

00377



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
CENTRO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS

“Estructura, biomasa y dinámica de árboles en bosques medianos que siguen un gradiente de precipitación, en el Sur de la Península de Yucatán”

T E S I S

**QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)**

P R E S E N T A

Biól. Erika del Carmen Pérez

Director de Tesis: **Dr. Diego Rafael Pérez Salicrup**

Morelia, Michoacán



Enero, 2005

m340447



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS COORDINACIÓN

Ing. Leopoldo Silva Gutiérrez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Autorizo a la Dirección General de Bibliotecas de la UNAM a difundir en formato electrónico e impreso el contenido de mi trabajo recepcional.

NOMBRE: Erika del Carmen

Pérez
FECHA: Nov 29, 2005

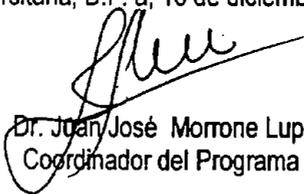
FIRMA: [Firma]

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 29 de octubre del 2004, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de grado de Maestría en Ciencias Biológicas (Biología Ambiental) del(a) alumno(a) Pérez Erika del Carmen con número de cuenta 503005968, con la tesis titulada: "Estructura, biomasa y dinámica de árboles en bosques medianos que siguen un gradiente de precipitación, en el Sur de la Península de Yucatán", bajo la dirección del(a) Dr. Diego Rafael Pérez Salicrup.

Presidente:	Dr. Omar Raúl Masera Cerutti
Vocal:	Dr. Carlos Martorell Delgado
Secretario:	Dr. Diego Rafael Pérez Salicrup
Suplente:	Dr. Horacio Paz Hernández
Suplente:	Dra. María del Consuelo Bonfil Sanders

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F. a, 16 de diciembre del 2004


Dr. Juan José Morrone Lupi
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente del interesado

DEDICATORIA

A mi mamita preciosa porque ha estado conmigo siempre en las buenas y malas, porque me ha apoyado con sus consejos y regaños, y porque DIOS me dio la bendición de que esté conmigo para ver la conclusión de esta etapa de mi vida profesional, y lo estará para ver concluir las que faltan.

A mi amante esposo y fiel amigo Alex, por su amor, motivación, paciencia y apoyo en todo momento, porque sin él habría sido más difícil la conclusión de este trabajo.

Todo mi amor para ti Alex.

A mis queridos hermanos: Luis, Chely y Sergio, por apoyarme desde casa para que pudiera concentrarme en mi trabajo y fuera maestra en ciencias, este es el resultado final.
Mil Gracias;;

A mis sobrinos que tanto quiero en orden de aparición en este mundo: Erik, Gaby, José Joaquín, Andoni (Donis) y Sergito, porque han sido un aliciente aunque no lo sepan, para que su tía lograra sus objetivos.

AGRADECIMIENTOS

A CONACYT y a la DGEP por las becas otorgadas durante el posgrado para la realización de esta tesis. Al financiamiento otorgado por el proyecto de la Región Sur de la Península de Yucatán (SYPR) sostenido principalmente por el programa NASA LCLUC (Cambio de cobertura y uso del suelo) programa (NAG 56406) y el Centro para Estudios Integrados sobre Cambio Global, Carnegie Mellon University (CIS-CMU; NSF-SBR 95-21914). SYPR es un proyecto de colaboración entre El Colegio de la Frontera Sur, Harvard Forest – Harvard University, y el Instituto George Perkins Marsh de la Universidad de Clark. Fondos adicionales fueron obtenidos del Postgrado en Ciencias Biológicas y del Centro de Investigaciones en Ecosistemas.

A mi tutor Dr. Diego Pérez Salicrup, por su valiosa orientación académica, apoyo económico y su amistad incondicional para la realización y conclusión de este trabajo.

A la Dra. María del Consuelo Bonfil Sanders y al Dr. Omar Masera Cerutti, por sus valiosos comentarios y sugerencias para el mejoramiento continuo de este trabajo, como parte de mi Comité Tutoral durante el posgrado y como parte del jurado examinador. A todos los miembros del jurado, Dr. Carlos Martorell y Dr. Horacio Paz por sus comentarios de la tesis. A las autoridades de la Reserva de la Biosfera de Calakmul, Campeche, por las facilidades otorgadas para este trabajo. A Cris Peñaloza, Victor Chí, mi Alex y José Cohuo por su ayuda en el trabajo de campo.

A todos los investigadores y compañeros de la maestría del CIECO, que me apoyaron para el mejoramiento de la tesis. A todas las personas del laboratorio de Ecología de Recursos Forestales, por sus comentarios siempre constructivos para el mejoramiento de este trabajo. A la Dra. Silvia Iriarte del Centro de Investigación Científica de Yucatán por sus sugerencias en los análisis de crecimiento. A la Dra. Luz María Calvo Irabién del CICY, por toda su ayuda moral y académica durante el posgrado.

A Heidi, Ana y Karla, mis amigas y compañeras de casa, por su amistad, y ayuda en todos los aspectos. A mis amigos del CIECO que hicieron mi estancia en Morelia más agradable en especial a Miguel Salinas, Carito, Arnulfo Blanco (chino), Roberto Sayago (Robertin), Francisco Javier (Chiquito), Eva Cue, Benjamin y René.

A mis siempre amigos Alejandra, Carla, Pilar, Susana y Leonardo, por todo el apoyo moral que recibí de ellos desde mi Yucatán. A todos mis compañeros de la licenciatura que siempre han estado pendientes de mí, se los agradezco.

RESUMEN

El Sur de la Península de Yucatán (SPY) tiene 35% de su área cubierta por bosques tropicales estacionalmente secos (BTES) y representa un área clave para la conservación en México, por su gran biodiversidad y por los procesos actuales de cambio de uso del suelo a los que están sujetos sus bosques, especialmente los bosques medianos. Este estudio se realizó en el SPY que comprende aproximadamente 22,000 km², se localiza al suroeste de Quintana Roo y sureste de Campeche, y presenta un gradiente de precipitación noroeste-sureste de 900 a 1400 mm. En este estudio comparamos la biomasa aérea de árboles en dos años y en cinco regiones del SPY que siguen un gradiente de precipitación, para evaluar si estos bosques acumulan biomasa, y si esta acumulación sigue el gradiente. Además, se caracterizaron patrones como la densidad de árboles, estructura en tamaños, área basal; densidad relativa, área basal y biomasa de árboles con tallos múltiples; y procesos como las transiciones entre categorías de tamaño, crecimiento relativo y mortalidad de árboles, ya que están relacionados con la dinámica de la biomasa en cualquier bosque. Finalmente, proporcionamos las ecuaciones de crecimiento en área basal y biomasa de las especies arbóreas más importantes. Las regiones en orden de menor a mayor precipitación fueron: Nadzca'an, Calakmul, El Refugio, Nicolás Bravo y Arroyo Negro. Fueron marcados, identificados y medidos los árboles ≥ 10 cm DAP en 47 parcelas circulares de 500 m² establecidas en 1998-99 en las cinco regiones, así como los árboles entre 5 y 10 cm DAP en una subparcela concéntrica de 100 m². Todas las parcelas fueron remedidas en el 2003. La estimación de biomasa se realizó mediante una ecuación alométrica desarrollada para bosques secos. Se marcaron 606 individuos de 5 a 10 cm DAP y 1,929 ≥ 10 cm DAP. La densidad de árboles ha⁻¹ difirió entre regiones siendo mayor en El Refugio ($2,600 \pm 133$), pero no se encontró un patrón asociado al gradiente de precipitación. La densidad de árboles por categoría de diámetro fue dependiente de las regiones, con mayor densidad de árboles de 5 a 9.9 cm DAP en las regiones más secas, y mayores densidades de árboles más gruesos en las regiones más húmedas. El área basal total de los árboles presentó tendencia a aumentar con la precipitación, y las dos regiones con menor precipitación, Nadzca'an y Calakmul presentaron el área basal más baja (23.32 ± 1 y 22.92 ± 1 m² ha⁻¹, respectivamente). La densidad, área basal y biomasa de los árboles con tallos múltiples fueron mayores en las regiones con menor precipitación. La biomasa presentó una asociación positiva con el gradiente de precipitación y se concentró en las categorías de

diámetro más grandes con el aumento de la precipitación pero no aumentó en el periodo de tiempo considerado. La tasa de crecimiento relativo en área basal de los árboles de 5 a 10 cm DAP fue diferente entre las regiones, sin mostrar relación con el gradiente de precipitación. La densidad de individuos muertos (95 ± 30 a $187 \pm 101 \text{ ha}^{-1}$) depende de la región, registrándose una tasa de mortalidad de 1.4 a 2.8%; la mayoría de los árboles muertos se encontraron en pie. Sólo en Nicolás Bravo y Arroyo Negro se registró la muerte de individuos por el paso de camiones de extracción de madera. El crecimiento en área basal y biomasa de los árboles ≥ 10 cm DAP fue diferente entre regiones en las especies *T. canescens*, *M. zapota*, *L. yucatanensis* y *B. simaruba*. La estructura y biomasa de los bosques medianos del SPY si está relacionada con el gradiente de precipitación de las regiones de estudio (disponibilidad de agua). Esto puede deberse a que conforme aumenta la precipitación también aumente la productividad del sistema, lo que se refleja en la mayor densidad de árboles de diámetro grande, y en el aumento del área basal y de la biomasa que se concentra en mayor proporción en los árboles grandes. Los bosques del SPY no acumularon biomasa en el periodo de estudio ni área basal, probablemente por las tasas de crecimiento relativo tan bajas que se registraron. El proceso de mortalidad de los árboles no se relacionó directamente con procesos de sequía. El crecimiento en área basal y biomasa de las especies *T. canescens*, *M. zapota*, *L. yucatanensis*, *B. simaruba* y *E. buxifolia* fue diferente entre regiones de ahí que su predicción requiera de una ecuación para cada región, y sólo *M. zapota* tiene un crecimiento mayor en las regiones con más precipitación.

ÍNDICE GENERAL

	Pág.
Dedicatoria.....	i
Agradecimientos.....	ii
RESUMEN.....	iii
Índice General.....	v
Índice de Tablas.....	vi
Índice de Figuras.....	vii
1. INTRODUCCIÓN.....	1
2. ANTECEDENTES.....	3
3. ÁREA DE ESTUDIO.....	11
3.1 Descripción.....	11
3.2 Historia de Uso del Suelo.....	13
4. MÉTODOS.....	15
4.1 ESTRUCTURA DEL BOSQUE MEDIANO.....	17
4.1.1 Densidad y área basal de árboles con uno y varios tallos.....	17
4.2 ESTIMACIÓN DE BIOMASA AÉREA.....	17
4.3 DINÁMICA DE LOS ÁRBOLES EN EL BOSQUE MEDIANO.....	20
4.3.1 Crecimiento relativo en área basal y biomasa.....	20
4.3.2 Mortalidad.....	20
4.4 ANÁLISIS DE CRECIMIENTO Y MORTALIDAD DE ESPECIES IMPORTANTES.....	21
5. RESULTADOS.....	22
5.1 ESTRUCTURA DEL BOSQUE MEDIANO.....	22
4.1.1 Densidad y área basal de árboles con uno y varios tallos.....	22
5.2 ESTIMACIÓN DE BIOMASA AÉREA.....	30
5.3 DINÁMICA DE LOS ÁRBOLES EN EL BOSQUE MEDIANO.....	31
5.3.1 Crecimiento relativo en área basal.....	31
5.3.2 Crecimiento relativo en biomasa.....	31
5.3.3 Mortalidad.....	34
5.4 ANÁLISIS DE CRECIMIENTO Y MORTALIDAD DE ESPECIES IMPORTANTES.....	35
6. DISCUSIÓN.....	40
6.1 ESTRUCTURA DEL BOSQUE MEDIANO.....	40
6.1.1 Densidad y área basal de árboles con uno y varios tallos.....	40
6.2 ESTIMACIÓN DE BIOMASA AÉREA.....	43
6.3 DINÁMICA DE LOS ÁRBOLES EN EL BOSQUE MEDIANO.....	46
6.3.1 Crecimiento relativo en área basal.....	46
6.3.2 Crecimiento relativo en biomasa.....	47
6.3.3 Mortalidad.....	47
6.4 ANÁLISIS DE CRECIMIENTO Y MORTALIDAD DE ESPECIES IMPORTANTES.....	49
7. CONCLUSIONES GENERALES.....	51
8. REFERENCIAS.....	53
9. APÉNDICES.....	62
Apéndice 1.....	62
Apéndice 2.....	63

ÍNDICE DE TABLAS

	Pág.
Tabla 1. Características estructurales de bosques tropicales estacionalmente secos.....	4
Tabla 2. Ecuaciones alométricas para estimar la biomasa de árboles en bosques tropicales estacionalmente secos. Y = biomasa del árbol en Kg, D = DAP en cm, AB = área basal en cm ² , A = altura en cm, DM = densidad de la madera en gr/cm ³ , AT= altura total en m. Referencias: Ecuación 1, Brown <i>et al.</i> , 1989 y Brown, 1997; Ecuaciones 2 a 4 Martínez-Yrizar <i>et al.</i> , 1992; Ecuación 5, Cairns <i>et al.</i> (2003).....	8
Tabla 3. Biomasa aérea reportada para bosques tropicales estacionalmente secos.....	10
Tabla 4. Características de cinco zonas de estudio en el SPY. Sólo se cuenta con datos de la estación de la Comisión Nacional del Agua para precipitación y temperatura de Nicolás Bravo. Los demás datos corresponden al sitio más cercano donde haya registros o localizados en la literatura.....	15
Tabla 5. Árboles eliminados de la base de datos en cinco regiones de estudio del SPY.....	16
Tabla 6. Densidad, área basal, biomasa promedio (\pm error estándar) e identidad de árboles \geq 40 cm en parcelas de 1000 m ² en BM de cinco regiones del SPY.....	18
Tabla 7. Valor de importancia relativa de las 9 especies consideradas para los análisis de crecimiento y mortalidad. La posición de su VIR dentro de cada región se muestra entre paréntesis. A = Ausencia de la especie en la región.....	22
Tabla 8. Densidad promedio de árboles (individuos ha ⁻¹) con tallos múltiples en las cinco regiones de estudio en el Sur de la Península de Yucatán.....	28
Tabla 9. Ecuaciones de regresión lineal (Y=b + mx, donde Y= área basal ó biomasa en 2003, x=área basal ó biomasa en 1998-99), de las 9 especies de árboles (\geq 10 cm DAP) en las regiones con n \geq 5 individuos. Todas las ecuaciones fueron significativas (P< 0.001). Entre corchetes se da la [n] de cada regresión y en cada celda entre paréntesis se muestra el valor del (R ²).....	37
Tabla 10. Resumen de los ANCOVA para área basal y biomasa en las especies de árboles importantes en el SPY que cumplieron con los supuestos de la prueba. Un resultado significativo (*) indica que hubo diferencias entre las regiones. Para todas las ecuaciones en las que hubo homogeneidad de pendientes, la covariable (Área Basal o Biomasa en 1998-1999) fue significativa (P<0.001).....	38
Tabla 11. Tasa de mortalidad para las 9 especies de árboles más importantes del bosque mediano en el Sur de la Península de Yucatán.....	38

ÍNDICE DE FIGURAS

	Pág.
Figura 1. Área de estudio en el sur de la Península de Yucatán. Se muestran las cinco regiones donde se localizan las parcelas experimentales. Los climogramas muestran la precipitación media anual y su estacionalidad, en cinco regiones localizadas dentro de la zona de estudio. El polígono delimita la reserva de la Biósfera de Calakmul, Campeche (Tomado de Pérez-Salicrup, 2004).....	14
Figura 2. Densidad promedio (\pm ee) de individuos ha^{-1} en cinco regiones de estudio en el Sur de la Península de Yucatán. Los sitios están ordenados de menor a mayor precipitación.....	23
Figura 3. Densidad promedio de individuos ha^{-1} en las diferentes categorías de diámetro y regiones registrada en 2003. El patrón es similar en 1998.....	25
Figura 4. Dinámica de transición de los árboles de 1998-1999 al 2003 a través de las diferentes categorías de diámetro establecidas en las cinco regiones de estudio. Categorías de DAP en cm en los círculos: 1) 5-9.9, 2) 10-14.9, 3)15-19.9, 4)20-24.9, 5)25-29.9, 6)30-34.9, 7)35-39.9 y 8) ≥ 40 . La punta de la flecha indica la dirección de transición de los individuos entre las categorías.....	27
Figura 5. Área basal promedio (\pm ee) en cinco regiones de estudio en el Sur de la Península de Yucatán. Las regiones están ordenadas de menor a mayor precipitación.....	28
Figura 6. (A) Densidad de árboles con tallos múltiples en 1998; (B) Área basal y (C) biomasa promedio de árboles con tallos múltiples en los dos años (\pm ee) en cinco regiones del Sur de la península de Yucatán. Letras diferentes indican diferencias significativas entre las regiones.....	29
Figura 7. Biomasa promedio (\pm ee) estimada con la ecuación de Brown <i>et al.</i> (1989) en cinco regiones del Sur de la Península de Yucatán en los dos años considerados.....	30
Figura 8. Biomasa aérea promedio (\pm ee) de árboles en el 2003 por categoría de diámetro en cinco regiones del sur de la Península de Yucatán. Los sitios están ordenados de menor a mayor precipitación.....	32
Figura 9. Tasa de crecimiento relativo promedio (TCR) en (A) área basal y (B) biomasa (\pm ee) de los árboles menores y mayores a 10 cm de DAP en cinco regiones del sur de la Península de Yucatán. Letras diferentes indican diferencias significativas entre regiones en los árboles < 10 cm DAP.....	33
Figura 10. Porcentaje promedio de los individuos muertos en seis condiciones identificadas en las cinco regiones del sur de la Península de Yucatán. La n promedio de los individuos ha^{-1} muertos en las parcelas de Nadzca'an= 113 ± 33 , Calakmul= 95 ± 30 , El Refugio= 188 ± 101 , Nicolás Bravo= 183 ± 98 , y Arroyo Negro= 158 ± 75	35
Figura 11. Tasa de crecimiento absoluto (\pm ee) en área basal y biomasa en las 9 Especies de árboles más importantes del BM del SPY.....	39

1. INTRODUCCIÓN

Los bosques tropicales son muy importantes a nivel mundial por su papel en el almacenamiento de carbono. Aunque sólo representan 22% de la superficie del planeta (Melillo *et al.*, 1993), los bosques tropicales perennes y deciduos presentan del 32% al 43% de la producción primaria neta terrestre (Melillo *et al.*, 1993; Field *et al.*, 1998) y almacenan aproximadamente 59% del carbono global en bosques (Dixon *et al.*, 1994). El contenido de carbono en la vegetación de bosques tropicales estacionalmente secos (BTES) de México se ha estimado en 54 MgC ha⁻¹ (Maserá *et al.*, 2001). Los BTES se encuentran entre los ecosistemas más perturbados y degradados a nivel mundial (Murphy y Lugo, 1986a; Maass, 1995; Mooney *et al.*, 1995), y no hay estudios que evalúen si bosques con más de 1000 años de sucesión siguen o no acumulando carbono.

Las características estructurales, como son la densidad de tallos por tamaño y la biomasa total, así como la dinámica de los bosques difieren de acuerdo a las condiciones ambientales que estos experimentan, a la frecuencia e intensidad de las perturbaciones que han recibido, y a los años de sucesión. Los cambios en biomasa permiten conocer si un bosque con muchos años de sucesión (bosque maduro) sigue almacenando biomasa a través del tiempo, así como estimar la cantidad de carbono almacenada y que potencialmente se puede liberar a la atmósfera como CO₂ cuando se tala (Brown *et al.*, 1989; Brown, 1997). De ahí la importancia de cuantificar los parámetros de estructura, biomasa y dinámica en bosques sujetos a altas tasas de perturbación como los BTES, especialmente aquéllos localizados en áreas prioritarias de conservación. Una de éstas regiones prioritarias, es el Sur de la Península de Yucatán, cuyos bosques permanecieron en sucesión por espacio de 1000 años después del abandono de la civilización maya, pero que han sido objeto de perturbaciones desde mediados del siglo XX (Primack *et al.*, 1998; Kepleis y Turner II, 2001; Pérez-Salicrup, 2004).

Los bosques tropicales y subtropicales secos se encuentran en áreas libres de congelamiento, presentan una estación seca definida, y la temperatura media anual es mayor a 17 °C (Murphy y Lugo, 1986a). La precipitación media anual en estos bosques va de 250 a 2000 mm y la razón de evaporación potencial a precipitación va de uno a dos (Murphy y Lugo 1986a; 1995). Considerando estos criterios, los bosques estacionalmente secos se presentan en el 49% de América Central y el Caribe, y aproximadamente en el 42% de toda la vegetación tropical del mundo (Murphy y Lugo, 1995). De los bosques

tropicales de México, 64% son estacionalmente secos, y cubren aproximadamente 15.3 millones de hectáreas (Masera *et al.*, 2001). Los BTES en México se convierten en pastizales a una tasa anual del 1.4 al 1.9%, ligeramente menor a la registrada para bosques perennes de los cuales se pierden 2% por año (Masera *et al.*, 1997; Trejo y Dirzo, 2000).

El sur de la Península de Yucatán (SPY) presenta aproximadamente 35% de su área cubierta por BTES (Steadman-Edwards, 1997; Turner *et al.*, 2001), y representa un área clave para la conservación en México, no sólo por tener una gran biodiversidad (Martínez y Galindo-Leal, 2002), sino también por los procesos actuales de cambio de uso de suelo a los que están sujetos sus bosques, entre los que destaca una alta tasa de deforestación (Turner *et al.*, 2001). El SPY es una región considerada prioritaria para la conservación, ya que posee un área forestal bastante conservada y es punto clave de enlace entre las áreas forestales del sureste de Chiapas, de la parte sur de Quintana Roo, Campeche y el norte de Guatemala (Primack *et al.*, 1998).

Por su localización en la parte sur, los bosques del SPY contienen mayor diversidad de especies que otras áreas de la Península, ya que existe un gradiente de precipitación y temperatura sur-norte (Galindo-Leal, 1999; SEMARNAP, 1999; Pérez-Salicrup, 2004). Como la biomasa aérea total está aparentemente correlacionada con la precipitación pluvial en BTES (Brown y Lugo, 1982; Murphy y Lugo, 1986a; Martínez-Yrizar, 1995), el gradiente de precipitación en el sur de la Península proporciona una oportunidad para evaluar si atributos estructurales y la dinámica de los bosques difiere entre sitios que siguen un gradiente de precipitación anual, pero con una estacionalidad similar.

En un estudio reciente Pérez-Salicrup (2004) identificó dos tipos de bosque maduro en el SPY: el bajo (BB), y mediano (BM). El primero crece en lugares húmedos con suelos arcillosos y profundos, y el BM crece en suelos bien drenados. El BM está sujeto a mayor presión humana que el BB, ya que presenta árboles con fustes más rectos y suelos no inundables con mayor porcentaje de materia orgánica y nitrógeno, debido a una alta incorporación de hojarasca producida por una gran diversidad de especies arbóreas (Díaz-Gallegos, 2000). Por lo anterior los BM se han utilizado tradicionalmente para la extracción forestal, y son transformados preferentemente a la agricultura desde la época de la civilización maya (Díaz-Gallegos, 2000; Turner *et al.*, 2001; Pérez-Salicrup, 2004). Asimismo, los BM maduros son parte indispensable en el mantenimiento de la heterogeneidad ambiental que sustenta muchas especies de aves locales y migratorias

(Berlanga y Gutiérrez, 2000), así como de mamíferos (March y Verrer, 1991). Ante el hecho de que los BM han estado sujetos a mayor presión antropogénica, se eligieron para evaluar su estructura, biomasa y dinámica de los árboles a través del gradiente de precipitación de la zona.

En el presente trabajo comparamos la biomasa aérea de árboles en dos periodos de tiempo y en cinco regiones del SPY con diferente precipitación media anual, para evaluar si los bosques de la región acumulan biomasa, y si esta acumulación sigue el gradiente de precipitación. Además, se caracterizan patrones como la densidad de árboles, estructura en tamaños, área basal; densidad relativa, área basal y biomasa de arboles con tallos múltiples; y procesos como las transiciones entre categorías de tamaño, crecimiento relativo y mortalidad de árboles, ya que estos están íntimamente relacionados con la dinámica de la biomasa en cualquier bosque. Finalmente, proporcionamos las ecuaciones de crecimiento en área basal y biomasa de las especies arbóreas más importantes. Además de proveer información útil para comprender el funcionamiento de los BTES, los datos de esta tesis podrán ser de utilidad para tomar decisiones de manejo forestal en la región.

2. ANTECEDENTES

Los BTES generalmente contienen entre 35 y 90 especies de árboles ha^{-1} (Murphy y Lugo, 1986a), y su estructura es muy variable en las distintas regiones (Tabla 1). Los reportes de estructura abarcan características de densidad de árboles individuales y con tallos múltiples, distribución en categorías diamétricas, área basal, y su relación con algunas variables ambientales y antropogénicas (Tabla 1). Además de la historia de uso del suelo y de la edad de sucesión del bosque, la condición ambiental que aparentemente más influye en su estructura es la precipitación.

La estimación de biomasa aérea de un bosque se puede realizar en forma directa mediante la cosecha de individuos o, indirecta por medio de ecuaciones alométricas. Existen pocas ecuaciones para esta estimación en bosques tropicales estacionalmente secos (Tabla 2). En la elección de una ecuación alométrica a aplicar en un sitio determinado es importante considerar la precipitación del sitio donde fueron desarrolladas, el rango de tamaño de los árboles en el que se basa la ecuación, y los parámetros requeridos.

(Berlanga y Gutiérrez, 2000), así como de mamíferos (March y Verrer, 1991). Ante el hecho de que los BM han estado sujetos a mayor presión antropogénica, se eligieron para evaluar su estructura, biomasa y dinámica de los árboles a través del gradiente de precipitación de la zona.

En el presente trabajo comparamos la biomasa aérea de árboles en dos periodos de tiempo y en cinco regiones del SPY con diferente precipitación media anual, para evaluar si los bosques de la región acumulan biomasa, y si esta acumulación sigue el gradiente de precipitación. Además, se caracterizan patrones como la densidad de árboles, estructura en tamaños, área basal; densidad relativa, área basal y biomasa de arboles con tallos múltiples; y procesos como las transiciones entre categorías de tamaño, crecimiento relativo y mortalidad de árboles, ya que estos están íntimamente relacionados con la dinámica de la biomasa en cualquier bosque. Finalmente, proporcionamos las ecuaciones de crecimiento en área basal y biomasa de las especies arbóreas más importantes. Además de proveer información útil para comprender el funcionamiento de los BTES, los datos de esta tesis podrán ser de utilidad para tomar decisiones de manejo forestal en la región.

2. ANTECEDENTES

Los BTES generalmente contienen entre 35 y 90 especies de árboles ha^{-1} (Murphy y Lugo, 1986a), y su estructura es muy variable en las distintas regiones (Tabla 1). Los reportes de estructura abarcan características de densidad de árboles individuales y con tallos múltiples, distribución en categorías diamétricas, área basal, y su relación con algunas variables ambientales y antropogénicas (Tabla 1). Además de la historia de uso del suelo y de la edad de sucesión del bosque, la condición ambiental que aparentemente más influye en su estructura es la precipitación.

La estimación de biomasa aérea de un bosque se puede realizar en forma directa mediante la cosecha de individuos o, indirecta por medio de ecuaciones alométricas. Existen pocas ecuaciones para esta estimación en bosques tropicales estacionalmente secos (Tabla 2). En la elección de una ecuación alométrica a aplicar en un sitio determinado es importante considerar la precipitación del sitio donde fueron desarrolladas, el rango de tamaño de los árboles en el que se basa la ecuación, y los parámetros requeridos.

Tabla 1. Características estructurales de bosques tropicales estacionalmente secos.

Región	Precipitación pluvial anual (mm)	Meses secos	Densidad árboles vivos ha ⁻¹	Densidad de tallos ha ⁻¹ (tallos múltiples)	Área basal total (m ² ha ⁻¹)	Densidad árboles y/o tallos muertos ha ⁻¹	Ref.
SPY	900-1400	6	500 a 2900 > 5 y <10 cm DAP (1118 a 1700 promedio) 480 a 1380 ≥ 10cm DAP (685 a 1087.5 promedio)	500 a 2900 > 5 y <10 cm DAP (5.12%) 120 a 580 ≥ 10 cm DAP (8.39%) 3.5 tallos prom/árbol	1.78 a 17 >5 y <10 cm DAP (4.33 a 7.36 promedio) 12.96 a 45.92 ≥ 10 cm DAP (17.8 a 32.6 promedio)	20 a 880 árboles 20 a 200 árboles en pie 1.4 a 2.8% > 5 cm DAP	Este estudio
BTES	250-2000	-----	-----	-----	17-40	-----	a
Chamela Jalisco	707	6-8	-----	4,500 ≥ 2.5 cm DAP 17.8, 20.5 y 25.3% ≥ 2.5 cm DAP	10.41 a 42.28 ≥ 2.5 cm DAP	-----	b
Chamela	707	6-8	-----	4,700 tallos >3 cm DAP	22.6 y 23.4 > 3 cm DAP	-----	c
Chamela	707	6-8	2140 individuos (árboles, arbutos, lianas y cactus) > 3 cm DAP: 70% <10cm DAP.	41% de los individuos. 76% <6.4 cm DAP Solo 30 >36 cm DAP	25.6 para tallos de arbutos y árboles >3 cm DAP	110 árboles en pie	d
Chamela	707	6-8	-----	567 a 2075 tallos para árboles > 5 cm DAP. 80% de los tallos entre 5 a 10 cm DAP. Menos del 5% >20 cm DAP.	7.93 a 12.22 árboles > 5 cm DAP	-----	e

Chamela	707	6-8	3169 a 3637 promedio > 3cm DAP: 61% de 3 a 7.5 cm DAP aprox.	-----	17.35 a 23.1 promedio > 3 cm DAP: 77% de 7.5 a 20.5 cm DAP.	369 a 768 árboles en pie	f
Chamela	707	6-8	1,386 promedio \geq 5 cm DAP. 90% son árboles \leq 14 cm DAP	-----	15.9 \geq 5 cm DAP. 52% por árboles \leq 14 cm DAP	647 árboles \geq 5 cm DAP. 48% en pie.	g
Ecuador	650	8	538 árboles en total \geq 5 cm DAP 215 árboles en total \geq 10 cm DAP DAP 61 árboles >20 cm DAP 60% de 5 a 10 cm DAP	15% de los árboles 655 \geq 5 cm DAP 224 \geq 10 cm DAP 2.4 tallos prom/árbol	-----	-----	h
Ghana	900-1000	6	1,333 árboles \geq 3.2 cm DAP	Mayoría de las spp y muchos de los árboles	-----	2.38% anual \geq 3 cm DAP 0.9% \geq 10 cm DAP	i
Guanica, Puerto Rico	860	5	-----	1170 y 2260 tallos > 5 cm DAP 100 y 170 >10 cm DAP	6.67 > 5 cm DAP	-----	j
Guanica	860	5	-----	2,306.7 tallos (56.9%) \geq 5 cm DAP 2.3% > 10 cm DAP, siendo 23 cm el mayor DAP	19.8 \geq 2.5 cm DAP	180 tallos \geq 5 cm DAP en pie	k
Guanica	860	5	-----	43.3% con 4.1 tallos en promedio. En 10 de 11 spp	15.5 a tallos \geq 2.5 cm DAP	-----	l

Isla North Andros Bahamas	1300	6	-----	246 a 492 (3.6 a 7.3%) de los individuos > 1m de alto	-----	m
Isla San Johns	-----	-----	-----	31% de las spp \geq 3 cm DAP	-----	n
Jamaica	900-1200	7	2850 a 3600 \geq 4 cm DAP	3080 a 4900 \geq 4 cm DAP	17.9 a 25.8 en tallos \geq 4 cm DAP	n
Nicaragua Masaya	1,251	6	5120 a 6590 \geq 3 cm DAP	-----	28 a 36 de \geq 3 cm DAP	n
Chacocente	1,362	6	2230 \geq 10 cm DAP	-----	21.1 promedio para ambos sitios (árboles, arbustos y lianas).	o
Quintana Roo Rancho Sn. Felipe	1,100	6	1770 árboles y arbustos: 620 fueron \geq 10 cm DAP	-----	24.7 promedio $>$ 10 cm DAP.	p
Noh Bec	-----	-----	768 $>$ 10 cm DAP. 65.6% de 10 a 20 cm DAP.	-----	25.1 promedio $>$ 10 cm DAP	q
Noreste	-----	-----	605 $>$ 10 cm DAP. 66% de 10 a 20 cm DAP	-----	39.7 \pm 6.4	r
Ejido La Pantera	1,200	6	-----	-----	31.28: 25.28 $>$ 10 cm DAP y 6 $<$ 10 cm DAP.	s
Santa Lucía, Islas Antillas	1700	-----	-----	4,500 \geq 3 cm DAP. 89% $<$ 5 cm DAP. 180 tallos \geq 8 cm DAP	-----	t

SPY	900 a 1400	6	130 árboles ≥ 10 cm DAP en Arroyo Negro	-----	30.9 a 45.9 >1 cm DAP (árboles, lianas y palmas)	-----	u
Sureste	1,100	8	-----	2324 a 4828 ≥ 3 cm DAP	11.9 a 32.5 ≥ 3 cm DAP	-----	v
Noreste	1,100	6	64 a 72% de los individuos <3.18 cm DAP. Del 3 a 5% >16 cm DAP	-----	9 y 14.79 total: 3.84 a 10.36 a árboles	-----	w

a= Murphy y Lugo (1986a); b= Lott *et al.* (1987); c= Castellanos *et al.* (1991); d= Martínez-Yrizar *et al.* (1992); e= Segura *et al.* (2002); f= Jaramillo *et al.* (2003); g= Durán (2004); h= Josse y Balslev (1994); i= Swaine *et al.* (1990); j= Lugo *et al.* (1978); k= Murphy y Lugo (1986b); l= Dunphy *et al.* (2000); m= Smith y Vankat (1992); n= Ray y Brown (1995); ñ= Kelly *et al.* (1988); o= Gillespie *et al.* (2000); p= Whigham *et al.* (1990); q= Whigham *et al.* (1998); r= Harmon *et al.* (1995); s= Cairns *et al.* (2003); t= González y Zak (1996); u= White y Hood (2004); v= Read y Lawrence (2003); w= Singh y Singh, 1991.

----- No reportan el dato en el estudio.

Tabla 2. Ecuaciones alométricas para estimar la biomasa de árboles en bosques tropicales estacionalmente secos. Y = biomasa del árbol en Kg, D = DAP en cm, AB = área basal en cm², A = altura en cm, DM = densidad de la madera en gr/cm³, AT= altura total en m. Referencias: Ecuación 1, Brown *et al.*, 1989 y Brown, 1997; Ecuaciones 2 a 4 Martínez-Yrizar *et al.*, 1992; Ecuación 5, Cairns *et al.* (2003).

Ecuación	Intervalo de DAP	No. de árboles	r ²
1 $Y = \exp \{ -1.996 + 2.32 * \ln (D) \}$	5-40	28	0.89
2 $Y = 10 ^ \{ - 0.535 + 0.9661 \log_{10} (AB) \}$	3-30	191	0.94
3 $Y=10^{ \{-0.4492+0.9972 \log_{10}(AB) +0.7126 \log_{10}(DM) \}}$			0.95
4 $Y=10^{ \{-0.7590 + 0.9011\log_{10}(AB)+0.5715\log_{10}(DM) +0.5654\log_{10}(A) \}}$			0.96
5 $Y=\exp \{ -2.173 + 0.868 \ln (D^2 AT) + 0.0939/2 \}$	10-63	195	0.90

Para el caso del SPY, la ecuación más adecuada, de acuerdo a la precipitación, es aquella propuesta por Cairns *et al.* (2003; Tabla 2, Ec. 5), pero dicha ecuación requiere de dos parámetros, el diámetro a 1.3 m (DAP) y la altura total de los árboles. Otra ecuación adecuada es aquella propuesta por Brown *et al.* (1989), en la que la biomasa se describe solo en términos del DAP, y que fue desarrollada a partir de datos disponibles en tres bases de datos de otros BTES (Bandhu, 1970; Vyas *et al.*, 1972; Mann y Saxena, 1982; en Brown, 1989). Esta ecuación fue utilizada en BTES de Venezuela, encontrando un buen ajuste (Delaney *et al.*, 1997), y en Quintana Roo, donde se encontró que subestimaba la biomasa en un 31% (Cairns *et al.*, 2003). Las ecuaciones 2 a 4 de la Tabla 2 se desarrollaron en Chamela (Martínez Yrizar *et al.*, 1992), donde hay menor precipitación que el SPY, los árboles son de diámetros menores y la vegetación es más caducifolia. Sin embargo estas ecuaciones han sido utilizadas en otros estudios para cuantificar la biomasa de BTES del SPY (Read y Lawrence, 2003). Brown (1997) recomienda utilizar la ecuación 1 para zonas secas con una precipitación pluvial mayor a 900 mm año⁻¹, y las ecuaciones 2 a 4 para zonas con precipitación menor a 900 mm año⁻¹. La ecuación 5 corresponde a un bosque con 1200 mm ppma.

La estimación de la biomasa es relevante para conocer la estructura de las comunidades vegetales, en el contexto del cambio climático y su relación con el efecto invernadero (Brown, 1997), por la cantidad de CO₂ que puede ser removido de la atmósfera por la regeneración de los bosques o mediante plantaciones (Brown *et al.*, 1989; Brown, 1997). Estimar el incremento en biomasa, las pérdidas aéreas y la cantidad de madera muerta son elementos imprescindibles en el estudio de la producción primaria neta de los bosques en relación a los ciclos biogeoquímicos (Brown y Lugo, 1982; Clark *et al.*, 2001a). La biomasa ha sido estimada por diferentes métodos en BTES de distintas regiones del mundo, lo que dificulta las comparaciones entre sitios (Tabla 3).

Hay varias formas reportadas de estimar el crecimiento de individuos, de las cuales la tasa de crecimiento relativo (TCR), que estima la producción de masa en una planta en un periodo de tiempo, es la más utilizada para comparar el crecimiento entre especies de plantas, y la tasa de crecimiento absoluto (TCA) se utiliza principalmente para comparar el crecimiento dentro de la misma especie (Hunt, 1982; Pearcy *et al.*, 1989). Los estudios de crecimiento relativo en BTES son escasos y los métodos de estimación difieren entre ellos (Hopkins, 1970; Lugo *et al.*, 1978; Lieberman, 1982; Swaine *et al.*, 1990; Singh y Singh, 1991; Bullock, 1997). Por ejemplo, algunos autores estiman el crecimiento midiendo cambios en la circunferencia de los árboles (Bullock, 1997), mientras que otros utilizan cambios en área basal (Whigham *et al.*, 1990). Existen más estimaciones del crecimiento anual en bosques tropicales húmedos que en los BTES (Manokaran y Kochummen, 1987; Swaine *et al.*, 1987a; Korning y Balslev, 1994; Condit *et al.*, 1995; Clark y Clark, 1999; Pereira da Silva *et al.*, 2002; Baker *et al.*, 2003), y aparentemente hay mayores tasas anuales de crecimiento en aquellos que en éstos.

El crecimiento de árboles en los BTES posiblemente no siempre es continuo, sino que se puede dar en uno o dos pulsos al año (Murphy y Lugo, 1986a), y se relaciona aparentemente con el carácter deciduo de las especies (Reich y Borchet, 1984). Por otro lado, hay una correlación positiva entre la precipitación anual y el crecimiento absoluto de árboles en BTES (Whigham *et al.*, 1990; Bullock, 1997), pero el crecimiento individual de los árboles se ve afectado por el estrés hídrico estacional, la hidratación del individuo y su capacidad de almacenar agua (Daubenmire, 1972; Reich y Borchet, 1982, 1984; Holbrook *et al.*, 1995; Baker *et al.*, 2002).

Tabla 3. Biomasa aérea reportada para bosques tropicales estacionalmente secos

Localización	Precipitación pluvial (mm)	Meses secos	Biomasa aérea total (Mg ha ⁻¹)	Biomasa aérea de árboles (Mg ha ⁻¹)	de Estimación	Ref.
SPY	900-1400	6	-----	98.43 a 192.84 árboles ≥ 5 cm DAP	Ec.1. Tabla 2	Este estudio
BTES	250-2000	-----	28-268	---	Indirecta	a
Belice, Indian Church	1720	5	56.7	43.6 total	Cosecha	b
Chamela, Jal.	707	6-8	73.6	68.6 >3.2 cm DAP	Ec.2. Tabla 2	c
Chamela, Jal.	707	6-8	81	77.7 total (árboles, arbustos, lianas y cactus >3 cm DAP)	Ec.4. Tabla 2	d
Chamela, Jal.	707	6-8	112.23	51.38 a 75.25 promedio >3cm DAP	Ec.4. Tabla 2	e
Guanica, Puerto Rico	860	5	44.9	16.05 total	Cosecha	f
Quintara Roo Noreste	1,100	6	-----	94 ± 16 a 209 ± 22 promedio	Ec.1. Tabla 2 Cosecha	g
Ejido La Pantera	1,200	6	-----	225: 191.5 > 10 cm DAP 33.5 < 10 cm DAP	Ec.1. Tabla 2	h
				101.56 > 10 cm DAP		
SPY	900 a 1400	6	363.77	135 promedio en Nicolás Bravo a 11 en Arroyo Negro: 70% en individuos >10cm DAP	Ec.3. Tabla 2	i
Yucatán, Campeche, y Q.Roo	-----	-----	-----	111.2	Análisis de Mapas	j
Veracruz	-----	-----	-----	225.8		
Varanasi, India	1,100	6	24.4-73.2 aérea y subterránea	20.98 a 62.95 promedio	Ec. de Singh y Misra (1979)	k
Venezuela	800	---	---	1.4-2 <10 cm DAP 140 >10 cm DAP promedio	Ec.1. Tabla 2	l

a= Marínez-Yrizar, 1995; b= Lambert *et al.* (1980); c= Castellanos *et al.*, 1991; d= Martínez-Yrizar *et al.*, 1992; e= Jaramillo *et al.* 2003; f= Murphy y Lugo, 1986b; g= Harmon *et al.*, 1995; h= Cairns *et al.*, 2003; i= Cairns *et al.*, 2000 ; j=Read y Lawrence, 2003; k= Singh y Singh (1991); l=Denaley *et al.*, (1997).

La mortalidad de árboles está reportada para algunos BTES (Tabla 1) y se ha encontrado que el número de árboles muertos aumenta conforme disminuye la precipitación pluvial y la disponibilidad de agua (Whigham *et al.*, 1990; Segura *et al.*, 2002). La tasa de mortalidad anual para bosques va de 1 a 2% (Swaine *et al.*, 1987b), dependiendo del sitio y de las especies que lo componen.

En el presente estudio se cuantifica y compara la densidad, estructura de tamaños; la biomasa, tasa de crecimiento relativo, y la mortalidad de árboles; densidad relativa, área basal y biomasa de árboles con tallos múltiples entre cinco regiones que siguen un gradiente de precipitación, en el sur de la península de Yucatán (SPY). Asimismo, se evalúa si el crecimiento y la mortalidad de 9 especies arbóreas importantes en la región difieren en dicho gradiente. Con los datos obtenidos en este estudio, se podrá evaluar si los BM del SPY continúan acumulando biomasa luego de 1000 años de sucesión, y si esta acumulación y los demás parámetros estructurales asociados a ella difieren a lo largo del gradiente de precipitación que existe en la región de estudio. Las hipótesis planteadas para este estudio son: a) la densidad de árboles y de individuos con tallos múltiples en el bosque, así como el área basal y biomasa de éstos disminuirá con la precipitación; mientras que la densidad de árboles de mayores diámetros y áreas basales aumentarán con la precipitación; b) el incremento en biomasa y la tasa de crecimiento de los árboles aumentarán en relación con la precipitación en las regiones consideradas; c) habrá un crecimiento relativo positivo y un aumento de biomasa de los árboles durante el periodo 1998-2003 y, d) el crecimiento en área basal y en biomasa aumentarán, y la mortalidad disminuirá con la precipitación de las 9 especies de árboles más importantes en el BM.

3. ÁREA DE ESTUDIO

3.1. DESCRIPCIÓN

El estudio se desarrolló en el sur de la Península de Yucatán (SPY), entre los paralelos 90°20' y 89°00' O y, los meridianos 19°15' y 17°50' N (Martínez y Galindo-Leal, 2002). El área de estudio tiene una superficie aproximada de 22,000 km², al suroeste de Quintana Roo y sureste de Campeche (Turner *et al.*, 2001); en ella se han abordado diversos trabajos enfocados a analizar el proceso de cambio de uso del suelo (Turner *et al.*, 2001).

La mortalidad de árboles está reportada para algunos BTES (Tabla 1) y se ha encontrado que el número de árboles muertos aumenta conforme disminuye la precipitación pluvial y la disponibilidad de agua (Whigham *et al.*, 1990; Segura *et al.*, 2002). La tasa de mortalidad anual para bosques va de 1 a 2% (Swaine *et al.*, 1987b), dependiendo del sitio y de las especies que lo componen.

En el presente estudio se cuantifica y compara la densidad, estructura de tamaños; la biomasa, tasa de crecimiento relativo, y la mortalidad de árboles; densidad relativa, área basal y biomasa de árboles con tallos múltiples entre cinco regiones que siguen un gradiente de precipitación, en el sur de la península de Yucatán (SPY). Asimismo, se evalúa si el crecimiento y la mortalidad de 9 especies arbóreas importantes en la región difieren en dicho gradiente. Con los datos obtenidos en este estudio, se podrá evaluar si los BM del SPY continúan acumulando biomasa luego de 1000 años de sucesión, y si esta acumulación y los demás parámetros estructurales asociados a ella difieren a lo largo del gradiente de precipitación que existe en la región de estudio. Las hipótesis planteadas para este estudio son: a) la densidad de árboles y de individuos con tallos múltiples en el bosque, así como el área basal y biomasa de éstos disminuirá con la precipitación; mientras que la densidad de árboles de mayores diámetros y áreas basales aumentarán con la precipitación; b) el incremento en biomasa y la tasa de crecimiento de los árboles aumentarán en relación con la precipitación en las regiones consideradas; c) habrá un crecimiento relativo positivo y un aumento de biomasa de los árboles durante el periodo 1998-2003 y, d) el crecimiento en área basal y en biomasa aumentarán, y la mortalidad disminuirá con la precipitación de las 9 especies de árboles más importantes en el BM.

3. ÁREA DE ESTUDIO

3.1. DESCRIPCIÓN

El estudio se desarrolló en el sur de la Península de Yucatán (SPY), entre los paralelos 90°20' y 89°00' O y, los meridianos 19°15' y 17°50' N (Martínez y Galindo-Leal, 2002). El área de estudio tiene una superficie aproximada de 22,000 km², al suroeste de Quintana Roo y sureste de Campeche (Turner *et al.*, 2001); en ella se han abordado diversos trabajos enfocados a analizar el proceso de cambio de uso del suelo (Turner *et al.*, 2001).

Dentro de esta zona se presenta un gradiente de precipitación sureste-noroeste, con un intervalo de precipitación de 1400-900 mm en esta dirección (Turner *et al.*, 2001). Se distingue una época de lluvias (mayo a octubre), y una de secas (noviembre a abril; Pérez-Salicrup, 2004). La temperatura media anual es de 25°C, siendo la máxima de 35°C en mayo, y la mínima 16°C en enero (García-Gil *et al.*, 1999).

Fisiográficamente, la región del Sur de la Península constituye una unidad caracterizada por la meseta de Zoh Laguna, localizada entre los paralelos 89°45' y 89°15'O, con una altitud entre 200 y 250 m, que se extiende en dirección norte-sur desde el paralelo 18°50' N hasta la parte norte de El Petén (Guatemala) y parte de Belice (Galindo-Leal, 1999). Los límites suroeste y noroeste de la meseta descienden a 100 m sobre el nivel medio del mar (Miranda, 1958). Es una región de suelos cársticos en la que predominan las rendzinas o molisoles (Turner *et al.*, 2001).

La vegetación ha sido clasificada de diferentes formas: bosque tropical perennifolio (Rzedowski, 1981), equivalente a la selva alta perennifolia y la selva mediana subperennifolia (Miranda-Hernández-X., 1963). Por presentar condiciones relativamente secas (Aw) del clima subhúmedo, a nivel peninsular ha sido descrita como selva alta subperennifolia o como selva mediana subperennifolia (Miranda, 1958). También se han descrito para esta región la selva baja subperennifolia, las sabanas y la vegetación hidrófila (Flores y Espejel, 1994). En un estudio reciente Martínez y Galindo-Leal (2002) reconocen cinco tipos de selvas (altas y medianas húmedas, medianas secas, bajas secas y bajos) además de otros tipos de vegetación como palmares, sabanas y asociaciones de origen secundario. Sin embargo, para fines de este trabajo se ha considerado la clasificación propuesta por Pérez-Salicrup (2004), quien distingue dos tipos de bosque maduro (sin uso agrícola en los últimos 50 años): mediano (BM) y bajo (BB). El presente estudio se realizó en BM en cinco regiones dentro de esta zona que siguen un gradiente de lluvia, elevación, y difieren en su uso pasado del suelo: Nadzca'an, Calakmul, El Refugio, Nicolás Bravo y Arroyo Negro.

La mayoría de los árboles en el BM tienen una altura entre 15 y 20 m, hay mayor densidad de árboles ≥ 10 cm DAP y de lianas que en el BB. De las especies de los bosques maduros (medianos y bajos), 11% son exclusivas del mediano, y las dominantes son *Manilkara zapota* (zapote), *Bursera simaruba* (Chakah), *Thouinia canescens* (Canchanup),

Brosimum alicastrum (Ramón), *Ampelocera hottlei*, *Pouteria unilocularis* y *Krugiodendron ferreum* (Chintok; Pérez-Salicrup, 2004).

El suelo del SPY es relativamente homogéneo en topografía y roca madre, pero existen diferencias físicas y químicas notables en los bosques medianos maduros, debido a la interacción entre la vegetación e historia de uso del suelo de cada región estudiada. El pH de los suelos va de 7.3 a 7.8 por ser ricos en carbonato de calcio, y el contenido de materia orgánica de $11.4 \pm 1.1\%$ a $21.8 \pm 5.6\%$ siendo mayor en las regiones con mayor precipitación (Lawrence y Foster, 2002).

En este estudio la discriminación del tipo de bosque mediano maduro, se realizó de manera visual y con la ayuda de los pobladores locales. Sin embargo, todos estos bosques han experimentado algún uso humano, tal como la extracción de madera o productos forestales no maderables como el chicle (Pérez-Salicrup, 2004). Las características ambientales para cada región o para la más cercana, se muestran en la Figura 1 y en la Tabla 4.

3.2. HISTORIA DE USO DEL SUELO

La composición y estructura de los bosques de la región fue modificada durante el desarrollo y florecimiento del periodo clásico de la civilización maya (aproximadamente hace 1,100 años), cuando se practicó la agricultura intensiva y extensiva. Tras el abandono de los Mayas, los bosques de la región se regeneraron. Las perturbaciones recientes de los bosques datan de principios del siglo XX, debido a la explotación del chicle (*Manilkara zapota*) y desde comienzos de los años 50's por la extracción forestal selectiva de caoba (*Swietenia macrophylla*) y cedro (*Cedrela odorata*; Klepeis y Turner II, 2001). En 1967 se abrió una carretera a través de la región, que combinada con iniciativas de desarrollo agrícola, se tradujeron en una inmigración de población de otras regiones de México para participar en las actividades chicleras, de milpa y en el proyecto gubernamental de producción de arroz mediante inundación. La explotación forestal fue diferente en los ejidos que comprende la zona. Aparentemente, en el área que ocupa Nadzca'an y Calakmul la actividad forestal fue probable, pero no se puede especular sobre el grado de impacto, mientras que en El Refugio, Nicolás Bravo y Arroyo Negro la intensidad fue alta (Klepeis y Turner II, 2001; Tabla 5).

Las perturbaciones naturales que han contribuido a la modificación de los bosques de la región incluyen incendios y huracanes como el Gilberto en 1988 (Harmon *et al.*, 1995). Éstos últimos pueden impactar de manera importante la estructura y composición del bosque (Browak y Walter, 1991; Whigham *et al.*, 1998), y la Península de Yucatán por su posición geográfica está muy expuesta a estos eventos naturales (Whigham *et al.*, 1998, Sánchez e Islebe, 1999). Sin embargo, la frecuencia e intensidad de los huracanes es relativamente baja y uniforme en la región sur de la península comparada con el resto de ésta, por lo que quizá la influencia de esta perturbación en la formación de diferentes tipos de bosque a largo plazo en la zona sea menor (Boose *et al.*, 2002 citado por Pérez-Salicrup, 2004).

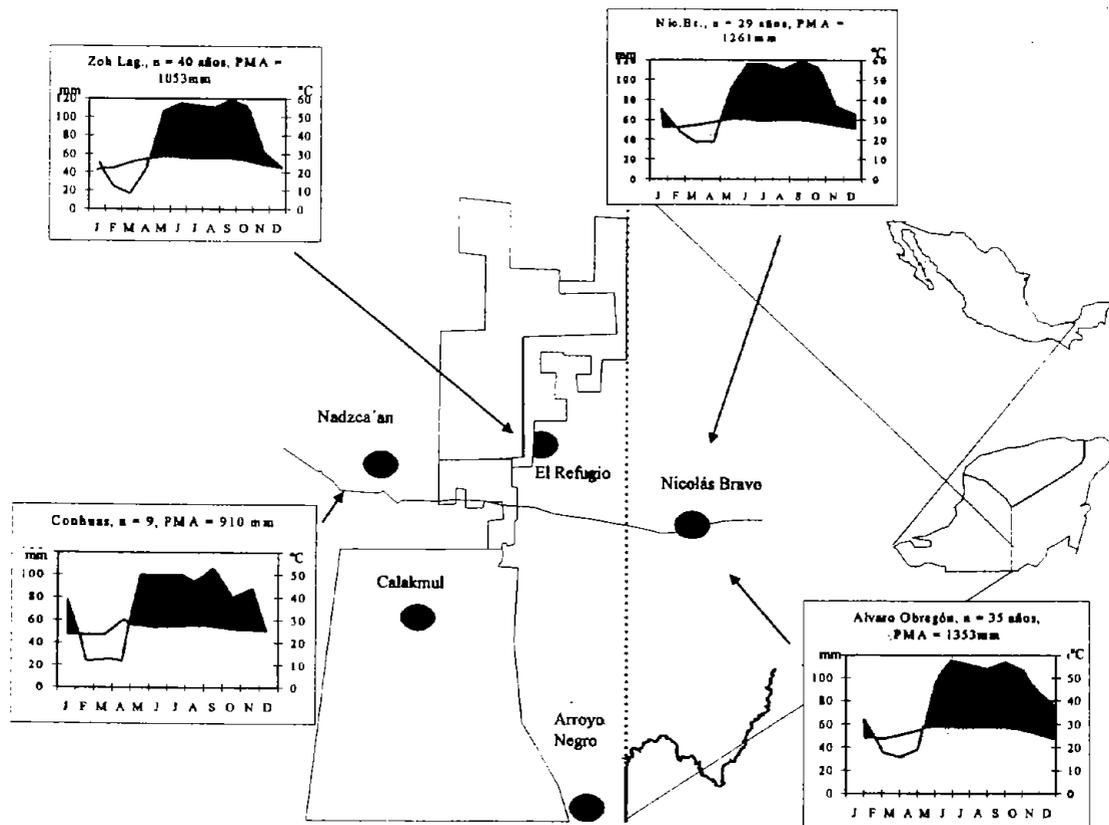


Figura 1. Área de estudio en el sur de la Península de Yucatán. Se muestran las cinco regiones donde se localizan las parcelas experimentales. Los climogramas muestran la precipitación media anual y su estacionalidad, en cinco regiones localizadas dentro de la zona de estudio. El polígono delimita la reserva de la Biósfera de Calakmul, Campeche (Tomado de Pérez-Salicrup, 2004).

Tabla 4. Características de cinco zonas de estudio en el SPY. Sólo se cuenta con datos de la estación de la Comisión Nacional del Agua para precipitación y temperatura de Nicolás Bravo. Los demás datos corresponden al sitio más cercano donde haya registros o localizados en la literatura.

SITIO	Nadzca'an	Calakmul	El Refugio	Nicolás Bravo	Arroyo Negro
Localización	18°58' N 89°95' W ^d	19°15' N 90°10' W ^a	18°48'12'' N 89°22'25'' W ^b	18°27'28'' N 88°55'40'' W ^c	18°15'07'' N 89°15'07'' W ^c
Altitud	-----	-----	190m ^b	100m ^c	80m ^c
Precipitación	909.75 ^d	-----	1053.43 ^d	1261.07 ^d	1352.56 ^d
Uso del Suelo	Bajo	Bajo	Alto	Alto	Alto
Presión de uso del suelo	Bajo	Bajo	Alto	Alto	Alto

^a Xuluc-Tolosa *et al.*, 2002.

^b Calderón-Mandujano *et al.*, 2000.

^c Xacur Maiza *et al.*, 1998.

^d Datos climáticos proporcionados por la CNA.

Datos de uso y presión del suelo Pérez- Salicrup (com per.).

--- Datos no disponibles para la región

4. MÉTODOS

Se establecieron 47 parcelas circulares en las cinco regiones de estudio entre 1998 y 1999. Cada parcela abarcaba una superficie de 500 m², y en ellas se midieron, marcaron e identificaron todos los árboles vivos ≥ 10 cm DAP (diámetro a 1.3 m). Dentro de estas parcelas, se delimitó una subparcela concéntrica de 100 m², donde se midieron, marcaron e identificaron los árboles vivos con un DAP entre 5 y 10 cm. En febrero del 2003, se midió el DAP nuevamente en todos los árboles marcados en 1998-1999 en las parcelas, y además se midió la altura de cada árbol con un medidor de rangos TLR 75. En Nadzca'an, El Refugio y Arroyo Negro se midieron 8 parcelas, en Calakmul 16, y en Nicolás Bravo 7 parcelas.

En los análisis estadísticos se consideraron los censos realizados en 1998-1999 y 2003, y la selección de las pruebas estadísticas apropiadas para cada caso se hizo con base en Sokal y Rohlf (1995), y Zar (1999). Los análisis estadísticos se realizaron con el programa SYSTAT versión 9.0, y para todas las pruebas se consideró un $\alpha = 0.05$. En

Tabla 4. Características de cinco zonas de estudio en el SPY. Sólo se cuenta con datos de la estación de la Comisión Nacional del Agua para precipitación y temperatura de Nicolás Bravo. Los demás datos corresponden al sitio más cercano donde haya registros o localizados en la literatura.

SITIO	Nadzca'an	Calakmul	El Refugio	Nicolás Bravo	Arroyo Negro
Localización	18°58' N 89°95' W ^d	19°15' N 90°10' W ^a	18°48'12'' N 89°22'25'' W ^b	18°27'28'' N 88°55'40'' W ^c	18°15'07'' N 89°15'07'' W ^c
Altitud	-----	-----	190m ^b	100m ^c	80m ^c
Precipitación	909.75 ^d	-----	1053.43 ^d	1261.07 ^d	1352.56 ^d
Uso del Suelo	Bajo	Bajo	Alto	Alto	Alto
Presión de uso del suelo	Bajo	Bajo	Alto	Alto	Alto

^a Xuluc-Tolosa *et al.*, 2002. ^b Calderón-Mandujano *et al.*, 2000.
^c Xacur Maiza *et al.*, 1998. ^d Datos climáticos proporcionados por la CNA.
 Datos de uso y presión del suelo Pérez- Salicrup (com per.).
 --- Datos no disponibles para la región

4. MÉTODOS

Se establecieron 47 parcelas circulares en las cinco regiones de estudio entre 1998 y 1999. Cada parcela abarcaba una superficie de 500 m², y en ellas se midieron, marcaron e identificaron todos los árboles vivos ≥ 10 cm DAP (diámetro a 1.3 m). Dentro de estas parcelas, se delimitó una subparcela concéntrica de 100 m², donde se midieron, marcaron e identificaron los árboles vivos con un DAP entre 5 y 10 cm. En febrero del 2003, se midió el DAP nuevamente en todos los árboles marcados en 1998-1999 en las parcelas, y además se midió la altura de cada árbol con un medidor de rangos TLR 75. En Nadzca'an, El Refugio y Arroyo Negro se midieron 8 parcelas, en Calakmul 16, y en Nicolás Bravo 7 parcelas.

En los análisis estadísticos se consideraron los censos realizados en 1998-1999 y 2003, y la selección de las pruebas estadísticas apropiadas para cada caso se hizo con base en Sokal y Rohlf (1995), y Zar (1999). Los análisis estadísticos se realizaron con el programa SYSTAT versión 9.0, y para todas las pruebas se consideró un $\alpha = 0.05$. En

aquellos análisis que lo requieren, se evaluó la normalidad de los datos con la prueba de Kolgomorov-Smirnov. Cuando los datos no se ajustaban a una distribución normal, fueron transformados de la manera más adecuada según el caso (ver adelante).

Se revisó detalladamente la base de datos para armonizar los registros del censo realizado en 1998 con los colectados en el 2003, con relación a las medidas de cada árbol, las especies y la densidad de la madera con la intención de disminuir los errores en las estimaciones (Sheil, 1995). Se eliminaron de todos los análisis a aquellos individuos que aumentaron o disminuyeron su diámetro en una proporción mayor al 1% durante el periodo de tiempo analizado (Sheil, 1995), particularmente cuando se trataba de individuos de especies de maderas muy duras. El número de árboles eliminados de la base de datos por región, el porcentaje que éstos representan y su área basal se muestran en la Tabla 5. Los árboles eliminados correspondieron a las especies *Acacia gaumeri*, *Albizia dinocephala*, *Ampelocera hottlei*, *Brosimum alicastrum*, *Bursera simaruba*, *Coccoloba belizensis*, *Coccoloba shediana*, *Cryosophila argentea*, *Eugenia buxifolia*, *Gymnanthes lucida*, *Gymnopodium floribundum*, *Krugiodendron ferreum*, *Lonchocarpus yucatanensis*, *Pouteria amygdalina*, *Pouteria unilocularis* y *Thouinia canescens var. paucidentata*. De las especies registradas sólo *B. simaruba* presenta madera blanda, las demás presentan maderas que se clasifican como duras a extremadamente duras (Jiménez et al., 2002), de ahí que los cambios en diámetro registrados fueran muy grandes para considerarlos posibles, por lo que no se incluyeron en los cálculos.

Tabla 5. Árboles eliminados de la base de datos en cinco regiones de estudio del SPY.

Región	No. individuos	% promedio por región	Área basal promedio (m ² ha ⁻¹)
Nadzca'an	7	5.2	0.4
Calakmul	21	5.6	1.0
El Refugio	1	1.6	0.5
Nicolás Bravo	3	2.7	0.3
Arroyo Negro	2	2.6	0.6

4.1. ESTRUCTURA DEL BOSQUE MEDIANO

4.1.1. Densidad y área basal de árboles con uno y varios tallos

La densidad promedio de individuos por región en ambos periodos de tiempo se comparó mediante un ANOVA de bloques, en el que las regiones fueron consideradas como factor, y los años como bloque (Sokal y Rohlf, 1995) y las diferencias se evaluaron visualmente. Los árboles de cada parcela fueron divididos en ocho categorías de DAP: 5-9.9, 10-14.9, 15-19.9, 20-24.9, 25-29.9, 30-34.9, 35-39.9 y ≥ 40 . En el caso de árboles con tallos múltiples, se calculó el área basal de cada tallo a partir de su DAP, se sumaron las áreas basales para cada individuo y el área basal total se transformó a diámetro nuevamente como un sólo individuo para colocarlo en una categoría de diámetro. Posteriormente, se estimó el número promedio de árboles por categoría de DAP en cada región. Se evaluó si había independencia entre el número promedio de árboles por categoría de DAP entre las regiones con una prueba de independencia de χ^2 . Se realizó un análisis descriptivo de la probabilidad promedio de permanencia, transición (crecimiento), retrogresión y muerte de los árboles en las ocho categorías de diámetro entre los dos censos para las cinco regiones de estudio.

Se estimó el área basal por región, y se comparó mediante un ANOVA de bloques con las regiones como factor, los años como bloque y las diferencias se evaluaron visualmente. Además, se calculó la densidad y área basal de las palmas en Nicolás Bravo y Arroyo Negro que fueron las dos únicas regiones donde se registraron individuos de esta familia, debido a que no presentan crecimiento secundario, y puede generar subestimaciones en medidas de crecimiento y cambio de biomasa (ver abajo).

Se analizó la composición y la densidad de árboles con tallos múltiples en cada región. Se comparó la densidad de árboles con esta forma de crecimiento entre regiones mediante un ANOVA de una vía transformando previamente los datos con raíz cuadrada para ajustar al supuesto de normalidad, y se utilizó la prueba de comparación múltiple a posteriori de Tukey.

4.2. ESTIMACIÓN DE BIOMASA AÉREA

Se estimó la biomasa con la ecuación de Brown *et al.* (1989) utilizando el DAP de cada individuo. Aunque la ecuación desarrollada por Cairns *et al.* (2003) es la más adecuada para el SPY, no se pudo emplear ya que considera el parámetro de altura total de los árboles, y las estimaciones de altura de los árboles en 1998-99 a partir de los datos de

altura del 2003 fueron estadísticamente significativas pero mostraron grandes diferencias entre la estimación y la altura medida en campo, de ahí que la estimación de altura no se consideró confiable para aplicar la ecuación.

Para evitar una subestimación de biomasa debido a un submuestreo de árboles grandes, se amplió el tamaño de algunas parcelas elegidas de forma aleatoria a 1000 m², y se midieron e identificaron todos los árboles con DAP \geq 40 cm. En total se amplió el tamaño de 24 parcelas, 4 en Nadzca'an, El Refugio, Nicolás Bravo y Arroyo Negro, y 8 en Calakmul. Finalmente, se comparó la densidad, biomasa y área basal entre las parcelas de 500 m² y de 1000 m² mediante una prueba *t* Student pareada. Es importante mencionar que hay incertidumbre en la biomasa estimada para los árboles \geq 40 cm DAP debido a que la ecuación de Brown *et al.* (1989) considera un intervalo de diámetro entre 5 y 40 cm DAP.

Se encontró una densidad muy baja de árboles \geq 40 cm DAP en las parcelas de 1000 m², y estos representaban una proporción del área basal y biomasa muy pequeña (Tabla 6). Sólo en Calakmul difirió la densidad ($t= 2.376$, $P<0.05$), el área basal ($t=2.75$, $P<0.005$) y la biomasa ($t=2.757$, $P<0.05$) entre las parcelas de 500 y 1000 m². Por ello, en esta región se realizó un ajuste con los datos para no subestimar estas tres variables en la estructura y biomasa debido a un submuestreo de árboles \geq 40 cm DAP.

Tabla 6. Densidad, área basal, biomasa promedio (\pm error estándar) e identidad de árboles \geq 40 cm en parcelas de 1000 m² en BM de cinco regiones del SPY.

Región	Densidad Individuos ha ⁻¹	Área Basal (m ² ha ⁻¹)	Biomasa (Mg ha ⁻¹) [% promedio del total]	Especies identificadas
Nadzca'an	2.5 \pm 3	0.23 \pm 0.2	1.09 \pm 1.09 [1.14]	<i>Bursera simaruba</i>
Calakmul	8.75 \pm 3	1.36 \pm 0.5	7.94 \pm 1.03 [6.17]	<i>Aspidosperma megalocarpon</i> <i>Brosimum alicastrum</i> <i>Bursera simaruba</i> <i>Manilkara zapota</i> <i>Talisia floresii</i>
El Refugio	0	0	0	Ninguna
Nicolás Bravo	18 \pm 8	3.68 \pm 1	21.92 \pm 8.15 [13.5]	<i>Malmea depressa</i> <i>Spondias Bombin</i> <i>Desconocidas</i>
Arroyo Negro	15 \pm 6	2.61 \pm 1	15.67 \pm 6.6 [7.26]	<i>Brosimum alicastrum</i> <i>Bursera simaruba</i> <i>Pouteria campechiana</i> <i>Desconocidas</i>

La biomasa se comparó mediante un ANOVA de bloques, en el que los años fueron el bloque y las regiones el factor, con la evaluación visual de las diferencias. Además, para el censo de 2003, se evaluó si había independencia entre la biomasa aérea por categoría de DAP y la región mediante una tabla de contingencia de χ^2 y se evaluaron visualmente las diferencias. Para los individuos con tallos múltiples, se estimó un sólo diámetro de la misma manera descrita en los análisis de estructura.

Se comparó el área basal y biomasa de los árboles con tallos múltiples considerando todos sus tallos, mediante un ANOVA de bloques en el que se consideró las regiones como factor y los años como bloque, para evaluar el cambio de estas variables en los árboles con esta forma de crecimiento. Se comparó la biomasa de los árboles con tallos múltiples en cada año estimada a partir del diámetro como si fuera un individuo (suma de áreas basales y reconversión a diámetro), y a partir del diámetro de cada tallo (suma de la biomasa de cada tallo) para tener una idea de la diferencia en las estimaciones por esta forma de crecimiento. La biomasa de los individuos <10 cm DAP se comparó mediante una prueba *t* Student pareada, y ≥ 10 cm DAP por una prueba de Wilcoxon.

La biomasa de palmas debería estimarse con base en la altura y no en el diámetro, por presentar sólo crecimiento apical. Se estimó la biomasa de las palmas con la misma ecuación que para los árboles de BTES aun cuando con ello se incorpora un error en su estimación (Clark *et al.*, 2001b; Read y Lawrence, 2003), debido a que sólo hay reportadas dos ecuaciones alométricas para estimar su biomasa en bosques tropicales: una para *Astrocaryum mexicanum* en el bosque húmedo de los Tuxtlas (Hugues *et al.*, 1999, 2000) y la otra para *Prestoea montana* que se encuentra en bosques húmedos inundables de Puerto Rico (Frangi y Lugo, 1985). Sin embargo, se consideró poco adecuado estimar la biomasa de las palmas en la región de estudio con estas ecuaciones, debido a que el SPY es un BTES no inundable, y las palmas de la región no forman palmares ni son dominantes en el subdosel.

4.3. DINÁMICA DE LOS ÁRBOLES EN EL BOSQUE MEDIANO

4.3.1. Crecimiento relativo en área basal y biomasa

Se estimó la TCR en términos de área basal y biomasa de los árboles durante el periodo de estudio, utilizando las ecuaciones $TCR_{AB} = (\ln AB_1 - \ln AB_0) / (t_1 - t_0)$ y $TCR_B = (\ln B_1 - \ln B_0) / (t_1 - t_0)$, donde AB = área basal, y B = biomasa (Hunt, 1982; Pearcy *et al.*, 1989). La diferencia de tiempo no fue homogénea para todas las parcelas, por lo que para cada una de ellas, se registró el mes en que se midió la parcela en 1998-1999 y en el que se remidió en 2003, y la diferencia en número de meses se expresó en años. Se comparó la tasa de crecimiento relativo en área basal y biomasa estimada para árboles <10 cm y ≥ 10 cm de DAP entre las cinco regiones con un ANOVA de una vía, y se utilizó la prueba de comparación a posteriori de Tukey.

4.3.2. Mortalidad

Se registró la presencia de árboles muertos en cada parcela en el 2003 que estaban vivos en 1998-99. Se comparó la densidad de éstos entre las regiones mediante un ANOVA de una vía, y se aplicó la prueba de comparación a posteriori de Tukey. El número de árboles muertos por parcela se transformó a raíz cuadrada para ajustar al supuesto de normalidad. Se anotó la condición como se encontraron a los individuos muertos (en pie, caído sin conocer la causa, cortado debido a extracción forestal, quebrado, derribado por el camión de extracción, o en área de claro natural) en las cinco regiones, y se analizó la independencia entre las condiciones y la región mediante una tabla de contingencia de X^2 cuadrada. Los árboles que no se encontraron se registraron como desaparecidos de las parcelas y no se consideraron en los análisis.

Se estimó la tasa de mortalidad en cada región durante el período de estudio mediante la fórmula propuesta por Sheil *et al.*, (1995), como estimación correcta de la tasa de mortalidad anual $m = 1 - (N_1 / N_0)^{1/t}$, donde N_0 = número de individuos vivos promedio en 1998, N_1 = número de individuos vivos promedio en el 2003, t = tiempo (años), la cual ya ha sido empleada en los bosques de Chamela (Durán, 2004).

4.4. ANÁLISIS DE CRECIMIENTO Y MORTALIDAD DE ESPECIES IMPORTANTES

Se comparó el crecimiento de 9 especies importantes de las 113 especies arbóreas identificadas en este estudio. Se seleccionaron especies que que tuvieran ≥ 5 individuos en al menos tres regiones. Las nueve especies elegidas, ordenadas de acuerdo a su Valor de Importancia Relativa ($VIR = [Abundancia\ Relativa + \acute{A}rea\ Basal\ Relativa + Frecuencia\ Relativa] / 3 * 100$; Curtis y Mc Intosh, 1951) fueron: *Thouinia canescens* var. *paucidentata*, *Bursera simaruba*, *Brosimum alicastrum*, *Manilkara zapota*, *Krugiodendron ferreum*, *Ampelocera hottlei*, *Eugenia buxifolia*, *Lonchocarpus yucatanensis*, *Pouteria unilocularis*). El VIR y la posición que ocupa cada especie en cada región de acuerdo a dicho valor se muestra en la Tabla 7.

Para evaluar el crecimiento, se compararon el área basal (AB) y la biomasa observadas para cada árbol de estas especies en el 2003 mediante un ANCOVA, considerando el área basal o la biomasa en 1998-1999 como covariable, y las regiones como factor. Cada especie fue analizada por separado. Como un paso preliminar de dicho análisis, se corroboró que para cada especie en todas las regiones, el AB y la biomasa en 2003 se ajustara a un modelo lineal, considerando el AB o biomasa en 1998-1999 como variable independiente. Cuando el análisis de homogeneidad de pendientes (requerido para el ANCOVA) no se cumplió para alguna especie, se reportó la ecuación lineal para dicha especie en cada región. Cuando hubo homogeneidad de pendientes, y el análisis indicó que el efecto de la región no fue significativo, se reportó una sola ecuación para dicha especie. Cuando el ANCOVA indicó un efecto significativo de la región, se reportó de nueva cuenta una ecuación para cada región.

Se estimó la tasa de crecimiento absoluta en área basal y biomasa para las 9 especies de árboles en las cinco regiones (Hunt, 1982): $(AB_1 - AB_0) / (t_2 - t_1)$. La TCA en biomasa se calculó de la misma forma que la anterior.

La tasa de mortalidad por especie se estimó por región de la misma forma que en la sección 3.4, pero considerando como N_0 = número total de individuos vivos de la sp. en 1998-99, y N_1 = número total de individuos vivos de la sp. en el 2003, t = tiempo (años).

Tabla 7. Valor de importancia relativa de las 9 especies consideradas para los análisis de crecimiento y mortalidad. La posición de su VIR dentro de cada región se muestra entre paréntesis. A = Ausencia de la especie en la región.

Especie	Nadzca'an	Calakmul	El Refugio	Nicolás Bravo	Arroyo Negro
<i>Thouinia canescens</i>	40.7 (3)	40.1 (1)	23.6 (6)	5.3 (28)	18.3 (10)
<i>Bursera simaruba</i>	42.7 (2)	19.0 (10)	35.6 (2)	38.9 (3)	11.8 (15)
<i>Brosimum alicastrum</i>	9.3 (21)	23.7 (8)	36.9 (1)	41.3 (1)	38.8 (2)
<i>Manilkara zapota</i>	18.0 (8)	34.4 (2)	33.4 (3)	33.6 (5)	25.1 (8)
<i>Krugiodendron ferreum</i>	17.6 (11)	30.3 (4)	19.0 (8)	4.9 (39)	4.7 (25)
<i>Ampelocera hottlei</i>	13.2 (16)	25.8 (6)	22.4 (7)	14.8 (16)	36.6 (3)
<i>Eugenia buxifolia</i>	22.6 (6)	25.5 (7)	0 (88)	26.5 (7)	29.8 (5)
<i>Lonchocarpus yucatanensis</i>	51.5 (1)	33.4 (3)	9.2 (27)	A	A
<i>Pouteria unilocularis</i>	A	A	18.2 (11)	40.4 (2)	44.2 (1)

5. RESULTADOS

5.1. ESTRUCTURA DEL BOSQUE MEDIANO

5.1.1. Densidad y área basal de árboles con uno y varios tallos

Se marcaron 606 individuos de 5 a 10 cm DAP en un total de 0.47 ha de muestreo y 1,929 individuos ≥ 10 cm DAP en las 3.2 ha de parcelas establecidas en 1998-1999. La densidad de árboles vivos ha^{-1} fue diferente entre regiones ($F_{4,88}=14.0$, $P<0.001$), y no hubo efecto de los años ($F_{1,88}=2.1$, $P=0.154$). No se encontró un patrón que relacione la densidad de árboles vivos con el gradiente de precipitación (Figura 2). En ambos años, El Refugio fue la región con mayor densidad de árboles vivos, y Calakmul la región con menor densidad (Figura 2).

La estructura de tamaños de los árboles dependió de las regiones en 1998 ($\chi^2 = 383.64$, g.l.= 28, $p<0.001$) y en el 2003 ($\chi^2 = 470.83$, g.l.= 28, $p<0.001$). En un análisis visual, la categoría de tamaño que presentó más individuos fue aquella entre 5 y 9.9 cm DAP ($1,318 \pm 231$) en todas las regiones. Sin embargo, las regiones que reciben mayor

Tabla 7. Valor de importancia relativa de las 9 especies consideradas para los análisis de crecimiento y mortalidad. La posición de su VIR dentro de cada región se muestra entre paréntesis. A = Ausencia de la especie en la región.

Especie	Nadzca'an	Calakmul	El Refugio	Nicolás Bravo	Arroyo Negro
<i>Thouinia canescens</i>	40.7 (3)	40.1 (1)	23.6 (6)	5.3 (28)	18.3 (10)
<i>Bursera simaruba</i>	42.7 (2)	19.0 (10)	35.6 (2)	38.9 (3)	11.8 (15)
<i>Brosimum alicastrum</i>	9.3 (21)	23.7 (8)	36.9 (1)	41.3 (1)	38.8 (2)
<i>Manilkara zapota</i>	18.0 (8)	34.4 (2)	33.4 (3)	33.6 (5)	25.1 (8)
<i>Krugiodendron ferreum</i>	17.6 (11)	30.3 (4)	19.0 (8)	4.9 (39)	4.7 (25)
<i>Ampelocera hottlei</i>	13.2 (16)	25.8 (6)	22.4 (7)	14.8 (16)	36.6 (3)
<i>Eugenia buxifolia</i>	22.6 (6)	25.5 (7)	0 (88)	26.5 (7)	29.8 (5)
<i>Lonchocarpus yucatanensis</i>	51.5 (1)	33.4 (3)	9.2 (27)	A	A
<i>Pouteria unilocularis</i>	A	A	18.2 (11)	40.4 (2)	44.2 (1)

5. RESULTADOS

5.1. ESTRUCTURA DEL BOSQUE MEDIANO

5.1.1. Densidad y área basal de árboles con uno y varios tallos

Se marcaron 606 individuos de 5 a 10 cm DAP en un total de 0.47 ha de muestreo y 1,929 individuos ≥ 10 cm DAP en las 3.2 ha de parcelas establecidas en 1998-1999. La densidad de árboles vivos ha^{-1} fue diferente entre regiones ($F_{4,88}=14.0$, $P<0.001$), y no hubo efecto de los años ($F_{1,88}=2.1$, $P=0.154$). No se encontró un patrón que relacione la densidad de árboles vivos con el gradiente de precipitación (Figura 2). En ambos años, El Refugio fue la región con mayor densidad de árboles vivos, y Calakmul la región con menor densidad (Figura 2).

La estructura de tamaños de los árboles dependió de las regiones en 1998 ($\chi^2 = 383.64$, g.l.= 28, $p<0.001$) y en el 2003 ($\chi^2 = 470.83$, g.l.= 28, $p<0.001$). En un análisis visual, la categoría de tamaño que presentó más individuos fue aquella entre 5 y 9.9 cm DAP ($1,318 \pm 231$) en todas las regiones. Sin embargo, las regiones que reciben mayor

precipitación (Nicolás Bravo y Arroyo Negro), presentaron mayor densidad de árboles ≥ 40 cm DAP. La distribución de los individuos en las categorías de diámetro de todas las regiones y en los dos años semeja una J invertida, con una disminución exponencial hacia las categorías más grandes (Figura 3).

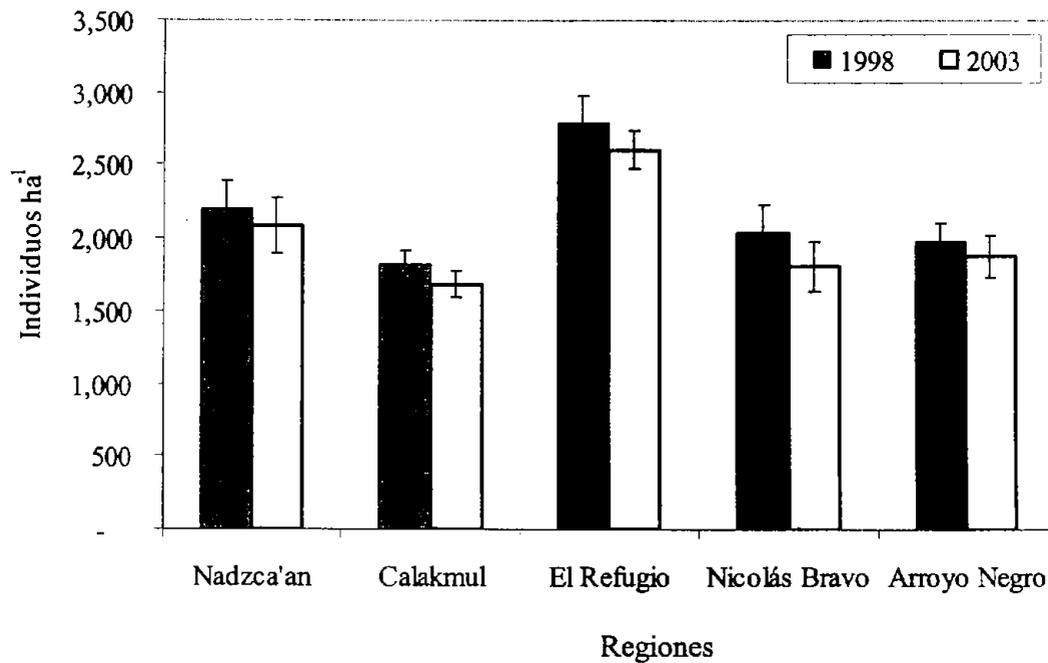


Figura 2. Densidad promedio (\pm ee) de individuos ha^{-1} en cinco regiones de estudio en el Sur de la Península de Yucatán. Los sitios están ordenados de menor a mayor precipitación.

El análisis de las probabilidades de permanencia, crecimiento, muerte y retrogresión realizado con los árboles en cada región no mostró ningún patrón claro en las probabilidades entre las categorías de diámetro de las regiones (Figura 4). La mayoría de las categorías de diámetro presentaron una probabilidad de permanencia >0.70 en todas las regiones (Figura 4). Los árboles presentaron mayor probabilidad de crecimiento (transición) de la categoría 6 a la 7 (Nadzca'an y Arroyo Negro), de la 4 a la 5 (Nicolás Bravo), y de la 5 a la categoría 6 (Calakmul). La menor probabilidad de crecer de los árboles se presentó de la categoría 7 a 8 (Nadzca'an y El Refugio) y de la 1 a la 2 en las tres

regiones restantes (Figura 4). Los árboles presentaron en todas las regiones probabilidad de retrogresión registrándose de la categoría 2 a 1 (Nicolás Bravo y Arroyo Negro), de la 3 a la 2 (Nadzca'an, en El Refugio), y en Calakmul se registró transición y retrogresión de árboles en categorías no consecutivas (Figura 4). La probabilidad de muerte de los individuos fue muy baja en todas las categorías de diámetro (0.0 a 0.15). En Nadzca'an, Calakmul y El Refugio no se registró mortalidad en las tres categorías de diámetro más grandes (Figura 4).

El área basal total de individuos fue diferente entre regiones ($F_{4,88}=27.9$, $P<0.001$), pero no hubo efecto de los años ($F_{1,88}=0.02$, $P=0.9$). Las dos regiones con menor precipitación presentaron el área basal más baja: Nadzca'an ($23.32 \pm 1 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$) y Calakmul ($22.92 \pm 1 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$) mientras que en las tres regiones restantes el área basal fue mayor a $30 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ (Figura 5).

La baja densidad de palmas en el área es un dato importante para el cálculo de la biomasa por la forma de crecimiento de este grupo. En Arroyo Negro sólo se registraron en promedio 25 individuos ha^{-1} de *Sabal mexicana* ≥ 10 cm de DAP y 425 individuos ha^{-1} de *Cryosophila argentea* < 10 cm DAP. En Nicolás Bravo fueron 2.5 individuos ha^{-1} de *Sabal mexicana*, 2.5 de *Orbignya cohune*, 2.5 de *Cryosophila argentea* ≥ 10 cm de DAP, y 125 individuos ha^{-1} de *Cryosophila argentea* < 10 cm DAP. Las palmas constituyeron en 1998 el 4.4% ($1.3 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$) del área basal total en Nicolás Bravo y 5.2% ($1.8 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$) en Arroyo Negro.

Treinta y seis de las 113 especies (32%) registradas presentaron tallos múltiples, los cuales variaron entre 2 y 14 tallos por individuo, con un promedio de 3.5 (Apéndice 2), y una moda de 2 (Tabla 8). La densidad de árboles con tallos múltiples fue diferente entre las regiones ($F_{4,42}= 3.97$, $P=0.008$), y disminuyó conforme aumentó la precipitación en las regiones (Figura 6A).

El área basal de los árboles con tallos múltiples difirió entre las regiones ($F_{4,88}= 9.4$, $P<0.001$), pero no hubo efecto de los años ($F_{1,88}= 0.05$, $P=0.826$). El área basal de individuos con tallos múltiples disminuyó de acuerdo al gradiente de precipitación (Figura 6B).

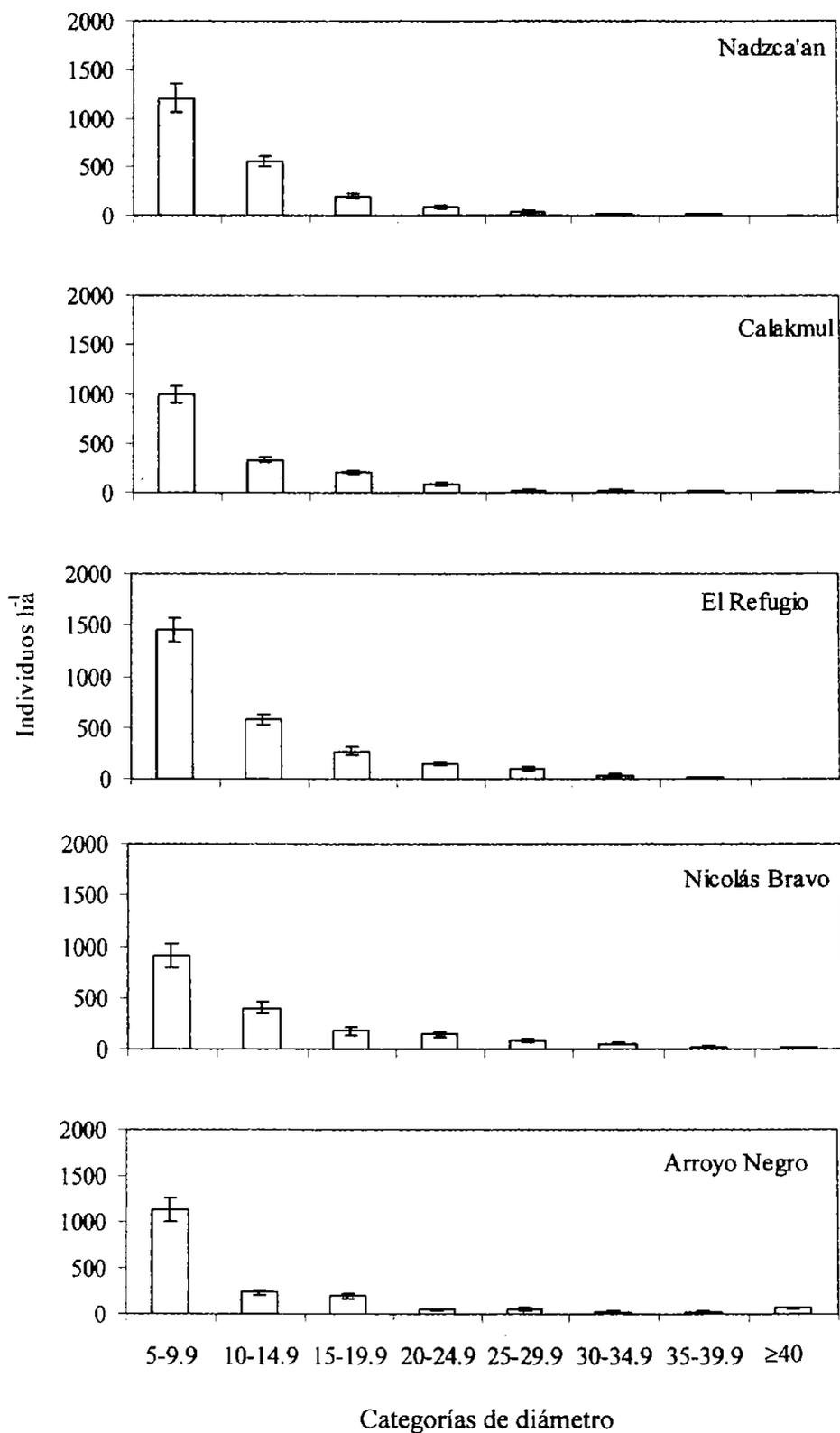
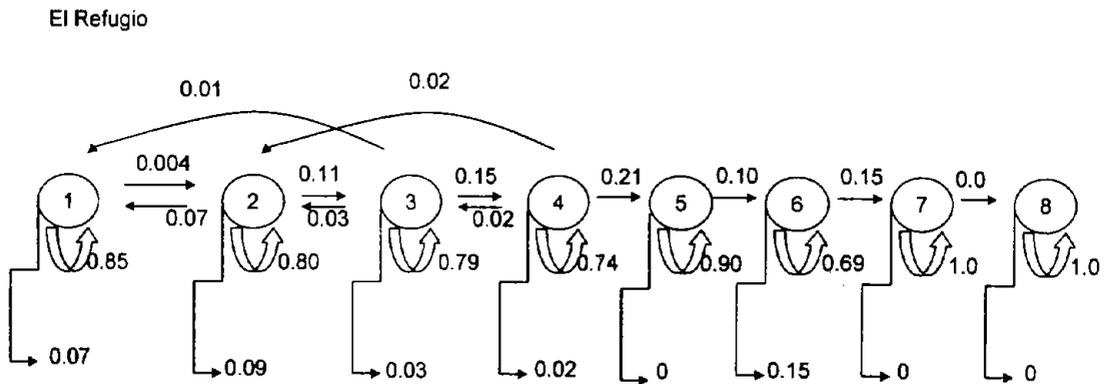
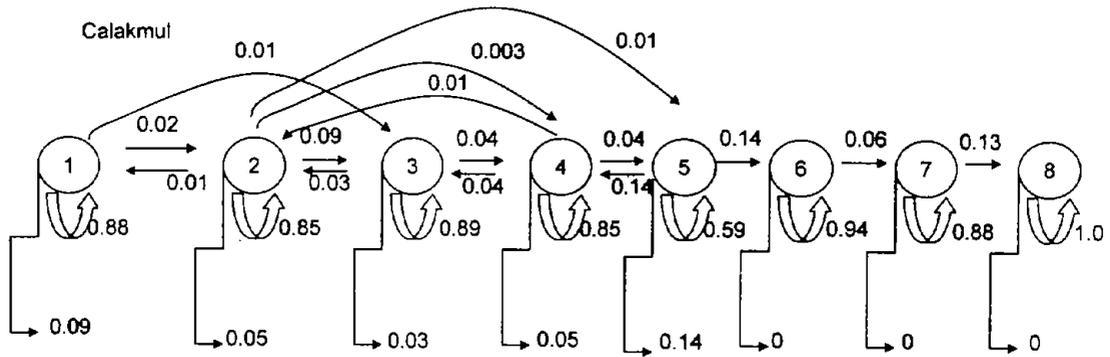
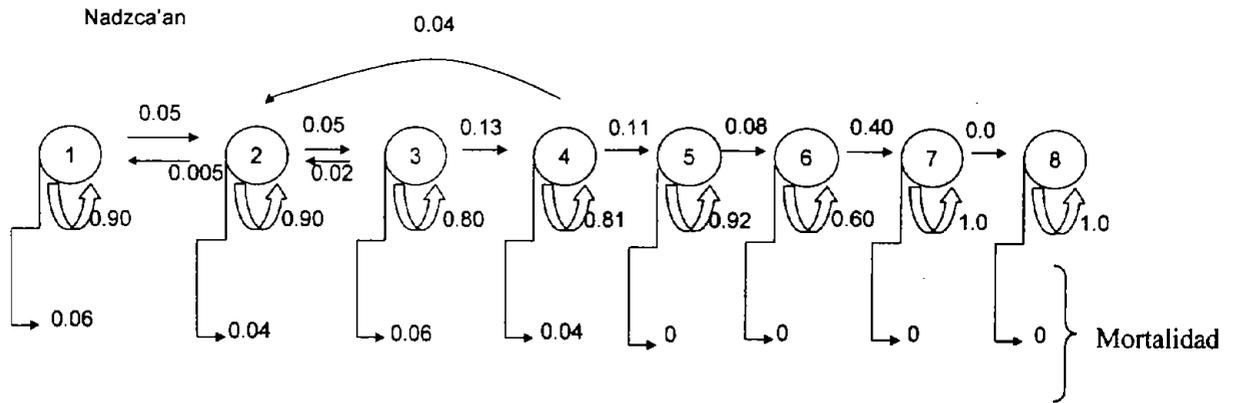
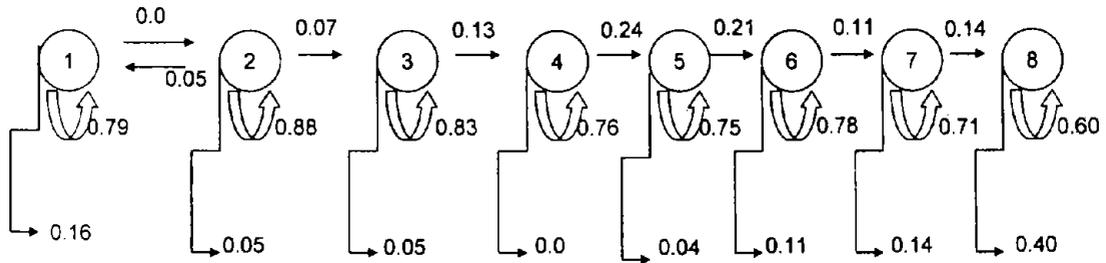


Figura 3. Densidad promedio de individuos ha^{-1} en las diferentes categorías de diámetro y regiones registrada en 2003. El patrón es similar en 1998.

Figura 4.



Nicolás Bravo



Arroyo Negro

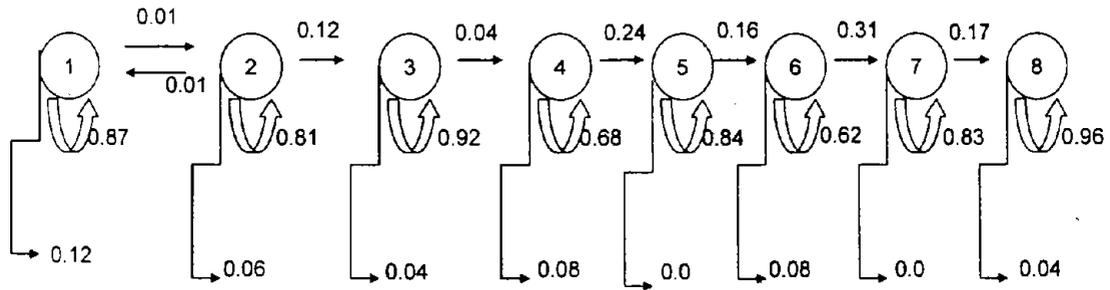


Figura 4. Dinámica de transición de los árboles de 1998-1999 al 2003 a través de las diferentes categorías de diámetro establecidas en las cinco regiones de estudio. Categorías de DAP en cm en los círculos: 1) 5-9.9, 2) 10-14.9, 3) 15-19.9, 4) 20-24.9, 5) 25-29.9, 6) 30-34.9, 7) 35-39.9 y 8) ≥ 40 . La punta de la flecha indica la dirección de transición de los individuos entre las categorías.

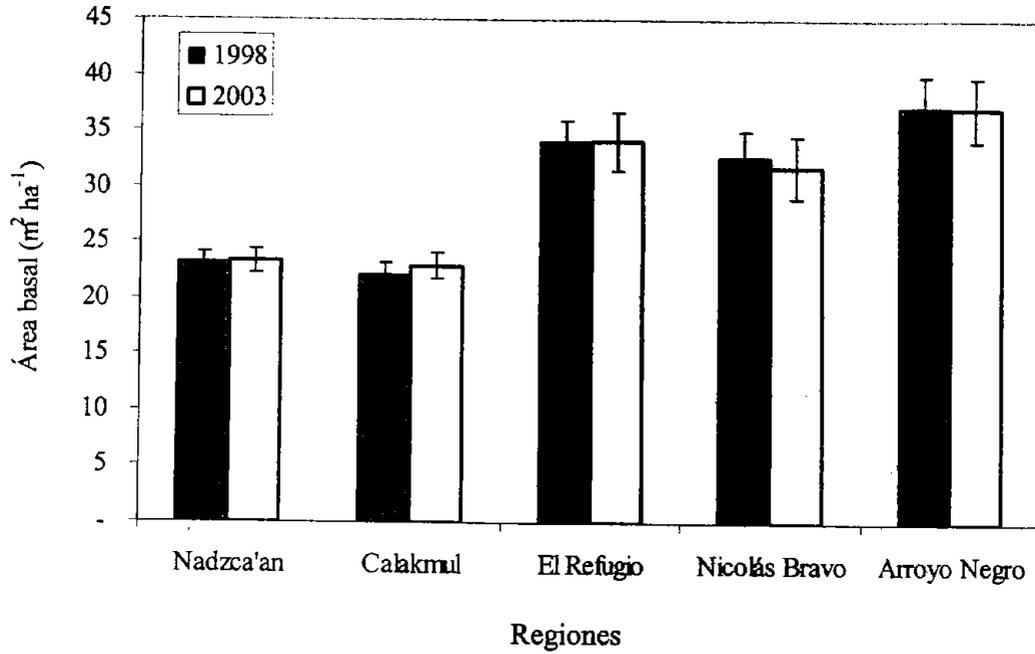


Figura 5. Área basal promedio (\pm ee) en cinco regiones de estudio en el Sur de la Península de Yucatán. Las regiones están ordenadas de menor a mayor precipitación.

Tabla 8. Densidad promedio de árboles (individuos ha^{-1}) con tallos múltiples en las cinco regiones de estudio en el Sur de la Península de Yucatán

Regiones	No. de tallos / individuo											
	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	13	14
Nadzca'an	180	37.5	20	0	2.5	0	0	10	2.5	0	0	0
Calakmul	65	26.25	26.25	3.75	6.25	8.75	6.25	2.5	1.25	3.75	1.25	1.25
El Refugio	65	5	12.5	5	0	0	0	0	0	0	0	0
Nicolás Bravo	54.29	28.57	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Arroyo Negro	60	15	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

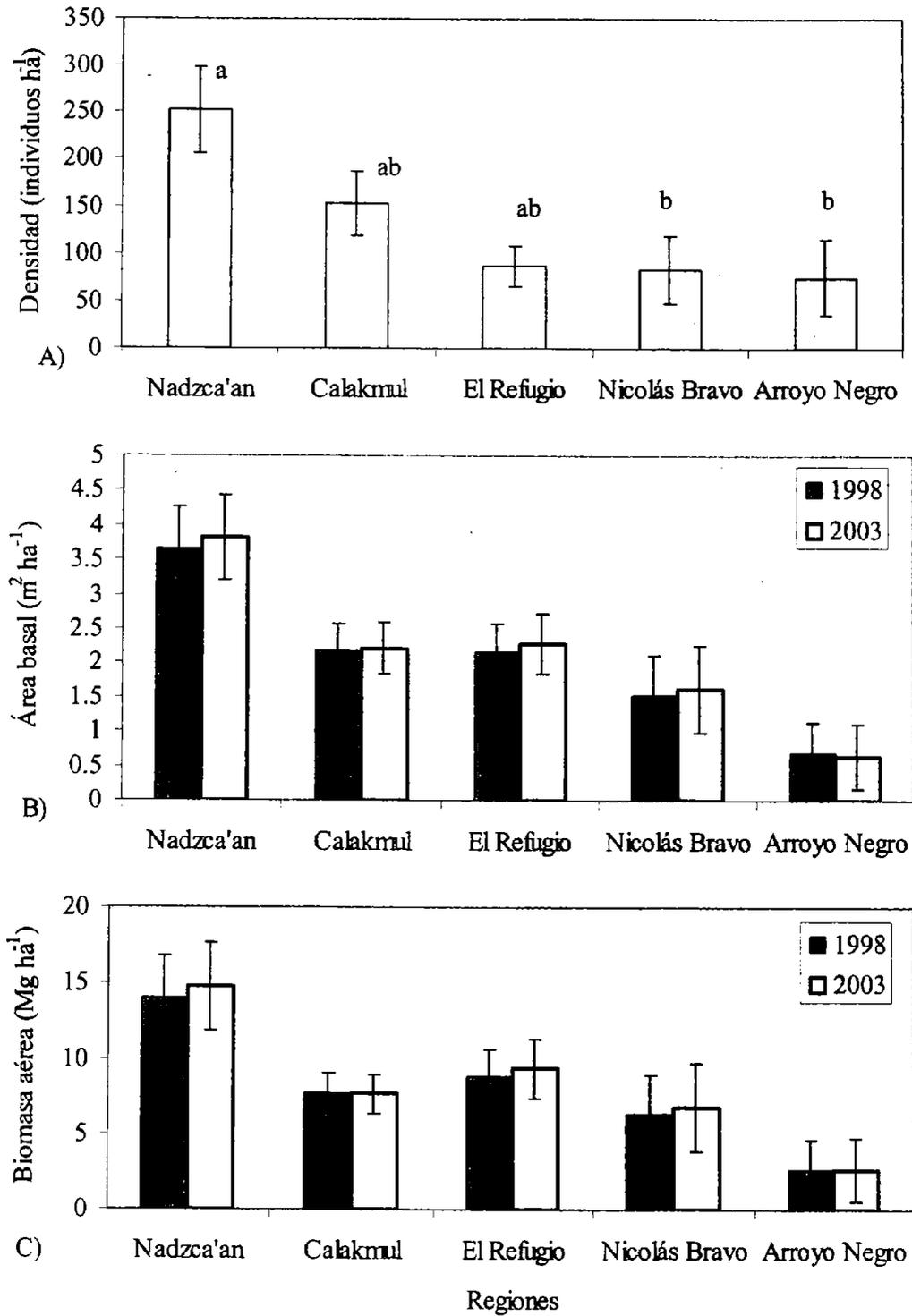


Figura 6. (A) Densidad de árboles con tallos múltiples en 1998; (B) Área basal y (C) biomasa promedio de árboles con tallos múltiples en los dos años (\pm ee) en cinco regiones del Sur de la península de Yucatán. Letras diferentes indican diferencias significativas entre las regiones.

5.2. ESTIMACIÓN DE BIOMASA AÉREA

La biomasa estimada presentó tendencia a aumentar con el gradiente de precipitación de las regiones en ambos años. La biomasa difirió entre las regiones ($F_{4,88}=32.37$, $P<0.001$) pero no se registró diferencias en los años ($F_{1,88}=0.31$, $P= 0.58$; Figura 7). La biomasa estimada en palmas fue muy baja, sólo el 7.9% ($11.2 \pm 5 \text{ Mg ha}^{-1}$) del total de Nicolás Bravo, y el 8.5% ($16.4 \pm 5 \text{ Mg ha}^{-1}$) en Arroyo Negro.

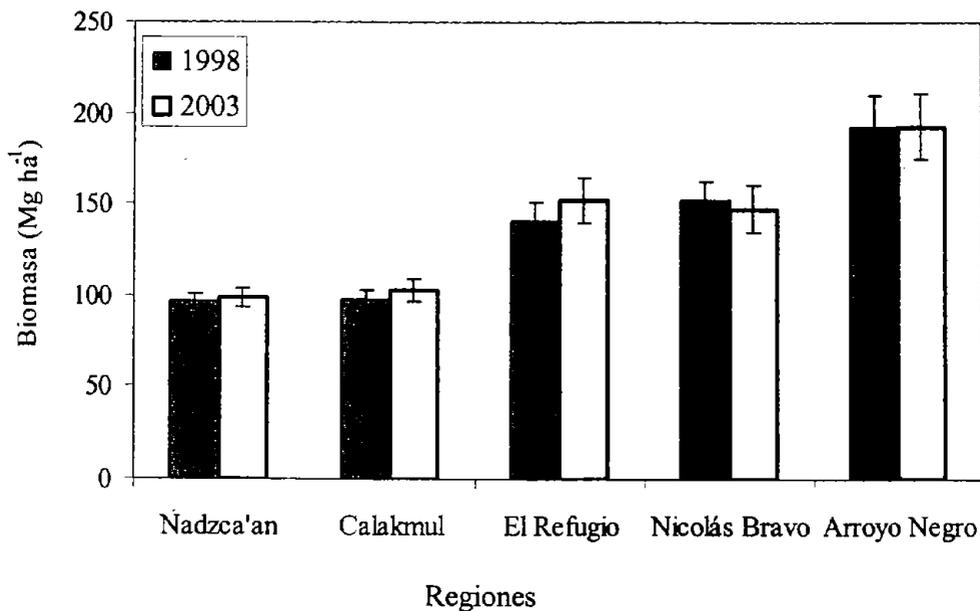


Figura 7. Biomasa promedio (\pm ee) estimada con la ecuación de Brown *et al.* (1989) en cinco regiones del Sur de la Península de Yucatán en los dos años considerados.

La biomasa calculada para los árboles de las diferentes categorías de diámetro dependió de la región tanto en 1998-99 ($X^2 = 217.34$, $P<0.001$) como en 2003 ($X^2 = 229.82$, $P<0.001$). Conforme aumenta la precipitación, la biomasa se concentra en las categorías de diámetro mayores. En Arroyo Negro la mayor parte de la biomasa correspondió a los árboles >40 cm DAP (98.06 Mg ha^{-1}) aun cuando su densidad es menor a los individuos de las otras categorías de DAP (Figura 8).

La biomasa aérea de los árboles con tallos múltiples difirió entre regiones ($F_{4,88}=7.9$, $p<0.001$) pero no hubo diferencia entre años ($F_{1,88}=0.05$, $P= 0.82$). La biomasa de

individuos con tallos múltiples disminuyó de acuerdo al gradiente de precipitación (Figura 6C). La biomasa de los árboles con tallos múltiples considerados <10 cm DAP estimada como un solo tallo y a partir de la suma de todos sus tallos fue diferente tanto en 1998 ($t=7.91$, g.l.=30, $p<0.001$) como en el 2003 ($t=6.25$, g.l.=30, $p<0.001$); para los árboles con tallos múltiples ≥ 10 cm DAP, también se registraron diferencias en cada año entre las dos formas de estimar su biomasa ($Z=10.77$, $p<0.001$ en 1998; $Z=10.31$, $p<0.001$ en 2003), y en todos los casos la estimación como un solo tallo fue mayor que la suma de la biomasa de todos los tallos.

5.3. DINÁMICA DE LOS ÁRBOLES EN EL BOSQUE MEDIANO

5.3.1. Crecimiento relativo en área basal

El crecimiento relativo de los árboles entre 5 y 10 cm de DAP fue diferente entre las regiones ($F_{4,42}=3.88$, $P<0.009$), pero no sucedió lo mismo con los árboles ≥ 10 cm DAP ($F_{4,42}=1.97$, $P=0.114$; Figura 9A). Los primeros presentaron un mayor crecimiento relativo en las regiones con menor precipitación. En las regiones más secas la tasa de crecimiento de los individuos entre 5 y 10 cm DAP fue mayor que la de los ≥ 10 cm DAP, pero en las regiones con mayor precipitación, Nicolás Bravo y Arroyo Negro este patrón se invierte (Figura 9A).

5.3.2. Crecimiento relativo en biomasa

El crecimiento relativo en biomasa ($Mgha^{-1}/año$) de los árboles menores y mayores 10 cm DAP no presentó diferencias entre las regiones ($F_{4,42}=1.72$, $P=0.16$, $F_{4,42}=1.49$, $P=0.22$, respectivamente). La tendencia en el crecimiento en biomasa de los árboles fue similar a la de área basal pero no se registraron diferencias entre las regiones en ninguno de los dos grupos de diámetro (Figura 9B).

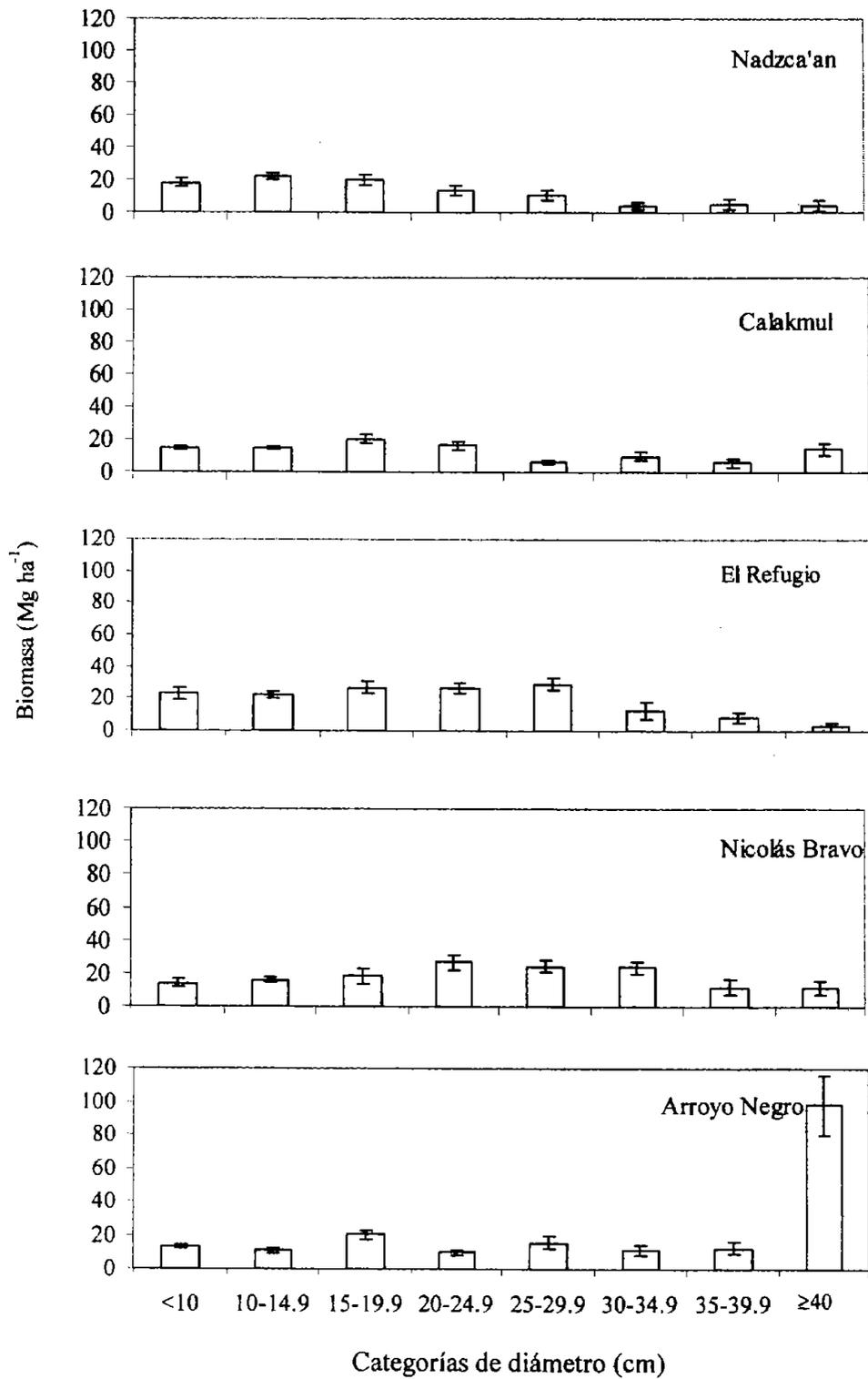
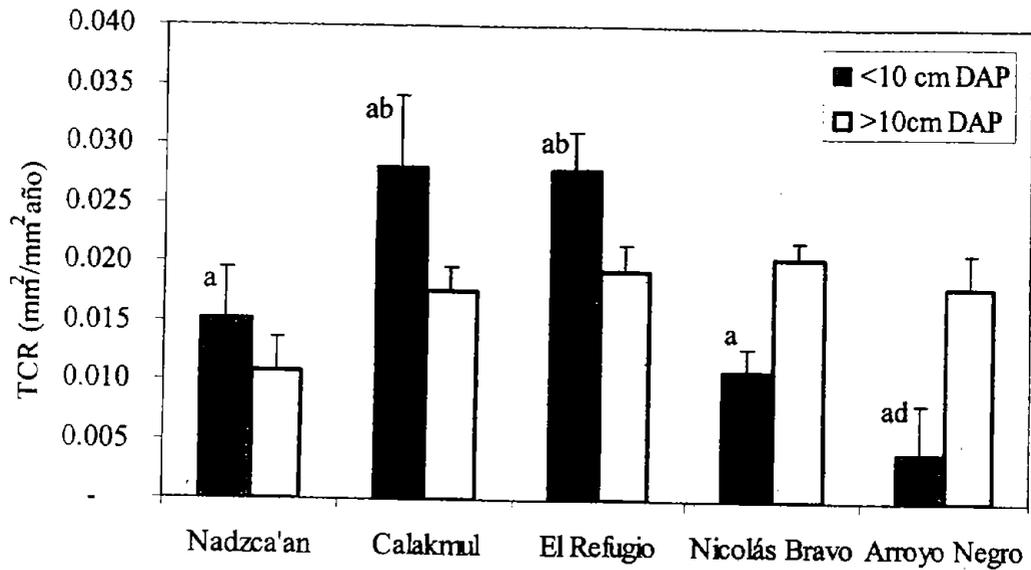


Figura 8. Biomasa aérea promedio (\pm ee) de árboles en el 2003 por categoría de diámetro en cinco regiones del sur de la Península de Yucatán. Los sitios están ordenados de menor a mayor precipitación.

A)



B)

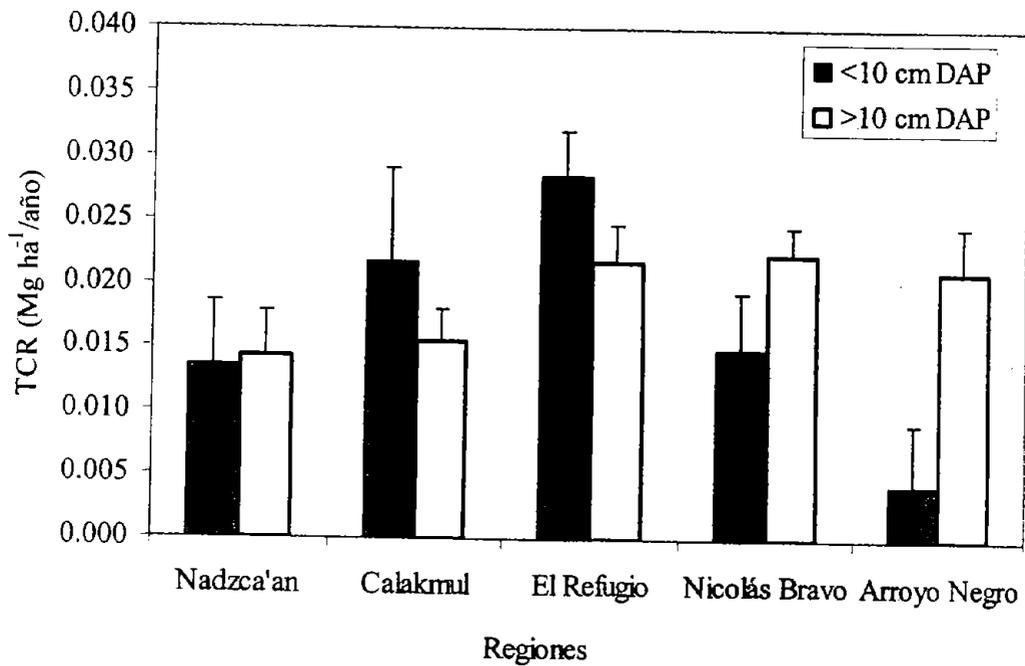


Figura 9. Tasa de crecimiento relativo promedio (TCR) en (A) área basal y (B) biomasa (\pm ee) de los árboles menores y mayores a 10 cm de DAP en cinco regiones del sur de la Península de Yucatán. Letras diferentes indican diferencias significativas entre regiones en los árboles < 10 cm DAP.

5.3.3. Mortalidad

La densidad de individuos muertos no difirió entre las regiones de estudio ($F_{4,42}=0.56$, $P=0.69$), ni se relacionó con el gradiente de precipitación de la zona. La densidad promedio de árboles muertos varió entre 95 ± 30.5 individuos ha^{-1} en Calakmul a 188 ± 101 individuos ha^{-1} en El Refugio. Respecto la densidad original de individuos en las parcelas, Nicolás Bravo registró el mayor porcentaje promedio de individuos muertos (8%) y en Nadzca'an el menor (5%). Los individuos <10 cm DAP presentaron mayor número promedio de individuos muertos (17.9 individuos ha^{-1}) que los árboles ≥ 10 cm DAP (6.6 individuos ha^{-1}) constituyendo 5 % y 8 % respectivamente de la densidad original en 1998.

La densidad promedio de individuos muertos en las seis condiciones mencionadas es dependiente de la región de estudio ($X^2= 409.8$, $P<0.001$), de tal forma que ciertas condiciones de muerte se asocian solamente con regiones específicas, pero no siguen una tendencia con la precipitación. Sólo en Nicolás Bravo (14%) y Arroyo Negro (25%) se registraron eventos de muerte por paso de camión de extracción (Figura 10). En general, la mayor parte de los individuos muertos se encontraron en pie (57%) y en segundo término caídos sin detectar la causa probable que lo produjo (26%). Se registró la muerte de palmas en Nicolás Bravo (cinco individuos, con un área basal de $0.40 m^2 ha^{-1}$), y en Arroyo Negro (dos individuos con $0.27 m^2 ha^{-1}$). De los árboles con tallos múltiples se registró la muerte de todos los tallos de un individuo en Arroyo Negro ocasionado por el camión de extracción, y tres en Nadzca'an encontrados en pie.

La tasa de mortalidad promedio en Nicolás Bravo y Arroyo Negro fue de 2.8%, seguidos de Calakmul 2.2%, Nadzca'an con 1.5% y El Refugio con 1.4%. Los individuos muertos correspondieron a 38 especies diferentes; *E. buxifolia* y *P. reticulata* constituyeron la mayor densidad de árboles muertos entre 5 y 10 cm DAP y, *E. buxifolia* y *L. yucatanensis* en los ≥ 10 cm DAP (Tabla 9).

Las especies de los árboles muertos en las cinco regiones fueron: *L. yucatanensis* en Nadzca'an; *E. buxifolia* y *K. ferreum* en Calakmul; *H. trilobata* y *L. yucatanensis* en El Refugio; *P. reticulata*, *C. yucatanensis*, *P. dioica* y *P. unilocularis* en Nicolás Bravo; y *E. buxifolia* en Arroyo Negro.

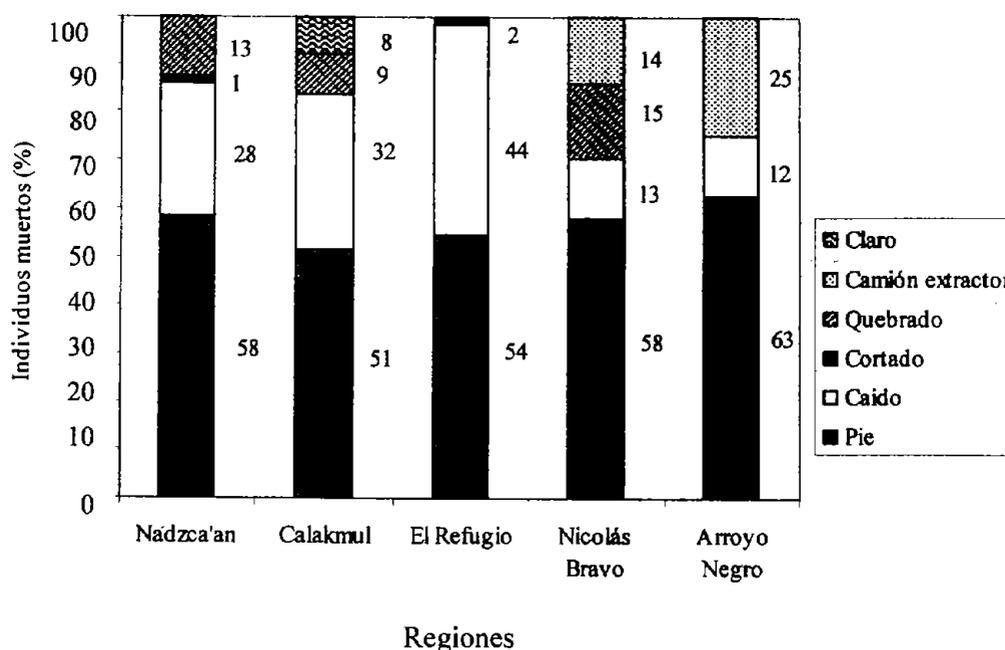


Figura 10. Porcentaje promedio de los individuos muertos en seis condiciones identificadas en las cinco regiones del sur de la Península de Yucatán. La n promedio de los individuos ha^{-1} muertos en las parcelas de Nádzca'an= 113 ± 33 , Calakmul= 95 ± 30 , El Refugio= 188 ± 101 , Nicolás Bravo= 183 ± 98 , y Arroyo Negro= 158 ± 75 .

5.4. ANÁLISIS DE CRECIMIENTO Y MORTALIDAD DE ESPECIES IMPORTANTES

La ecuación de crecimiento en área basal (AB) y biomasa de cuatro especies difirió entre las regiones, por lo que para predecir los incrementos en área basal o biomasa en estas especies se requiera utilizar la ecuación específica para cada región (Tabla 9). La pendiente de las ecuaciones de crecimiento para *T. canescens*, *M. zapota* y *L. yucatanensis* no fueron diferentes entre las regiones, pero sí su ordenada al origen (Tabla 10). Para *B. simaruba* y *E. buxifolia* no hubo homogeneidad de pendientes entre las regiones en AB ($F_{4,133}=9.54$, $p<0.001$; $F_{3,75}=2.99$, $P=0.036$, respectivamente) ni en la biomasa ($F_{4,133}=9.99$, $P<0.001$; $F_{3,75}=2.74$, $P=0.049$, respectivamente), pero si fueron diferentes entre regiones ($F_{4,133}=3.001$, $P=0.021$). Para *K. ferreum* se encontró heterogeneidad de pendientes, pero sólo en la biomasa ($F_{3,64}=3.83$, $P=0.014$).

En las especies *B. alicastrum*, *A. hottlei* y *P. unilocularis*, la ecuación de crecimiento no difirió entre las regiones (Tabla 10), por lo que se puede emplear una ecuación general para la predicción del incremento en ambas variables en el SPY (Tabla 9). Ésto también se registró para *K. ferreum* pero sólo con la relación al AB.

La tasa de crecimiento absoluta (TCA) en área basal y biomasa mostraron las diferencias detectadas previamente. La TCA en AB y biomasa presentaron tendencia a aumentar con la precipitación en las especies *M. zapota* y *B. alicastrum* (Figura 11). En *T. canescens* y *B. simaruba* ambas TCA presentaron un aumento en las tres regiones con menor precipitación, pero disminuyeron drásticamente en las regiones con mayor precipitación. Las especies restantes tuvieron una TCA muy variable entre las regiones. La mayor TCA en área basal se registró en *T. canescens* ($3.5 \pm 1 \text{ cm}^2 \text{ año}^{-1}$) y *B. simaruba* ($4.4 \pm 1 \text{ cm}^2 \text{ año}^{-1}$) en Nadzca'an.

La mortalidad de los árboles de las 10 especies consideradas no mostró un patrón asociado al gradiente de precipitación (Tabla 11).

Tabla 9. Ecuaciones de regresión lineal ($Y=b + mx$, donde Y = área basal ó biomasa en 2003, x =área basal ó biomasa en 1998-99), de las 9 especies de árboles (≥ 10 cm DAP) en las regiones con $n \geq 5$ individuos. Todas las ecuaciones fueron significativas ($P < 0.001$). Entre corchetes se da la n de cada regresión y en cada celda entre paréntesis se muestra el valor del (R^2).

	Área Basal	Biomasa
<i>T. canescens</i>		
Nadzca'an [42]	12.79 + 0.996 x (0.930)	5.93 + 1.004 x (0.936)
Calakmul [92]	18.25 + 0.973 x (0.935)	6.61 + 0.972 x (0.938)
El Refugio [13]	18.65 + 1.053 x (0.988)	9.98 + 1.055 x (0.986)
<i>M zapota</i>		
Nadzca'an [5]	3.74 + 1.039 x (0.999)	2.65 + 1.040 x (0.999)
Calakmul [42]	15.76 + 1.003 x (0.999)	6.30 + 1.006 x (0.997)
El Refugio [25]	21.30 + 1.039 x (0.996)	9.19 + 1.056 x (0.996)
Nicolás Bravo [15]	19.65 + 1.018 x (0.994)	6.17 + 1.041 x (0.996)
Arroyo Negro [12]	24.19 + 1.034 x (0.995)	10.71 + 1.048 x (0.994)
<i>L. yucatanensis</i>		
Nadzca'an [97]	9.29 + 0.912 x (0.943)	1.69 + 1.040 x (0.941)
Calakmul [48]	-1.35 + 0.899 x (0.925)	7.52 + 1.046 x (0.926)
El Refugio [5]	-25.84 + 0.929 x (0.997)	12.06 + 1.094 x (0.998)
<i>B. simaruba</i>		
Nadzca'an [36]	12.57 + 1.009 x (0.989)	4.482 + 1.042 x (0.991)
Calakmul [12]	27.94 + 1.081 x (0.996)	14.43 + 1.082 x (0.996)
El Refugio [33]	35.77 + 1.067 x (0.979)	16.43 + 1.094 x (0.977)
Nicolás Bravo [49]	-8.13 + 1.122 x (0.988)	-1.45 + 1.114 x (0.984)
Arroyo Negro [13]	34.32 + 0.973 x (0.992)	17.89 + 0.979 x (0.995)
<i>E. buxifolia</i>		
Nadzca'an [11]	-5.79 + 1.001 x (0.990)	0.77 + 1.015 x (0.996)
Calakmul [29]	19.19 + 0.821 x (0.843)	1.36 + 0.987 x (0.850)
Nicolás Bravo [17]	-16.19 + 1.100 x (0.991)	3.35 + 0.920 x (0.990)
Arroyo Negro [26]	6.28 + 0.923 x (0.975)	-0.34 + 1.062 x (0.979)
<i>K. ferreum</i> [69]		
Nadzca'an [5]	20.02 + 0.96 x (0.941)	-1.13 + 1.076 x (0.935)
Calakmul [47]		12.61 + 0.902 x (0.926)
El Refugio [17]		1.13 + 1.093 x (0.987)
<i>A. hottlei</i> [63]		
	10.32 + 1.004 x (0.858)	3.28 + 1.018 x (0.862)
<i>B. alicastrum</i> [133]		
	13.50 + 1.031 x (0.993)	9.44 + 1.026 x (0.994)
<i>P. unilocularis</i> [106]		
	14.47 + 1.001 x (0.993)	6.88 + 1.001 x (0.995)

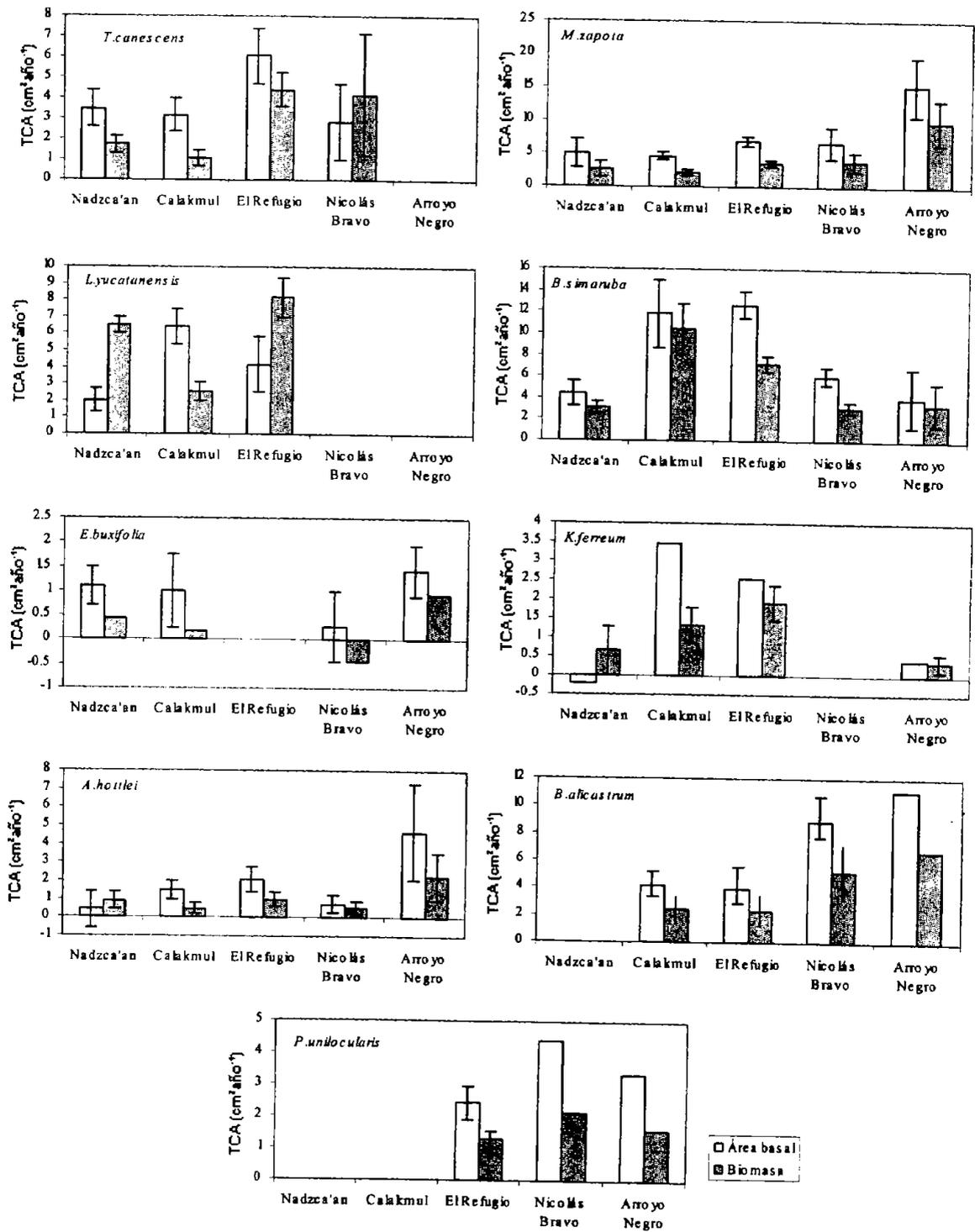
Tabla 10. Resumen de los ANCOVA para área basal y biomasa en las especies de árboles importantes en el SPY que cumplieron con los supuestos de la prueba. Un resultado significativo (*) indica que hubo diferencias entre las regiones. Para todas las ecuaciones en las que hubo homogeneidad de pendientes, la covariable (Área Basal o Biomasa en 1998-1999) fue significativa ($P < 0.001$).

Especie	Área Basal	Biomasa
<i>T.canescens</i>	$F_{4,147}=2.66, P=0.035^*$	$F_{4,147}=4.36, P=0.002^*$
<i>Mzapota</i>	$F_{4,93}=3.88, P=0.006^*$	$F_{4,93}=3.54, P=0.010^*$
<i>L.yucatanensis</i>	$F_{2,146}=10.97, P<0.001^*$	$F_{2,146}=6.19, P=0.003^*$
<i>B.alicastrum</i>	$F_{4,127}=0.97, P=0.427$	$F_{4,127}=1.06, P=0.381$
<i>A.hottlei</i>	$F_{4,65}=0.71, P=0.591$	$F_{4,65}=0.89, P=0.475$
<i>P.unilocularis</i>	$F_{3,101}=0.58, P=0.629$	$F_{3,101}=0.69, P=0.563$
<i>K.ferreum</i>	$F_{4,67}=1.07, P=0.380$	---

Tabla 11. Tasa de mortalidad para las 9 especies de árboles más importantes del bosque mediano en el Sur de la Península de Yucatán.

REGIÓN	Nadzca'an	Calakmul	El Refugio	Nicolás Bravo	Arroyo Negro
<i>Especie</i>					
<i>Thouinia canescens</i>	0.58	0.52	0.43	0	0.31
<i>Bursera simaruba</i>	0.56	0	0	0.61	0.50
<i>Brosimum alicastrum</i>	0	0	0.48	0.55	0
<i>Manilkara zapota</i>	0	0	0	0.49	0
<i>Krugiodendron ferreum</i>	0.37	0.52	0	0	0
<i>Ampelocera hottlei</i>	0	0	0	0	0.55
<i>Eugenia buxifolia</i>	0	0.59	A	0	0.36
<i>Lonchocarpus yucatanensis</i>	0.63	0.40	0.28	A	A
<i>Pouteria unilocularis</i>	A	A	0	0.54	0.54
<i>Gymnopodium floribundum</i>	0	0	0	A	A

A= Ausencia de individuos en esa región. 0= no hubo mortalidad en el 2003



Regiones

Figura 11. Tasa de crecimiento absoluto en área basal ($\pm ee$) y biomasa en las 9 especies de árboles más importantes de árboles del BM del SPY.

6. DISCUSIÓN

6.1. ESTRUCTURA DEL BOSQUE MEDIANO

6.1.1. Densidad y área basal de individuos con uno y varios tallos

La densidad total de árboles en el SPY no se relacionó con el gradiente de precipitación cuando se consideran todos los árboles ≥ 5 cm DAP contrario a lo planteado en la hipótesis, ya que El Refugio fue la región con mayor densidad (Figura 2). Esto puede deberse a que en los BM de El Refugio, que tiene una precipitación intermedia, se esté favoreciendo la regeneración de árboles pequeños, como consecuencia de una alta perturbación humana actual. Esta regeneración puede estar relacionada con la mayor entrada de luz que hay en los bosques de El Refugio por tener un dosel más abierto.

Al analizar la estructura de tallas de la comunidad de árboles entre las cinco regiones de estudio, si se encuentra un patrón asociado con la precipitación (Figura 3). El número de individuos en las diferentes categorías de diámetro, exhiben una estructura de tamaños en forma J invertida en las cinco regiones de estudio, lo que concuerda con la estructura de tallas de otros BTES con diferente precipitación (Kelly *et al.*, 1988; Swaine *et al.*, 1990; Whigham *et al.*, 1990; Singh y Singh, 1991; Martínez- Yrizar *et al.*, 1992; Josse y Balslev, 1994; Ray y Brown, 1995; Whigham *et al.*, 1998; Gillespie *et al.*, 2000; Segura *et al.*, 2002; Jaramillo *et al.*, 2003; Durán, 2004; White y Hood, 2004). Esta forma en la estructura de tamaños en el SPY se debe a que la mayoría de los individuos se concentra en la menor categoría de diámetro considerada (5-9.9 cm DAP) y su densidad disminuye exponencialmente hacia las clases de tamaño más grandes (Figura 3). Sin embargo, hay un aumento en la densidad de individuos en categorías diamétricas mayores conforme aumenta la precipitación, lo cual había sido reportado para bosques sucesionales de esta región (Read y Lawrence, 2003).

La distribución de individuos en forma J invertida, refleja que en los BM del SPY se están dando procesos de regeneración por la densidad de árboles pequeños en todas las regiones (aún cuando no se midieron los árboles que alcanzaron 5 cm DAP en el 2003), y que la presencia de individuos de diámetro >30 cm DAP está limitado por la menor precipitación en las regiones de Nadzca'an, Calakmul y El Refugio, lo cual no se observa para Nicolás Bravo y Arroyo Negro.

En Nicolás Bravo y Arroyo Negro la mayor densidad de árboles >30 cm DAP se puede deber a que una mayor precipitación origina mayor productividad del sistema. En concreto, se ha sugerido que sitios con mayor precipitación en el SPY aumenta la

producción y tasa de descomposición de hojarasca, lo que incrementa la tasa de circulación de fósforo, que es el nutriente limitante en la región (Campos *et al.*, 1998; Lawrence y Foster, 2002). En términos de estructura, esto se traduce a que en las regiones con mayor precipitación hay árboles más grandes, pero menos densos. La mayor densidad de árboles > 40 cm DAP en Nicolás Bravo y Arroyo Negro propicia que en estas regiones haya mayor actividad de extracción forestal.

La distribución de tamaños con forma de J invertida se ha reportado como una característica estructural que se mantiene constante a través del tiempo (Swaine *et al.*, 1990), lo cual coincide con este estudio ya que tanto en 1998 como en el 2003 se registró esta forma de distribución.

En el SPY registramos una densidad de árboles ≥ 10 cm DAP en Arroyo Negro cinco veces mayor que la reportada por Read y Lawrence (2003) aún cuando se registró muerte de individuos por el paso del camión de extracción. Estas diferencias pueden atribuirse a que estas autoras registraron indicios de corta reciente en esa región y a que sólo consideraron dos parcelas de 500 m² en bosque maduro, y en este trabajo fueron ocho parcelas sin perturbación en 1998-99, lo que deja ver la influencia en las estimaciones por el diseño de muestreo en la misma región. Lo que si es de notar que estas autoras encontraron árboles recientemente cortados en Arroyo Negro en áreas diferentes a la de este estudio, mostrando que la extracción forestal es un actividad común y extensiva en la región que puede conducir a procesos de deforestación.

El análisis de probabilidades de transición, permanencia, retrogresión y mortalidad que se realizó con las categorías de diámetro no mostró un patrón con relación al gradiente de precipitación (Figura 4), lo que deja ver que es difícil establecer patrones en cada región sobre el comportamiento demográfico de los árboles con base en las probabilidades de cada evento en la distribución de tamaños, como se hace comúnmente a nivel poblacional. Esta ausencia de patrones quizá se deba a que se consideraron varias especies con tasa de crecimiento diferente, y a que el tiempo y esfuerzo de muestreo posiblemente fue insuficiente (Phillips, 1998). De ahí que este tipo de análisis no proporcionó información confiable sobre la dinámica de los árboles a través de sus categorías de diámetro en las diferentes regiones de este estudio, que pudieran relacionarse en el mismo sentido que el gradiente de precipitación. Posiblemente con un diseño experimental más detallado se pudiera encontrar algún patrón en este tipo de análisis de probabilidades.

El área basal en el SPY presentó tendencia a aumentar con el gradiente de precipitación de acuerdo a lo predicho, y coincide con reportes previos en BTES con precipitación similar a la de nuestra zona de estudio (Murphy y Lugo, 1986a; Reich y Borchert, 1984; Whigham *et al.*, 1990). La mayor proporción del área basal en las regiones de Nicolás Bravo y Arroyo Negro (Figura 5) la aportan los árboles ≥ 10 cm DAP aún cuando su densidad es pequeña, por la influencia de la precipitación en el movimiento de nutrimentos ya comentada, que se traduce en el aumento del área basal de los árboles y por tanto menos individuos por unidad de área en estas regiones (Campos *et al.*, 1998; Lawrence y Foster, 2002; Segura *et al.*, 2002); ésta es la razón por la que los bosques del SPY tienen un área basal mayor comparada con otros bosques (Tabla 1), aun cuando no se consideraron los individuos < 5 cm DAP que constituyen una proporción no despreciable en los bosques de la zona de estudio (Read y Lawrence, 2003).

El área basal registrada por Read y Lawrence (2003) en bosques maduros del SPY (34.45 a 42.63 $\text{m}^2 \text{ha}^{-1}$) es similar a la registrada en este estudio. Sin embargo en dicho estudio se incluyeron el área basal de árboles, palmas y lianas > 1 cm DAP, y el 15% del área basal se daba por individuos con DAP 1-5.9 cm. De haber incluido a todos los tallos > 1 cm en este estudio, muy probablemente se hubiera encontrado mayor área basal que la reportada por Read y Lawrence. Esta diferencia puede deberse al mayor área muestreada en el presente trabajo.

Es interesante observar que la estimación de área basal de este estudio es similar a la reportada para Chamela, Jalisco, a pesar de que ambos sitios difieran notoriamente en precipitación, y en estructura (Durán, 2004). Los bosques de este estudio también presentaron valores de área basal comparables con los de otra región del estado de Quintana Roo (Whigham *et al.*, 1990; Harmon *et al.*, 1995).

La presencia de árboles con tallos múltiples es una característica particular de los BTES y especialmente de aquellos que han sufrido distintas perturbaciones naturales o por acción humana (Murphy y Lugo, 1995), aunque también se presentan en otras comunidades vegetales, como los bosques de encino (Bonfil *et al.*, 2004). La densidad y área basal de árboles con tallos múltiples coincide con lo planteado en las hipótesis, ya que fueron mayores en las regiones con menor precipitación (Nadzca'an, Calakmul y El Refugio; Figura 6 A y B) y que han sufrido mayor perturbación en el pasado reciente. Las perturbaciones pudieron generar un dosel más abierto y posiblemente condiciones

ambientales más secas al haber mayor entrada de luz. Estos factores pueden promover el desarrollo de rebrotes y la ramificación en los árboles (Dunphy *et al.*, 2000).

En BTES con menor precipitación que en el SPY, se ha encontrado una mayor cantidad de árboles con tallos múltiples (Murphy y Lugo, 1986 b, 1995; Lott *et al.*, 1987; Castellanos *et al.*, 1991; Martínez-Yrizar *et al.*, 1992; Smith y Vankat, 1992; Ray y Brown, 1995; González y Zak, 1996; Dunphy *et al.*, 2000). Es posible que el número de individuos con tallos múltiples en el SPY sea menor a esos sitios debido a que recibe mayor precipitación. Es interesante hacer notar que en nuestro sitio de estudio *Bursera simaruba* si presentó individuos con tallos múltiples, a diferencia de lo reportado por Dunphy *et al.* (2000).

El desarrollo de tallos múltiples en el SPY puede ser un proceso natural en el bosque ya que estos individuos marcados en 1998 no tenían evidencia de formación de rebrotes por cortes previos, al igual que en Guanica, Puerto Rico (Dunphy *et al.*, 2000). La formación de tallos múltiples también puede ser una característica inherente a la especie de árbol ya que más del 95% de los individuos de *G. floribundum* presentan esta forma de crecimiento con un máximo de 14 tallos.

6.2. ESTIMACIÓN DE BIOMASA AÉREA

En la biomasa estimada sí se registró la tendencia esperada con relación al gradiente de precipitación, donde la región que recibe la mayor cantidad anual de precipitación (Arroyo Negro) posee la mayor biomasa arbórea (Figura 7). Sin embargo, no se registró la acumulación de biomasa a través del tiempo lo que podría interpretarse como que los bosques del SPY no están almacenando biomasa después de 1,000 años de sucesión desde el abandono de la civilización maya, y a pesar de las perturbaciones recientes que han sufrido durante el periodo de la explotación del chicle, caoba y cedro; y que están funcionando principalmente como reservorios de carbono, aunque habría que evaluar con más detalle los flujos.

El aumento de biomasa registrado en la región más húmeda y en las categorías más grandes de diámetro (que constituyen la mayor proporción de la biomasa en esta región), con la precipitación (Figura 8) corresponde a lo planteado, y puede ser reflejo de la mayor productividad en el sistema asociado a una precipitación mayor (Murphy y Lugo, 1986; Lawrence y Foster, 2002). Este análisis de biomasa respecto la estructura de tamaños no se

ha reportado para otros BTES, y deja ver como la mayor precipitación de las regiones permite que los árboles formen más biomasa y por tanto alcancen mayor diámetro, al contrario de las regiones más secas donde la precipitación sería una limitante para la presencia de árboles de diámetro mayor que comprendan mayor biomasa. Además la distribución de la biomasa por categoría de tamaño permite ver el impacto que tendría la pérdida de individuos de cierto DAP en la biomasa de los bosques influyendo también en los ciclos biogeoquímicos especialmente de carbono.

Cairns *et al.* (2003) registraron una subestimación del 31% en la biomasa aérea total en bosques de Q. Roo (árboles >1 a 63 cm DAP) con la ecuación de Brown *et al.* (1989) con relación a la cuantificada por ellos mediante cosecha de individuos, por lo que deja abierta la posibilidad de que algo similar suceda con la estimación para el SPY, y entonces la biomasa se incrementaría en aproximadamente 30.51 Mg ha⁻¹ en Nadzca'an y en 59.78 Mg ha⁻¹ en Arroyo Negro, aumentando la cantidad de carbono almacenada y que puede ser incorporada al sistema por la muerte de árboles, o a la atmósfera en el caso de que se talaran o quemaran estos bosques. La estimación de la biomasa mediante la ecuación de Brown *et al.* (1989) en el SPY tiene limitantes en cuanto a que se eligió considerando la precipitación para la que recomienda y por el intervalo de diámetro de los árboles más cercano al de la zona de estudio, sin embargo, lo ideal sería realizar un muestreo destructivo de los árboles en el SPY y evaluar cual es el grado de error respecto de la estimación con la ecuación, como en el estudio de Cairns *et al.* (2003).

La biomasa estimada en el SPY al igual que el área basal, es similar a otros BTES de la Península de Yucatán por su similitud en precipitación, características ambientales y estructurales (Harmon *et al.*, 1995; Cairns *et al.*, 2000, 2003). Sin embargo difiere de otras estimaciones en BTES debido a diferencias en la densidad de árboles por categorías de diámetro (Singh y Singh, 1991; Delaney *et al.*, 1997), al impacto de perturbaciones pasadas en los bosques (Lambert *et al.*, 1980; Murphy y Lugo, 1986b), y a la diferencia entre los métodos de estimación (Tabla 3) con lo que se refuerza la idea del muestreo destructivo para comparaciones más exactas.

La biomasa comprendida en los árboles con tallos múltiples (Figura 6C) siguió el mismo patrón que el registrado en densidad y área basal. En las regiones con menor precipitación aumentó la densidad de individuos con esta forma de crecimiento, lo que se reflejó en su mayor contribución al área basal y biomasa en dichas regiones.

La diferencia en la estimación de biomasa de los árboles con tallos múltiples a partir de un diámetro como sólo tallo o como la suma de la biomasa de todos sus tallos lleva a pensar que habría que definir cual es la más adecuada con base en una comparación entre estas formas de estimación y la obtenida por experimentos de cosecha destructiva de estos árboles. Los resultados obtenidos con relación a los individuos con tallos múltiples son de particular interés ya que el SPY sería una región idónea para evaluar con más detalle aspectos ecofisiológicos relacionados con esta forma de crecimiento a través del gradiente de precipitación.

La incertidumbre en la biomasa estimada en este estudio por la presencia de palmas fue baja debido a la densidad de estos individuos en las regiones donde se encontraron. Sin embargo, emplear una ecuación de biomasa que considere sólo diámetro incorpora cierto error debido a que las palmas crecen en altura y no en diámetro, por lo que es importante no sólo desarrollar una ecuación para estimar la biomasa particular para cada bosque sino también para esta familia de plantas. Si no es posible desarrollar una ecuación propia para cada especie de palma, conviene considerar su diámetro y altura para posteriormente estimar biomasa por volumen (Brown, 1997), lo cual no se pudo hacer en este trabajo por no contar con los datos de altura para 1998-99.

La baja aportación de las palmas en la biomasa del SPY también se ha reportado por Read y Lawrence (2003) ya que sólo registraron palmas en Nicolás Bravo con una biomasa de 0.7 Mg ha^{-1} mucho menor a la registrada en este estudio. Sin embargo estas autoras no reportan palmas en sus dos parcelas de Arroyo Negro, cuando en este estudio se registraron en mayor densidad y con mayor biomasa que en Nicolás Bravo, lo cual se puede atribuir a las diferencias en los sitios muestreados y otras discrepancias metodológicas. En otros BTES la densidad y biomasa que constituyen las palmas es muy baja como en el SPY (Lambert *et al.*, 1980) ya que no constituyen palmares ni son un componente importante en el subdosel como en algunos bosques lluviosos.

Cuando la estimación de biomasa se realiza mediante ecuaciones alométricas, es importante elegirla con base en las características de precipitación del bosque donde fueron desarrolladas y de los parámetros de diámetro que consideran. Previamente se comentó porque no se utilizó la ecuación de Cairns *et al.* (2003) en este estudio. Las ecuaciones alométricas desarrolladas en Chamela por Martínez-Yrizar *et al.* (1992), no se consideraron apropiadas para el SPY porque subestiman la biomasa en aproximadamente 50% e incorporaran más incertidumbre en el estimado (Read y Lawrence, 2003) debido a varias

razones. Entre ellas están que la precipitación de Chamela es menor (707 mm) que la del SPY, el intervalo de diámetro sugerido está más sesgado a valores pequeños, y los parámetros de altura y densidad de la madera que consideran estas ecuaciones no se midieron en los árboles del SPY, por lo que habría que estimarlos y esto incorporaría más error. Por las diferencias en precipitación y estructurales entre los bosques de Chamela y el SPY la biomasa estimada en este estudio es mayor que la reportada para los bosques de Chamela (Castellanos *et al.*, 1990; Martínez-Yrizar *et al.*, 1992; Jaramillo *et al.*, 2003; Tabla 3).

6.3. DINÁMICA DE LOS ÁRBOLES EN EL BOSQUE MEDIANO

6.3.1. Crecimiento relativo en área basal

La tasa de crecimiento relativo en área basal no presentó diferencias entre las regiones de acuerdo al gradiente de precipitación como se había planteado (Figura 9A). La mayor tasa de crecimiento de los árboles <10 cm DAP en las regiones con menor precipitación podría deberse a que estos árboles disponen de más luz por encontrarse en bosques con un dosel más abierto, lo cual se refleja en una mayor densidad de individuos pequeños y en su mayor tasa de crecimiento; al contrario las regiones más húmedas tiene un dosel más cerrado que disminuye la entrada de luz al subdosel, traduciéndose probablemente en la menor tasa de crecimiento de los individuos <10 cm DAP, por una mayor competencia o supresión entre ellos. La alta mortalidad de individuos en El Refugio puede estar promoviendo la regeneración de árboles al dejar claros, su mayor tasa de crecimiento y densidad.

En Arroyo Negro se registró el menor crecimiento relativo en árboles >10 cm DAP posiblemente por una mayor densidad de árboles >30 cm DAP los cuales crecen a tasas más lentas quizá por ser senescentes.

La tasa de crecimiento anual promedio en diámetro para los bosques del SPY fue de $0.0079 \text{ mm año}^{-1}$, con un intervalo promedio de 0.0018 a 0.01 mm año^{-1} para los árboles <10 cm DAP, y de 0.0062 a $0.0096 \text{ mm año}^{-1}$ para los árboles ≥ 10 cm DAP, las cuales son mucho menor que el extremo inferior del intervalo de crecimiento reportado para bosques húmedos (precipitación anual >2,000 mm). En bosques de Malasia la menor tasa de crecimiento fue 0.4 mm año^{-1} (Manokaran y Kochummen, 1987); 0.62 mm año^{-1} en Ghana (Swaine *et al.*, 1987); 1 mm año^{-1} en Ecuador (Korning y Balslev, 1994); 7.1 mm año^{-1} en

Isla de Barro Colorado (Condit *et al.*, 1995) y 5 mm año^{-1} en La Selva, Costa Rica (Clark y Clark, 1999). Estas elevadas tasas de crecimiento se deben a las condiciones de precipitación, vegetación y dinámica del bosque propia de los bosques húmedo y muy diferente a la de los BTES, o por la dificultad de comparación entre estos estudios por las diferencias en el método y medidas (diámetro o circunferencia) empleados para obtenerlas, y porque consideran el crecimiento de todos los árboles marcados a la altura del pecho sin diferenciar en clases de diámetro.

Los censos de 1998-99 y 2003 se realizaron en época de secas de ahí que los valores negativos en la tasa de crecimiento pueden estar reflejando el encogimiento de los árboles y/o la variación en la precipitación entre años (Baker *et al.*, 2002). Los valores negativos fueron más frecuentes en los árboles $\geq 10 \text{ cm DAP}$ lo que pudo hacer disminuir su tasa promedio de crecimiento.

6.3.2. Crecimiento relativo en biomasa

El crecimiento relativo en biomasa no mostró diferencias entre regiones y además fue muy bajo. Aun cuando no hubieron diferencias, la tasa de crecimiento de los árboles $<10 \text{ cm DAP}$ sobrepasa la de los $\geq 10 \text{ cm DAP}$ y con las mismas tendencias entre regiones, por razones similares a las ya explicadas para el crecimiento en área basal (Figura 9B).

Otra razón de lo registrado para el crecimiento en área basal y biomasa podría ser que las perturbaciones antropogénicas pasadas pueden promover cambios estructurales en el bosque que se traducen actualmente en esta dinámica de crecimiento.

6.3.3. Mortalidad

El número de individuos muertos en el SPY no aumentó conforme disminuyó la precipitación de las regiones, como reportan Whigham *et al.* (1990) en Q. Roo y Segura *et al.* (2002) en Chamela. En El Refugio, que tiene un precipitación intermedia, se registró la mayor mortalidad de árboles, la cual ocurrió en mayor proporción en individuos $<10 \text{ cm DAP}$, como reportan Swaine *et al.* (1990) para bosques secos de Ghana, pero a diferencia de lo reportado por Swaine *et al.* (1987a) para bosques tropicales. Se registró que la mayoría de los individuos muertos fueron $<10 \text{ cm DAP}$ y no los más grandes, al

contrario de lo reportado por Swaine *et al.* (1987a). Esto podría deberse a que los árboles <10 cm DAP son más susceptibles que los grandes al estrés hídrico durante los periodos de sequía estacional en todas las regiones pero especialmente en El Refugio que tiene un dosel más abierto, y por procesos de competencia al ser más densos. La muerte de árboles grandes se registró en menor proporción porque se debería principalmente a procesos de senescencia.

La densidad de individuos en las condiciones de muerte registradas no muestra algún patrón asociado con el gradiente de precipitación de la misma forma que para Chamela (Durán, 2004). La mayoría de los árboles murieron en pie (Figura 10), lo cual ya ha sido reportado para otros BTES (Murphy y Lugo, 1986b; Swaine *et al.*, 1987a; Jaramillo *et al.*, 2003 y Duran, 2004). Esto está relacionado a procesos naturales como senescencia, ataques de patógenos o insectos, herbívoros, o una combinación de éstos (Swaine *et al.*, 1987a), y con el estrés hídrico al que están sujetos los árboles durante los periodos estacionales de sequía (Gale y Barford, 1999). La caída de árboles es la segunda condición de muerte en las diferentes regiones en el SPY similar a lo registrado en Chamela por Durán (2004), sin embargo no se pudo determinar en el campo su posible causa. La caída de árboles pudiera deberse a la acción de eventos climáticos esporádicos en la zona (vientos fuertes durante la época de huracanes, tormentas eléctricas y/o nortes), a la caída natural, o provocada por la caída de otros árboles.

Es importante resaltar que sólo en las regiones de Arroyo Negro y Nicolás Bravo se registraron árboles muertos por la entrada del camión de extracción de madera (Figura 10), y todos de la especie *P. reticulata* (Tabla 9). La muerte de árboles por la entrada del camión refleja la destrucción de estas máquinas al realizar explotación forestal en la zona, puesto que los árboles de *P. reticulata* no tienen importancia comercial ni se encontraron como troncos cortados para estos fines. Este hecho lleva a recomendar nuevamente la protección de las áreas de Nicolás Bravo y Arroyo Negro como áreas aún potenciales para explotación forestal pero con la reglamentación adecuada.

La mortalidad registrada en el SPY varía en comparación con otros BTES, por la dinámica de los árboles en el bosque (edad del bosque, etapa de sucesión), y por perturbaciones externas naturales como los huracanes (Murphy y Lugo, 1986b; Jaramillo *et al.*, 2003; Durán, 2004).

La tasa de mortalidad anual fue mayor (1.4 a 2.8%) al intervalo reportado en otros BTES (Swaine *et al.*, 1987b, 1990; Whigham *et al.*, 1990; Martínez-Yrizar *et al.*, 1992),

probablemente por la susceptibilidad de cada región a diferentes eventos climáticos, edad de los árboles del bosque, o a las actividades que se desarrollan en cada zona, sin embargo fue similar a la registrada por Durán (2004) en Chamela donde evalúa con más detalle el proceso de mortalidad de árboles considerando sus condiciones de muerte, en diferentes periodos de tiempo.

La tasa de mortalidad registrada en el SPY es similar a la reportada en estudios en bosques tropicales lluviosos (1 a 2% anual o ligeramente > 2%), probablemente debido a que en este estudio se midieron árboles ≥ 5 cm DAP y en esos trabajos sólo incluyen árboles ≥ 10 cm DAP (Lieberman *et al.*, 1985; Lieberman y Lieberman, 1987; Manokaran y Kochummen, 1987; Swaine *et al.*, 1987b; Milton *et al.*, 1994; Condit *et al.*, 1995). Esta similitud en la tasa de mortalidad podría deberse a una dinámica similar de estos bosques con relación a la mortalidad, ó a que en este estudio hubo mayor mortalidad de individuos pequeños y por acción humana, lo que pudo aumentar la tasa de mortalidad obtenida.

La tasa de mortalidad estimada para el SPY con la corrección de Sheil *et al.* (1995) es comparable con la de otros bosques tropicales donde utilizan otra fórmula (Swaine *et al.*, 1987a; Milton *et al.*, 1994), ya que se obtuvo una tasa baja de mortalidad (1.4 a 2.8%), lo que daría una discrepancia muy baja de sólo 0.02% entre ambas formas de estimación (Sheil *et al.*, 1995).

6.4. ANÁLISIS DE CRECIMIENTO Y MORTALIDAD DE ESPECIES IMPORTANTES

El análisis de crecimiento por especie realizado mediante ecuaciones de crecimiento no se ha reportado para otros BTES. Aunque hay reportes de diferencias en área basal a través del tiempo, no se proporcionan ecuaciones útiles en la predicción de este incremento a través del tiempo para especies particulares.

El crecimiento en área basal y biomasa en cuatro de las 9 especies de árboles más importantes del SPY si responde a la precipitación de cada región, pero las especies restantes no mostraron este comportamiento.

Los árboles de las especies *T. canescens*, *M. zapota*, *L. yucatanensis*, *B. simaruba* y *E. buxifolia* tienen un crecimiento en área basal y biomasa que está relacionado con las características ambientales y/o precipitación de cada región en el SPY (Figura 11) de ahí

que para su aprovechamiento se deba considerar este aspecto; sólo los árboles de *M. zapota* muestran un crecimiento mayor con el aumento de la precipitación, originando individuos más grandes en Arroyo Negro por lo que la actividad chiclera sea importante en esta región. Las especies restantes no muestran una variación en su crecimiento relacionado con la precipitación de las regiones, por lo que se adaptan a diferentes condiciones sin modificar su incremento en área basal y biomasa.

Las ecuaciones de crecimiento obtenidas para cada especie pueden ser utilizadas para estimar el área basal y la biomasa de individuos de estas especies a futuro, siempre que se tomen en cuenta que dependiendo de la especie se utilizará una ecuación para cada región o una general.

La tasa de crecimiento en área basal ($\text{cm}^2 \text{ año}^{-1}$) para ocho de las nueve especies de árboles consideradas en este estudio ya han sido reportadas para los bosques de Q. Roo, sin embargo hay muchas discrepancias que dificultan su comparación. Las especies *T. canescens*, *M. zapota*, *B. simaruba*, *B. alicastrum*, *K. ferreum* y *E. buxifolia* mostraron una tasa de crecimiento similar a la de los bosques entre Cancún y Puerto Morelos, Q. Roo; *L. yucatanensis* y *P. unilocularis* mostraron mayor crecimiento en el SPY que en Q. Roo, pero en ese estudio estimaron su crecimiento con un sólo individuo (Whigham *et al.*, 1990). Además en Q. Roo se sobreestima la tasa de crecimiento de estas especies debido a que se consideraron los crecimientos negativos de los árboles como cero, aun cuando está reportado que se pueden dar decrementos en el tiempo por encogimiento del árbol debido a estrés hídrico, o por su etapa de vida (Daubenmire, 1972; Borchert, 1980; Lieberman, 1982; Reich y Borchert, 1982, 1984; Swaine *et al.*, 1990; Sheil, 1995). Bullock (1997) reanaliza los datos de Whigham *et al.* (1990), del crecimiento en área basal de estas especies (sin especificar el método utilizado) y confirma su relación con la precipitación sólo en *Brosimum alicastrum* pero no en las especies restantes, lo que muestra la inexactitud de los datos de Q. Roo.

Esta variación en las respuestas del crecimiento a factores ambientales como la precipitación, deja ver que es difícil encontrar patrones generales de crecimiento para una especie en particular y será más difícil registrarla para regiones completas como lo obtenido en este estudio en la parte de crecimiento relativo del bosque, debido a la gran variación interespecífica que existe dentro de ellas, y a que cada combinación particular de factores ambientales (luz, nubosidad, estrés hídrico) influirá de diferente forma en el crecimiento.

La mortalidad de los árboles de las diferentes especies no se relacionó con el patrón planteado respecto a la precipitación, y es difícil también establecerlo cuando no se registraron individuos de estas especies en todas las regiones de estudio.

7. CONCLUSIONES GENERALES

Las estructura y biomasa de los BM del SPY si está relacionada con el gradiente de precipitación de las regiones de estudio, ya que conforme aumenta la precipitación aumenta la productividad del sistema lo que se refleja en la mayor densidad de árboles de diámetro grande, aumento del área basal y de la biomasa la cual se concentra en los árboles grandes. Los bosques del SPY no acumularon biomasa en el periodo de estudio ni área basal, probablemente por las tasas de crecimiento relativo tan bajas de los árboles, por lo que podría pensarse que están funcionando principalmente como reservorios de carbono. Asimismo los bosques del SPY tienen una gran cantidad de biomasa en pie mayor a la de otros BTES, lo que refleja el impacto que podría tener la tala de estos bosques, especialmente en las regiones de Nicolás Bravo y Arroyo Negro donde se se concentra la mayor biomasa y está realizando la extracción forestal en forma extensiva.

La dinámica de los BM del SPY muestra procesos de regeneración de árboles (aun cuando no se midió la tasa de recambio en este estudio) por la mayor densidad de individuos pequeños. Sin embargo el desarrollo de árboles de diámetro grande puede estar limitado en las regiones con menor precipitación, ya que su densidad es mucho menor comparada con la de las regiones más húmedas. La asociación de menor precipitación con mayor entrada de luz puede estar promoviendo la formación de rebrotes, de ahí que en Nadzca'an se concentre la mayor densidad, área basal y biomasa de árboles con tallos múltiples.

El crecimiento en área basal y biomasa diferencial entre regiones de cinco de las especies (*T. canescens*, *M. zapota*, *L. yucatanensis*, *B. simaruba* y *E. buxifolia*) de árboles consideradas, deja ver la influencia de la precipitación y/o condiciones ambientales diferentes de cada sitio en el crecimiento en área basal y biomasa de los árboles. Por lo anterior se sugiere para esas cinco especies una ecuación específica para estimar el crecimiento en área basal y biomasa en cada región. Al contrario, *B. alicastrum*, *A. hottlei*, *P. unilocularis* son especies que se pueden establecer en cualquier región sin modificar su

La mortalidad de los árboles de las diferentes especies no se relacionó con el patrón planteado respecto a la precipitación, y es difícil también establecerlo cuando no se registraron individuos de estas especies en todas las regiones de estudio.

7. CONCLUSIONES GENERALES

Las estructura y biomasa de los BM del SPY si está relacionada con el gradiente de precipitación de las regiones de estudio, ya que conforme aumenta la precipitación aumenta la productividad del sistema lo que se refleja en la mayor densidad de árboles de diámetro grande, aumento del área basal y de la biomasa la cual se concentra en los árboles grandes. Los bosques del SPY no acumularon biomasa en el periodo de estudio ni área basal, probablemente por las tasas de crecimiento relativo tan bajas de los árboles, por lo que podría pensarse que están funcionando principalmente como reservorios de carbono. Asimismo los bosques del SPY tienen una gran cantidad de biomasa en pie mayor a la de otros BTES, lo que refleja el impacto que podría tener la tala de estos bosques, especialmente en las regiones de Nicolás Bravo y Arroyo Negro donde se se concentra la mayor biomasa y está realizando la extracción forestal en forma extensiva.

La dinámica de los BM del SPY muestra procesos de regeneración de árboles (aun cuando no se midió la tasa de recambio en este estudio) por la mayor densidad de individuos pequeños. Sin embargo el desarrollo de árboles de diámetro grande puede estar limitado en las regiones con menor precipitación, ya que su densidad es mucho menor comparada con la de las regiones más húmedas. La asociación de menor precipitación con mayor entrada de luz puede estar promoviendo la formación de rebrotes, de ahí que en Nadzca'an se concentre la mayor densidad, área basal y biomasa de árboles con tallos múltiples.

El crecimiento en área basal y biomasa diferencial entre regiones de cinco de las especies (*T. canescens*, *M. zapota*, *L. yucatanensis*, *B. simaruba* y *E. buxifolia*) de árboles consideradas, deja ver la influencia de la precipitación y/o condiciones ambientales diferentes de cada sitio en el crecimiento en área basal y biomasa de los árboles. Por lo anterior se sugiere para esas cinco especies una ecuación específica para estimar el crecimiento en área basal y biomasa en cada región. Al contrario, *B. alicastrum*, *A. hottlei*, *P. unilocularis* son especies que se pueden establecer en cualquier región sin modificar su

crecimiento en área basal y biomasa, de ahí que se puede emplear una ecuación general para describir su crecimiento. *K. ferreum* no modifica su crecimiento en área basal entre regiones pero si en biomasa.

La utilización de la ecuación de Brown *et al.* (1989) en la estimación de biomasa en este estudio, se determinó con base en la precipitación para la cual se recomienda y en el intervalo de diámetro de los árboles que considera. Sin embargo, la ecuación más adecuada para estimar la biomasa en el SPY es la propuesta por Cairns *et al.* (2003) la cual no se pudo emplear por limitaciones metodológicas. El método ideal de estimación de biomasa para cualquier bosque es mediante muestreo destructivo para generar su propia ecuación de estimación y/o validar el ajuste de otras ecuaciones.

8. REFERENCIAS

- Baker T.R., Affum-Baffoe K., Burslem D.F.R.P. y MD. Swaine. 2002. Phenological differences in tree water use and the timing of tropical forest inventories: conclusions from patterns of dry season diameter change. *Forest Ecology and Management* 171: 261-274.
- Baker T.R., Burslem D.F.R. y MD. Swaine. 2003. Associations between tree growth, soil fertility and water availability at local and regional scales in Ghanaian tropical rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 19:109-125.
- Berlanga Mauro y R. Gutiérrez. 2000. Aves de Calakmul: Monitoreo y conservación de aves migratorias terrestres. Informe final. Agosto 2000. Pronatura P.Y., SEMANRNAP y WWF. México.
- Bonfil C., Cortés P. Espelta J.M. y Retana J. 2004. The role of the disturbance in the coexistence of the *Quercus ilex* and the deciduous *Quercus cerrroides*. *Journal of Vegetation Science*. 15: 423-430.
- Borchert R. 1980. Phenology and ecophysiology of tropical trees: *Erythrina poeppigiana* O.F. Cook. *Ecology* 61:1065-1074.
- Browak N.V. y L.R. Walker. 1991. Summary of the effects of Caribbean hurricanes on vegetation. *Biotropica* 23:442-447.
- Brown S. 1997. Estimating biomass and biomass change of tropical forests. A primer. A forest resources assessment publication. FAO. Roma. 40p.
- Brown S. y A.E. Lugo. 1982. The storage and production of organic matter in tropical forests and their role in the global carbon cycle. *Biotropica* 14(3):161-187.
- Brown S., Gillespie A.J.R. y, A.E. Lugo. 1989. Biomass estimation methods for tropical forests with applications to forest inventory data. *Forest Science* 35(4): 881-902.
- Bullock S. 1997. Effects of seasonal rainfall on radial growth in two tropical tree species. *International Journal of Biometeorology* 41:13-16.
- Cairns MA., Haggerty P.K., Álvarez R., De Jong B.h.J. e I. Olmsted. 2000. Tropical Mexico recent land-use change: a region's contribution to the global carbon cycle. *Ecological Applications* 10(5): 1426-1441.
- Cairns M, Olmsted I., Granados J. y Argaez J. 2003. Composition and aboveground tree biomass of a dry semi evergreen forest on Mexico's Yucatan Peninsula. *Forest Ecology and Management* 186(1-3): 125-132.

- Calderón-Mandujano R., Sanvicente M, Calmé S. y A. Maya. 2000. Aprovechamiento de la vida silvestre en la comunidad de "El Refugio", Calakmul Campeche. Informe final. ECOSUR y SEMARNAP. 65p.
- Campo J., Jaramillo V. y J.M. Maass. 1998. Pulses of soil phosphorous availability in a Mexican tropical dry forest: effects of seasonality and level of wetting. *Oecologia*: 115:167-172.
- Castellanos J., Maass M Y Kummerow J. 1991. Root biomass of a dry deciduous tropical forest in Mexico. *Plant and Soil* 131: 225-228.
- Clark D.B. y Clark D.A. 1999. Assessing the growth of tropical rainforest trees: issues for forest modeling and management. *Ecological Applications* 9(3): 981-997,
- Clark D.A., Brown S., Kicklighter D.W., Chambers J.Q., Thomlinson J.R., Ni J. y E.A. Holland. 2001a. Net primary production in tropical forests: an evaluation and synthesis of existing field data. *Ecological Applications* 11(2): 371-384.
- Clark D.A., Brown S., Kicklighter D.W., Chambers J.Q., Thomlinson J.R., Ni J. y J. Ni. 2001b. Measuring net primary production in forests: concepts and field methods. *Ecological Applications* 11(2): 356-370.
- Condit R., Hubbell S.P. y R.B. Foster. 1995. Mortality rates of 205 neotropical tree and shrub species and the impact of a severe drought. *Ecological Monographs* 65(4): 419-439.
- Curtis J.T. y R.P. Mc Intosh. 1951. An upland forest continuum in the prairie forest border region of Wisconsin. *Ecology* 31:476-496.
- Daubenmire R. 1972. Phenology and other characteristics of tropical semideciduous forest in North Western Costa Rica. *Journal of Ecology* 60(1): 147-170.
- Delaney M, Brown S., Lugo A.E., Torres-Lezama A. y N. Bello Quintero. 1997. The distribution of organic carbon in major components of forests located in five life zones of Venezuela. *Journal of Tropical Ecology* 13: 697-708.
- Díaz-Gallegos J.R. 2000. Uso del suelo y transformación de selvas en un ejido de la Reserva de la Biosfera Calakmul, Campeche, México. Tesis para obtener el grado de Maestro en Ciencias. El Colegio de la Frontera Sur. 52p.
- Dixon R.K., Brown S., Houghton R.A., Solomon A.M, Trexler MC. y J. Wisniewski. 1994. Carbon pools and flux of global forest ecosystems. *Science* 263: 185-190.

- Dunphy B.K., Murphy P.G. y A.E. Lugo. 2000. The tendency for trees to be multiple-stemmed in tropical and subtropical dry forests: Studies of Guanica forest, Puerto Rico. *Tropical Ecology* 41(2): 161-167.
- Durán Medina E. 2004. Estructura, diversidad y mortalidad del componente arbóreo en un mosaico ambiental de Chamela, México. Tesis de doctorado. UNAM. México. 135p.
- Field C.B., Behrenfeld MJ., Randerson J.T. y P. Falkowski. 1998. Primary production of the biosphere: integrating terrestrial and oceanic components. *Science* 281:237-240.
- Flores, J. S. e I. Espejel. 1994. Tipos de vegetación de la Península de Yucatán. 3: Mérida, Yucatán, Universidad Autónoma de Yucatán.
- Frangi J.L. y A.E. Lugo. 1985. Ecosystem dynamics of a subtropical floodplain forest. *Ecological Monographs* 55:351-369.
- Galindo-Leal C. 1999. La Gran Región de Calakmul, Campeche: Prioridades biológicas de conservación y propuesta de modificación de la Reserva de la Biosfera. Reporte final a World Wildlife Fund. México, D.F. 40p.
- Gale, N. y A.S. Barfod. 1999. Canopy tree mode of death in a western Ecuadorian rain forest. *Journal of Tropical Ecology*. 15:415-436.
- García-Gil G., March I., Castillo M, Osorio M, Vázquez R., González R., Monsreal J., Valencia E., Méndez D., y J.C. Fernández. 1999. Base geográfica digital de la Reserva de la Biosfera Calakmul. El Colegio de la Frontera Sur. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. 1 CD.
- Gillespie T.W., Grijalva A. y C.N. Farris. 2000. Diversity, composition and structure of tropical dry forests in Central America. *Plant Ecology* 147: 37-47.
- González O.J. y D.R. Zak. 1996. Tropical dry forests of St. Lucia, West Indies: Vegetation and soil properties. *Biotropica* 28(4) parte B: 618-626.
- Harmon M.E., Whigham D.F., Sexton J. e I. Olmsted. 1995. Decomposition and mass of woody detritus in the dry tropical forests of the Northeastern Yucatan Peninsula, Mexico. *Biotropica* 27(3): 305-316.
- Holbrook N.M, Whitbeck J.L. y H.A. Mooney. 1995. Drought responses of neotropical dry forest trees. En: Bullock, S.H., Mooney H.A. y E. Medina (eds.). *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press. Cambridge University Press. pp. 243-276.

- Hopkins B. 1970. Vegetation of the Olokemeji forest reserve, Nigeria. *Journal of Ecology* 58: 765-793.
- Hugues R.F., Kauffman J.B. y V.J. Jaramillo. 1999. Biomass, carbon, and nutrient dynamics of secondary forests in a humid tropical region of Mexico. *Ecology* 80:1892-1907.
- Hugues R.F., Kauffman J.B. y V.J. Jaramillo. 2000. Ecosystem scale impacts of deforestation and land use in a humid tropical region of Mexico. *Ecological Applications* 10:515-527.
- Hunt R. 1982. *Plant growth curves: the functional approach to plant growth analysis*. University Park Press. Baltimore, USA. 248p.
- Jaramillo V.J., Kauffman J.B., Rentería-Rodríguez L., Cummings D.L. y L. Ellingson. 2003. Biomass, carbon and nitrogen pools in mexican tropical dry forest landscapes. *Ecosystems* 6:609-629.
- Jiménez Q.M, Rojas F., Rojas V. y L. Rodríguez. 2002. *Árboles maderables de Costa Rica: Ecología y silvicultura*. INBio-ET. Costa Rica. 361p.
- Josse C. y H. Balslev. 1994. The composition and structure of a dry, semideciduous forest in western Ecuador. *Nordic Journal of Botany* 14(4): 425-434.
- Kelly D.L., Tanner V.J., Kapos V., Dickinson D.A., Goodfriend D.A. y P. Fairbairn. 1988. Jamaican limestone forests: floristics, structure and environment of three examples along a rainfall gradient. *Journal of Tropical Ecology* 4:121-156.
- Kepleis P. y Turner II B.L. 2001. Integrated land history and global change science: the example of the Southern Yucatán Peninsular Region project. *Land and Use Policy* 18:27-39.
- Korning J. y H. Balslev. 1994. Growth rates and mortality patterns of tropical lowland species and the relation to forest structure in Amazonian Ecuador. *Journal of Tropical Ecology* 10(2): 151-166.
- Lambert D.H., Arnason J.T. y J.L. Gale. 1980. Leaf litter and changing nutrient levels in a seasonally dry tropical hardwood forest Belize, C.A. *Plant and Soil* 55: 429-443.
- Lawrence D. y D. Foster. 2002. Changes in forest biomass, litter dynamics and soils following shifting cultivation in Southern Mexico: an overview. *Interciencia* 27(8): 1-10.
- Lieberman D. 1982. Seasonality and phenology in a dry tropical forest in Ghana. *Journal of Ecology* 70: 791-806.

- Lieberman D., Lieberman M, Peralta R. y G.S. Hartshorn. 1985. Mortality patterns and stand turnover rates in a wet tropical forest in Costa Rica. *Journal of Ecology* 73 (3): 915-924.
- Lieberman D. y M Lieberman. 1987. Forest tree growth and dynamics at La Selva, Costa Rica (1969-1982). *Journal of Tropical Ecology* 3: 347-358.
- Lott E.J., Bullock S.H. y J.A. Solís-Magallanes. 1987. Floristic diversity and structure of upland and arroyo forests of coastal Jalisco. *Biotropica* 19:228-235.
- Lugo A.E., González-Liboy J.A., Cintrón B. y K. Dugger. 1978. Structure, productivity and transpiration of a subtropical dry forest in Puerto Rico. *Biotropica* 10(4): 278-291.
- Maass J.M 1995. Conversion of tropical dry forest to pasture and agriculture. En: Bullock, S.H., Mooney H.A. y E. Medina (eds.). *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press. pp.399-422.
- Manokaran N. y K.M Kochummen. 1987. Recruitment, growth and mortality of tree species in a lowland dipterocarp forest in Peninsular Malaysia. *Journal of Tropical Ecology* 3(4): 315-330.
- March I. y L. Verrer. 1991. Listado preliminar de mamíferos silvestres de la zona de Calakmul, Campeche. Reporte preliminar. *Ecosfera-Pronatura*.
- 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-Yrizar, A. 1995. Biomass distribution and primary productivity of tropical dry forests. En: Bullock, S.H., Mooney H.A. y E. Medina (eds.). *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press. pp.326-345.
- Martínez-Yrizar, A., Sarukhán, J., Pérez-Jiménez, A., Rincón, E., Maass, J. M, Solís-Magallanes, A. y Cervantes, L. 1992. Above-ground phytomass of a tropical deciduous forest in the coast of Jalisco, México. *Journal of Tropical Ecology* 6: 433-444.
- Masera, R.O., Ordóñez, MJ. y R. Dirzo. 1997. Carbon emissions from Mexican forests: current situation and long-term scenarios. *Climatic Change* 35:265-295.
- Masera, R. O., Cerón A.D. y Ordóñez, A. 2001. Forestry mitigation options for Mexico: finding synergies between national sustainable development priorities and global concerns. *Mitigation and Adaptations Strategies for Global Change* 6: 291-312.

- Melillo J.M., Mc Guire A.D., Kicklighter D.W., Moore B. III, Vorosmarty C.J. y A.L. Schloss. 1993. Global climate change and terrestrial net primary production. *Nature* 363: 234-240.
- Milton K., Laca E.A. y MW. Demment. 1994. Successional patterns of mortality and growth of large trees in a Panamanian lowland forest. *Journal of Ecology* 82: 79-87.
- Miranda, F. 1958. 'Estudios acerca de la vegetación', in Beltrán, E. (Ed.) Los Recursos Naturales del Sureste y su Aprovechamiento. Mexico D. F., Instituto Mexicano de Recursos Renovables A. C. 215-171.
- Miranda F. y Hernández-X-E. 1963. Tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 28:29-179.
- Mooney H.A., Bullock S.H. y E. Medina. 1995. Introduction. En: Bullock, S.H., Mooney H.A. y E. Medina (eds.). *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press. Cambridge University Press. pp.1-8.
- Murphy, P.G. y A.E. Lugo. 1986a. Ecology of tropical dry forest. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 17: 67-88.
- Murphy, P.G. y A.E. Lugo. 1986b. Structure and biomass of a subtropical dry forest in Puerto Rico. *Biotropica* 18(2): 89-96.
- Murphy, P.G. y A.E. Lugo. 1995. Dry forests of Central America and the Caribbean islands. En: Bullock, S.H., Mooney H.A. y E. Medina (eds.). *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press. pp.9-34.
- Pearcy R.W., Ehleringer J., Mooney H.A y P.W. Rundel. 1989. *Plant physiological ecology: field methods and instrumentation*. Chapman and Hall. pp. 327-365.
- Pereira da Silva R., Dos Santos J., Siza-Tribuzy E., Chambers J.Q., Nakamura S. y N. Higuchi. 2002. Diameter increment and growth patterns for individual tree growing in Central Amazon, Brazil. *Forest Ecology and Management* 166: 295-301.
- Pérez-Salicrup, D. R. 2004. Forest Types and Their Implications. En Turner II, B. L., Geoghegan, J., y Foster, D. R. (eds) Integrated Land-Change Science and Tropical Deforestation in the Southern Yucatán: Final Frontiers.p. 63-80. Oxford University Press.

- Phillips O.L. 1998. Increasing tree turnover in tropical forests as measured in permanent plots. En: Forest biodiversity research, monitoring and modeling: conceptual background and old world case studies. Dallmeyer F. y S.A. Comiskey (eds.) MAB series. Vol.20. UNESCO. The parthenon publishing group. London, U.K. pp. 221-239.
- Primack R.B., Bray D., Galletti H.A. e I. Ponciano. 1998. Timber, tourists and temples: Conservation development in the maya forest of Belize Guatemala, and Mexico. Island Press. 426p.
- Ray G.J. y B. Brown. 1995. The structure of five sucesional stands in a subtropical dry forest, St. John, U.S., Virgin Islands. *Caribbean Journal of Science* 31 (3-4): 212-222.
- Read L. y D. Lawrence. 2003. Recovery of biomass following shifting cultivation in dry tropical forests of the Yucatan. *Ecological Applications* 13(1): 85-97.
- Reich P.B. y Borchert R. 1982. Phenology and ecophysiology of the tropical tree, *Tabebuia neocherysantha* (Bignoniaceae). *Ecology* 63:294-299.
- Reich P.B. y Borchert R. 1984. Water stress and tree phenology in a tropical dry forest in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* 72(1): 61-74.
- Rzedowski, J. 1981. Vegetación de México. México D. F., Limusa.
- Sánchez S.O. y G.A. Islebe. 1999. Hurricane Gilbert and structural changes in a tropical forest in south-eastern Mexico. *Global Ecology and Biogeography* 8:29-38.
- Segura G., Balvanera P., Durán E. y A. Pérez. 2002. Tree community structure and mortality along a water availability gradient in a Mexican dry forest. *Plant Ecology* 00:1-13.
- SEMARNAP. 1999. Programa de áreas naturales protegidas de México. 1995-2000.
- Sheil D. 1995. A critique of permanent plots methods and analysis with examples from Budongo Forest, Uganda. *Forest Ecology and Management* 77:11-34.
- Sheil, D., Burslem D.F.R.P. y D. Alder. 1995. The interpretation and misinterpretation of mortality rate measures. *Journal of Ecology* 83: 331-333.
- Singh L. y J.S. Singh. 1991. Species structure, dry matter and carbon flux of a dry tropical forest in India. *Annals of Botany* 68:263-273.

- Smith I.K. y J.L. Vankat. 1992. Dry evergreen forest (coppice) communities of North Andros Island, Bahamas. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 119: 181-191.
- Sokal R.R. y F.J. Rohlf. 1995. *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. 3rd. ed. W.H. Freeman and Company. 891p.
- Steadman-Edwards P. 1997. Socioeconomic root causes of biodiversity loss: the case of Calakmul, México. World Wildlife Fund-México. México, D.F. 32p.
- SYPR. 2000. LCLUC-SYPR Project web site, <http://earth.clarku.edu/lcluc/>
- Swaine, MD., Lieberman D. y F.E. Putz. 1987a. The dynamics of tree populations in tropical forest: a review. *Journal of Tropical Ecology* 3(4): 359-366.
- Swaine MD., Hall J.B. e I.J. Alexander. 1987b. Tree population dynamics at Kade, Ghana (1968-1992). *Journal of Tropical Ecology* 3(4): 331-345.
- Swaine MD., Lieberman D. y J.B. Hall. 1990. Structure and dynamics of a tropical dry forest in Ghana. *Vegetatio* 88:31-51.
- Trejo I. y R. Dirzo. 2000. Deforestation of seasonally dry tropical forest: a nacional and local análisis in Mexico. *Biological Conservation* 94: 133-142.
- Turner, B. L. II., S. Cortina Villar, D. Foster, J. Geoghegan, E. Keys, P. Klepeis, D. Lawrence, P. Macario Mendoza, S. Manson, Y. Ogneva-Himmelberger, A. B. Plotkin, D. R. Pérez-Salicrup, R. Roy Chowdhury, B. Savitsky, L. Schneider, B. Schmook y C. Vance. 2001 . 'Deforestation in the Southern Yucatan Peninsular Region: An Integrative Approach'. *Forest Ecology and Management* 154: 353-370.
- Whigham D.F., Zugasty-Towle P., Cabrera- Cano E., O'Neill J. y E. Ley. 1990. The effect of annual variation in precipitation on growth and litter production in a tropical dry forest in the Yucatán of Mexico. *Tropical Ecology* 31(2): 23-34.
- Whigham D.F., Lynch J.F. y MB. Dickinson. 1998. Dynamics and ecology of natural and managed forests in Quintana Roo, México. En Primack R.B., Bray D., Galletti H.A. e I. Ponciano (eds.). Timber, tourists and temples: conservation and development in the Maya forests of Belize, Guatemala and Mexico. Washington D.C. Island Press. 267-281.
- White D.A. y Hood. C.S. 2004. Vegetation patterns and environmental gradients in tropical dry forests of the northern Yucatan Peninsula. *Journal of Vegetation Science* 15:151-160.

- Xacur-Maiza J.A., Lavalle Torres MC., Varela Carlos ME., Higuera Bonfil A. y L.Vallarta Vélez. 1998 (eds). Enciclopedia de Quintana Roo. Tomos 1 y 6. México. p193.
- Xuluc-Tolosa F.J., Vester H.F.M, Ramírez-Marcial N., Castellanos-Albores J. y D. Lawrence. 2002. Leaf litter decomposition of tree species in three sucesional phases of tropical dry secondary forest in Campeche, Mexico. *Forest Ecology and Management* 5916: 1-12.
- Zar J.H. 1999. *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hall, Inc. USA. 4th. ed. 663p.

9. APÉNDICES

APENDICE 1.

Lista completa de especies de árboles registradas en las parcelas muestreadas el Sur de la Península Yucatán. *especies de árboles únicamente registradas como individuos >10 cm DAP. + especies únicamente registradas como individuos <10 cm DAP. *Especies de palmas. DN= Especies no identificadas, son 8 diferentes.

<i>Acacia centralis</i>	<i>Diospyros cuneata</i> *	<i>Mimosa bahamensis</i>
<i>Acacia dolichostachya</i>	<i>Diphysa carthagenensis</i> *	<i>Myrciaria floribunda</i>
<i>Acacia gaumeri</i> *	DN1*	<i>Nectandra coriacea</i>
<i>Acacia sp.</i> *	DN2+	<i>Nectandra salicifolia</i>
<i>Albizia adinocephala</i>	DN3	<i>Nectandra sanguinea</i> *
<i>Alseis yucatanensis</i>	DN4+	<i>Neea choriophylla</i> +
<i>Ampelocera hottlei</i>	DN5*	<i>Neea psychotrioides</i>
<i>Annona primigenia</i> *	DN6+	<i>Orbignya cohune</i> * *
<i>Apoplania paniculata</i>	DN7*	<i>Parathesis cubana</i>
<i>Aspidosperma megalocarpon</i> *	DN8	<i>Phyllanthus glaucescens</i> *
<i>Astronium graveolens</i> *	<i>Ehretia tinifolia</i>	<i>Pimenta dioica</i>
<i>Bauhinia divaricata</i>	<i>Erythroxylum obovatum</i> *	<i>Piscidia piscipula</i>
<i>Brosimum alicastrum</i>	<i>Esembeckia berlanderi</i>	<i>Pithecellobium yucatanum</i> *
<i>Bucida buceras</i> *	<i>Eugenia buxifolia</i>	<i>Platymiscium yucatanum</i> *
<i>Bursera simaruba</i>	<i>Exothea diphylla</i>	<i>Plumeria obtusa</i> *
<i>Byrsonima bucidaefolia</i>	<i>Ficus cotinifolia</i>	<i>Pouteria amygdalina</i>
<i>Caesalpinia gaumeri</i> *	<i>Gliricidia sepium</i>	<i>Pouteria campechiana</i>
<i>Caesalpinia mollis</i> +	<i>Guettarda combsii</i>	<i>Pouteria unilocularis</i>
<i>Caesalpinia violacea</i>	<i>Guettarda gaumeri</i>	<i>Protium copal</i>
<i>Caesalpinia yucatanensis</i>	<i>Gymnanthes lucida</i>	<i>Pseudobombax ellipticum</i> *
<i>Cameraria latifolia</i> *	<i>Gymnopodium floribundum</i>	<i>Rocheftoria lundellii</i>
<i>Canella winterana</i>	<i>Haematoxylum campechianum</i> *	<i>Sabal mexicana</i> * *
<i>Casimiroa tetrameria</i>	<i>Hampea trilobata</i>	<i>Sideroxylon gaumeri</i>
<i>Cecropia peltata</i>	<i>Hyperbaena mexicana</i> *	<i>Sideroxylon salicifolium</i> *
<i>Cedrela odorata</i> *	<i>Hyperbaena sp.</i> +	<i>Spondias mombin</i> *
<i>Chiococca alba</i>	<i>Jatropha gaumerii</i> *	<i>Swartzia cubensis</i> *
<i>Chlorophora tinctoria</i>	<i>Krugiodendron ferreum</i>	<i>Swietenia macrophylla</i>
<i>Coccoloba acapulcensis</i>	<i>Laetia thamnia</i>	<i>Tabebuia guayacan</i>
<i>Coccoloba belizensis</i>	<i>Lonchocarpus castilloi</i> *	<i>Tabebuia rosea</i>
<i>Coccoloba cozumelensis</i>	<i>Lonchocarpus rugosus</i>	<i>Talisia floresii</i> *
<i>Coccoloba schiedeana</i>	<i>Lonchocarpus xuul</i>	<i>Talisia oliviformis</i>
<i>Coccoloba spicata</i> *	<i>Lonchocarpus yucatanensis</i>	<i>Thevetia gaumeri</i>
<i>Cordia dodecandra</i> *	<i>Lucuma campechiana</i>	<i>Thouinia canescens</i>
<i>Cosmocalyx spectabilis</i>	<i>Lysiloma latisiliqua</i> *	var. <i>paucidentata</i>
<i>Croton glabellus</i>	<i>Malmea depressa</i>	<i>Vitex gaumeri</i> *
<i>Croton lundellii</i>	<i>Malpighia lundellii</i> *	<i>Zuelania guidonia</i> *
<i>Croton sp.</i> +	<i>Manilkara achras</i>	
<i>Cryosophila argentea</i> *	<i>Manilkara zapota</i>	
<i>Dendropanax arboreus</i>	<i>Metopium brownei</i>	

APÉNDICE 2.

Especies de árboles que presentaron tallos múltiples en el bosque mediano del Sur de la Península de Yucatán. Se muestra el número de tallos registrados en los individuos de cada especie. *Especies de árboles únicamente registradas como individuos >10 cm DAP, + especies únicamente registradas como individuos <10 cm DAP. DN= Especies no identificadas.

Especie	Número de tallos
<i>Acacia gaumeri</i>	2 y 3*
<i>Ampelocera hottlei</i>	2,3 y 4*
<i>Apoplanesia paniculata</i>	6*
<i>Bauhinia divaricata</i>	2,4 y 8*
<i>Brosimum alicastrum</i>	2 y 3
<i>Bursera simaruba</i>	2*
<i>Caesalpinia gaumeri</i>	3*
<i>Casimiroa tetrameria</i>	3*
<i>Coccoloba acapulcensis</i>	2y 4
<i>Coccoloba belizensis</i>	2 y 3
<i>Coccoloba cozumelensis</i>	2 y 3*
<i>Coccoloba schiedeana</i>	2*
<i>Coccoloba spicata</i>	2*
<i>Coccoloba cozumelensis</i>	3*
<i>Croton lundellii</i>	2+
DN4	4+
DN8	2,4 y 9
<i>Eugenia buxifolia</i>	2,3,4
<i>Exothea diphylla</i>	2*
<i>Gymnopodium floribundum</i>	2 a 11,13 y 14
<i>Haematoxylum campechianum</i>	2*
<i>Lonchocarpus xuul</i>	2*
<i>Lonchocarpus yucatanensis</i>	2,3 y 4
<i>Malmea depressa</i>	2*
<i>Manilkara zapota</i>	3*
<i>Metopium brownei</i>	2*
<i>Mimosa bahamensis</i>	3*
<i>Nectandra salicifolia</i>	2 y 3
<i>Pouteria amygdalina</i>	2*
<i>Pouteria campechiana</i>	2,3,4 y 5
<i>Pouteria unilocularis</i>	2*
<i>Protium copal</i>	2 y 3*
<i>Rochefortia lundellii</i>	2,3,4 y 5
<i>Sideroxylon gaumeri</i>	2*
<i>Tabebuia rosea</i>	2*
<i>Thouinia canescens</i> var. <i>paucidentata</i>	2 y 3*
<i>Vitex gaumeri</i>	2 y 3*