios resultado del abandono de tierras agrícolas y el pastoreo. Misma que fue menor con el Carbono almacenado (118.10 Mg ha⁻¹) en el rodal de 35 años y mayor con respecto al rodal de 46 años (87.70 Mg ha⁻¹) del presente estudio. En rodales maduros registraron 167.5 Mg ha⁻¹ y fue mayor comparado con el Carbono del rodal maduro (89.57 Mg ha⁻¹) de este trabajo.

Se deduce que el mayor aporte de Carbono en el trabajo anterior, fue por el diámetro mínimo de ≥ 1 cm considerado en el análisis, los sitios fueron ubicados en una reserva natural en donde dominan especies de grandes dimensiones como *Spathodea campanulata*. Mientras, que la mayoría de los rodales de este estudio se ubicaron en áreas propensas a la tala selectiva, afectados recientemente por tormentas tropicales y huracanes, y el diámetro mínimo inventariado para la cuantificación del Carbono fue a partir de 2.5 cm.

3.7.6. Incremento Medio Anual (IMA) de Carbono

Los valores del IMA de Carbono para ciertos rodales del presente estudio, fueron menores al compararlo con otros resultados. Por ejemplo, en rodales menores de 25 años de abandono en Chiapas, Orihuela-Belmonte *et al.* (2013) reportaron 4.67 Mg ha⁻¹ año⁻¹ de Carbono. Esta cantidad fue ligeramente mayor

al IMA de Carbono ($3.10 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$) obtenido en el rodal de la misma edad para este trabajo.

En bosques tropicales húmedos en la Cuenca de la Amazonía Central de Brasil, Feldpausch *et al.* (2004) estimaron en rodales de 12 a 14 años $5.6 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ de Carbono. La cual fue mayor comparado con el IMA de Carbono ($2.88 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$) en bosques de 15 años de abandono de este estudio.

En un estudio realizado en bosques tropicales de Malasia, Jepsen (2006) reportó de 1.0 a $2.6 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ en rodales de dos años y 1.7 a $3.5 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ de Carbono en rodales de diez años de abandono. Estos resultados fueron mayores con relación al IMA de Carbono del rodal de siete ($2.84 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$) y 15 años ($2.88 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$) de abandono de la presente investigación. Las tasas de incremento en Carbono son fuertemente influenciadas por tres factores principales: a) el tipo de cultivo previo al abandono (Bonner *et al.*, 2013), principalmente cultivos para el pastoreo (del Valle *et al.*, 2011; Read y Lawrence, 2003), b) la intensidad y duración del uso de la tierra (Bonner *et al.* 2013) y c) la modificación de la cubierta vegetal (Jaramillo *et al.* 2003) como consecuencia de los incendios forestales moderados a severos y vientos de tormentas tropicales y huracanes.

Hay que destacar, que la fijación de Carbono también puede incrementarse por diferentes factores ambientales; niveles de precipitación (Iglesias *et al.*, 2011), composición florística, propiedades del suelo (fertilidad, textura, propiedades físicas-químicas) (Ngo *et al.*, 2013; Orihuela-Blemonte *et al.*, 2013), manejo silvícola (Vargas *et al.*, 2009) y la protección (áreas naturales y/o reservas naturales) de los bosques los cuales juegan un papel importante en la acumulación de Carbono.

3.8. CONCLUSIONES

La acumulación de biomasa y Carbono aéreo se correlacionaron positivamente con la edad sucesional. El incremento medio anual de ambas variables se correlacionó inversamente con el tiempo de abandono del uso agrícola de la tierra.

Los bosques secundarios requieren de entre 30 a 50 años para recuperar una biomasa comparable a la contenida en rodales maduros de la región de estudio y la biomasa aérea en sitios abandonados posterior al último disturbio de reemplazo (roza-tumba y quema) en bosques de esta región, se puede predecir utilizando la función de Holling Type III.

Los bosques secundarios tienen incrementos altos de acumulación de biomasa, en particular durante las etapas iniciales de la sucesión. Lo anterior confirma que los bosques maduros son grandes depósitos de Carbono; mientras, que los bosques secundarios son los que tiene mayor potencial como fijadores de CO₂.

CAPÍTULO IV

DISCUSIÓN GENERAL

El período de abandono de las tierras agrícolas, influyó fuertemente en la recuperación de los atributos estructurales del bosque. Ya que la densidad arbórea y el área basal incrementaron conforme aumentó la edad sucesional. Lo anterior indica, que el periodo de barbecho es fundamental para crear espacios de crecimiento a las especies colonizadores de las primeras etapas de la sucesión ecológica (Campo y Vázquez-Yanes, 2004).

La distribución de individuos de las especies registradas disminuyó conforme aumenta la clase diamétrica y la edad. Este comportamiento suele asociarse a los recursos disponibles del sitio, tales como; nutrientes, humedad, entrada de luz, etc. (Enrich *et al.*, 2000) y a la capacidad regenerativa de las especies al inicio de la sucesión (Guariguata y Ostertag, 2001). También, los factores que operan a nivel paisaje influyen fuertemente en los atributos estructurales del bosque (Chazdon *et al.*, 2007), pero principalmente a la disponibilidad de espacio de crecimiento.

En los inicios de la sucesión, los recursos del sitio y las condiciones ambientales, fueron aprovechados principalmente por especies del grupo de las heliófitas durables. Por ejemplo, especies como *P. piscipula*, *L. latisiliquum* y *B. simaruba*. Mientras que en las edades maduras de la sucesión y en el rodal maduro dominaron las especies esciófitas como: *S. macrophylla* y *B. alicastrum*, aunque, *B. alicastrum* también tiene la capacidad de competir y establecerse en sitios recién perturbados.

Este comportamiento de los dos grandes grupos de especies a través de la sucesión, coincide con las observaciones realizadas sobre la sucesión ecológica en bosques tropicales húmedos. Es decir, se ha observado que las especies pioneras (demandantes de luz) son reemplazados a través del tiempo por especies tolerantes (Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes, 1985; Swaine y Whitmore, 1988).

Los componentes que influyen en la productividad de los bosques, como el volumen y la acumulación de biomasa aérea, mismos que fueron evaluados incrementaron conforme transcurrió la edad sucesional. Las edades avanzadas

de la sucesión y el rodal maduro contribuyeron en un mayor aporte de dichos componentes.

Diversos estudios realizados en bosques similares, han confirmado que la biomasa forestal se recupera en un tiempo determinado. Incluso, la biomasa de bosques secundarios puede llegar a ser similar a la biomasa de los bosques maduros en un determinado periodo de tiempo (del Valle *et al.*, 2011).

Lo anterior, se observó con la aplicación de la función de Holling Type III para predecir la recuperación de la biomasa aérea de esta región. De acuerdo a esta función, existe una fuerte asociación de la biomasa con respecto a la edad sucesional. Es decir, el tiempo estimado para la recuperación de la biomasa almacenada en los rodales maduros, es de entre 30 a 50 años y un máximo de 90 años.

El argumento para que ocurran los procesos anteriores, se basa principalmente en la influencia de diversos factores. Entre ellos, la características del sitio (Ngo *et al.*, 2013; Orihuela-Blemonte *et al.*, 2013) edad del bosque (Hernández-Stefanoni *et al.*, 2011) la conformación de la matriz de los bosques colindantes (Brearley *et al.*, 2004; Hernández-Stefanoni *et al.*, 2011; Dupuy *et al.*, 2012), la magnitud e intensidad de las actividades antropógenas previos al abandono y el periodo de barbecho (Bonner *et al.* 2013; Guariguata y Ostertag, 2001; Ochoa-Gaona *et al.*, 2007).

Los bosques secundarios han incrementado en las regiones tropicales siendo un componente de resguardo de la biodiversidad. Sin embargo, la presión antrópica, continúa ejerciendo su influencia en estos ecosistemas. A pesar de ello y de acuerdo a los resultados de este estudio, se confirma que los bosques secundarios funcionan como altos fijadores y reservorios potenciales de Carbono.

Por lo tanto, la cuantificación de la biomasa permite conocer el efecto de las perturbaciones sobre la dinámica del carbono y la información (datos) de la biomasa en los diferentes estados sucesionales sirve como base para realizar proyecciones de la dinamicidad del Carbono a través del tiempo. De manera que, es la clave para la parametrización de modelos de la dinámica forestal en términos de biomasa y Carbono. A lo cual, la parametrización permitiría jugar con las condiciones ambientales o perturbaciones antropogénas como la actividad agrícola roza, tumba y quema.

Se recomienda que los siguientes trabajos de investigación que se realicen en esta región consideren variables ambientales e índices de calidad de sitio. Por ejemplo, las características del suelo (nutrimentos, humedad, tipo de suelo) las cuales tienen variación sustancial dentro y entre fragmentos en un paisaje (Orihuela-Blemonte *et al.*, 2013; Dupuy *et al.*, 2012) y pueden ser utilizadas para comprender mejor cómo estas variables explican la diversidad de plantas y biomasa a diferentes edades del rodal.

Por otra parte, para obtener resultados precisos de la acumulación de biomasa, es relevante generar ecuaciones alométricas particulares de esta región, mejorar la intensidad de muestreo y realizar remediciones constantes. Investigaciones como ésta podrían aportar información actual y valiosa para la implementación de los mecanismos de reducción en la emisión de gases de efecto invernadero por deforestación, degradación y manejo forestal sostenible (REDD+) (Honorio y Baker, 2010).

Lo anterior, permitirá contribuir a la mitigación del cambio climático mediante la protección de la biodiversidad y de la biomasa forestal actual, evitando la deforestación y degradación de los bosques tropicales maduros y secundarios FAO, (2012). Por consiguiente, es importante utilizar un índice de integridad (periodo de cultivo, tiempo de barbecho y ciclos de cultivo) para explicar de forma precisa la pérdida de la biodiversidad y la capacidad de almacenamiento de biomasa de los bosques secundarios (Orihuela-Belmonte *et al.*, 2013).

Los valores de la estructura y diversidad arbórea permitieron confirmar los supuestos de la recuperación de los atributos del bosque conforme avanza la edad de abandono en tierras con usos moderados. Sin embargo, es recomendable incluir para estudios posteriores, sitios con usos agrícolas de tiempo prolongado para determinar la capacidad de recuperación de los bosques a través del tiempo.

Los valores de biomasa obtenidos en cada rodal, permitieron predecir la recuperación de la biomasa con base al modelo de Hollyng Tipe III, pero se sugiere ampliamente incluir un mayor número de repeticiones de rodales para generar una ecuación más robusta estadísticamente, de modo que, nos permita caracterizar el proceso de acumulación de biomasa a través del tiempo.

También es importante el uso de otras variables explicativas para asociar la capacidad de recuperación y almacenamiento de biomasa de los bosques secundarios. Lo anterior permitirá desarrollar escenarios realistas de las existencias de Carbono en los bosques de esta región y ser el punto de inicio para el desarrollo de proyectos para la Reducción de Emisiones por Deforestación y Degradación y mejoramiento de los reservorios de Carbono a través de manejo forestal sostenible (REDD+).

Este trabajo señala que los bosques secundarios de la región presentan un gran potencial de recursos forestales, partiendo de los atributos analizados, ya que albergan una gran cantidad de especies nativas como *P. piscipula*, *L. latisiliquum*, *B. alicastrum*, así como algunas especies de palmas como *Thrinax radiata*.

Las especies anteriores tienen un valor económico y ecológico para ser aprovechados sustentablemente. Sin embargo, la inclusión de otros rodales con edades diferentes a la estudiada, posiblemente podrían indicar la dominancia de otras especies con importancia comercial, cultural, construcción, entre otros usos. De manera que sería indispensable el muestreo en los fragmentos de vegetación cercanos a los rodales bajo estudio y determinar el papel que juegan en la recuperación de la diversidad arbórea en las diferentes edades de la sucesión.

BIBLIOGRAFÍA

- Abassawah, G. B., P. J. A. L. de Almeida, C. F. Palmeira, and L. del Bianco F. 2012. An introduction to dynamical systems applied to exploited populations. *Oecologia Australis* 16: 63-80.
- Achard, F., H. D. Eva, Hans-Jürgen S., P. Mayaux, J. Gallego, T. Richards, and Jean-Paul M. 2002. Determination of deforestation rates of the world's humid tropical forests. *Science* 297: 999-1002.
- Aide, T. M., J. K. Zimmerman, R. Maydee, and H. Marciano. 1996. Forest recovery in abandoned cattle pastures along an elevational gradient in Northeastern Puerto Rico. *Biotropica*. 28: 537-548.
- Aide, T. M., J. K. Zimmerman, J. B. Pacarella, L. Rivera, and H. Marciano-Vega. 2000. Forest Regeneration in a chronosequence of tropical abandoned pastures: implications for restoration ecology. *Restoration Ecology* 8: 328-338.
- Ajbilou, R., T. Marañón, y J. Arroyo. 2003. Distribución de clases diamétricas y conservación de bosques en el norte de Marruecos. *Investigación Agraria: Sistemas y Recursos Forestales* 122: 111-123.
- Argüelles, S. A., y F. Sánchez R. 2003. Programa de manejo forestal para el Predio Central Prado. Noh Bec, Quintana Roo, México. 91 p.
- Basuki, M. T., P. E. Van Laake, A. K. Skidmore, and Y. A. Hussin. 2009. Allometric equation for estimating the above-ground biomass in tropical lowland Dipterocarp forests. *Forest Ecology and Management* 257: 1684-1694.
- Berry P. E. 2002. Diversidad y Endemismo en los Bosques Neotropicales de Bajura. *In: Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales*. Guariguata-Urbano M. R., y G. H Kattan (eds.). Cartago, Costa Rica. LUR. pp. 83-96.
- Berry, J. N., O. L. Phillips, S. L. Lewis, J. K. Hill, D. P. Edwards, N. B. Tawatao, N. Ahmad, D. Magintan, C. V. Khen, M. Maryati, R. C. Ong and K. C. Hamer. 2010. The high value of logged tropical forests: Lessons from northern Borneo. *Biodiversity and Conservation* 19: 985-997.
- Berti, G. 2001. Estado actual de los bosques secundarios en Costa Rica: perspectivas para su manejo productivo. *Revista Forestal Centroamericana* 35: 29-34.
- Bolker, B. 2007. *Ecological Models and Data in R*. Princeton. University Press, Oxford. 508 p.
- Bonner, M. T. L., S. Schmidt, and L. P. Shoo. 2013. A meta-analytical global comparison of aboveground biomass accumulation between tropical

- secondary forests and monoculture plantations. *Forest Ecology and Management* 291: 73-86.
- Brearley, Q. F., S. Prajadinata, P. S. Kidd, and J. Proctor S. 2004. Structure and floristics of an old secondary rain forest in Central Kalimantan, Indonesia, and a comparison with adjacent primary forest. *Forest Ecology and Management* 195: 385-397.
- Brown, S. 1990. Tropical secondary forests. *Journal of Tropical Ecology* 6: 1-32.
- Brown, S. 1997. Estimating Biomass and Biomass Change of Tropical Forest: a Primer. FAO Forestry Paper No. 134. Rome, Italy. 55 p.
- Brook, W. B., C. J. A. Bradshaw, L. Pin K., and N. S. Sodhi. 2006. Momentum drives the crash: mass extinction in the tropics. *Biotropica* 38: 302-305.
- Bunn, E. S., P. M. Davies, and T. D. Mosisch. 1999. Ecosystem measure of river health and their response to riparian and catchment degradation. *Freshwater Biology* 41: 333-345.
- Cairns, A. M., P. K. Haggerty, R. Alvarez, B. H. de Jong, and I. Olmsted. 2000. Tropical Mexico's recent land-use change: a region's contribution to the global carbon cycle. *Ecological Applications* 10: 1426-1441.
- Cairns, A. M., I. Olmsted, J. Granados, and J. Argaez. 2003. Composition and aboveground tree biomass of a dry semi-evergreen forest on Mexico's Yucatan Peninsula. *Forest Ecology and Management* 186: 125-132.
- Calvo-Alvarado, J., C. Jiménez-Rodríguez, y M. de Saá-Quintana. 2012. Intercepción de precipitación en tres estadios de sucesión de un Bosque húmedo tropical, Parque Nacional Guanacaste, Costa Rica. *Revista Forestal Mesoamerica Kurú* 9: 1-9.
- Campo, J., and C. Vázquez-Yanez. 2004. Effects of nutrient limitation on aboveground carbon dynamics during tropical dry forest regeneration in Yucatan, Mexico. *Ecosystems* 7: 311-319.
- Cardinale, J. B., K. L. Matulich, D. U. Hooper, J. E. Byrnes, E. Duff, L. Gamfeldt, P. Balvanera, M. I. O'Connor, and A. González. 2011. The functional role of producer diversity in ecosystems. *American Journal of Botany* 98: 572-592.
- Careaga, L. 1997. Quintana Roo: Monografía Estatal. México. Comisión Nacional de los Libros de Texto Gratuitos. México. 286 p.
- Castañeda-González, J., C. A. Gallegos-Rodríguez, M. Sánchez-Durán, y P. A. Domínguez-Calleros. 2012. Biomasa aérea y posibles emisiones de CO₂ después de un incendio; caso del bosque la "Primavera", Jalisco, México. *Ra Ximhai* 8: 1-15.

- Ceccon, E., I. Olmsted, C. Vázquez-Yanes, and J. Campo-Alves. 2002. Vegetation and soil properties in two tropical dry forests of differing regeneration status in Yucatan. *Agrociencia* 36: 621-631.
- Ceccon, E., S. Sánchez, and J. Campo. 2004. Tree Seedling dynamics in two abandoned tropical dry forests of differing successional status in Yucatan, Mexico: a field experiment with N and P fertilization. *Plant Ecology* 170: 277-285.
- Ceccon, E., P. Huante, and E. Rincón. 2006. Abiotic factors influencing tropical dry forest regeneration. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 49: 305-312.
- Centro de Investigación Científica de Yucatán, A. C. (CICY). 2013. Flora digital: Península de Yucatán. Consultado en línea en Marzo a Mayo de 2013. Disponible en <http://www.cicy.mx/sitios/flora%20digital/>
- Chacón, P., H. A. Leblanc, y R. O. Russo. 2007. Fijación de carbón en un bosque secundario de la región tropical húmeda de Costa Rica. *Tierra Tropical* 3: 1-11.
- Chan-Dzul, A. M. 2010. Diversidad florística y funcional a través de una cronosecuencia de la selva mediana subperennifolia en la zona de influencia de la Reserva de la Biosfera Calakmul, Campeche, México. Tesis de Maestría. Centro Agronómico de Investigación y Enseñanza. Turrialba, Costa Rica. 135 p.
- Chave, J., R. Condit, S. Aguilar, A. Hernández, S. Lao, and R. Perez. 2004. Error propagation and scaling for tropical forest biomass estimates. *Philosophical Transactions of the Royal Society Biological* 359: 409-420.
- Chávez-Costa, A. C., D. Granados-Sánchez, y G. López-Ríos. 2000. Sucesión de grupos ecológicos de árboles en una selva mediana subperennifolia secundaria. *Revista Chapingo, Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* 6: 5-14.
- Chazdon, L. R. 2003. Tropical forest recovery: legacies of human impact and natural disturbances. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 6: 51-71.
- Chazdon, L. R., S. G. Letcher, M. van Breugel, M. Martínez-Ramos, F. Bongers, and B. Finegan. 2007. Rates of changes in tree communities of secondary Neotropical forests following major disturbances. *Philosophical Transactions of the Royal Society Biological* 362: 273-289.
- Chazdon, L. R., C. A. Peres, D. Dent, D. Sheil, A. E. Lugo, D. Lamb, N. E. Stork, and S. E. Miller. 2009. The potential for species conservation in tropical secondary forests. *Conservation Biology* 23: 1406-1417.
- China, D. J. 2001. Tropical forest secession on abandoned farms in the Humacao Municipality of eastern Puerto Rico. *Forest Ecology and Management* 167: 195-207.

- Clark, B. D., and D. A. Clark. 2000. Landscape-scale variation in forest structure and biomass in a tropical rain forest. *Forest Ecology and Management* 137: 185-198.
- Clark, A. D., S. Brown, D. W. Kicklighter, J. Q. Chambers, J. R. Thomlinson, and J. Ni. 2001. Measuring net primary production in forests: concepts and field methods. *Ecological Applications* 11: 356-370.
- Comisión Nacional Forestal (CONAFOR). 2010. Inventario Nacional forestal y de Suelos. Mérida, Yucatán. 53 p.
- Correa-Gómez, D. F., y P. R. Stevenson. 2010. Estructura y diversidad de bosques de galería en una sabana estacional de los Llanos Orientales Colombianos (Reserva Tomo Grande, Vichada). *Orinoquia* 1: 31-48.
- Cruz, M. S. 200. Estructura y aprovechamiento de vegetación secundaria en X'Hazil Sur y Anexos, ejido de la zona maya de Quintana Roo. Tesis Profesional. Instituto Tecnológico de Chetumal, Quintana Roo. 175 p.
- Curtis, T. J., and R. P. McIntosh. 1951. An upland forest continuum in the prairie-forest border region of Wisconsin. *Ecology* 32: 476-496.
- De los Santos, V. M. 1979. Tablas de volúmenes para montes de la Península de Yucatán. Tesis Profesional. Escuela Nacional de Agricultura. Departamento de Enseñanza, Investigación y Servicio en Bosques. 82 p.
- del Valle, J. I., H. I. Restrepo, y M. M. Londoño. 2011. Recuperación de la biomasa mediante la sucesión secundaria, Cordillera Central de los Andes, Colombia. *Revista de Biología Tropical* 59: 1337-1358.
- DeWalt, S. J., S. A. Schnitzer, and J. S. Denslow. 2000. Density and diversity of lianas along a chronosequence in a central Panamanian lowland forest. *Journal of Tropical Ecology* 16: 1-19.
- DeWalt, S. J., S. K. Maliakal, and J. S. Denslow. 2003. Changes in vegetation structure and composition along a tropical forest chronosequence: implications for wildlife. *Forest Ecology and Management* 182: 139-151.
- Díaz, O. E. 1993. Biodiversidad de México; un ensayo conceptual de sus potencialidades y problemática. Tesis de Profesional. Universidad Autónoma Chapingo, Estado de México. 188 p.
- Dimitris, Z. 2008. Predicting mean aboveground forest biomass and its associated variance. *Forest Ecology and Management* 256: 1400-1407.
- Dupuy, R. J. M., J. L. Hernández-Stefanoni, R. Hernández J., F. Tun D., y F. May P. 2012. Efectos del cambio de uso del suelo en la biomasa y diversidad de plantas leñosas en un paisaje de bosque tropical, seco en Yucatán. *Investigación Ambiental* 4: 130-140.

- Eaton, M. J., and D. Lawrence. 2009. Loss of carbon sequestration potential after several decades of shifting cultivation in the Southern Yucatan. *Forest Ecology and Management* 258: 949-958.
- Enrich, A., B. Pokorny, and C. Sepp. 2000. The significance of secondary forest management for development policy. *Tropical Forest Research*. Eschborn, Alemania. 93 p.
- Feldpausch, T. R., M. A. Rondon, E. C. M. Fernandes, S. J. Riha, and E. Wandelly. 2004. Carbon and nutrient accumulation in secondary forests regeneration on pastures in Central Amazonia. *Ecological Application* 14: 164-176.
- Feldpausch, T. R., S. J. Riha, E. C. M. Fernandes and E. V. Wandelli. 2005. Development of forest structure and leaf area in secondary forest regenerating on abandoned pastures in Central Amazonia. *Earth Interactions* 9: 1-22.
- Ferguson, G. B., J. Vandermeer, H. Morales, and D. M. Griffith. 2003. Post-agricultural succession in El Peten, Guatemala. *Conservation Biology* 17: 818-828.
- Ferrari, E. A., y L. G. Wall. 2004. Utilización de árboles fijadores de nitrógeno para la revegetación de suelos degradados. *Revista de la Facultad de Agronomía, La Plata* 105: 63-87.
- Ferry, S. F. J. W., C. Bernard, F. C. Breman, M. Vaan Beek, A. Salim, and D. Douglas S. 2008. Wood density as a conservation tool: quantification of disturbance and identification on conservation-priority areas in tropical forests. *Conservation Biology* 22: 1299-1308.
- Finegan, B. 1992. The management potential of neotropical secondary lowland rain forest. *Forest Ecology and Management* 47: 295-321.
- Finegan, B. 1996. Pattern and process in neotropical secondary rain forests: the first hundred years of succession. *Trends in Ecology and Evolution* 11:119-124.
- Finegan B., y R. Nasi. 2004. The Biodiversity and Conservation Potential of Shifting Cultivation Landscapes. *In: Agroforestry and Biodiversity Conservation in Tropical Landscape*. Schoth S., G. A. B. da Fonseca, C. A. Harvey, C. Gascon, H. L. Vasconcelos, and A. M. N. Izac (eds.). Island Press, Whashington. pp. 153-197.
- Flores-Guido, S. J. 2001. Leguminosae, Florística, Etnobotánica y Ecología. *Etnoflora Yucatanense*. No. 18. Universidad Autónoma de Yucatán. Mérida, Yucatán, México. 320 p.
- Foley, A. J., G. P. Asner, M. Heil C., M. T. Coe, R. DeFries, H. K. Gibbs, E. A. Howard, S. Olson, J. Patz, N. Ramankutty, and P. Snyder. 2007. Amazonia revealed: forest degradation and loss of ecosystem goods and

services in the Amazonian Basin. *Frontiers in Ecology and Environment* 5: 25-32.

Fonseca, W., J. M. Rey B., and F. E. Alice. 2011. Carbon accumulation in the biomass and soil different aged secondary forests in the humid tropics of Costa Rica. *Forest Ecology and Management* 262: 1400-1408.

Foster, L. B., and D. Tilman. 2000. Dynamic and static views of succession: testing the descriptive power of the chronosequence approach. *Plant Ecology* 146: 1-10.

García, C. X., H. Ramírez M., C. Rodríguez F., J. Jasso M., y C. A. Ortiz S. 1998. Índice de sitio para caoba (*Swietenia macrophylla* King) en Quintana Roo, México. *Revista Ciencia Forestal en México* 23: 9-18.

Geist, J. H., and E. F. Lambin. 2002. Proximate causes and underlying driving forces of tropical deforestation. *BioScience* 52: 143-150.

Gillespie, W. T., A. Grijalva, and C. N. Farris. 2000. Diversity, composition, and structure of tropical dry forests in Central America. *Plant Ecology* 147: 37-47.

Godínez-Ibarra, O., y L. López-Mata. 2002. Estructura, composición, riqueza y diversidad de árboles en tres muestras de selva mediana subperennifolia. *Anales del Instituto de Biología, Serie Botánica* 73:283-314.

Gómez-Pompa A., y C. Vázquez-Yanez. 1985. Estudios Sobre la Regeneración de Selvas en Regiones Cálidas Húmedas de México. *In: Investigaciones Sobre la Regeneración de Selvas Altas en Veracruz, México. Vol. II. Gómez-Pompa A. y S. Del Olmo (eds.). Alhambra, Mexico, D.F. pp. 1-25.*

González-Iturbe, J. A., I. Olmsted, and F. Tun-Dzul. 2002. Tropical dry forest recovery after long term Henequen (*sisal, Agave fourcroydes* Lem.) plantation in northern Yucatan, México. *Forest Ecology and Management* 167: 67-82.

Gower, T. S. 2003. Patterns and mechanisms of the forest carbon cycle. *Annual Review Environmental Resources* 28: 169-204.

Guariguata, M. R., and R. Ostertag. 2001. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management*. 148: 185-206.

Guevara, S., J. Laborde, y Sánchez-Ríos G. 2005. Los árboles que la selva dejó atrás. *Interciencia* 30: 595-601.

Hernández-Stefanoni, J. L., J. M. Dupy, and M. A. Castillo-Santiago. 2009. Assessing species density and abundance of tropical trees from remotely sensed data and geostatistics. *Applied Vegetation Science* 12: 398-414.

- Hernández-Stefanoni, J. L., J. M. Dupuy, F. Tun-Dzul, y F. May-Pat. 2011. Influence of landscape structure and stand age on species density and biomass of a tropical dry forest across spatial scales. *Landscape Ecology* 26: 355-370.
- Higuchi, P., A. T. Oliveira-Filho, A. C. da Silva, E. L. Mendonca M., R. M. dos Santos, y D. Salgado P. 2008. Dinámica da comidade arbórea en um fragmento de floresta estacional semidecidual montana en Lavras, Minas Gerais, em diferentes clases de solos. *Revista Árvore* 32: 417-426.
- Hill, L. J., and P. J. Curran. 2003. Area, shape and isolation of tropical forest fragments: effects on tree species diversity and implications for conservation. *Journal of Biogeography* 30: 1391-1403.
- Honnay, O., K. Piessens, W. V. Landuyt, M. Hermy, and H. Gulinck. 2003. Satellite based land use and landscape complexity indices as predictors of regional plant species diversity. *Landscape and Urban Planning* 63: 241-250.
- Honorio, E. N. C., y T. R. Baker. 2010. Manual para el monitoreo del ciclo del carbono en bosques amazónicos. Instituto de Investigaciones de la Amazonia Peruana/Universidad de Leeds. Lima, Perú. 54 p.
- Houghton, R. A., K. T. Lawrence, J. L. Hackler, and S. Brown. 2001. The spatial distribution of forest biomass in the Brazilian Amazon: a comparison of estimates. *Global Change Biology* 7: 731-746.
- Houghton, R. A. 2005. Aboveground deforest biomass and the global carbon balance. *Global Change Biology* 11: 945-958.
- Hughes, F. R., J. B. Kauffman, and V. J. Jaramillo. 1999. Biomass, carbon, and nutrient dynamics of secondary forests in a humid tropical region of Mexico. *Ecology* 80: 1897-1907.
- Hutcheson, K. 1970. A test for comparing diversities based on the Shannon formula. *Journal Theoretical Biology* 29:151-154.
- Iglesias, M. del R., A. Barchuk, and M. P. Grilli. 2012. Carbon storage, community structure and canopy cover; a comparison along a precipitation gradient. *Forest Ecology and Management* 265: 218-229.
- Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática (INEGI). 2009. Prontuario de Información Geográfica Municipal de los Estados Unidos Mexicanos. Othón P. Blanco, Quintana Roo. Clave geoestadística 23004. 9 p.
- Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI). 2010. Conjunto de datos vectoriales de la carta de uso de suelo y vegetación: escala 1:250 000. Serie IV. Aguascalientes, México.

- International Tropical Timber Organization (ITTO). 2002. ITTO guidelines for the restoration, management and rehabilitation of degraded and secondary tropical forests. ITTO Policy Development Series 13: 7-14.
- Jaramillo, J. V., J. B. Kauffman, L. Rentería-Rodríguez, D. L. Cummings, and L. J. Ellingson. 2003. Biomass, carbon, and nitrogen pools in Mexican tropical dry forest landscapes. *Ecosystems* 6: 609-629.
- Jepsen, R. M. 2006. Above-ground carbon stocks in tropical fallows, Sarawak, Malaysia. *Forest Ecology and Management* 225: 287-295.
- Kalacska, M., G. A. Sánchez-Azofeifa, J. C. Calvo-Alvarado, M. Quesada, B. Rivard, and D. H. Janzen. 2004. Species composition, similarity and diversity in three successional stages of a seasonally dry tropical forest. *Forest Ecology and Management* 200: 227-247.
- Kammesheidt, L. 2002. Perspectives on secondary forest management in tropical humid lowland America. *Ambio* 31: 243-250.
- Kanninen, M., D. Murdiyarsa, F. Seymour, A. Angelsen, S. Wunder, and L. German. 2007. Do Trees Grow on Money? The Implications of Deforestation Research for Policies to Promote REDD. Center for International Forestry Research (CIFOR), Bogor, Indonesia. 61 p.
- Kauffman, J. B., R. F. Hughes, and C. Heider. 2009. Carbon pool and biomass dynamics associated with deforestation, land use, and agriculture abandonment in the neotropics. *Ecological Applications* 19: 1211-1222.
- Kenzo, T., R. Furutani, D. Hattori, J. J. Kendawang, S. Tanaka, S. Katsutoshi, and I. Ninomiya. 2009. Allometric equations for accurate estimation of above-ground biomass in logged-over tropical rainforests in Sarawak, Malaysia. *Journal Forest Research* 14: 365-372.
- Ketterings, M., Q. R. Coe, M. van Noordwijk, Y. Ambagau, and C. A. Palm. 2001. Reducing uncertainty in the use of allometric biomass equations for predicting above-ground tree biomass in mixed secondary forests. *Forest Ecology and Management* 146: 199-209.
- Killen, J. T., A. Jardim, F. Mamani, and N. Rojas. 1998. Diversity, composition and structure of a tropical semideciduous forest in the Chiquitanía region of Santa Cruz, Bolivia. *Journal of Tropical Ecology* 14: 803-827.
- Koleff, P. 2005. Conceptos y Medidas de la Diversidad Beta. *In: Sobre Diversidad Biológica: El Significado de las Diversidades Alfa, Beta y Gamma*. Halffter G., J. Soberón, P. Koleff, y A. Melic. (eds.). CONABIO (México), SEA (España), Grupo diversitas-México, CONACYT México. pp. 19-40.
- Laborde, J. G. Sánchez R. y S. Guevara S. 2005. Los árboles que la selva dejó atrás. *Interciencia* 30: 595-601.

- Lambin, F. E., H. J. Geist, and E. Lapers. 2003. Dynamics of land-use and land-cover change in tropical regions. *Annual Review of Environment and Resources* 28: 205-241.
- Lamprecht, H. 1990. *Silvicultura en los Trópicos*. Eschborn, Alemania, GTZ. 335 p.
- Laurence, F. W. 1991. Edge effects in tropical forest fragments: application of a model for the design of nature reserves. *Biological Conservation* 57:205-219.
- Laurence, F. W. 2007. Have we overstated the tropical biodiversity crisis?. *Trends in Ecology and Evolution* 22: 65-70.
- Lawrence, D. 2005. Biomass accumulation after 10-200 years of shifting cultivation in Bornean rain forest. *Ecology* 86: 26-33.
- Leiva, A. J., R. Mata, O. J. Rocha, y M. V. Gutiérrez S. 2009. Cronología de la regeneración del bosque tropical seco en Santa Rosa, Guanacaste, Costa Rica. I. Características edáficas. *Revista de Biología Tropical*. 57: 817-836.
- Letcher, G. S., and R. L. Chazdon. 2009. Rapid recovery of biomass, species richness, and species composition in a forest chronosequence in Northeastern Costa Rica. *Biotropica* 41: 608-617.
- Levy, S. T., X. Hernández E., E. García M., y A. Castillo M. 1991. Sucesión secundaria bajo roza-tumba quema en Yucatán. *Agrociencia* 1: 3-24.
- López, L. N. J. 2013. Sucesión ecológica en una selva mediana después de un uso ganadero en Yucatán. Tesis de Maestría. Mérida, Yucatán, México. 109 p.
- López-Toledo, J. F., J. I. Valdez-Hernández, M. A. Pérez-Farrera, y V. M. Cetina-Alcalá. 2012. Composición y estructura arbórea de un bosque tropical estacionalmente seco en la Reserva de la Biosfera la Sepultura, Chiapas. *Revista Ciencia Forestal en México* 12: 44-56.
- Loza, I., M. Moraes R., y P. M. Jørgensen. 2010. Variación de la diversidad y composición florística en relación a la elevación en un bosque montano boliviano (PNANMI Madidi). *Ecología en Bolivia* 45: 87-100.
- Lugo, E. A., and E. Helmer. 2004. Emerging forests on abandoned land: Puerto Rico's new forests. *Forest Ecology Management* 190: 145-161.
- Luizão, R. C., F. J. Luizão, R. Q. Paiva, T. F. Monteiro, L. S. Sousa, and B. Kruijt. 2004. Variation of carbon and nitrogen cycling process along a topographic gradient in a central Amazonian forest. *Global Change Biology* 10: 592-600.
- Magurran, A. E. 1988. *Ecological Diversity and its Measurement*. Princeton University Press. Princeton, New Jersey. 175 p.

- Malhi, Y., and J. Grace. 2000. Tropical forests and atmospheric carbon dioxide. *Tree* 15: 332-337.
- Manzanero, M. 1999. Evaluación de la estructura y composición florística de la sucesión secundaria en áreas disturbadas, bosque húmedo subtropical en la concesión forestal comunitaria de Carmelita, San Andrés, Petén. Tesis Profesional. Universidad de San Carlos de Guatemala, Centro Universitario del Nor-Occidente. Flores, Petén, Guatemala. 191 p.
- Margalef, R. 1972. Homage to Evelyn Hutchinson, or why there is an upper limit to diversity. *Transactions Connecticut Academy of Arts and Sciences* 44: 211-235.
- Margalef, A. E. 1977. *Ecología*. Ediciones Omega. Barcelona, España. 951 p.
- Marín-Spiotta, E., R. Ostertag, and W. L. Silver. 2007. Long-term patterns in tropical reforestation: plant community composition and aboveground biomass accumulation. *Ecological Applications* 17: 828-839.
- 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, R. M., y X. García O. 2007. Sucesión ecológica y restauración de las selvas humedad. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 80: 69-84.
- Martínez-Garza, C., and H. F. Howe. 2003. Restoring tropical diversity: beating the time tax on species loss. *Journal of Applied Ecology* 40: 423-429.
- Matta, R. J., y L. Schewitzer, M. 2012. Un nuevo lugar para situar los bosques dentro del sector del desarrollo. *Unasylva* 63: 3-9.
- Miles, L., A. C. Newton, R. S. DeFries, C. Ravillious, I. May, S. Blyth, V. Kapos, and J. E. Gordon. 2006. A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *Journal of Biogeography* 33: 491-505.
- Millenium Ecosystem Assessment (MEA). 2005. *Ecosystems and Human Well-Being; Synthesis*. Island Press, Washington D. C. 137 p.
- Miranda, F., y E. Hernández X. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. 28: 29-179.
- Miranda, A. R. 1999. Biodiversidad: Factores que la Afectan en la Biósfera e Índices de Diversidad. Universidad Autónoma Chapingo. Estado de México. 55 p.
- Missouri Botanical Garden (MBG). 2013. Electronic database. Consultado en línea en Marzo a Mayo de 2013. Disponible en <http://www.tropicos.org>

- Montgomery, A. R., and R. L. Chazdon. 2001. Forest structure, canopy architecture, and light transmittance in tropical wet forests. *Ecology* 82: 2707-2718.
- Moraes, C. F., B. Finegan, M. Kannien, L. D. Delgado, y M. Segura. 2002. Composición florística y estructura de bosques secundarios en el Municipio de San Carlos, Nicaragua. *Revista Forestal Centroamerica*. 38: 44-50.
- Morales-Salazar, M., B. Vilchez-Alvarado, R. L. Chazdon, M. Ortega-Gutiérrez E. Ortiz-Malavassi, y M. Guevara-Bonilla. 2012. Diversidad y estructura horizontal en bosques tropicales del Corredor Biológico de Osa, Costa Rica. *Revista Forestal Mesoamericana Kurú* 9: 2215-2505.
- Moreno, C. E. 2001. Métodos para Medir la Biodiversidad. Manuales y Tesis SEA. Zaragoza, España. 84 p.
- Mostacedo, B. C., y T. S. Fredericksen. 2000. Estado de Regeneración de Especies Forestales Importantes en Bolivia: Evaluación y Recomendaciones. Documento técnico número 88. Santa Cruz, Bolivia. 18 p.
- Myers, N., R. A. Mittermeier, C. G. Mittermeier, G. da Fonseca, and J. Kent. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-858.
- Ngo, K. M., B. L. Turner, H. C. Muller-Landau, S. J. Davies, M. Larjavaara, N. F. bin Nik H., and S. Lum. 2013. Carbon stocks in primary and secondary tropical forests in Singapore. *Forest Ecology and Management* 296: 81-89.
- Ochoa-Gaona, S., F. Hernández-Vázquez, B. H. J. de Jong, y F. D. Gurri-García. 2007. Pérdida de diversidad florística ante un gradiente de intensificación del sistema agrícola de roza-tumba-quema; un estudio de caso en la selva Lacandona, Chiapas, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 81: 67-82.
- Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura-Organización de las Naciones Unidas para la Educación, la Ciencia y la Cultura (FAO-UNESCO). 1990. Mapa Mundial de Suelos. Leyenda revisada. Roma, Italia. 99 p.
- Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura (FAO). 2012. El estado de los bosques del mundo. Roma, Italia. 51 p
- Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura (FAO). 2013. Forests and Water-International Momentum and Action. Italia, Roma. 72 p.
- Orihuela-Belmonte, E., D., B. H. J. de Jong, J. Mendoza-Vega J. Van der Wal, F. Paz-Pellat L. Soto-Pinto, and A. Flamenco-Sandoval. 2013. Carbon stocks and accumulation rates in tropical secondary forests at

the scale of community, landscape and forest type. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 171: 72-84.

Pascarella, B. J., T. M. Aide, M. I. Serrano, and J. K. Zimmerman. 2000. Land-use history and forest regeneration in the Cayey Mountains, Puerto Rico. *Ecosystems* 3: 217-228.

Patiño, V. F., J. L. López T., y D. A. Gómez. Selva (Versión 4). Paquete de Cómputo para Procesar Datos de Inventarios Forestales para Especies de la Península de Yucatán. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales y Agropecuarias. Mérida, Yucatán. 46 p

Pennington, T. D., y J. Sarukhán. 2005. Árboles Tropicales de México: Manual para la Identificación de las Principales Especies. 3a edición. Fondo de Cultura Económica. México, D.F. 523 p.

Pineda-García, F., L. Arredondo-Amezcuca, y G. Ibarra-Manríquez. 2007. Riqueza y diversidad de especies leñosas del bosque tropical caducifolio El Tarimo, Cuenca del Balsas, Guerrero. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 78: 129-139.

Pregitzer, S. K., and E. S. Euskirchen. 2004. Carbon cycling and storage in world forest: biome patterns related to forest age. *Global Change Biology* 10: 2052-2077.

Putz, E. F. 1983. Liana biomass and leaf area of a "tierra firme" forest in the Río Negro Basin, Venezuela. *Biotropica* 15: 185-189.

Ramos, M. C., y M. Plonczak. 2007. Dinámica sucesional del componente arbóreo luego de un estudio destructivo de biomasa en el bosque Universitario San Usebio, Mérida-Venezuela. *Revista Forestal Venezolana* 51: 35-46.

Read, L., and D. Lawrence. 2003. Recovery of biomass following shifting cultivation in dry tropical forests of the Yucatan. *Ecological Applications* 13: 85-97.

Redondo, B. A., B. Vilchez A., y R. L. Chazdon. 2001. Composición de cuatro bosques secundarios en la región Huetar Norte, Sarapiquí-Costa Rica. *Revista Forestal Centroamericana* 36: 20-26.

Restrepo, D. E., J. F. Benjumea, S. A. Orrego, J. I. del Valle, y F. H. Moreno. 2003. Ecuaciones de Biomasa para Palmas del Subdosel y Sotobosque. *In: Medición de la Captura de Carbono en Ecosistemas Tropicales de Colombia: Contribuciones para la Mitigación del Cambio Climático.* Orrego S. A., J. I. del Valle, y F. H. Moreno (eds.). Centro Andino para la Economía en el Medio Ambiente, Colombia. pp. 121-143

Reyes-Hernández, H., S. Cortina-Villar, H. Perales-Rivera, E. Kauffer-Michel, y J. M. Pat-Fernández. 2003. Efecto de los subsidios agropecuarios y apoyos gubernamentales sobre deforestación durante el período 1990-

- 2000 en la región de Calakmul, Campeche, México. *Investigaciones Geográficas* 51: 88-106.
- Rico-Gray, V., and J. G. García-Franco. 1992. Vegetation and soil seed bank on successional stages in tropical lowland deciduous forest. *Journal of Vegetation Science* 3: 617-624.
- Rivero, E. L. U. 2009. Programa simplificado de manejo forestal para los bosques tropicales del Sitio Experimental "San Felipe Bacalar", Othón P. Blanco, Quintana Roo, México. Chetumal, Quintana Roo, México. 92 p.
- Romero-Duque, P. L., V. J. Jaramillo, and A. Pérez-Jiménez. 2007. Structure and diversity of secondary tropical dry forests in Mexico, differing in their prior land-use history. *Forest Ecology and Management* 253: 38-47.
- Ruíz, J., M. C. Fandiño, and 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: 520-530.
- Ruschel, A. R., M. Mantovani, M. Sedrez dos R., y R. Onofre N. 2009. Caracterização e dinâmica de duas fases sucesionais em floresta secundária da Mata Atlântica. *Revista Árvore* 33: 101-115.
- Rutishauser, E., F. Noor'an, Y. Laumonier, J. Halperin, K. Rufi'ie, Hergoualc'h, and L. Verchot. 2013. Generic allometric models including height best estimate forest biomass and carbon stocks in Indonesia. *Forest Ecology and Management* 307: 219-225.
- Saldarriaga, G. J., D. C. West, M. L. Tharp, and C. Uhl. 1998. Long-term chronosequence of forest succession in the upper Río Negro of Colombia and Venezuela. *Journal of Ecology* 76: 938-958.
- Saner, P., Y. Y. Loh, R. C. Ong, and A. Hector. 2012. Carbon stocks and fluxes in tropical lowland dipterocarp rainforests in Sabah, Malaysian Borneo. *Plos ONE* 7: 1-13.
- Statistical Analysis Systems (SAS). 2002. *SAS/STAT User's Guide*. Cary, North Carolina, USA.
- Schlawin, J. R., and R. A. Zahawi. 2008. Nucleating succession in recovering neotropical wet forest: the legacy of remnant trees. *Journal Vegetation Science* 19: 485-492.
- Seaby, R. M. H., and P. A. Henderson. 2006. *Species Diversity and Richness Version 4*. Pisces Conservation Ltd., Lymington, England. 122 p.
- Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT). 2012. *El Ambiente en Números. Selección de Estadísticas Ambientales*. D.F. México. 70 p.

- Sicard, C., L. Saint-Andre, D. Gelhaye, and J. Ranger. 2006. Effect of initial fertilization on biomass and nutrient content of Norway spruce and Douglas-Fir plantations at the same site. *Trees* 20: 229-246.
- Silver, L. W., R. Ostertag, and A. E. Lugo. 2000. The potential for carbon sequestration through reforestation of abandoned tropical agriculture and pasture lands. *Restoration Ecology* 8: 394-407.
- Simula, M., G. Siqueira, V. S. Cedillo, y T. Synnott. 2006. La misión de México. *ITTO Actualidad Forestal Tropical* 14: 12-15
- Sorensen, C. T., and L. M. Fedigan. 2000. Distribution of three monkey species along a gradient of regeneration tropical dry forest. *Biological Conservation* 92: 227-240.
- Southworth, J. 2004. An assessment of Landsat TM band 6 thermal data for analysing land cover in tropical dry forest regions. *International Journal of Remote Sensing* 45: 689-706.
- Swaine, D. M., and T. C. Whitmore. 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetation* 75: 81-86.
- Tadeo, N. A. E. 2013. Muestro por conglomerado para manejo forestal en el ejido Noh Bec, México. Tesis de Maestría. Colegio de Postgraduados. Montecillo, Edo. de México. 66 p.
- Toledo, M., and J. Salick. 2006. Secondary succession and indigenous management in semideciduous forest fallows of the Amazon Basin. *Biotropica* 38: 161-170.
- Toledo, V. M., N. Barrera-Bassols, E. García-Frapolli, y P. Alarcón-Chaires. 2008. Uso múltiple y biodiversidad entre los mayas yucatecos (México). *Interciencia* 33: 345-352.
- Torres, R. J. M., y A. Guevara S. 2002. El potencial de México para la producción de servicios ambientales: captura de carbono y desempeño hidráulico. *Gaceta Ecológica* 63: 40-59.
- Tun-Dzul, F. J., H. Vester, R. Durán G., y B. Schmook. 2008. Estructura arbórea y variabilidad temporal del NDVI en los bajos inundables de la Península de Yucatán, México. *Polibotánica* 25: 69-90.
- Turner II, B. L., S. Cortina V., D. Foster, J. Geoghegan, E. Keys, P. Klepeis, D. Lawrence, P. Macario M., S. Manson, Y. Ogneva-Himmelberg, A. B. Plotkin, D. Pérez S., R. Roy C., B. Savitsky, L. Schneider, B. Schmook and C. Vance. 2001. Deforestation in the southern Yucatan peninsular region: an integrative approach. *Forest Ecology and Management* 154: 353-370.
- Uriarte, M., R. Condit, C. D. Canham, and S. P. Hubbell. 2004. A spatially explicit model os sampling growth in a tropical forest: does the identity of neighbours matter? *Journal of Ecology* 92: 348-360.

- Urquiza-Haas, T., P. M. Dolman, and C. A. Peres. 2007. Regional scale variation in forest structure and biomass in the Yucatan Peninsula, Mexico: effects of forest disturbance. *Forest Ecology and Management* 247: 80-90.
- Valdez-Hernández, M., y G. A. Islebe. 2011. Tipos de Vegetación en Quintana Roo. *In: Riqueza Biológica de Quintana Roo. Un análisis para su conservación.* Pozo, C. (eds). El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR), Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), Gobierno del Estado de Quintana Roo y Programa de Pequeñas Donaciones (PPD). México, D.F. pp. 32-75
- Vargas, R., M. F. Allen, and E. B. Allen. 2008. Biomass and carbon accumulation in a fire chronosequence of a seasonally dry tropical forest. *Global Change Biology* 14: 109-124.
- Vargas, R., B. E. Allen, and M. F. Allen. 2009. Effects of vegetation thinning on above- and belowground carbon in a seasonally dry tropical forest in México. *Biotropica* 41: 302-311.
- Vester, H. F. M., D. Lawrence, J. R. Eastman, B. L. Turner II, S. Calmé, R. Dickson, C. Pozo, and F. Sangermano. 2007. Land change in the southern Yucatan and Calakmul Biosphere Reserve: effects on habitat and biodiversity. *Ecological Applications* 17: 989-1003.
- Vieira, M., D. L., and A. Scariot. 2006. Principles of natural regeneration of tropical dry forests for restoration. *Restoration Ecology* 14: 11-20.
- Walker, R. L., D. A. Wardle, R. D. Bardgett, and B. D. Clarkson. 2010. The use of chronosequences in studies of ecological succession and soil development. *Journal of Ecology* 98: 725-736.
- Whigham, F. D., I. Olmsted, E. Cabrera C., and M. E. Harmon. 1991. The impact of hurricane Gilbert on trees, litterfall, and woody debris in a dry tropical forest in the Northeastern Yucatan Peninsula. *Biotropica* 23: 434-441.
- Wright, J., S. 2005. Tropical forests in a changing environment. *Trends in Ecology and Evolution* 20: 253-260.
- Yam, O. W. 2012. Estimación de biomasa aérea arbórea en un paisaje de selva mediana subcaducifolia en el Sur del estado de Yucatán. Tesis de Maestría. Centro de Investigación Científica de Yucatán, A. C. Mérida, Yucatán, México. 68 p.
- Yepes, P. A., J. I. del Valle, S. L. Jaramillo, y S. A. Orrego. 2010. Recuperación estructural en bosques sucesionales andinos de Porce (Antioquia, Colombia). *Biología Tropical* 58: 427-445.
- Zamora, C., P. 2003. Contribución al estudio florístico y descripción de la vegetación del Municipio de Tenabo, Campeche, México. *Polibotánica* 15: 1-40.

Zamora-Crescencio, P., M. Del R. Domínguez-Carrasco, P. Villegas, C. Gutiérrez-Báez, L. A. Manzanero-Acevedo, J. J. Ortega-Hass, S. Hernández-Mundo, E. C. Puc-Garrido, y R. Puch-Chávez. 2011. Composición florística y estructura de la vegetación secundaria en el norte del estado de Campeche, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 89: 27-35.

Zarco-Espinosa, V. M., J. I. Valdez-Hernández, G. Ángeles-Pérez, y O. Castillo-Acosta. 2010. Estructura y diversidad de la vegetación arbórea del parque Estatal Agua Blanca, Macuspana, Tabasco. *Universidad y Ciencia Trópico Húmedo* 26: 1-17.

ANEXOS

ANEXO A

Cuadro 1. Listado de especies arbóreas del bosque tropical del sur de Quintana Roo.

No.	Nombre Común	Especie	Familia
1	Akitz	<i>Thevetia gaumeri</i> Hemsl. C.	Apocynaceae
2	Amapola	<i>Pseudobombax ellipticum</i> (Kunth). Dugand.	Bombacaceae
3	Anona	<i>Annona reticulata</i> L. T.	Annonaceae
4	Bacche	<i>Eupatorium semialatum</i> Benth.	Asteraceae
5	Baston de vieja	<i>Cornutia pyramidata</i> L.	Verbenaceae
6	Bojon	<i>Cordia alliodora</i> (Ruiz & Pavon) Oken T.	Boraginaceae
7	Boob	<i>Coccoloba diversifolia</i> Jacq. Arsene	Polygonaceae
8	Cacaoche	<i>Zygia stevensonii</i> (Standl.) Record.	Fabaceae
9	Caimito	<i>Chrysophyllum mexicanum</i> Brandege ex Standl.	Sapotaceae
10	Caoba	<i>Swietenia macrophylla</i> King	Meliaceae
11	Chacablanco	<i>Dendropanax arboreus</i> (L.) Dcne & Planch. T.	Araliaceae
12	Chacarajo	<i>Bursera simaruba</i> (L.) Sarg. B.	Burseraceae
13	Chacsinkin	<i>Caesalpinia pulcherrima</i> L. Swartz	Fabaceae
14	Capulin	<i>Prunus serotina</i> var. <i>salicifolia</i> (Kunth) Koehne.	Rosaceae
15	Caracolillo	<i>Sideroxylon foetidissimum</i> Jacq	Sapotaceae
16	Chactecoc	<i>Sickingia salvadorensis</i> (Standl.) Standl	Rubiaceae
17	Chamalche	<i>Erythrina standleyana</i> Krukoff. C.	Fabaceae
18	Chechen	<i>Metopium brownei</i> (Jacq.) Urban L. & N	Anacardiaceae
19	Cheri	<i>Pseudolmedia oxyphyllaria</i> Donn. Smith T.	Moraceae
20	Chichboob	<i>Coccoloba spicata</i> Lundell C.	Polygonaceae
21	Chonlok	<i>Hippocratea excelsa</i> Hbk. T.	Hippocrateaceae
22	Copal	<i>Protium copal</i> (Schlecht. & Cham.) Engl. B.	Burseraceae
23	Elemuy	<i>Malmea depressa</i> (Baillon) R. E. Fries C.	Annonaceae
24	Granadillo	<i>Platymiscium yucatanum</i> Standl. B	Fabaceae
25	Guarumbo	<i>Cecropia peltata</i> L.	Moraceae
26	Guaya	<i>Talisia olivaeformis</i> (Hbk.) Radlk. C.	Sapindaceae
27	Guayabillo	<i>Psidium sartorianum</i> (Berg) Ndz. T.	Myrtaceae
28	Guayuncox	<i>Exothea diphylla</i> (Standl.) Lundell B.	Sapindaceae
29	Higo	<i>Ficus padifolia</i> Hbk. C.	Moraceae
30	Huanobotan	<i>Sabal yapa</i> C. Wright Ex Beccari L. & L	Arecaceae
31	Ichbach	<i>Allophylus cominia</i> (L.) Swartz C.	Sapindaceae
32	Isinche	<i>Casearia nitida</i> Jacq. B.	Flacourtiaceae
33	Jabin	<i>Piscidia piscipula</i> (L.) Sarg. B.	Fabaceae
34	Jobillo	<i>Astronium graveolens</i> Jacq. S.	Anacardiaceae
35	Jobo	<i>Spondias mombin</i> L. B.	Anacardiaceae
36	Jupich	<i>Albizia tomentosa</i> (Micheli) Standl. T.	Fabaceae
37	Kanasin	<i>Lonchocarpus rugosus</i> Benth. C.	Fabaceae
38	Kaniste	<i>Pouteria campechiana</i> (Kunth) Baehni M.	Sapotaceae
39	Kanchunup	<i>Thouinia paucidentata</i> Radlk.	Sapindaceae
40	Kaskat	<i>Luehea speciosa</i> Willd. C.	Tiliaceae
41	Katalox	<i>Swartzia cubensis</i> (Britton & Wils.) Standl. C.	Fabaceae
42	Kisyuc	<i>Eugenia mayana</i> Standl. C.	Myrtaceae
43	Kuchel	<i>Machaonia lindeniana</i> Baill T.	Rubiaceae
44	Laurelillo	<i>Licaria campechiana</i> (Standl.) Kosterm.	Lauraceae
45	Limonaria	<i>Trichilia minutiflora</i> Standl. C.	Meliaceae
46	Majahua	<i>Hampea trilobata</i> Standl. C.	Malvaceae
47	Negrilo	<i>Simarouba glauca</i> Dc. C.	Simaroubaceae
48	Perezcuts	<i>Croton reflexifolius</i> Hbk. D.	Euphorbiaceae
49	Pochote	<i>Ceiba aesculifolia</i> (Kunth) Britt. & Baker F.	Bombacaceae
50	Ramonblanco	<i>Brosimum alicastrum</i> Swartz B.	Moraceae
51	Roble	<i>Bourreria oxyphylla</i> Standl T.	Boraginaceae
52	Sabacche	<i>Exostema caribaeum</i> (Jacq.) Roem. & Schult. M.	Rubiaceae
53	Silil	<i>Diospyros cuneata</i> Standl. L. & L.	Ebenaceae

Continuación del Cuadro 1.

No.	Nombre Común	Especie	Familia
54	Tabaquillo	<i>Alseis yucatanensis</i> Standl. C.	Rubiaceae
55	Tadzi	<i>Neea psychotrioides</i> Donn. Smith C.	Nyctaginaceae
56	Tamay	<i>Zuelania guidonia</i> (Sw.) Britton & Millsp. L.&L.	Flacourtiaceae
57	Tastab	<i>Guettarda combsii</i> Urban P.	Rubiaceae
58	Tzalam	<i>Lysiloma latisiliquum</i> (L.) Benth. B.	Fabaceae
59	Xuul	<i>Lonchocarpus xuul</i> Lundell C.	Fabaceae
60	Yaxnik	<i>Vitex gaumeri</i> Greenm. B.	Verbenaceae
61	Zapote	<i>Manilkara zapota</i> (L.) Van Royen	Sapotaceae
62	Zapotefaisan	<i>Dipholis salicifolia</i> (L.) A. Dc. C.	Sapotaceae
63	Zapotillo	<i>Pouteria unilocularis</i> (Donn. Sm.) Baehni	Sapotaceae
64	palma	<i>Sabal yapa</i> C. Wright ex Beccari L.& L	Palmae
65	Topyub	<i>Coccoloba acapulcensis</i> Standl.	Polygonaceae
66	Tzuruntoc	<i>Bauhinia divaricata</i> L.	Fabaceae
67	Yuy	<i>Casimiroa tetrameria</i> Millsp.	Rutaceae
68	Ramonrojo	<i>Trophis racemosa</i> (L.) Urb.	Moraceae
69	Xiat	<i>Thrinax radiata</i> Lodd. ex H. A.&H. H. Schult. D.	Arecaceae
70	Huanokum	<i>Crysophila argentea</i> H. Bartlett Q.	Arecaceae
71	Huanoblanco	<i>Sabal mauritiiformis</i> (H. Karst.) Griseb. & H. Wend.	Arecaceae

ANEXO B

Cuadro 2. Especies con mayor Índice Valor de Importancia Relativa (IVIR) para individuos con $dn > 7.5$ cm en rodales con diferentes edades en el sur de Quintana Roo.

		Densidad		Área basal		Frecuencia		IVIR %
		No. Ind. ha ⁻¹	REL	m ² ha ⁻¹	REL	ABS	REL	
7 años								
1	<i>Piscidia piscipula</i>	900.0	60.00	6.04	45.22	2.00	18.18	41.14
2	<i>Lysiloma latisiliquum</i>	233.3	15.56	2.32	17.39	2.00	18.18	17.04
3	<i>Cecropia peltata</i>	200.0	13.33	2.39	17.91	2.00	18.18	16.48
4	<i>Brosimum alicastrum</i>	33.3	2.22	1.91	14.30	1.00	9.09	8.54
5	<i>Bursera simaruba</i>	33.3	2.22	0.21	1.59	1.00	9.09	4.30
6	<i>Thevetia gaumeri</i>	33.3	2.22	0.18	1.32	1.00	9.09	4.21
7	<i>Chrysophyllum m.</i>	33.3	2.22	0.16	1.16	1.00	9.09	4.16
8	<i>Pouteria campechiana</i>	33.3	2.22	0.15	1.11	1.00	9.09	4.14
Total		1500.0	100.00	13.35	100.00	11.00	100.00	100.00
15 años								
1	<i>Piscidia piscipula</i>	566.7	32.69	7.76	41.30	3.00	13.04	29.01
2	<i>Luehea speciosa</i>	300.0	17.31	2.64	14.07	3.00	13.04	14.81
3	<i>Lysiloma latisiliquum</i>	200.0	11.54	2.86	15.20	3.00	13.04	13.26
4	<i>Bursera simaruba</i>	166.7	9.62	1.67	8.88	3.00	13.04	10.51
5	<i>Eupatorium semialatum</i>	66.7	3.85	0.37	1.96	2.00	8.70	4.83
6	<i>Casearia nitida</i>	66.7	3.85	0.77	4.07	1.00	4.35	4.09
7	<i>Lonchocarpus xuul</i>	66.7	3.85	0.43	2.26	1.00	4.35	3.49
8	<i>Coccoloba diversifolia</i>	66.7	3.85	0.42	2.21	1.00	4.35	3.47
9	<i>Psidium sartorianum</i>	66.7	3.85	0.37	1.96	1.00	4.35	3.38
10	<i>Albizzia niopoides</i>	33.3	1.92	0.54	2.89	1.00	4.35	3.05
11	<i>Ceiba aesculifolia</i>	33.3	1.92	0.38	2.01	1.00	4.35	2.76
12	<i>Vitex gaumeri</i>	33.3	1.92	0.24	1.26	1.00	4.35	2.51
13	<i>Simarouba glauca</i>	33.3	1.92	0.21	1.13	1.00	4.35	2.47
14	<i>Allophylus cominia</i>	33.3	1.92	0.15	0.80	1.00	4.35	2.36
Total		1733.3	100.00	18.79	100.00	23.00	100.00	100.00
25 años								
1	<i>Lysiloma latisiliquum</i>	566.7	34.34	15.71	58.16	3.00	9.68	34.06
2	<i>Bursera simaruba</i>	183.3	11.11	2.80	10.38	3.00	9.68	10.39
3	<i>Vitex gaumeri</i>	133.3	8.08	2.99	11.05	3.00	9.68	9.60
4	<i>Lonchocarpus xuul</i>	216.7	13.13	1.58	5.83	3.00	9.68	9.55
5	<i>Coccoloba diversifolia</i>	100.0	6.06	0.67	2.47	3.00	9.68	6.07
6	<i>Neea psychotroides</i>	83.3	5.05	0.53	1.95	3.00	9.68	5.56
7	<i>Psidium sartorianum</i>	100.0	6.06	0.58	2.15	2.00	6.45	4.89
8	<i>Thouinia paucidentata</i>	66.7	4.04	0.58	2.13	2.00	6.45	4.21
9	<i>Lonchocarpus rugosus</i>	66.7	4.04	0.47	1.74	2.00	6.45	4.08
10	<i>Pseudolmedia o.</i>	33.3	2.02	0.34	1.26	1.00	3.23	2.17
11	<i>Simarouba glauca</i>	16.7	1.01	0.24	0.87	1.00	3.23	1.70
12	<i>Diospyros cuneata</i>	16.7	1.01	0.16	0.59	1.00	3.23	1.61
13	<i>Zuelania guidonia</i>	16.7	1.01	0.13	0.47	1.00	3.23	1.57
14	<i>Eupatorium semialatum</i>	16.7	1.01	0.09	0.35	1.00	3.23	1.53
15	<i>Croton reflexifolius</i>	16.7	1.01	0.08	0.31	1.00	3.23	1.52
16	<i>Ceiba aesculifolia</i>	16.7	1.01	0.08	0.29	1.00	3.23	1.51
Total		1650.0	100.00	27.02	100.00	31.00	100.00	100.00

Continuación Cuadro 2.

No.	Especie	Densidad		Área basal		Frecuencia		IVIR %
		No. Ind. ha ⁻¹	REL	m ² ha ⁻¹	REL	ABS	REL	
35 años								
1	<i>Bursera simaruba</i>	550.0	20.25	11.80	26.52	3.00	6.67	17.81
2	<i>Vitex gaumeri</i>	300.0	11.04	6.17	13.86	2.00	4.44	9.78
3	<i>Dendropanax arboreus</i>	283.3	10.43	5.54	12.44	2.00	4.44	9.11
4	<i>Cryosophila argentea</i>	366.7	13.50	1.76	3.95	3.00	6.67	8.04
5	<i>Coccoloba diversifolia</i>	150.0	5.52	2.42	5.43	2.00	4.44	5.13
6	<i>Sabal yapa</i>	66.7	2.45	2.59	5.83	2.00	4.44	4.24
7	<i>Sideroxylon f.</i>	50.0	1.84	3.06	6.88	1.00	2.22	3.65
8	<i>Croton reflexifolius</i>	150.0	5.52	1.26	2.83	1.00	2.22	3.52
9	<i>Metopium brownei</i>	66.7	2.45	1.38	3.09	2.00	4.44	3.33
10	<i>Neea psychotroides</i>	83.3	3.07	1.04	2.33	2.00	4.44	3.28
11	<i>Lonchocarpus rugosus</i>	83.3	3.07	0.62	1.40	2.00	4.44	2.97
12	<i>Chrysophyllum m.</i>	66.7	2.45	0.78	1.74	2.00	4.44	2.88
13	<i>Thrinax radiata</i>	66.7	2.45	0.47	1.05	2.00	4.44	2.65
14	<i>Spondias mombin</i>	33.3	1.23	0.49	1.10	2.00	4.44	2.26
15	<i>Pseudobombax e.</i>	16.7	0.61	1.39	3.13	1.00	2.22	1.99
16	<i>Sabal mauritiiformis</i>	50.0	1.84	0.23	0.51	1.00	2.22	1.52
17	<i>Guettarda combsii</i>	33.3	1.23	0.34	0.75	1.00	2.22	1.40
18	<i>Annona primigenia</i>	33.3	1.23	0.24	0.55	1.00	2.22	1.33
19	<i>Exothea diphylla</i>	33.3	1.23	0.23	0.51	1.00	2.22	1.32
20	<i>Simarouba glauca</i>	16.7	0.61	0.49	1.11	1.00	2.22	1.31
21	<i>Pouteria campechiana</i>	16.7	0.61	0.46	1.03	1.00	2.22	1.29
22	<i>Hippocratea excelsa</i>	33.3	1.23	0.17	0.38	1.00	2.22	1.28
23	<i>Lonchocarpus xuul</i>	33.3	1.23	0.16	0.37	1.00	2.22	1.27
24	<i>Swartzia cubensis</i>	16.7	0.61	0.38	0.86	1.00	2.22	1.23
25	<i>Licaria campechiana</i>	16.7	0.61	0.26	0.58	1.00	2.22	1.14
26	<i>Allophyllus cominia</i>	16.7	0.61	0.19	0.42	1.00	2.22	1.09
27	<i>Eugenia mayana</i>	16.7	0.61	0.16	0.36	1.00	2.22	1.07
28	<i>Coccoloba a.</i>	16.7	0.61	0.15	0.34	1.00	2.22	1.06
29	<i>Pseudolmedia o.</i>	16.7	0.61	0.14	0.31	1.00	2.22	1.05
30	<i>Zuelania guidonia</i>	16.7	0.61	0.08	0.17	1.00	2.22	1.00
31	<i>Brosimum alicastrum</i>	16.7	0.61	0.08	0.17	1.00	2.22	1.00
Total		2716.7	100.00	44.50	100.00	45.00	100.00	100.00
46 años								
1	<i>Swietenia macrophylla</i>	260.0	17.11	8.68	26.75	3.00	4.35	16.07
2	<i>Bursera simaruba</i>	73.3	4.82	2.40	7.39	3.00	4.35	5.52
3	<i>Piscidia piscipula</i>	73.3	4.82	2.61	8.02	2.00	2.90	5.25
4	<i>Vitex gaumeri</i>	60.0	3.95	2.37	7.29	2.00	2.90	4.71
5	<i>Dipholis salicifolia</i>	66.7	4.39	1.66	5.13	3.00	4.35	4.62
6	<i>Guettarda combsii</i>	86.7	5.70	0.94	2.89	3.00	4.35	4.31
7	<i>Lysiloma latisiliquum</i>	26.7	1.75	2.62	8.06	2.00	2.90	4.24
8	<i>Thrinax radiata</i>	93.3	6.14	0.60	1.86	3.00	4.35	4.11
9	<i>Swartzia cubensis</i>	60.0	3.95	1.10	3.37	3.00	4.35	3.89
10	<i>Coccoloba diversifolia</i>	60.0	3.95	1.47	4.52	2.00	2.90	3.79
11	<i>Metopium brownei</i>	60.0	3.95	0.99	3.06	3.00	4.35	3.78
12	<i>Chrysophyllum m.</i>	53.3	3.51	0.67	2.07	3.00	4.35	3.31
13	<i>Sabal yapa</i>	33.3	2.19	1.06	3.26	3.00	4.35	3.27
14	<i>Zuelania guidonia</i>	40.0	2.63	0.86	2.65	3.00	4.35	3.21
15	<i>Pseudolmedia o.</i>	60.0	3.95	0.40	1.23	3.00	4.35	3.17
16	<i>Croton reflexifolius</i>	80.0	5.26	0.61	1.88	1.00	1.45	2.86
17	<i>Dendropanax arboreus</i>	33.3	2.19	0.40	1.23	2.00	2.90	2.11
18	<i>Pouteria campechiana</i>	33.3	2.19	0.39	1.21	2.00	2.90	2.10
19	<i>Cryosophila argentea</i>	20.0	1.32	0.11	0.33	3.00	4.35	2.00
20	<i>Simarouba glauca</i>	20.0	1.32	0.38	1.16	2.00	2.90	1.79

Continuación Cuadro 2.

	Densidad		Área basal		Frecuencia		IVIR	
	No. Ind. ha ⁻¹	REL	m ² ha ⁻¹	REL	ABS	REL	%	
Continuación de rodal de 46 años								
21	<i>Licaria campechiana</i>	20.0	1.32	0.27	0.84	2.00	2.90	1.69
22	<i>Hippocratea excelsa</i>	26.7	1.75	0.50	1.54	1.00	1.45	1.58
23	<i>Diospyros cuneata</i>	26.7	1.75	0.17	0.53	1.00	1.45	1.24
24	<i>Coccoloba spicata</i>	20.0	1.32	0.13	0.41	1.00	1.45	1.06
25	<i>Lonchocarpus rugosus</i>	20.0	1.32	0.12	0.37	1.00	1.45	1.04
26	<i>Allophyllus cominia</i>	20.0	1.32	0.11	0.33	1.00	1.45	1.03
27	<i>Casearia nitida</i>	13.3	0.88	0.24	0.74	1.00	1.45	1.02
28	<i>Trophis racemosa</i>	13.3	0.88	0.15	0.46	1.00	1.45	0.93
29	<i>Eugenia mayana</i>	13.3	0.88	0.08	0.25	1.00	1.45	0.86
30	<i>Casimiroa tetrameria</i>	6.7	0.44	0.07	0.23	1.00	1.45	0.71
31	<i>Hampea trilobata</i>	6.7	0.44	0.07	0.21	1.00	1.45	0.70
32	<i>Coccoloba a.</i>	6.7	0.44	0.05	0.17	1.00	1.45	0.69
33	<i>Thouinia paucidentata</i>	6.7	0.44	0.05	0.15	1.00	1.45	0.68
34	<i>Annona primigenia</i>	6.7	0.44	0.04	0.12	1.00	1.45	0.67
35	Especie I desc.	6.7	0.44	0.04	0.11	1.00	1.45	0.67
36	<i>Malmea depressa</i>	6.7	0.44	0.04	0.11	1.00	1.45	0.67
37	<i>Psidium sartorianum</i>	6.7	0.44	0.03	0.10	1.00	1.45	0.66
Total		1520.1	100.00	32.46	100.00	69.00	100.00	100.00
80 años								
1	<i>Brosimum alicastrum</i>	293.3	23.66	11.64	40.55	3.00	6.12	23.44
2	<i>Pouteria campechiana</i>	106.7	8.60	2.98	10.38	2.00	4.08	7.69
3	<i>Cryosophila argentea</i>	180.0	14.52	0.59	2.06	3.00	6.12	7.57
4	<i>Manilkara zapota</i>	46.7	3.76	1.90	6.63	3.00	6.12	5.50
5	<i>Exostema caribaeum</i>	73.3	5.91	1.09	3.78	3.00	6.12	5.27
6	<i>Trichilia minutiflora</i>	80.0	6.45	0.62	2.18	3.00	6.12	4.92
7	<i>Pouteria unilocularis</i>	66.7	5.38	0.44	1.52	3.00	6.12	4.34
8	<i>Thrinax radiata</i>	53.3	4.30	0.37	1.30	3.00	6.12	3.91
9	<i>Spondias mombin</i>	26.7	2.15	1.29	4.50	2.00	4.08	3.58
10	<i>Talisia olivaeformis</i>	40.0	3.23	0.85	2.96	2.00	4.08	3.42
11	<i>Pseudolmedia o.</i>	53.3	4.30	0.54	1.89	2.00	4.08	3.42
12	<i>Protium copal</i>	26.7	2.15	0.81	2.82	2.00	4.08	3.02
13	<i>Alseis yucatanensis</i>	26.7	2.15	0.61	2.13	2.00	4.08	2.79
14	<i>Sideroxylon</i>	13.3	1.08	1.37	4.78	1.00	2.04	2.63
15	<i>Malmea depressa</i>	46.7	3.76	0.43	1.49	1.00	2.04	2.43
16	<i>Bourreria oxyphylla</i>	20.0	1.61	0.92	3.20	1.00	2.04	2.29
17	<i>Ficus padifolia</i>	13.3	1.08	0.49	1.70	2.00	4.08	2.28
18	<i>Dendropanax arboreus</i>	6.7	0.54	0.59	2.05	1.00	2.04	1.54
19	<i>Bursera simaruba</i>	6.7	0.54	0.37	1.30	1.00	2.04	1.29
20	<i>Sabal yapa</i>	6.7	0.54	0.35	1.23	1.00	2.04	1.27
21	<i>Simarouba glauca</i>	6.7	0.54	0.15	0.51	1.00	2.04	1.03
22	<i>Sickingia salvadorensis</i>	6.7	0.54	0.06	0.22	1.00	2.04	0.93
23	<i>Cecropia peltata</i>	6.7	0.54	0.05	0.19	1.00	2.04	0.92
24	<i>Neea psychotroides</i>	6.7	0.54	0.04	0.14	1.00	2.04	0.91
25	<i>Eugenia mayana</i>	6.7	0.54	0.04	0.14	1.00	2.04	0.91
26	<i>Dalbergia glabra</i>	6.7	0.54	0.04	0.13	1.00	2.04	0.90
27	<i>Prunus serotina</i>	6.7	0.54	0.03	0.12	1.00	2.04	0.90
28	Especie IX desc.	6.7	0.54	0.03	0.11	1.00	2.04	0.89
Total		1240.4	100.00	28.70	100.00	49.00	100.00	100.00

Nota: desc.=desconocida

ANEXO C

Cuadro 3. Especies con mayor Índice de Valor de Importancia Relativa (IVIR) para individuos con dn < 7.5 cm en rodales con diferentes edades en el sur de Quintana Roo.

No.	Especie	Densidad		Área basal		Frecuencia		IVIR %
		No. Ind. ha ⁻¹	REL	m ² ha ⁻¹	REL	ABS	REL	
7 años								
1	<i>Piscidia piscipula</i>	3333.3	31.03	4.77	30.48	2.00	16.67	26.06
2	<i>Lysiloma latisiliquum</i>	1851.6	17.24	4.73	30.23	2.00	16.67	21.38
3	<i>Croton reflexifolius</i>	2222.2	20.69	2.15	13.71	1.00	8.33	14.24
4	<i>Cornutia pyramidata</i>	1111.1	10.34	1.97	12.56	2.00	16.67	13.19
5	<i>Thevetia gaumeri</i>	740.8	6.90	0.54	3.46	1.00	8.33	6.23
6	<i>Licaria campechiana</i>	370.4	3.45	0.44	2.83	1.00	8.33	4.87
7	<i>Annona primigenia</i>	370.4	3.45	0.42	2.68	1.00	8.33	4.82
8	<i>Bauhinia divaricata</i>	370.4	3.45	0.32	2.02	1.00	8.33	4.60
9	<i>Guettarda combsii</i>	370.4	3.45	0.32	2.02	1.00	8.33	4.60
Total		10740.6	100.00	15.65	100.00	12.00	100.00	100.00
15 años								
1	<i>Psidium sartorianum</i>	2592.6	24.14	2.17	13.26	2.00	14.29	17.23
2	<i>Piscidia piscipula</i>	1481.5	13.79	3.09	18.90	2.00	14.29	15.66
3	<i>Guettarda combsii</i>	1481.5	13.79	1.06	6.48	1.00	7.14	9.14
4	<i>Coccoloba diversifolia</i>	1111.2	10.34	1.30	7.96	1.00	7.14	8.48
5	<i>Cornutia pyramidata</i>	740.7	6.90	1.71	10.46	1.00	7.14	8.17
6	<i>Lonchocarpus rugosus</i>	740.7	6.90	1.12	6.88	1.00	7.14	6.97
7	<i>Lonchocarpus xuul</i>	370.4	3.45	1.55	9.48	1.00	7.14	6.69
8	<i>Machaonia lindeniana</i>	740.7	6.90	0.73	4.45	1.00	7.14	6.16
9	<i>Bursera simaruba</i>	370.4	3.45	1.23	7.51	1.00	7.14	6.04
10	<i>Cordia alliodora</i>	370.4	3.45	1.05	6.40	1.00	7.14	5.66
11	<i>Luehea speciosa</i>	370.4	3.45	0.88	5.38	1.00	7.14	5.32
12	<i>Allophylus cominia</i>	370.4	3.45	0.47	2.85	1.00	7.14	4.48
Total		10740.9	100.00	16.36	100.00	4.00	100.00	100.00
25 años								
1	<i>Croton reflexifolius</i>	1481.5	14.81	2.89	18.94	2.00	11.11	14.96
2	<i>Thouinia paucidentata</i>	1851.9	18.52	2.50	16.40	1.00	5.56	13.49
3	<i>Lonchocarpus rugosus</i>	740.7	7.41	1.95	12.76	1.00	5.56	8.57
4	<i>Neea psychotroides</i>	740.7	7.41	1.36	8.93	1.00	5.56	7.30
5	<i>Lonchocarpus xuul</i>	370.4	3.70	1.59	10.43	1.00	5.56	6.56
6	<i>Eugenia mayana</i>	740.7	7.41	0.97	6.36	1.00	5.56	6.44
7	<i>Luehea speciosa</i>	370.4	3.70	0.91	5.97	1.00	5.56	5.08
8	<i>Eupatorium semialatum</i>	370.4	3.70	0.67	4.39	1.00	5.56	4.55
9	<i>Psidium sartorianum</i>	370.4	3.70	0.42	2.75	1.00	5.56	4.00
10	<i>Diospyros cuneata</i>	370.4	3.70	0.40	2.61	1.00	5.56	3.96
11	<i>Talisia olivaeformis</i>	370.4	3.70	0.32	2.07	1.00	5.56	3.78
12	<i>Sickingia salvadorensis</i>	370.4	3.70	0.28	1.83	1.00	5.56	3.70
13	EspecieVII desc.	370.4	3.70	0.23	1.49	1.00	5.56	3.58
14	Especie IX desc.	370.4	3.70	0.21	1.39	1.00	5.56	3.55
15	<i>Chrysophyllum m.</i>	370.4	3.70	0.20	1.29	1.00	5.56	3.52
16	<i>Coccoloba spicata</i>	370.4	3.70	0.18	1.19	1.00	5.56	3.48
17	<i>Erythrina stundleyana</i>	370.4	3.70	0.18	1.19	1.00	5.56	3.48
Total		10000.3	100.00	15.27	100.00	18.00	100.00	100.00

Nota: desc.=desconocida

Continuación Cuadro 3.

No.	Especies	Densidad		Área basal		Frecuencia		IVIR %
		No. Ind. ha ⁻¹	REL	m ² ha ⁻¹	REL	ABS	REL	
35 años								
1	<i>Swartzia cubensis</i>	740.7	12.50	1.41	18.20	2.00	12.50	14.40
2	<i>Malmea depressa</i>	740.7	12.50	0.61	7.93	2.00	12.50	10.98
3	<i>Bursera simaruba</i>	370.4	6.25	1.23	15.85	1.00	6.25	9.45
4	<i>Chrysophyllum m.</i>	370.4	6.25	0.76	9.76	1.00	6.25	7.42
5	<i>Swietenia macrophylla</i>	370.4	6.25	0.76	9.76	1.00	6.25	7.42
6	<i>Zuelania guidonia</i>	370.4	6.25	0.56	7.26	1.00	6.25	6.59
7	<i>Simarouba glauca</i>	370.4	6.25	0.51	6.62	1.00	6.25	6.37
8	<i>Metopium brownei</i>	370.4	6.25	0.36	4.60	1.00	6.25	5.70
9	<i>Zygia stevensonii</i>	370.4	6.25	0.34	4.34	1.00	6.25	5.61
10	<i>Hampea trilobata</i>	370.4	6.25	0.30	3.84	1.00	6.25	5.45
11	<i>Hippocratea excelsa</i>	370.4	6.25	0.28	3.60	1.00	6.25	5.37
12	<i>Lonchocarpus rugosus</i>	370.4	6.25	0.26	3.38	1.00	6.25	5.29
13	Especie VI desc.	370.4	6.25	0.20	2.54	1.00	6.25	5.01
14	Especie XII desc.	370.4	6.25	0.18	2.34	1.00	6.25	4.95
Total		5925.9	100.00	7.75	100.00	16.00	100.00	100.00
46 años								
1	<i>Croton reflexifolius</i>	1111.1	20.00	1.79	25.88	2.00	18.18	21.35
2	<i>Pseudolmedia o.</i>	1481.5	26.67	1.07	15.46	2.00	18.18	20.10
3	<i>Sickingia salvadorensis</i>	740.7	13.33	0.95	13.79	1.00	9.09	12.07
4	<i>Coccoloba diversifolia</i>	370.4	6.67	1.08	15.66	1.00	9.09	10.47
5	<i>Allophyllus cominia</i>	370.4	6.67	0.62	8.90	1.00	9.09	8.22
6	<i>Hampea trilobata</i>	370.4	6.67	0.59	8.52	1.00	9.09	8.09
7	<i>Allophyllus cominia</i>	370.4	6.67	0.34	4.86	1.00	9.09	6.87
8	<i>Thevetia gaumeri</i>	370.4	6.67	0.30	4.31	1.00	9.09	6.69
9	<i>Metopium brownei</i>	370.4	6.67	0.18	2.63	1.00	9.09	6.13
Total		5555.6	100.00	6.91	100.00	11.00	100.00	100.00
80 años								
1	<i>Exostema caribaeum</i>	2222.2	28.57	5.49	41.78	2.00	15.38	28.58
2	<i>Brosimum alicastrum</i>	740.7	9.52	1.55	11.76	2.00	15.38	12.22
3	<i>Licaria campechiana</i>	1111.1	14.29	1.17	8.91	1.00	7.69	10.29
4	<i>Protium copal</i>	740.7	9.52	0.90	6.83	1.00	7.69	8.02
5	<i>Pouteria unilocularis</i>	740.7	9.52	0.56	4.26	1.00	7.69	7.16
6	<i>Sideroxylon f.</i>	370.4	4.76	1.12	8.51	1.00	7.69	6.99
7	<i>Astronium graveolens</i>	370.4	4.76	0.82	6.22	1.00	7.69	6.22
8	<i>Talisia olivaeformis</i>	370.4	4.76	0.70	5.31	1.00	7.69	5.92
9	<i>Caesalpinia p.</i>	370.4	4.76	0.32	2.41	1.00	7.69	4.95
10	<i>Diospyros cuneata</i>	370.4	4.76	0.32	2.41	1.00	7.69	4.95
11	<i>Sickingia salvadorensis</i>	370.4	4.76	0.21	1.61	1.00	7.69	4.69
Total		7777.8	100.00	13.15	100.00	13.00	100.00	100.00

Nota: desc.=desconocida

ANEXO D

Cuadro 4. Ecuaciones de volúmenes de fuste con corteza (V_{cc}) y sin corteza (V_{sc}) (m^3) para grupos de especies del estado de Quintana Roo.

Grupo	Ecuación	Nombre Común	Nombre Científico
1 Cedro rojo	$V_{CC} = 0.12267 + 0.000055393 D^2 A$ $V_{SC} = 0.07055 + 0.000047705 D^2 A$	Cedro rojo	<i>Cedrela odorata</i>
2. Blandas corrientes	$V_{CC} = 0.01219 + 0.000057946 D^2 A$ $V_{SC} = 0.01247 + 0.000047554 D^2 A$	Ca'ascát Ceiba Copal Chacah Higo mono Jobo Maculís Negrito o paasak Sacchacah Tastab	<i>Luehea speciosa</i> <i>Ceiba pentandra</i> <i>Protium copal</i> <i>Bursera simaruba</i> <i>Picus sp</i> <i>Spondias mombin</i> <i>Tabebuia rosea</i> <i>Simarouba glauca</i> <i>Dendropanax arboreus</i> <i>Guettarda combsii</i>

Fuente: De los Santos, 1979.

Continuación del Cuadro 4

Grupo	Ecuación	Nombre Común	Nombre Científico
3 Duras corrientes	$V_{CC} = 0.01686 + 0.00005674D^2 A$ $V_{SC} = 0.00842 + 0.00005089D^2 A$	Bojón Ciricote Chactecoc Chacteviga Chechem negro Chicozapote Chintoc Granadillo Guayacán Habín Kanixte Katalox Machiche Mora Pucté Ramón Tzalam Ya'axnic Zapotillo	<i>Cordia alliodora</i> <i>Cordia dodecandra</i> <i>Sickingia salvadorensis</i> <i>Caesalpinia platyloba</i> <i>Metopium brownei</i> <i>Manilkara zapota</i> <i>Krugiodendron ferreum</i> <i>Platymiscium yucatanum</i> <i>Guaiacum sanctum</i> <i>Piscidia communis</i> <i>Pouteria campechiana</i> <i>Swartzia cubensis</i> <i>Lonchocarpus castilloi</i> <i>Maclura tinctoria</i> <i>Bucida buceras</i> <i>Brosimum alicastrum</i> <i>Lysiloma bahamensis</i> <i>Vitex gaumeri</i> <i>Sideroxylon meyeri</i>

Fuente: De los Santos, 1979.

Continuación del Cuadro 4

Grupo	Ecuación	Nombre común	Nombre Científico
4 Amapola	$V_{CC} = 0.05678 + 0.000049483D^2 \text{ A}$ $V_{SC} = 0.03139 + 0.000038954D^2 \text{ A}$	Amapola	<i>Pseudobombax ellipticum</i>
5 Caoba de planadas	$V_{CC} = 0.23266 + 0.000048213D^2 \text{ A}$ $V_{SC} = 0.17110 + 0.000041591D^2 \text{ A}$	Caoba	<i>Swietenia macrophylla</i>
6 Caoba de bajos	$V_{CC} = 0.20363 + 0.000048128D^2 \text{ A}$ $V_{SC} = 0.13579 + 0.000042044D^2 \text{ A}$	Caoba	<i>Swietenia macrophylla</i>

Fuente: De los Santos, 1979.

Cuadro 5. Ecuaciones e volúmenes de fuste con corteza (V_{CC}) y sin corteza (V_{sc}) (m^3) para grupos de especies del estado de Campeche.

Grupo	Ecuación	Nombre Comun	Nombre Científico
I. Cedro rojo	$V_{CC} = EXP[-9.64583328 + 1.79389367Ln(D) + 1.03915044Ln(A)]$	Cedro rojo	<i>Cedrela odorata</i>
II. Caoba	$V_{CC} = EXP[-10.06001324 + 1.98160359Ln(D) + 1.03695598Ln(A)]$	Caoba	<i>Swietenia macrophylla</i>
III. Ramón	$V_{CC} = EXP[-9.53415154 + 1.85980581Ln(D) + 0.96989346Ln(A)]$	Ramón	<i>Brosimum alicastrum</i>
IV. Chicozapote	$V_{CC} = EXP[-9.84923104 + 1.91175328Ln(D) + 1.04555238Ln(A)]$	Chicozapote	<i>Manilkara zapota</i>
V. Chacah	$V_{CC} = EXP[-9.88284894 + 1.92178549Ln(D) + 1.04714889Ln(A)]$	Chacah	<i>Bursera simaruba</i>
VI. Jobo	$V_{CC} = EXP[-10.09141259 + 1.93246219Ln(D) + 1.06194865Ln(A)]$	Jobo	<i>Spondias mombin</i>
VII. Anona de llano	$V_{CC} = EXP[-9.9835 + 1.95005045Ln(D) + 1.05153755Ln(A)]$	Tamay, palo volador	<i>Zwelia guidonia</i>
VIII. Boxcheché	$V_{CC} = EXP[-8.81312542 + 1.56449274Ln(D) + 1.08361129Ln(A)]$	Chechem negro, boxchechem	<i>Metopium brownei</i>
IX. Manzanillo	$V_{CC} = EXP[-9.60981068 + 1.82854720Ln(D) + 1.01082458Ln(A)]$	Manzanillo	<i>Hippomane moncinella</i>

Fuente: Patiño *et al.*, 1994.

Continuación cuadro 5

Grupo	Ecuación	Nombre Común	Nombre Científico
X. Tzalam	$V_{CC} = EXP[-9.56438150+1.82330416Ln(D)+1.01741981Ln(A)]$	Tzalam Granadillo Katalox Cocoite Machiche Cencerro Huizache	<i>Lysiloma bahamensis</i> <i>Platymiscium yucatanum</i> <i>Swartzia cubensis</i> <i>Gliricidia sepium</i> <i>Lonchocarpus yucatanenses</i> <i>Acacia angustissima</i> <i>Lonchocarpus castilloi</i> <i>Sweeteia panamensis</i> <i>Acacia</i> sp. <i>Acacia farnesiana</i>
XI. Amapola	$V_{CC} = EXP[-9.52774573+1.76329569Ln(D)+1.08168791Ln(A)]$	Amapola Akitz Quiebrahacha Guayacán	<i>Pseudobombax ellipticum</i> <i>Thevetia gaumeri</i> <i>Cupania dentata</i> <i>Guaiaacum sanctum</i>
XII. Jobillo	$V_{CC} = EXP[-9.83322527+1.92412457Ln(D)+1.00970142Ln(A)]$	Jobillo Canchunup Guaya	<i>Astronium graveolens</i> <i>Thouinia paucidentata</i> <i>Talisia olivaeformis</i>

Fuente: Patiño *et al.*, 1994.

Continuación Cuadro 5

Grupo	Ecuación	Nombre Comun	Nombre Científico
XIII. Otras	$V_{CC} = EXP[-9.4173742 + 1.76385327Ln(D) + 1.04067809Ln(A)]$	Tabaquillo	<i>Alseis yucatanenses</i>
		Caimitillo	<i>Chrysophyllum mexicanum</i>
			<i>Nectandra</i> sp.
			<i>Pouteria</i> sp.
			<i>Sideroxylon</i> sp.
			<i>Simaruba megalocarpum</i>
			<i>Protium copal</i>
			<i>Cordia alliodora</i>
			<i>Sickingia salvadorensis</i>
			<i>Psidium guajaba</i>
			<i>Psidium sartorianum</i>
			<i>Dendropanax arboreus</i>
			<i>Hippocratea celostroides</i>
			<i>Tabebuia pentaphylla</i>
			<i>Tabebuia rosea</i>
			<i>Vitex gaumeri</i>
			<i>Blepharidium mexicanum</i>
			<i>Guettarda combsii</i>
			<i>Bucida buceras</i>
			<i>Pouteria unilocularis</i>
		<i>Pimenta dioica</i>	
		<i>Pouteria campechana</i>	
		Otros	

Fuente: Patiño *et al.*, 1994.